

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Минеева Наталья Михайловна

доктор биологических наук,
главный научный сотрудник
лаборатории альгологии

Института биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН



Биологическая продуктивность – способность организмов производить в процессе своей жизнедеятельности органическое вещество (ОВ). Основу биологической продуктивности водных экосистем составляет продукция автотрофных организмов (водорослей и высших водных растений) или первичная продукция (ПП).

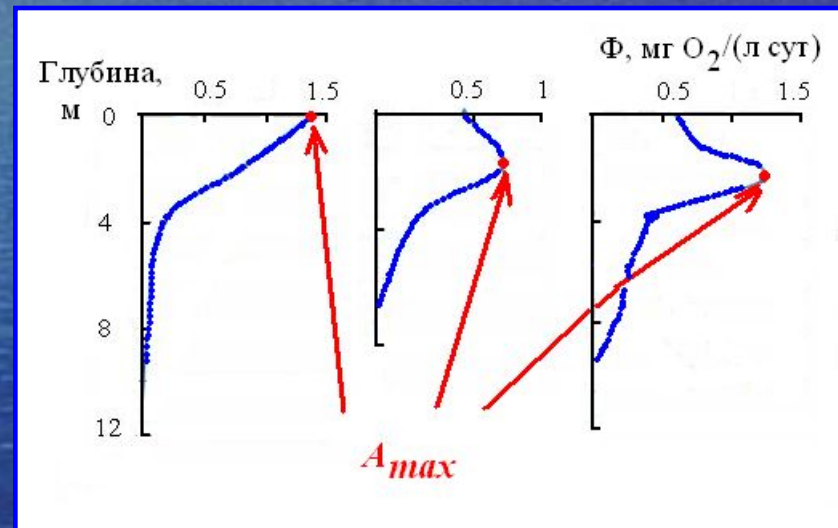
Первичная продукция (*primary production*) – скорость, с которой в ходе фотосинтеза растения преобразуют лучистую энергию Солнца в автохтонное ОВ.

Автохтонное ОВ, вместе с поступающим в водоем извне аллохтонным ОВ, составляет материальную и энергетическую основу для всех последующих этапов продукционного процесса в водоеме.

Небольшая часть автохтонного ОВ в водной экосистеме создается еще за счет бактериального хемосинтеза, в ходе которого используются простые химические соединения (метан, водород, сероводород, аммиак, закисные соединения железа и др.).

- **Валовая первичная продукция (ВП)** или истинный фотосинтез – общее количество автохтонного ОВ, образованного организмами-продуцентами за определенный отрезок времени (час, сутки, год).
- **Деструкция или дыхание (Д)** – количество ОВ, израсходованного за определенный отрезок времени на обменные процессы всеми организмами планктона (бактериями, простейшими, грибами, водорослями, зоопланктоном).
- **Чистая продукция (ЧП)** – разница между валовым фотосинтезом и дыханием (деструкцией) всего планктона.
- **Эффективная продукция (ЭП)** – разница между валовым фотосинтезом и собственным дыханием фитопланктона.

Вертикальный профиль фотосинтеза – изменение скорости фотосинтеза с глубиной в зависимости от проникновения света в толщу воды.



Максимальный фотосинтез (A_{max}) – скорость фотосинтеза в области светового насыщения

Интегральная первичная продукция (ΣA) - количество автохтонного ОВ, образованного при фотосинтезе под кв.м водной поверхности за единицу времени. Для расчетов ΣA используют световые зависимости фотосинтеза.

Интегральная деструкция (ΣR) - количество ОВ, израсходованное на дыхание планктона под кв.м водной поверхности за единицу времени.

Баланс ОВ – отношение $\Sigma A/\Sigma R$.

Если величина $\Sigma A/\Sigma R > 1$, это указывает на автотрофный характер функционирования экосистемы.

Величина $\Sigma A/\Sigma R < 1$ указывает на гетеротрофный характер функционирования.

