

А.Д. Апонасенко<sup>1</sup>, Л.А. Щур<sup>1</sup>, П.В. Постникова<sup>1</sup>,  
В.С. Филимонов<sup>1</sup>, В.Н. Лопатин<sup>2</sup>

## Роль органоминерального детрита в трофической микробальной «петле»

<sup>1</sup>Институт вычислительного моделирования СО РАН,  
<sup>2</sup>Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов  
и наземных биосистем, г. Красноярск

Поступила в редакцию 18.07.2005 г.

Приводятся результаты исследования влияния минерального взвешенного вещества, формирующего за счет процессов адсорбции органических веществ из растворенной фазы органоминеральный детрит, на продукционные характеристики планктонных организмов, входящих в трофические связи микробальной «петли». В лабораторных исследованиях выявлено, что в пробах с добавлением взвеси наращивание концентрации хлорофилла фитопланктона ( $C_{chl}$ ) идет более интенсивно и более длительный период времени по сравнению с контролем. В контроле увеличение  $C_{chl}$  протекало до 67 сут с последующим выходом на стационарный уровень при максимальном значении 220 мкг/л. Для проб с добавлением 100 мг/л взвеси стационарный уровень не был достигнут до 80 сут эксперимента. Максимальная концентрация хлорофилла составила 520 мкг/л. В полевых исследованиях показано, что все параметры, связанные с продукционными характеристиками бактериопланктона, а также с содержанием адсорбированного на минеральной взвеси органического вещества, значительно влияют на продукционные характеристики фитопланктона. Предложена мультипликативная модель зависимости первичной продукции от основных факторов среды: содержания хлорофилла фитопланктона, удельного показателя поглощения света растворенным органическим веществом, содержания адсорбированного органического вещества, продукции и деструкции бактериопланктона, среднего размера клеток фитопланктона. Из модели следует, что если продукция бактериопланктона возрастет в два раза (при сохранении других параметров постоянными), то первичная продукция в оз. Ханка увеличится в 2,5 раза, в Енисее – в 1,9 и в Красноярском водохранилище – в 1,4 раза.

Рециклинг органических и минеральных веществ имеет большое значение в жизнедеятельности водных экосистем. Бактериальное сообщество в водоеме разлагает сложные органические вещества и возвращает в растворенное состояние различные неорганические компоненты, ранее входившие в их состав. Далее эти компоненты могут быть вновь использованы фитопланктоном для роста и создания биомассы. Этот процесс существенно снижает эффект лимитирования скорости роста фитопланктона и может обеспечивать гораздо большие времена его активного роста в водах, где он идет достаточно интенсивно. Особенно важно осуществление рециклинга различных компонентов в условиях, когда значительное количество органических и неорганических веществ выведено из растворенного состояния и адсорбировано на минеральной взвеси.

В последнее время в классической концепции пищевой цепи, в которой потоки вещества и энергии направлены от первичных продуцентов к зоопланктону и рыбам, выявлены серьезные недостатки. Для корректировки традиционных представлений о трофометаболической структуре водных сообществ была разработана новая концепция, согласно которой простейшие, бактерии, фитопланк-

тон образуют на базе линейной трофической цепи микробальную «петлю» [1–7]. Согласно этой концепции бактериопланктон представлен в центре питательной цепочки и имеет схожие функции для фитопланктона и простейших. Наглядно показано, что бактериопланктон играет центральную роль в потоке органического углерода в экосистеме через окисление растворенного органического вещества (РОВ) и рециклинг биогенов.

Высокий ассимиляционный потенциал, обусловленный малыми размерами бактерий, обеспечивает быстрый рециклинг биогенных веществ, делая их многократно доступными для фитопланктона [4, 6–8]. Таким образом, продуктивность бактериопланктона, несомненно, влияет на продукционные характеристики фитопланктона. Органоминеральный детрит благодаря процессу адсорбции органического вещества на поверхности взвеси оказывает влияние не только на рост и пространственное распределение бактерий, но и стимулирует их продуктивность [9–11]. Однако данная связь не всегда однозначна из-за влияния многих факторов, например, соотношения содержания органического субстрата и концентрации минеральной взвеси, состава и свойства РОВ, адсорбционных способно-

стей минерального детрита, температурного режима в водоеме и других.

Поэтому, исходя из концепции микробной «петли», представляло интерес рассмотреть каждое звено трофической цепи в отдельности и затем проследить их взаимосвязь и количественно оценить влияние функционирования отдельных блоков, входящих в общую схему микробной «петли», на продуктивность фитопланктона.

