

ВКЛАД АВТОТРОФНЫХ СООБЩЕСТВ В ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В ЭКОСИСТЕМЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2019 г. А. И. Копылов¹, Т. С. Масленникова¹, И. В. Рыбакова¹, Н. М. Минеева^{1, *}

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия

*e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 14.03.2017 г.

После доработки 05.04.2018 г.

Принята к публикации 01.08.2018 г.

На основе собственных и литературных данных оценена общая первичная продукция и вклад автотрофных сообществ в ее формирование в экосистеме Рыбинского водохранилища. За вегетационный сезон 2009 г. для фитопланктона он составил 390198 т С, эпифитона – 6100 т С, макрофитов – 115550 т С, фитобентоса – 1491 т С. В литорали водохранилища, занимающей 4.1% площади водоема, 74.4% общей первичной продукции создавали высшие водные растения.

Ключевые слова: первичная продукция, фитопланктон, эпифитон, водные макрофиты, фитобентос, Рыбинское водохранилище

DOI: 10.1134/S0320965219040260

Автотрофные сообщества (фитопланктон, водные макрофиты, фитоперифитон, микрофитобентос) – основные продуценты первичного органического вещества (ОВ) в пресноводных экосистемах. Однако продуктивность и трофический статус водоемов чаще всего оценивают по первичной продукции планктона. Такой подход используют при исследовании экосистемы Рыбинского водохранилища, полагая, что в силу морфологических особенностей водоема продукция других автотрофных сообществ составляет небольшую долю в общем фонде автохтонного ОВ [4, 6, 7]. В последнее десятилетие получены данные о первичной продукции макрофитов и фитоперифитона, содержании хлорофилла *a* (Хл) в поверхностном слое донных осадков литорали водохранилища [9–11].

Представляет интерес на основе собственных и литературных данных оценить общую продукцию первичного органического вещества за вегетационный период и вклад автотрофных сообществ в ее формирование в экосистеме Рыбинского водохранилища.

Полевые исследования проводили на шести стандартных станциях (глубиной 6–14 м) Волжского и Главного плесов в открытой части водохранилища в мае–октябре 2009 г. и в заросшей литорали Волжского плеса (глубина 1.1 м) в районе пос. Борок в 2006–2007 гг. Первичную продук-

цию фитопланктона (P_{Ph}) определяли радиоуглеродным методом [8] в интегрированных пробах, отобранных на глубоководных станциях от поверхности до глубины утроенной прозрачности по диску Секки, на мелководье – от поверхности до дна. Пробы экспонировали в течение 4–6 ч либо в проточном аквариуме на борту экспедиционного судна, либо непосредственно в водоеме. Интегральную первичную продукцию под m^2 ($\sum P_{Ph}$, мг С/($m^2 \cdot$ сут)) рассчитывали по формуле:

$$\sum P_{Ph} = P_{Ph} \cdot 0.7L,$$

где P_{Ph} – фотосинтез (мг С/($m^3 \cdot$ сут)), 0.7 – коэффициент, характеризующий влияние ослабления света с глубиной на фотосинтез, L – величина утроенной прозрачности, м.

$\sum P_{Ph}$ за вегетационный период (150 сут) для всего водохранилища оценивали с учетом площадей, занятых зарослями макрофитов (186.3 км²) и свободных от зарастаний (4357.7 км²).

Первичную продукцию эпифитона – водорослевых обрастаний высших водных растений (P_{Epi}) – определяли радиоуглеродным методом [8] в сосудах, заполненных суспензией водорослей, смытых с субстрата безбактериальной водой [5, 11]. Обследованы массовые виды макрофитов: воздушно-водные (осока острая *Carex acuta* L.), полупогруженные (тростник обыкновенный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и горец земноводный *Persicaria am-*

Таблица 1. Абиотические характеристики станций наблюдения и первичная продукция фитопланктона в литорали и пелагиали Рыбинского водохранилища