- **Фотосинтетически активная радиация (ФАР)** – поглощаемая при фотосинтезе световая энергия близкая к видимой части солнечного спектра (380–700 нм) и составляющая около половины суммарного энергетического потока.
- **Эвфотная (фотическая) зона или трофогенный слой** – освещенный слой воды, в котором происходят фотосинтетические процессы. За нижнюю границу эвфотной зоны принимают глубину проникновения 1% солнечной энергии, поступающей на поверхность водоема. Глубина эвфотной зоны в 2–3 раза превышает прозрачность воды.

Скляночный метод (метод «светлых» и «темных» склянок) чаще всего используют при определении подводного фотосинтеза.

Склянки объемом 100–200 мл с притертыми пробками заполняют природной водой и экспонируют или в водоеме на специальных буйках, или в проточном инкубаторе на палубе судна.

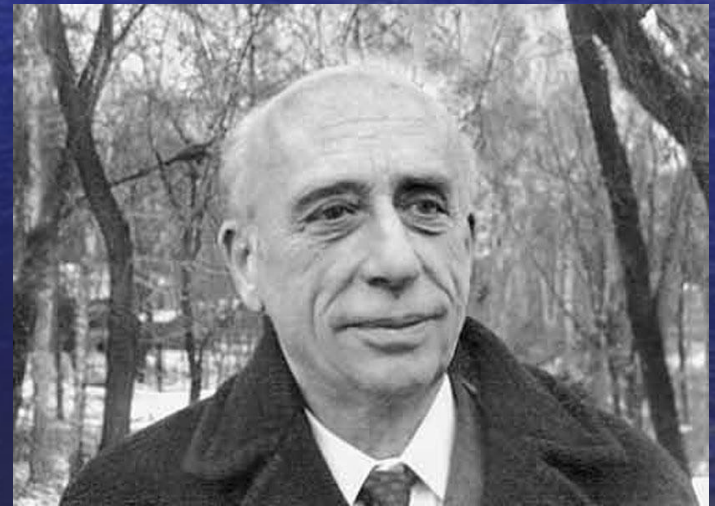
«Светлые» склянки располагают на нескольких глубинах в пределах эвфотной зоны, по 2–3 склянки на каждой глубине.

«Темные» склянки (также 2–3) помещают в мешочки из светонепроницаемого материала.

Кислородный скляночный метод

в конце XIX – начале XX в. независимо друг от друга начали использовать исследователи разных стран.

В нашей стране первые систематические определения фотосинтеза этим методом были выполнены в 1932 г. на подмосковных озерах в Косино одним из основателей продукционной гидробиологии Г.Г. Винбергом.



Кислородный скляночный метод

основан на измерении прироста концентрации растворенного O_2 за счет фотосинтеза водорослей на свету и убыли O_2 за счет дыхания планктона в темноте. Склянки заполняют водой и сразу же определяют концентрацию O_2 в контроле (К), а после экспозиции – в «светлых» (С) и «темных» (Т) склянках. По разнице содержания O_2 рассчитывают валовую (ВП), чистую (ЧП) продукцию и деструкцию (Д):

$$ВП = С - Т$$

$$ЧП = С - К$$

$$Д = К - Т$$

Радиоуглеродный скляночный метод

основан на регистрации излучения изотопа С-14, ассимилированного водорослями при фотосинтезе.

Метод предложен норвежским гидробиологом Е. Стиман-Нильсеном и опробован им в 1950 г. в океанической экспедиции на экспедиционном судне «Галатейя». На пресных водоемах изотопный метод впервые использовали С.И. Кузнецов и Ю.И. Сорокин в 1953–1954 гг., В. Роде в 1955 г.

В склянку с пробой воды вносят раствор меченого Na_2CO_3 или NaHCO_3 . После экспозиции пробу фиксируют формалином и фильтруют через мембранный фильтр с диаметром пор 1–1.5 мкм. Определяют радиоактивность планктона на фильтре с помощью соответствующей аппаратуры. Скорость фотосинтеза за время экспозиции (A , *assimilation*, мг С/л) рассчитывают по формуле:

$$A = r / r_1 \times C$$

где C – содержание общей углекислоты в воде (мг С/л),
 r – радиоактивность, накопленная фитопланктоном за экспозицию,
 r_1 – радиоактивность рабочего раствора.