## Материалы и методы

В качестве контрастных объектов исследования по содержанию взвешенного минерального вещества выбраны оз. Ханка, Красноярское водохранилище и р. Енисей. Озеро Ханка представляет собой водоем лёссового типа, в воде которого присутствует большое количество терригенных частиц (до 150 мг/л). Воды р. Енисей и Красноярского водохранилища характеризуются низким содержанием взвеси (до 8 и 5 мг/л соответственно). Отличаются эти водоемы и по содержанию растворенного органического вещества. Данные исследования получены в разные годы и сезоны: р. Енисей и его притоки (1994, 1997 гг.), оз. Ханка и впадающие в него реки (1992–1998 гг.), Красноярское водохранилище (2000, 2001 гг.). Пробы для анализа отбирали в подповерхностном слое.

Содержание растворенного органического вещества ( $C_{РОВ}$ ) оценивалось по спектрам поглощения света [12–14] и флуоресценции РОВ, адсорбированного органического вещества (АОВ) по разности величин поглощения света нефилтрованных и фильтрованных проб. Фильтрация проводилась через фильтр с диаметром пор, равным 0,17 мкм (при этом вклад АОВ, адсорбированного на частицах меньшего диаметра, составлял 2–5%).

Оценка среднего («эффективного») диаметра взвешенных минеральных частиц ( $d$ , мкм) проводилась по интегральным индикатрисам светорассеяния [13, 14] и методом спектра мутности [15], концентрации взвешенных минеральных частиц ( $M$ , мг/л) – по общему светорассеянию взвесей [16].

Концентрирование проб для анализа видовой состава и количества фитопланктона  $N_{\phi}$  проводили фильтрационным методом, подсчет численности водорослей – в камере Нажотта. Биомассу  $V_{\phi}$  рассчитывали по среднему объему, приравнивая форму клеток к близкому геометрическому телу. Определение первичной продукции  $P_{\phi}$  и деструкции органического вещества  $D$  проводили скляночным методом в кислородной модификации.

Измерения концентрации хлорофилла  $C_{хл}$  проводились флуориметрическим и спектрофотометрическим методами как с экстракцией пигментов из клеток, так и без экстракции [17].

Численность бактерий ( $N_b$ ) определяли методом прямого микроскопирования, окрашивая их флуорескаминам при увеличении 1000<sup>x</sup> на микроскопе МЛ-2Б [18]. Время генерации и бактериальную продукцию  $P_b$  определяли методом прямого

счета по изменению числа бактерий за фиксированный период времени в двух изолированных сериях проб воды. В одной из серий зоопланктон удалялся фильтрацией через трековые фильтры с диаметром пор 4,5 мкм.

Для предварительной оценки влияния минерального компонента на развитие природного сообщества фитопланктона был поставлен модельный эксперимент. В качестве минеральной взвеси был использован каолин, отобранный из донных отложений Красноярского водохранилища, из образцов вод которого для проведения эксперимента был взят фитопланктон. Во все пробы эксперимента добавлялась среда Кнопфа. Концентрация каолина в опыте составляла 0 мг/л (контроль), 50 и 100 мг/л.

## Результаты и обсуждение

В ходе модельного эксперимента выявлено, что в пробах с добавлением взвеси рост численности бактериопланктона шел более интенсивно по сравнению с контролем. На 4-й день эксперимента численность бактерий в пробах с добавлением взвеси превышала таковую в контроле в несколько раз.

Увеличение концентрации хлорофилла  $C_{хл}$  до 20-х сут эксперимента проходило практически с одинаковой скоростью во всех пробах. Незначительное превышение концентрации хлорофилла наблюдалось в пробах без добавок взвеси. На 20-е сут отмечался рост фотосинтетической активности фитопланктона. В контроле увеличение  $C_{хл}$  протекало до 67 сут с последующим выходом на стационарный уровень при максимальном значении 220 мкг/л. В пробах с добавлением 50 мг/л взвеси  $C_{хл}$  вышла на плато с максимальной концентрацией 400 мкг/л. Для проб с добавлением 100 мг/л взвеси стационарный уровень не был достигнут до 80 сут эксперимента. Максимальная концентрация хлорофилла составила 520 мкг/л. Таким образом, при добавлении взвеси рост концентрации хлорофилла идет более интенсивно и более продолжительный период.

