

Правительство Вологодской области
ГОУ ВПО «Вологодский государственный педагогический университет»
Вологодская лаборатория ФГНУ «ГосНИОРХ»
Вологодское отделение гидробиологического общества РАН
НП «Научный центр экологических исследований»

**Водные и наземные экосистемы:
проблемы и перспективы исследований**

Материалы Всероссийской конференции с международным участием,
посвященной
70-летию кафедры зоологии и экологии ГОУ ВПО
«Вологодский государственный педагогический университет» и
35-летию Вологодской лаборатории – филиала ФГНУ «Государственный научно-
исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства»

**ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ:
ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ И ПРОБЛЕМЫ
ПОДДЕРЖАНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ**

Proceedings of the Conference
**«Aquatic and overland ecosystems:
problems and perspectives of researches»**

**AQUATIC ECOSYSTEMS:
TROPIC LEVELS AND THE PROBLEMS
OF BIODIVERSITY CONSERVATION**

24–28 ноября 2008 г.
Вологда, Россия

1395562

Вологда 2008

ИССЛЕДОВАНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА В СВЯЗИ С ОЦЕНКОЙ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. М. Минеева

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, п. Борок, mineeva@ibiw.yaroslavl.ru

Шекснинское водохранилище образовано в 1963 г. перекрытием русла р. Шексны, входит в состав Волго-Балтийского водного пути и формирует собственную одноименную ветвь волжской системы. В пределах водохранилища выделяют участки, различающиеся по морфометрии и гидрологии: р. Ковжа белозерская, Белое озеро, площадь которого 1284 км², и 120-км отрезок площадью 381 км² от истока р. Шексны до плотины Шекснинской ГЭС [1]. Расположенное в регионе с относительно небольшой плотностью населения, оно испытывает меньшую антропогенную нагрузку по сравнению с водохранилищами волжского каскада [2].

Как и в других крупных водоемах, основной запас органического вещества в экосистеме Шекснинского водохранилища формируется за счет фотосинтеза планктонных водорослей. Это определяет экологическую значимость сообщества, функциональная, средообразующая и индикаторная роль которого хорошо известна. В гидроэкологических исследованиях для характеристики развития и функционирования фитопланктона используют содержание основного пигмента зеленых растений хлорофилла *a* (Хл) и интенсивность фотосинтеза (A_{max}), которые служат также маркерами трофического состояния водоема. Основу оценки общей биологической продуктивности экосистемы составляет интегральная (под м²) первичная продукция (ΣA), которая во многих водоемах связана с рыбопродуктивностью [3].

Исследования первичной продукции планктона Шекснинского (Череповецкого) водохранилища периодически велись с первых лет его существования [1, 4] вплоть до 2007 г. Цель настоящей работа – на основе продукционных характеристик фитопланктона оценить современное состояние и проследить тенденции многолетних изменений экосистемы водохранилища. Сбор материала проводили на 10–13 станциях Белого озера и 6–10 станциях речной части. Фотосинтез измеряли скляночным методом в его кислородной модификацией; пробы экспонировали 24 ч в палубном инкубаторе с заборной водой при близких к оптимальным световых условиях. Хлорофилл определяли стандартным методом [5] и рассчитывали по уравнению [6].

Интенсивность и масштабы первичного продуцирования в пресноводной экосистеме определяются действием и взаимодействием биотических и абиотических факторов. Фотосинтез в первую очередь зависит от развития фитопланктона, показатель которого – содержание Хл по наблюдениям 1990-х и 2007 г. остался в тех же пределах, что и в 1970-е гг. (табл. 1). При этом средние для отдельных сроков концентрации пигмента, по-прежнему свидетельствующие о мезотрофном состоянии водоема, стали несколько выше. Последнее отражает тенденцию к повышению трофии водохранилища. Заметим, что по данным Л. Г. Корневой в 1990-е гг., по сравнению с 1970-ми, при неизменной суммарной биомассе фитопланктона существенно изменился его видовой и размерный состав, что обусловило заметный рост общей численности за счет развития мелкоклеточных форм [1].

Из абиотических факторов на обилие и функционирование водорослей наиболее заметное влияние оказывает обеспеченность энергетическими ресурсами – элементами минерального питания и светом. Содержание общего азота и общего фосфора в водохранилище в середине 1990-х гг. осталось на том же уровне, что и 20 лет назад, составляя в среднем 0.52–0.63 мг/л TN и 51–69 мкг/л TP [1]. Однако связь между хлорофиллом и биогенами, нашедшая отражение в разработке трофических шкал для озерных водоемов [7], не всегда прослеживается в водохранилищах (в частности – волжских [2]) и не выявляется в Шекснинском. При расчете парной регрессии между Хл и TN, TP, TN/TP по сезонным данным 1976–1977 гг. коэффициент детерминации $r^2 < 0.10$. При введении в регрессионную модель нескольких переменных (TN, TP, TN/TP, прозрачность, цветность) r^2 увеличивается до 0.40, что свидетельствует о заметном влиянии на фитопланктон условий подводного светового режима, являющихся ключевыми для фотосинтетических процессов.