Определять фотосинтез без экспонирования проб в замкнутом объеме позволяют

балансовый, флуоресцентный и расчетный методы.

Балансовый метод основан на учете временного хода показателей, связанных с процессами метаболизма в водной экосистеме (чаще O_2 или CO_2). Метод разработан С.В. Бруевичем на морских водоемах и модифицирован Г. Одумом для водотоков.

Первичную продукцию рассчитывают по уравнению:

$$dC/dt = A - R + k_2 \times (C_t - C_s) + c$$

где C – концентрация газа, t – время, A – валовый фотосинтез,

R – дыхание, k_2 – коэффициент атмосферной реэрации,

C_t – концентрация газ в период наблюдения,

C_s – насыщающая концентрация газа,

c – изменение содержания газа за счет приточности.

Флуоресцентный метод основан на зависимости между скоростью выделения кислорода (или фиксации углекислоты) и поглощенной световой энергией.

Использование энергии света в фотохимических реакциях фотосинтеза связано с переменной флуоресценцией – увеличением интенсивности свечения хлорофилла при блокировании ЭТЦ специфическим ингибитором.

Фотосинтез (dO_2/dt) рассчитывают по уравнению:

$$dO_2/dt = C_{\text{хл}} \times M \times F/F_{\text{max}}$$

где $C_{\text{хл}}$ – концентрация хлорофилла в пробе,

F – стандартный уровень флуоресценции фитопланктона в пробе,

F_{max} – уровень флуоресценции в присутствии ингибитора,

M – поправка на изменение интенсивности света с глубиной.

Расчетный метод позволяет оценить фотосинтез (Φ) по концентрации хлорофилла *a* ($C_{\text{хл}}$)

$$\Phi = C_{\text{хл}} \times \text{САЧ}$$

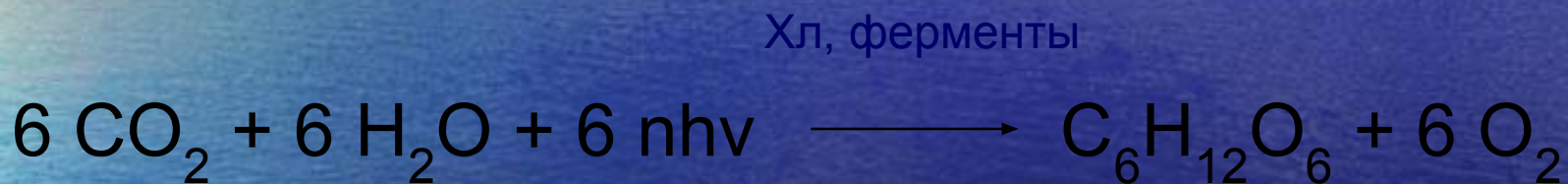
САЧ – суточное ассимиляционное число или фотосинтез на единицу содержания Хл *a*.

Фотосинтез и деструкцию, полученные всеми перечисленными методами, выражают в мг $\text{O}_2/(\text{л} \times \text{сут})$ или в мг $\text{C}/(\text{л} \times \text{сут})$.

Для перехода от одних единиц к другим используют множитель 0.32 мг $\text{C}/\text{мг O}_2$.

Водоросли относятся к СЗ-растениями, осуществляющим фотосинтез по циклу Кальвина.

В обобщенном виде фотосинтез описывается простым уравнением:



В действительности это сложный цикл биохимических и фотохимических реакций, в ходе которых происходит фотолиз воды, образуется кислород и углеводы.

1. Зеленые пигменты **хлорофиллы**.