К концу эксперимента были рассмотрены видовой состав и размер клеток водорослей. В контроле зафиксировано развитие двух таксонов водорослей из синезеленых (*Synechocystis* и *Synechococcus*), в основном собранных в колонии. В пробах с добавлением взвеси количество таксонов достигало 9 и клетки существовали в неагрегированном состоянии. Это указывает на то, что наличие взвеси создает условия для сохранения и развития видовой состава клеток фитопланктона.

В полевых исследованиях основное внимание обращалось, прежде всего, на бактериопланктон (его продукцию и деструкцию), растворенное органическое вещество и органоминеральный детрит. На рис. 1 представлены данные измерений продукции фитопланктона в зависимости от суммы продукции и деструкции РОВ ( $A = P_b + R$ ) бактериопланктоном, полученные на р. Енисее, Красноярском водохранилище и оз. Ханка.

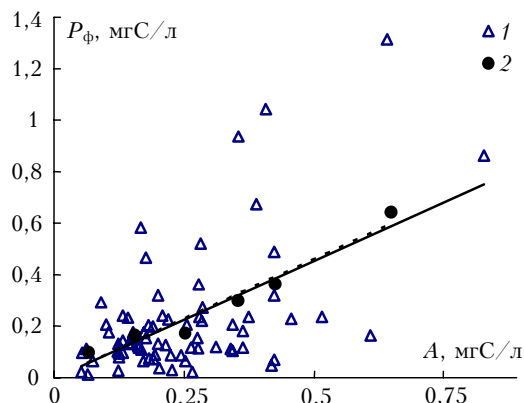


Рис. 1. Зависимость продукции фитопланктона от ассимиляции или усвоенной бактериями энергии пищи: 1 – измеренные данные; 2 – усредненные величины по 11 измерениям в каждой точке

В связи с тем что на первичную продукцию влияет множество факторов, разброс точек относительно линии регрессии велик и можно говорить только о тенденции. Регрессионное соотношение  $P_{\phi} = 0,91A - 0,02$  (коэффициент корреляции  $r = 0,55$ , количество проб равно 74) свидетельствует о возрастании продукции фитопланктона при увеличении ассимиляции РОВ бактериопланктоном. Чтобы усреднить влияние различных факторов, проведено сглаживание. Вариационный ряд был разбит по принципу равного количества точек в классах (взято по 11 точек в первых 6 классах, а в последнем, 7-м классе остается 8 точек). Линейная регрессия для этого варианта сглаживания  $P_{\phi} = 0,93A - 0,004$  (коэффициент корреляции  $r = 0,98$ ) близка к регрессии по непосредственным измерениям (рис. 1). Высокие коэффициенты корреляции между параметрами дают возможность однозначно говорить о повышении величин первичной продукции с возрастанием функциональных характеристик бактериопланктона.

Можно разбить вариационный ряд по значениям  $A$  на классы через 0,1 мгС/л и вычислить средние величины  $P_{\phi}$  и  $A$  в каждом классе (поскольку после  $A = 0,5$  мгС/л есть только 4 точки, объединим их в один класс 0,5–0,9 мгС/л). Регрессионное соотношение по этому варианту сглаживания  $P_{\phi} = 0,79A + 0,03$  (коэффициент корреляции  $r = 0,96$ ).

Зависимости четко прослеживаются, если сглаживание проводить и для отдельных водоемов. Отметим, что для лёссового озера коэффициент регрессии более чем в 3 раза выше, чем для реки и водохранилища. Возможно, это связано с наличием в оз. Ханка большого количества мелкодисперсной минеральной взвеси, на граничной поверхности которой адсорбируется до 90% органического вещества из растворенной фазы. Известно, что граничные поверхности частиц оказывают воздействие на активность включения детрита (органического и органоминерального) в биологический круговорот [9] и способствуют более мощной дополнительной подпитке фитопланктона биогенными элементами за счет активной минерализации адсорбированного на частицах ОВ бактериями.

Ясно, что показанные зависимости в принципе отражают только тенденцию, поскольку первичная продукция зависит от множества факторов среды и необходимо использование многофакторных математических моделей. Практическим путем подбора адекватной многофакторной модели остается лишь метод проб и ошибок, так как выбор того или иного решения приходится производить, не имея нужной информации. Для описания результатов многофакторного эксперимента на практике часто прибегают к чисто волевому назначению вида математической модели и лишь к последующей проверке ее адекватности.