Глубина фотосинтезирующего слоя (проникновение 1% поступающей на поверхность суммарной солнечной радиации) в водохранилище в среднем составляет 2.67±0.09 м и в 2.4 раза превосходит величину прозрачности. Фотический слой полностью подвержен перемешиванию. По классификации С. П. Китаева [3] водохранилище попадает в разряд олигофотобатных или «оптически очень мелководных». В общем объеме водной массы эвфотная зона в среднем занимает около 36%, при этом световое голодание фитопланктона соответственно оценивается довольно высокой величиной 64%.

Содержание хлорофилла, фотосинтез и деструкция органического вещества в Шекснинском водохранилище (над чертой – пределы, под чертой – среднее со стандартной ошибкой)

Период наблюдения	Хл, мкг/л		A_{max} , мг O_2 /(л·сут)		R , мг O_2 /(л·сут)	
	1	2	1	2	1	2
1976, V	<u>3.5–13.7</u>	<u>3.9–11.1</u>	<u>0.54–1.61</u>	<u>0.38–0.69</u>	<u>0.08–0.47</u>	<u>0.03–0.36</u>
	7.4±0.8	7.5±0.5	1.06±0.19	0.56±0.10	0.17±0.08	0.19±0.21
VIII	<u>2.5–9.8</u>	<u>0.6–5.8</u>	<u>0.54–1.61</u>	<u>0.44–1.60</u>	<u>0.28–1.07</u>	<u>0.10–0.96</u>
	5.6±0.5	2.6±0.3	1.20±0.23	0.91±0.12	0.81±0.16	0.49±0.09
X	<u>1.7–9.2</u>	<u>2.2–7.6</u>	<u>0.21–0.92</u>	<u>0.08–0.42</u>	<u>0.11–0.29</u>	<u>0.02–0.28</u>
	4.0±0.9	4.9±0.5	0.47±0.12	0.22±0.03	0.15±0.05	0.09±0.03
1977, V	<u>5.1–12.0</u>	<u>2.2–10.0</u>	<u>0.91–1.50</u>	<u>0.14–1.31</u>	<u>0.38–0.70</u>	<u>0.19–0.86</u>
	7.6±0.4	5.6±0.5	1.23±0.12	0.92±0.13	0.54±0.08	0.50±0.07
VI	<u>1.9–7.1</u>	<u>0.2–6.4</u>	<u>0.60–1.50</u>	<u>0.32–1.07</u>	<u>0.43–0.78</u>	<u>0.04–0.82</u>
	4.0±0.4	2.5±0.5	1.03±0.16	0.67±0.08	0.59±0.06	0.26±0.08
VII–VIII	<u>2.0–10.9</u>	<u>4.3–11.8</u>	<u>1.27–2.54</u>	<u>0.23–3.59</u>	<u>0.07–0.72</u>	<u>0.14–0.74</u>
	4.9±0.7	7.1±0.6	1.73±0.23	1.37±0.30	0.43±0.10	0.40±0.07
IX	<u>3.2–16.4</u>	<u>3.7–13.8</u>	<u>0.24–0.91</u>	<u>0.39–0.96</u>	<u>0.26–0.40</u>	<u>0.26–0.82</u>
	6.8±1.0	8.1±0.9	0.59±0.15	0.67±0.07	0.19±0.08	0.48±0.08
X	<u>3.1–14.4</u>	<u>5.4–19.1</u>	<u>0.26–0.52</u>	<u>0.05–0.81</u>	<u>0.04–0.16</u>	не улавл
	8.4±1.2	8.6±1.1	0.39±0.05	0.43±0.08	0.07±0.03	–
1994, VIII	<u>3.2–9.9</u>	<u>3.0–18.1</u>	<u>0.32–1.82</u>	<u>0.30–1.79</u>	<u>0.14–0.77</u>	<u>0.13–0.75</u>
	6.5±0.8	8.1±1.1	0.74±0.12	0.81±0.11	0.31±0.05	0.34±0.05
1995, V	<u>5.7–12.8</u>	<u>3.9–13.0</u>	<u>0.18–3.28</u>	<u>0.22–1.67</u>	<u>0.20–0.83</u>	<u>0.17–0.30</u>
	9.5±1.7	8.1±1.0	1.31±0.24	0.86±0.15	0.36±0.06	0.23±0.02
VII	<u>5.4–21.5</u>	<u>7.2–22.1</u>	<u>1.14–4.48</u>	<u>1.51–4.63</u>	<u>0.23–0.90</u>	<u>0.30–0.92</u>
	14.3±1.4	12.4±2.0	3.00±0.28	2.59±0.42	0.60±0.06	0.52±0.08
2007, VIII	<u>3.4–14.0</u>	<u>3.9–21.8</u>	<u>0.44–1.44</u>	<u>0.27–1.71</u>	<u>0.08–0.70</u>	<u>0.08–1.14</u>
	8.3±1.0	8.7±1.3	0.95±0.09	0.74±0.11	0.39±0.07	0.43±0.08

Примечание: здесь и в табл. 2, 3: 1 – речная часть, 2 – Белое озеро.