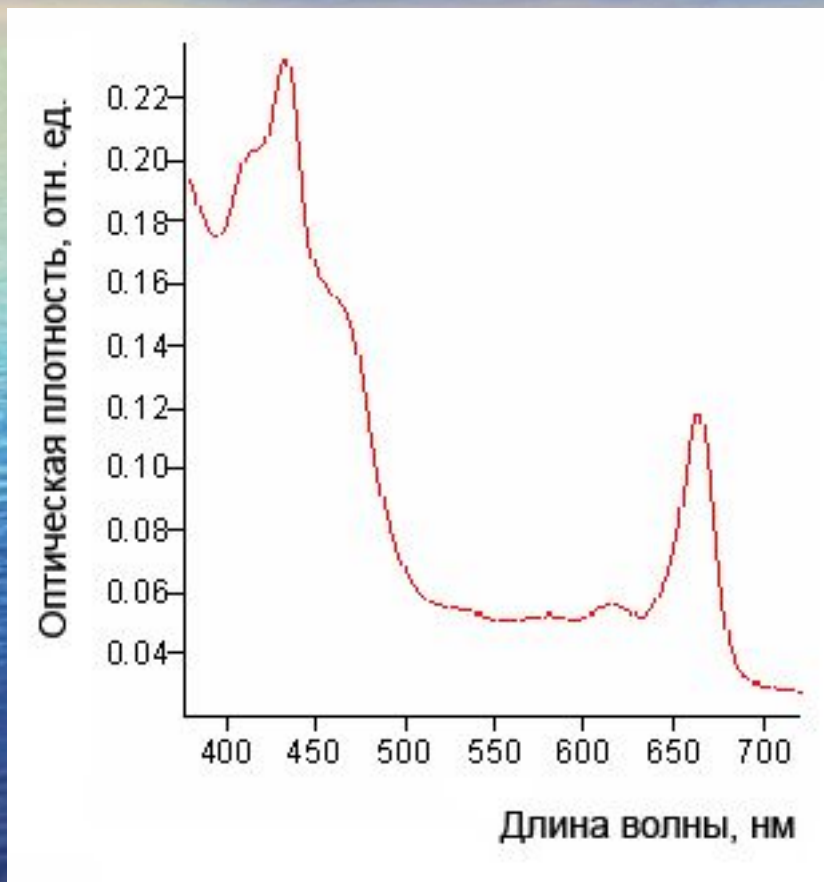
Основной пигмент фотосинтеза **Хл а** содержится в клетках всех зеленых растений.

Дополнительные **хлорофиллы *b, c, d*** имеют систематическую принадлежность.

2. Желтые пигменты – **каротиноиды** подразделяются на каротины и ксантофиллы. Состав каротиноидов специфичен.

3. **Фикобилины** (синие пигменты *фикоцианины*, красные *фикоэритрины*, пурпурные *аллофикоцианины*) найдены у синезеленых, красных и криптофитовых водорослей.

Пигменты поглощают и транспортируют световую энергию, необходимую для фотосинтеза.



Хл а поглощает синий и красный свет в узком диапазоне длин волн.

Каротиноиды поглощают свет в синей области,

Фикобилины поглощают свет в зеленой и желтой областях спектра.

Спектр поглощения хлорофилла и каротиноидов в ацетоновом экстракте

Хл *b*, Хл *c*, каротиноиды, фикобилины играют роль дополнительных светосборщиков.

Они передают поглощенную световую энергию Хл *a*, способствуя более полному использованию всего видимого спектра.

Каротиноиды выполняют еще и светозащитную и стабилизирующую функции, предохраняя хлорофилл от фотоокисления.

Состав зеленых пигментов (Хл) и фикобилинов (Фб) у водорослей разных отделов

Отдел водорослей	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл <i>c</i>	Хл <i>d</i>	Фб
Зеленые, Эвгленовые, Харовые	+	+			
Желтозеленые, Рафидофитовые	+		+		
Диатомовые, Золотистые Динофитовые, Бурые,	+		+		
Криптофитовые	+		+		+
Синезеленые	+				+
Красные	+			+	+

Состав желтых пигментов у водорослей разных отделов

Отдел водорослей	Каротиноиды
Синезеленые	ϵ -каротин, эхиненон, миксоксантофилл, кетокаротиноиды, осциллаксантин
Диатомовые	ϵ -каротин, диадиноксантин диатоксантин, фукоксантин
Зеленые	α -, β -, γ -каротины, лютеин, виолаксантин, неоксантин, криптоксантин, зеаксантин
Золотистые	каротин, диадиноксантин, диатоксантин, фукоксантин
Эвгленовые	каротин, лютеин, виолаксантин, неоксантин
Динофитовые, криптофитовые	каротин, диадиноксантин, перидинин, фукоксантин

Большая часть автохтонного ОВ в крупных пресноводных водоемах создается за счет фотосинтеза фитопланктона.