Например, из опыта различных наук известно, что большая часть уже полученных формул имеет вид произведения величин в различных степенях (мультипликативная модель):

$$y = a_0 x_1^{a_1} x_2^{a_2} \dots x_k^{a_k}, \quad (1)$$

где  $a_1, \dots, a_k$  могут быть как целыми, так и дробными, как положительными, так и отрицательными.

Такая модель получила наиболее широкое распространение для описания многофакторных зависимостей, что объясняется ее предельной простотой: при  $k$  факторах они требуют определения всего  $k + 1$  коэффициента. Желательно обеспечить компактность модели – это значит не вводить в нее ни лишних членов, ни тем более лишних факторов. Исходя из задачи и вышесказанного, в модель надо ввести функциональные характеристики бактериопланктона. Введем их как два фактора – продукция и деструкция (дыхание).

Казалось бы, что естественным фактором, оказывающим влияние на первичную продукцию фитопланктона, должна быть его наличная биомасса, но оказывается, что большая биомасса водорослей не гарантирует высокой продукции (по нашим данным, полученным для различных водоемов и сезонов исследований, коэффициент корреляции между биомассой фитопланктона и его продукцией практически равен нулю). Отсутствие связи между биомассой и продукцией приводит к тому, что  $P_{\phi}/B_{\phi}$ -коэффициент фитопланктона (удельная продукция) уменьшается с ростом биомассы. Связь между величинами  $P/B$  и биомассой фитопланктона аппроксимируется степенной зависимостью  $P_{\phi}/B_{\phi} = 0,16B_{\phi}^{-0,98}$  (коэффициент корреляции – 0,82).

Удельная продукция фитопланктона также зависит от доли мелкоклеточных видов в общей биомассе водорослей или от размеров (объема) средней клетки ( $V_{\text{кл}} = V_{\phi}/N_{\phi}$ ). Если в мелкоклеточные виды включить клетки объемом  $V_{\text{кл}} \leq 100 \text{ мкм}^3$ , то связь аппроксимируется степенной зависимостью  $P_{\phi}/B_{\phi} = 239V_{\text{кл}}^{-0,72}$  с коэффициентом корреляции  $r = 0,56$ .

Для учета удельной продукции или активности единицы биомассы объем средней клетки также введем в модель в качестве фактора среды. Этот фактор к тому же отражает и непосредственно величину общей биомассы фитопланктона, поскольку с ростом биомассы, как правило, увеличивается

доля крупноразмерных видов водорослей, что и приводит к увеличению объема средней клетки. Соотношение между биомассами мелкокоразмерных (клетки с объемом не более  $100 \text{ мкм}^3$ ) и крупноразмерных видов планктонных водорослей в зависимости от величины общей биомассы может меняться от тысячных долей до единицы. При этом с увеличением общей биомассы фитопланктона биомасса мелких видов, варьируя от пробы к пробе в значительных пределах, практически не возрастает (хотя в общем массиве, согласно регрессионному соотношению, незначительно увеличивается).

Выявлено также, что с ростом биомассы водорослей наблюдается значительное уменьшение соотношения между биомассами бактериопланктона и фитопланктона (при больших биомассах водорослей на каждую ее единицу приходится меньшая доля биомассы бактерий). Этот факт также приводит к ослаблению роли рециклинга биогенных элементов, осуществляемому бактериопланктоном, и, соответственно, к уменьшению дополнительной подпитки фитопланктона (рис. 2).

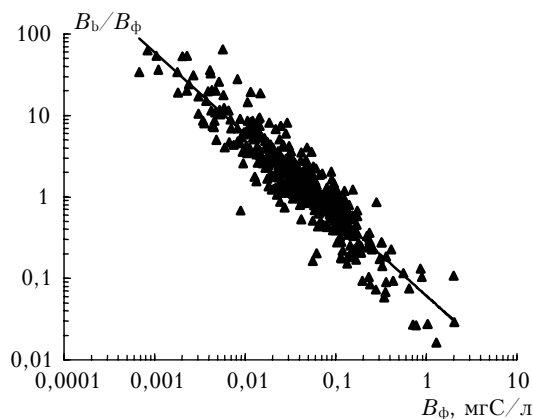


Рис. 2. Соотношение биомасс бактериопланктона и фитопланктона  $B_b/B_\phi$

Конечно, в модель необходимо вводить факторы, влияющие на продукционные характеристики бактериопланктона. Это, прежде всего, содержание легкоокисляемого органического вещества (ЛОВ) как ресурса питания бактериопланктона. Содержание ЛОВ можно оценить по биохимическому потреблению кислорода (БПК). К сожалению, БПК оценивалась нами не во всех точках, где проводились основные измерения функциональных характеристик бактерио- и фитопланктона. Но этот фактор можно учесть, используя удельный показатель поглощения света растворенным органическим веществом ( $\kappa_{уд} = \kappa(\lambda)/C_{РОВ}$ , где  $\kappa(\lambda)$  — показатель поглощения света), который в некоторой степени отражает качественный состав РОВ и, в частности, характеризует изменения содержания ЛОВ в общем содержании растворенного органического вещества (рис. 3).