Сезонные изменения фотосинтеза, не претерпевшие каких-либо изменений за годы существования водохранилища [1, 4], характеризуются нарастанием A_{max} от весны к лету и резким снижением осенью. В сезонном цикле величины A_{max} изменяются на порядок (табл. 1). Более высокие A_{max} в 1990-х гг., полученные расчетным путем по концентрациям Хл и ассимиляционному числу, вероятнее всего отражают потенциальную продуктивность альгоценозов, которая не всегда реализуется *in situ*. Диапазон наиболее часто встречаемых значений A_{max} ограничен 1 мг O_2 /(л·сут) и типичен для мезотрофных вод. Интегральная первичная продукция (ΣA), рассчитанная по максимальному фотосинтезу и прозрачности воды [8], повторяет тенденции временных и пространственных изменений A_{max} (табл. 2). Из рассматриваемых факторов среды наибольшее влияние на A_{max} и ΣA оказывают температура воды и содержание общего фосфора, а на ΣA – еще прозрачность и поступление солнечной радиации.

Таблица 2

Сезонные изменения первичной продукции и деструкции органического вещества в Шекснинском водохранилище (средние со стандартной ошибкой)

Период наблюдения	ΣA , г O_2 /(м ² ·сут)		ΣR , г O_2 /(м ² ·сут)		$\Sigma A/\Sigma R$	
	1	2	1	2	1	2
1976, V	1.15±0.28	0.59±0.10	0.55±0.26	0.65±0.17	2.09	0.91
VII	0.94±0.15	0.95±0.13	2.66±0.52	2.00±0.37	0.35	0.48
X	0.41±0.10	0.15±0.04	0.51±0.16	0.36±0.14	0.80	0.42
Среднее	0.84±0.13	0.57±0.08	1.24±0.33	1.04±0.20	0.68	0.55
1977, V	1.38±0.19	1.09±0.20	1.78±0.25	2.04±0.29	0.77	0.53
VI	0.85±0.19	0.80±0.13	1.94±0.20	1.07±0.33	0.44	0.75
VII	2.00±0.27	-	1.41±0.34	-	1.42	-
VIII	1.08±0.23	0.76±0.15	-	1.65±0.28	-	0.46
IX	0.75±0.21	0.51±0.09	0.63±0.26	1.70±0.37	1.19	0.30
X	0.41±0.08	0.29±0.07	0.24±0.09	не улавл.	1.71	-
Среднее	1.07±0.12	0.73±0.07	1.15±0.16	1.39±0.16	0.93	0.52

Анализ многолетних данных показывает, что интенсивность фотосинтеза, которая по данным радиоуглеродного метода в 1964 г. составляла 0.004–0.09 мг С/(л·сут) в Белом озере и 0.05–0.29 мг С/(л·сут) в речной части [4], существенно возросла в 1977 г. (соответственно до 0.05–0.30 и 0.12–0.36 мг С/(л·сут)). На протяжении трех последующих десятилетий фотосинтез фактически не изменился: при пересчете на единицы углерода, в 1994–1995 гг. [1] и 2007 г. A_{max} в среднем для водоема составляет 0.22–0.39 мг С/(л·сут).

Значимой эколого-физиологической характеристикой фитопланктона, а также функционального состояния экосистемы является соотношение интенсивности продукционных и деструкционных процессов. Скорость окисления органического вещества (ОВ) – деструкция (R) в среднем в 2–3.3 раза ниже скорости его новообразования. Диапазон наиболее часто встречаемых значений R ограничен 0.5 мг O_2 /(л·сут), максимальные не превышают 1 мг O_2 /(л·сут). Деструкционные процессы сопряжены с продукционными, что свидетельствует об интенсивном использовании автохтонного ОВ планктоном. Из приведенного ниже уравнения следует, в среднем биологическому окислению подвергается около 28% суточной продукции фотосинтеза в единице объема воды, а вклад аллохтонного ОВ, отражаемый свободным членом, невелик:

$$R = 0.10 + 0.28 A_{max}, r = 0.45, F = 24.6$$

Интегральная деструкция ОВ (ΣR) в 1.3–2.3 раза выше первичной продукции. В Белом озере отношение $\Sigma A/\Sigma R$ постоянно <1 , в речной части оно более изменчиво, и в отдельные периоды >1 (табл. 2). Отрицательная направленность баланса ОВ ($\Sigma A/\Sigma R < 1$), присущая водоемам с низкой продуктивностью, в то же время свидетельствует об интенсивно идущих процессах самоочищения. В основе же превышения ΣR над ΣA лежит соотношение объемов водной толщи, в которых протекают оба процесса. При отсутствии термической и кислородной стратификации при небольших глубинах скорость деструкции остается постоянной от поверхности до дна, а вертикальный профиль фотосинтеза ограничен эвфотной зоной. Направленность баланса ОВ меняется в ходе сезонной сукцессии в зависимости от ее этапов, физиологического состояния альгоценозов, влияния внешних факторов. Индекс зрелости $\theta = \lg \Sigma R/\Sigma A$ [9] характеризует смену сукцессионного состояния сообщества от «молодого» весной (речная часть в мае 1976 г., $\theta = -0.3$) через чередующиеся в течение сезона «развитое» и «равновесное» ($\theta = -0.2$ – $+0.5$). Средние за сезон индексы зрелости характеризуют сообщества речного участка как более ранние «равновесные» ($\theta = 0.05$ – 0.17), сообщества Белого озера – более поздние «развитые» ($\theta = 0.25$ – 0.28). По-видимому, проточность в данном случае выступает фактором, поддерживающим более раннюю функциональную стадию, тогда как замедленный водообмен озеровидных расширений способствует достижению более позднего этапа.

Располагая данными по первичной продукции и суммарной деструкции, можно оценить не только автохтонную продукцию и траты на дыхание, но и их сумму или общий поток энергии (energy flow, EF), проходящий через экосистему [10]. Этот показатель в Шекснинском водохранилище незначительно меняется в течение вегетационного сезона. Средняя величина EF составляет 0.03 ± 0.002 МДж/(м²·сут), что в 2.5–3 раза ниже, чем в более южных и более трофных волжских водохранилищах. Судя по соотношению максимальной и минимальной (резистентной [11]) величин EF , равному 81, экосистема Шекснинского водохранилища обладает более высокой устойчивостью, чем, в частности, экосистемы Рыбинского и Горьковского водохранилищ, где это отношение значительно выше.

Таблица 3

Количество органического вещества (10³ т С), образованного за счет первичной продукции и окисленного при деструкции планктона за вегетационный сезон на разных участках водохранилища

Год	Первичная продукция						Деструкция					
	за сутки		за сезон		% суммарной		за сутки		за сезон		% суммарной	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1976	0.22	0.01	43.6	19.1	69.5	30.5	0.39	0.14	77.3	28.3	73.2	26.8
1977	0.27	0.12	53.2	24.6	68.4	31.6	0.50	0.14	99.9	27.4	78.5	21.5

К особенностям крупных водохранилищ относится наличие участков (плесов), которые различаются морфометрией, водным режимом, биологической продуктивностью. Расчеты общего количества ОВ, создаваемого за счет фотосинтеза фитопланктона и окисляемого при деструкции, показывают, что основная масса ОВ образуется и разрушается в пределах обширных по площади акваторий. Для Шекснинского водохранилища это – Белое озеро (табл. 3). Суммарная за вегетационный сезон (май – октябрь) первичная продукция в водохранилище составляет 45.4 г С/м².

Таким образом, показатели продукционного процесса свидетельствуют об устойчивом функционировании экосистемы Шекснинского водохранилища и его сохраняющемся мезотрофном состоянии.

Работа поддержана грантом РФФИ № 08-04-00384.

ЛИТЕРАТУРА

1. Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища / Под ред. Литвинова А. С. Ярославль: ЯГТУ, 2002. 368 с.
2. Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
3. Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
4. Марголина Г. Л. Процессы образования и распада органического вещества в воде Череповецкого водохранилища в первые два года его существования // Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967. С. 32–38.
5. SCOR–UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // Monographs on Oceanographic Methodology. Paris: UNESCO, 1966. P. 9–18.
6. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. 1975. Bd 167. P. 191–194.
7. Carlson R. E. A trophic state index for lakes // Limnol. Oceanogr. 1977. V. 22, № 2. P. 361–369.
8. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
9. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Сукцессия морских планктонных сообществ // Океанология. 1983. Т. 23, вып. 4. С. 633–639.
10. Одум Ю. Экология. Т.1. М.: Мир, 1986. 328 с.
11. Uechlinger U., Naegeli M. Ecosystem metabolism, disturbance and stability in a prealpine gravel bed river // J. North Amer. Benthol. Soc. 1998. V. 17, № 2. P. 165–178.