Альгоценозы состоят из мелких организмов с высокой оборачиваемостью биомассы. Отбор регулируется выносом клеток, их оседанием и выеданием.

Животные-фитофаги, наряду с физической средой, регулируют потоки питательных веществ, необходимых для водорослей.

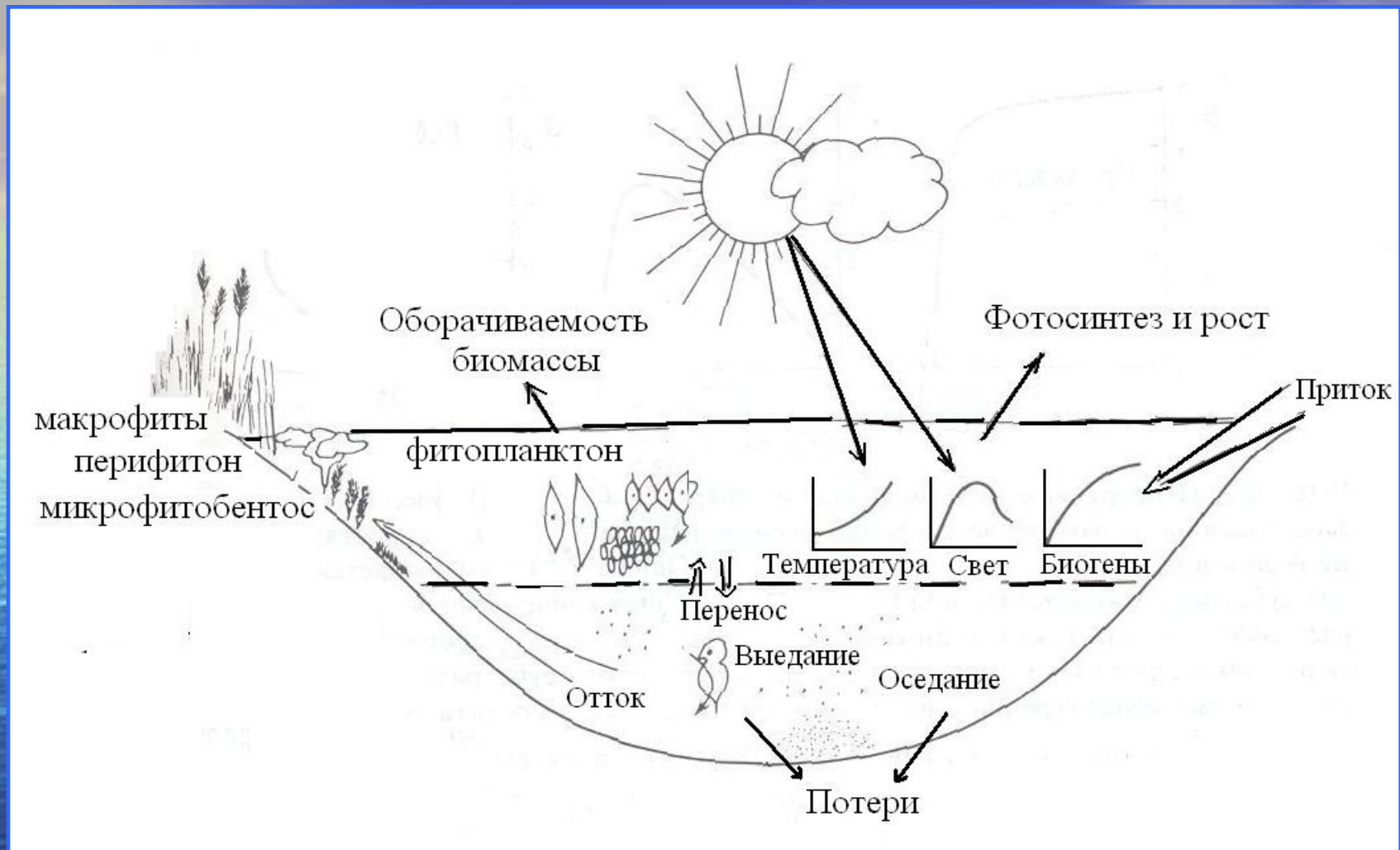


Схема формирования и трат первичной продукции в водной экосистеме (по: Страшкраба, Гнаука, 1989)

Основные абиотические факторы среды, регулирующие фотосинтез

21

- Температура
- Условия перемешивания
- Свет
- Минеральное питание

Влияние фактора можно представить в виде одновершинной кривой.

Схема влияния факторов на развитие фитопланктона по:
<http://www.grandars.ru/shkola/geografiya/ekologicheskie-factory.html>



Восходящий участок кривой соответствует низкой обеспеченности ресурсом или лимитированию процесса. Плато соответствует насыщению или оптимальным условиям. Нисходящий участок соответствует ингибированию процесса избытком ресурса.

От первичной продукции (ПП) зависит рыбопродуктивность водоемов, которая примерно втрое превосходит вылов рыб.

Вылов (Y) можно рассчитать по уравнению, приведенному В.В. Бульоном и Г.Г.Винбергом (1981):

$$Y = 1.8 \times 10^{-3} \times \text{ПП}$$