Кроме того, исходя из задачи (о влиянии органического детрита на потоки вещества и энергии по микробальной «петле»), введем в

модель содержание адсорбированного органического вещества  $C_a$ , тем более что его содержание связано как с содержанием минерального взвешенного вещества (общей величиной граничной поверхности частиц взвеси), так и с удельным показателем поглощения света (рис. 4).

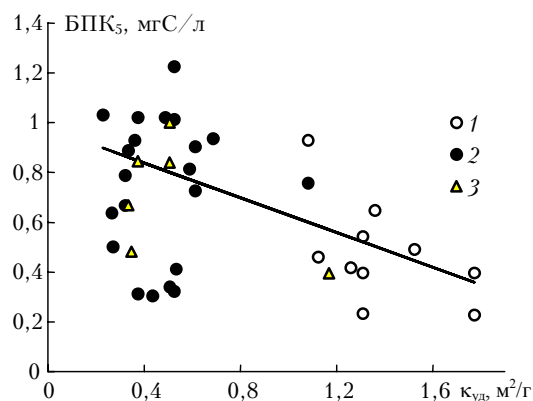


Рис. 3. Зависимость биохимического потребления кислорода за 5 сут (БПК<sub>5</sub>) от удельного показателя поглощения света: 1 — оз. Ханка; 2 — р. Енисей; 3 — Красноярское водохранилище

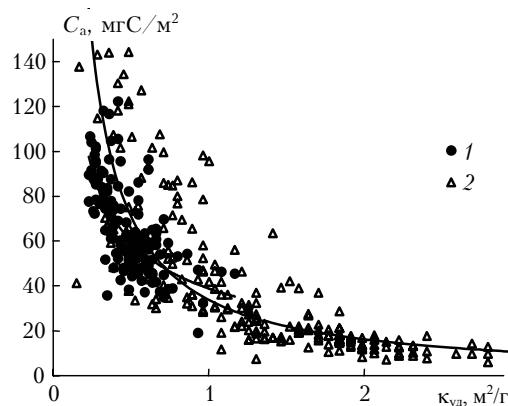


Рис. 4. Связь содержания адсорбированного органического вещества, рассчитанного на единицу поверхности минеральной взвеси, с удельным показателем поглощения света: 1 — р. Енисей и Красноярское водохранилище; 2 — оз. Ханка

Естественно, что в модель необходимо ввести содержание хлорофилла фитопланктона как фактора, определяющего поглощение солнечной энергии. Облученность проб при определении первичной продукции нами не контролировалась. Это привело к определенному дополнительному рассеянию точек относительно модельной регрессии, хотя основная часть измерений проводилась в солнечные (и с не очень большой облачностью) дни.

Как фактор, отражающий удельную продукционную активность клеток водорослей, введем средний объем клеток сообществ фитопланктона.

Итак, в модель (1) вводятся следующие параметры:  $x_1 = C_{хл}$ ;  $x_2 = \kappa_{уд}$ ;  $x_3 = C_a$ ;  $x_4 = P_b$ ;  $x_5 = D$ ;  $x_6 = V_{кл}$ . Расчет коэффициентов модели представлен в табл. 1.

Таблица 1

## Коэффициенты модели (1) при выбранных факторах среды

Водоем	$a_0$	$a_1$	$a_2$	$a_3$	$a_4$	$a_5$	$a_6$
оз. Ханка	0,107	-1,97	2,11	0,43	1,3	0,35	0,17
р. Енисей	0,174	-1,50	1,60	0,45	0,90	0,40	0,17
Красноярское водохранилище	0,032	-1,18	1,90	-0,13	0,48	0,11	0
Общая	0,188	-1,50	1,50	0,20	0,90	0,30	0,10

Далее проведем оценку наиболее значимых факторов выбранной модели методом поочередного исключения каждого из членов модели и также пошагового определения коэффициентов множественной корреляции  $r$ . Коэффициент множественной корреляции отражает размер относительной дисперсии точек модели  $\sigma_x^2$  по сравнению с дисперсией значений отклика  $\sigma_y^2$ , так как  $\sigma_x^2/\sigma_y^2 = 1 - r^2$ . Отсюда для оценки значимости в модели каждого из ее членов удобно пользоваться показателем в виде  $r_\Sigma^2 - r_i^2$ .