Для Мирового океана вылов составляет 0.01–0.02% от продукции фитопланктона, для озер, водохранилищ и внутренних морей – 0.1–0.3%, для прудов – 0.5–2%.

Показатели первичной продукции используют для оценки трофического статуса водоемов

Трофический тип	Хл, мкг/л	Ф, мг С/(л·сут)	Интегральная ПП	
			г С/(м ² ·сут)	г С/(м ² ·год)
Олиготрофный	<1	< 0.03	< 0.2	<30
Мезотрофный	1–10	0.03–0.3	0.2–0.7	30–100
Эвтрофный	10–100	0.3–3.0	0.7–2.0	100–300
Гиперэвтрофный	>100	>3.0	>2.0	>300



В настоящее время на крупнейшей реке Европы – Волге создано 9 крупных равнинных водохранилищ. 8 из них образуют непрерывный каскад.

Характеристика водохранилищ Волги

Водохранилище	Объем, км ³	Площадь, км ²	Глубина, м	K _{вод} , год ⁻¹	K*	Трофия по Хл**
Иваньковское	1.12	327	3.4	7.9	1.90	Э
Угличское	1.25	249	5.0	9.8	1.68	М
Рыбинское	25.42	4550	5.6	1.4	0.75	УЭ
Горьковское	8.82	1591	5.5	6.0	1.68	Э
Чебоксарское	13.85	2270	6.1	20.9	1.99	Э
Куйбышевское	58.0	6450	8.9	4.2	1.44	УЭ
Саратовское	12.87	1830	7.3	19.1	1.69	М
Волгоградское	31.5	3120	10.1	8.0	1.48	М

Водохранилища различаются морфометрией, интенсивностью водообмена (K_{вод}), проточностью, объемом боковых поступлений, степенью антропогенной нагрузки, трофическим статусом.