Результаты расчета значений коэффициентов множественной корреляции для модели с поочередным отбрасыванием членов, содержащих  $x_1, x_2, \dots, x_6$ , даны в табл. 2.

Обращает на себя внимание отрицательная связь первичной продукции с содержанием адсорбированного органического вещества в Красноярском водохранилище ( $a_3 = -0,13$ ; см. табл. 1). Вероятно, это связано с тем, что для вод водохранилища нами не определялись параметры адсорбции ОВ из растворенной фазы на частицах минеральной взвеси. Константа адсорбционного равновесия ( $k$ ,  $m^2/mg$ ) и максимально возможная концентрация АОВ ( $C_{amax}$ ,  $mg/m^2$ ) для расчета АОВ в водах водохранилища взяты такими же, как для вод Енисея. Они определялись экспериментально.

Из табл. 1 также видно, что для Красноярского водохранилища отсутствует зависимость первич-

ной продукции от среднего размера клеток водорослей. По-видимому, связь между этими параметрами для вод водохранилища не достоверна при изменении других параметров в связи с небольшим отношением среднего максимального объема к среднему минимальному ( $V_{кл\max}/V_{кл\min}$ ) для исследованных проб ( $V_{кл\max}/V_{кл\min} = 8$ ). Для сравнения это отношение для оз. Ханка составляет 28, а для Енисея – 39.

График зависимости продукции фитопланктона, рассчитанной по модели (1) и непосредственно измеренной, показан на рис. 5.

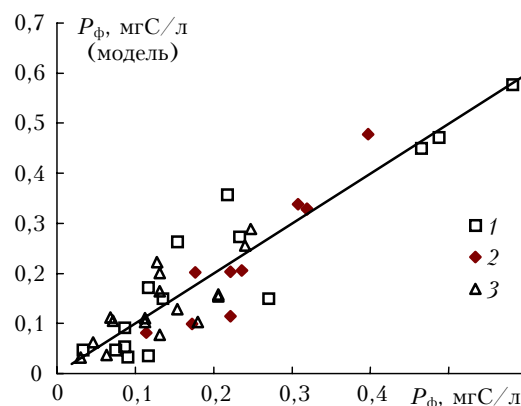


Рис. 5. Регрессионная зависимость между измеренными величинами первичной продукции и рассчитанными по модели (1): 1 – оз. Ханка; 2 – р. Енисей; 3 – Красноярское водохранилище

Линия регрессии на рис. 5 ( $y = x$ ) выражает связь между величинами продукции каждого из водоемов в отдельности и связь величин по общей модели. Для отдельных точек по оз. Ханка заметно значительное отклонение от линии регрессии. По-видимому, это связано с тем, что при измерениях в этих точках на озере наблюдались наиболее значительные изменения в облученности.

Таблица 2

## Результаты расчета коэффициентов множественной корреляции и оценки значимости различных параметров в модели

Водоем	При всех $x_i$	В отсутствие					
		$x_1$	$x_2$	$x_3$	$x_4$	$x_5$	$x_6$
оз. Ханка	$r^2 = 0,854$	0,023	0,471	0,639	0,409	0,756	0,823
	$r_\Sigma^2 - r_i^2$	0,831	0,383	0,161	0,445	0,098	0,031
	Место по значимости	1	3	4	2	5	6
р. Енисей	$r^2 = 0,813$	0,631	0,048	0,618	0,141	0,725	0,293
	$r_\Sigma^2 - r_i^2$	0,182	0,765	0,195	0,672	0,088	0,520
	Место по значимости	5	1	4	2	6	3
Красноярское водохранилище	$r^2 = 0,582$	0,017	-0,262	0,531	0,486	0,559	0,582
	$r_\Sigma^2 - r_i^2$	0,564	0,844	0,050	0,096	0,023	0,000
	Место по значимости	2	1	4	3	5	6
Сумма	Место по сумме мест отдельных водоемов	3	1	4	2	6	5
Общая	$r^2 = 0,650$	0,095	0,104	0,433	0,181	0,552	0,644
	$r_\Sigma^2 - r_i^2$	0,553	0,545	0,216	0,468	0,097	0,005
	Место по значимости	1	2	4	3	5	6

## Заключение

По значимости факторов для модели, рассчитанной без разделения на отдельные водоемы (общая), и модели оз. Ханка первое место занимает содержание хлорофилла (см. табл. 2). Это понятно, поскольку именно он является поставщиком энергии для первичного продуцирования органического вещества в водных экосистемах. Следующие два места занимают параметры, связанные с продукцией бактериопланктона (непосредственно с продукцией  $P_b$  и ресурсом питания бактерий). Особое внимание надо обратить на содержание АОВ (параметр  $C_a$ , занимающий 4-е место по своей значимости для всех водоемов) как фактор, определяющий значение органоминерального детрита на функционирование экосистем. Надо отметить, что легкоусвояемая бактериями фракция РОВ адсорбируется на поверхности минеральных частиц в большей степени, чем консервативная фракция. Возможно, это связано с меньшим молекулярным весом ЛОВ. Деструкция органического вещества бактериопланктоном оказывает меньшее влияние на первичную продукцию, чем продукция бактерий (прирост их биомассы).

Значимость некоторых факторов для Енисея и Красноярского водохранилища несколько отличается от вышеприведенных. Уменьшение значимости содержания хлорофилла фитопланктона для этих водоемов обусловлено малой вариабельностью  $C_{хл}$  в исследованных районах водоемов по сравнению с изменчивостью других факторов. Так, отношения максимальных величин  $C_{хл}$  к минимальным, зарегистрированным в ходе измерений, для Енисея составили 8 раз, для водохранилища — 4 раза, в то время как для среднего объема клеток водорослей эти отношения равны 39 и 8 раз соответственно.

Разное увеличение  $P_f$  при одинаковой исходной продукции бактериопланктона (и ее одинаковом увеличении) для исследованных водоемов обусловлено, на наш взгляд, различием размерного распределения клеток водорослей в этих водоемах. Так, средний размер клеток фитопланктона в оз. Ханка составляет  $157 \text{ мкм}^3$ , в Енисее —  $396 \text{ мкм}^3$  и в водохранилище —  $727 \text{ мкм}^3$ . Площадь граничной поверхности клеток возрастает при уменьшении их размеров (при одинаковой биомассе). А большая площадь поверхности равносильна увеличению концентрации биогенных элементов в среде, поскольку питание клеток водорослей осуществляется через их поверхность (увеличивается площадь контакта).

Таким образом, можно констатировать, что все параметры, связанные с продукционными характеристиками бактериопланктона, а также с содержанием адсорбированного на минеральной взвеси органического вещества, значительно влияют на продукционные характеристики фитопланктона. Так, если продукция бактериопланктона возрастет в два раза (при сохранении других параметров постоянными), то первичная продукция в оз. Ханка увеличивается в 2,5 раза, в Енисее — в 1,9 и в Красноярском водохранилище — в 1,4 раза. Для модели, рассчитанной без разделения на отдельные водоемы

(общая), увеличение  $P_b$  в два раза должно привести к возрастанию первичной продукции примерно в 1,9 раза. Такое же увеличение деструкции органического вещества по общей модели увеличивает  $P_f$  только на 20%. Меньшее влияние деструкции ОВ связано либо с меньшим выходом биогенных элементов (большим выходом фрагментов органических молекул), обусловленных дыханием бактерий, либо тем, что при деструкции изменяется качественный состав биогенов. То есть выделяются такие биогенные элементы, которые менее необходимы для роста фитопланктона.

Отсюда следует вывод, что органоминеральный детрит играет существенную роль в продуктивности водных экосистем. Кроме того, нельзя не учитывать, что органоминеральный детрит является питательным субстратом не только для бактерий, но и для простейших и может считаться отдельным звеном в общей схеме трофической микробальной «петли».