* Показатель антропогенной нагрузки по: Frumin, 2002

$$K = -0.97 + 0.90 \lg PD$$

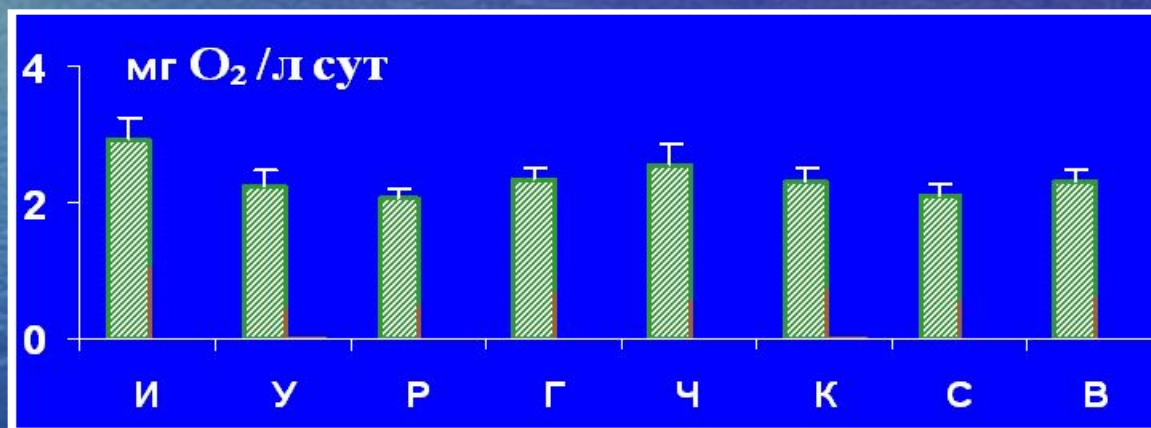
PD - плотность населения прибрежной зоны, чел./км²