1. Одум Ю. Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.
2. Baretta-Bekker J.G., Baretta J.W., Hansen A.S., Riemann B. An improved model of carbon and nutrient dynamics in the microbial food web in marine enclosures // Aquatic Microbial Ecol. 1998. V. 14. N 1. P. 91–108.
3. Massana R., Garcia-Cantizano J. & Pedros-Alio C. Components, structure and fluxes of the microbial food web in a small, stratified lake // Aquatic Microbial Ecol. 1996. V. 11. N 3. P. 279–288.
4. Pace M.L., McManus G.B. & Findlay S.E.G. Plankton community structure determines the fate of bacterial production in temperate lake // Limnol. and Oceanogr. 1990. V. 35. N 4. P. 795–808.
5. Porter K.G., Paerl H.W., Hodson R.E., Pace M.L., Priscu J.C., Riemann B. & Scavia D.G. Microbial interaction in lake food webs // Complex interaction in lake ecosystems. N.Y.: Springer-Verlag, 1988. P. 209–227.
6. Stockner J.G., Porter K.G. Microbial food webs in freshwater planktonic ecosystems // Complex interaction in lake ecosystems. N.Y.: Springer-Verlag, 1988. P. 69–83.
7. Stone L., Weisburd R.S.J. Positive feedback in aquatic ecosystems // Trends in Ecology and Evolution. 1992. V. 7. N 8. P. 263–267.
8. Бульон В.В., Никулина В.Н., Павельева Е.Б., Степанова Л.А., Хлебович Т.В. Микробальная «петля» в трофической сети озерного планктона // Ж. общей биол. 1999. Т. 60. № 4. С. 431–444.
9. Айзатулин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М. Океан. Фронты, дисперсии, жизнь. Л.: Гидрометеоздат, 1984. 184 с.
10. Лебедев В.Л. Граничные поверхности в океане. М.: Изд-во МГУ, 1986. 150 с.
11. Lind O., Chrzanoski T.H., & Davalos-Lind L. Clay turbidity and the relative production of bacterioplankton and phytoplankton // Hydrobiol. 1997. V. 353. N 1. P. 1–18.
12. Hojerslev N.K. On the origin of yellow substance in marine environment // Rap. Inst. Fysiks Oceanogr. Copenhagen, 1980. N 42. P. 57–81.
13. Лопатин В.Н., Анонасенко А.Д., Щур Л.А. Биофизические основы оценки состояния водных экосистем (теория, аппаратура, методы, исследования). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. 353 с.
14. Анонасенко А.Д., Лопатин В.Н., Филимонов В.С., Щур Л.А. Некоторые возможности контактных оптических методов для исследования водных экосистем

- // Изв. РАН. Физ. атмосф. и океана. 1998. Т. 34. № 5. С. 721–726.
15. *Кленин В.И., Щеголев С.Ю.* Определение размера и показателя преломления частиц из спектра мутности дисперсных систем // Оптика и спектроскопия. 1971. Т. 31. Вып. 5. С. 794–802.
16. *Шифрин К.С.* Введение в оптику океана. Л.: Гидрометеониздат, 1983. 278 с.
17. *Сидько Ф.Я., Анонасенко А.Д., Васильев В.А.* Спектрофотометрический метод определения концентрации хлорофилла фитопланктона // Гидробиол. ж. 1989. Т. 25. № 5. С. 66–71.
18. *Poglazova M.N., Mitskevich I.N. & Kuzhinovsky V.A.* A spectrofluorimetric method for the determination of total bacterial counts in environmental samples // J. Microbiol. Methods. 1996. V. 24. N 3. P. 211–218.

*A.D. Aponasenko, L.A. Schure, P.V. Postnikova, V.S. Filimonov, V.N. Lopatin.* **Role of organo-mineral detritus in microbial food web.**

Effect of organomineral suspension on development of plankton community which are included in microbial food web has been studied in the laboratory and in the field. In the course of the model experiment it was found that in samples with adding suspension the chlorophyll concentration ( $C_{chl}$ ) increase runs more intensively and for the longer time period. Increase of  $C_{chl}$  in the control sample runs up to 67 days with the following going out to the stationary level at a maximum value of 220 mkg/l. In samples with adding a 100 mg/l suspension, the stationary level was not reached for the 80 days of the experiment and the maximum chlorophyll concentration made 520 mkg/l. In field studies it was ascertained that all the parameters related to production characteristics of bacterioplankton as well as to organic matter adsorbed on mineral suspension greatly influence the production characteristics of phytoplankton. The multiplicative model of dependence of a primary production from primary factors of environment: the content of chlorophyll, specific coefficient of light absorption by the dissolved organic matter, content of adsorbed organic matter, bacterial production and destruction, mean size of phytoplankton cells is offered. It would follow from this model that if bacterioplankton production increases twice (at other parameters constant) then primary production will be 2.5 times larger in the Khanka lake, 1.9 times in the Yenisei river and 1.4 times in Krasnoyarsk water storage.