** М – мезотрофные <10 мкг/л

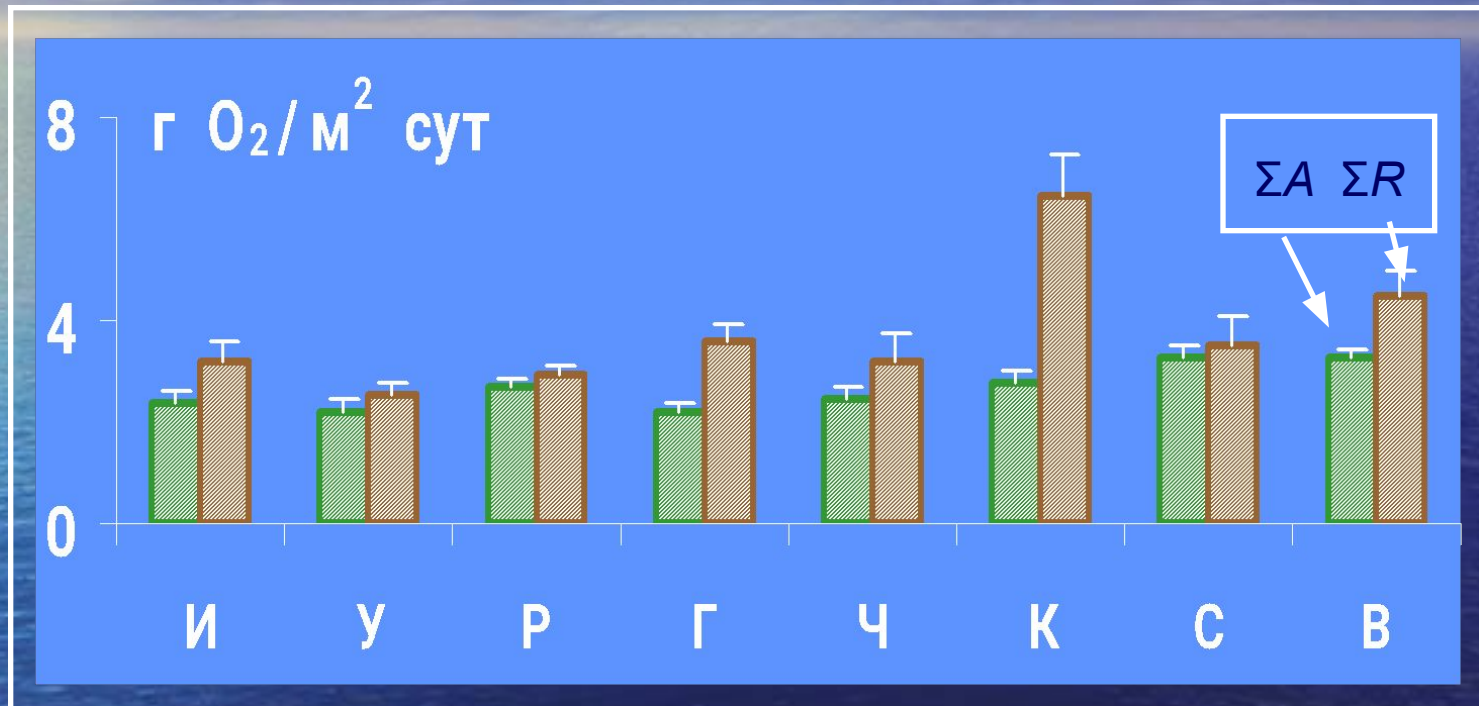
УЭ – умеренно эвтрофные 10–15 мкг/л,

Э – эвтрофные >15 мкг/л Хл *a*

Водохранилища Волги характеризуются высокой скоростью фотосинтеза в среднем 2.1 - 2.9 мг O₂/л сут



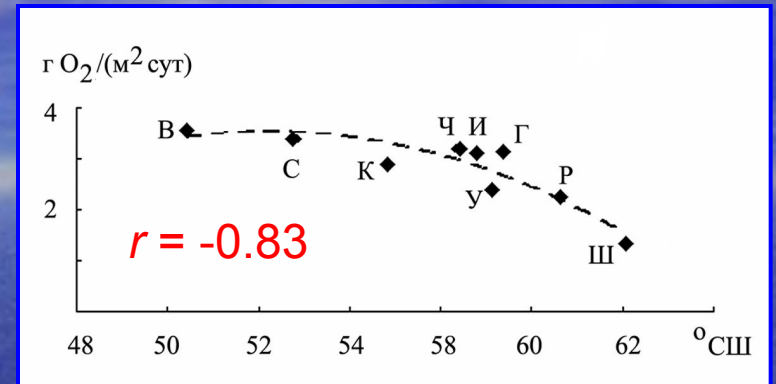
При глубине эвфотной зоны <6 м
интегральная ПП составляет 2.2 - 3.2 г O₂/(м² сут)



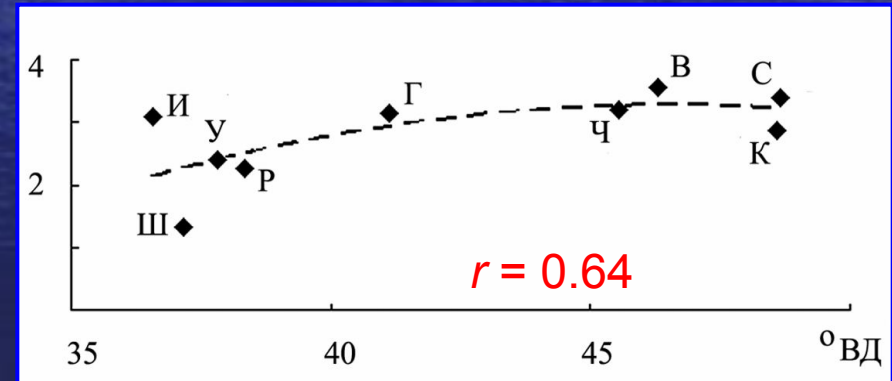
Деструкция превосходит ПП ($\Sigma A / \Sigma R < 1$)

Это свидетельствует о гетеротрофной направленности функционирования экосистем водохранилищ.

Значительная (>3000 км) протяженность каскада с севера на юг объясняет связь ПП с географической широтой.



Влияние региональных климатических условий и почвенных особенностей водосборной территории объясняют связь ПП с географической долготой.



Процессы первичного продуцирования и деструкции ОВ в водохранилищах Волги находятся в тесной связи друг с другом и тесном взаимодействии с факторами внешней среды.

Эти процессы влияют на формирование условий обитания гидробионтов.

Связь продукционно-деструкционных процессов с географическим положением водохранилищ, их морфологическими и морфоэдафическими характеристиками демонстрирует единство системы «водоем – водосбор».