Показатель	Литораль		Пелагиаль	
	пределы	среднее	пределы	среднее
Температура, °С	7.4–27.0	19.6 ± 1.7	5.3–21.9	16.3 ± 1.6
Прозрачность, м	–	1.1	1.0–2.1	1.3 ± 0.03
P_{Ph} , мг С/(м ³ · сут)	316–883	622 ± 80	32–351	207 ± 42
ΣP_{Ph} , мг С/(м ² · сут)	348–971	684 ± 77	88–1028	556 ± 115

“–” – данные отсутствуют.

phibia (L.) Delarbre), погруженные с плавающими листьями (стрелолист стрелолистный *Sagittaria sagittifolia* L.), полностью погруженные (рдест пронзеннолистный *Potamogeton perfoliatus* L.). Для оценки ΣP_{Epi} использовали данные о площади поверхности разных групп макрофитов, составившей для воздушно-водных 4.7 км², для полупогруженных – 348.6 км², для погруженных – 508.3 км² (В.Г. Папченков, устное сообщение). При расчете ΣP_{Epi} принимали, что в водной среде находится 30% поверхности воздушно-водных растений и 70% поверхности полупогруженных.

Для оценки первичной продукции высших водных растений использовали данные В.Г. Папченкова [10], согласно которым в 2009 г. зарастания в Рыбинском водохранилище занимали 4.1% площади водоема (186.3 км²). При расчетах принимали, что 1 г ОВ макрофитов эквивалентен 0.5 г органического углерода [1].

Продукцию фитобентоса (P_{Pb}) оценивали по содержанию активной формы Хл и среднему за вегетационный период ассимиляционному числу 1.22 мг С/(мг Хл · ч), полученному в озерах Северо-Запада Европейской части России [2]. Суммарное содержание Хл и феопигментов в поверхностном слое донных отложений мелководных участков Рыбинского водохранилища в 2009 г. было 13.3 ± 2.6 мкг/г сухого грунта (Сигарева, Тимофеева, устное сообщение). При преобладании (~80%) в пигментном фонде продуктов деградации Хл [9] количество его активной формы ~2.7 мкг/г сухого грунта. Учитывая, что сухая объемная масса различных типов грунтов в среднем равна ~1 г/см³ [9], полученная величина ориентировочно соответствует 2.7 мкг/см³ грунта или 2.7 мкг/см² при допущении, что Хл находится на поверхности грунта.

Глубоководная (пелагическая) и мелководная литоральная (с глубинами ≤ 2 м) зона водохранилища различаются температурными и световыми условиями. Литораль характеризуется более высокой температурой и более низкой прозрачностью (табл. 1).

Первичная продукция фитопланктона в пелагиали водохранилища (P_{Ph} и ΣP_{Ph}) в период исследований изменялась в 11 и 12 раз соответственно при максимальных значениях в конце июля. В литоральной зоне в зарослях макрофитов величины P_{Ph} варьировали в меньших пределах, чем в пелагиали, достигая максимума в конце июля–начале августа (табл. 1). Средняя величина P_{Ph} в прибрежье была в 3 раза выше, чем в глубоководной части водохранилища. За вегетационный сезон фитопланктон пелагиали синтезировал 85868 мг С/м² (370701 т С), в литорали – 104652 мг С/м² (19497 т С).

Первичная продукция эпифитона (P_{Epi}) также изменялась в широких пределах, достигая максимальных значений в конце мая–июне (табл. 2). Средняя и суммарная за период исследования продукция обрастающих воздушно-водных растений была 14.1 ± 6.1 мкг С/(см² · сут) и 30 т С/м², полупогруженных – 10.63 ± 3.9 мкг С/(см² · сут) и 3401 т С/м², погруженных – 3.43 ± 1.01 мкг С/(см² · сут) и 2669 т С/м² соответственно. В итоге, суммарная величина P_{Epi} на всех типах макрофитов оценивается в 6100 т С, при этом вклад обрастающих воздушно-водных растений (0.5%) значительно ниже, чем полупогруженных (55.7%) и погруженных (43.8%). Первичная продукция макрофитов с учетом их биомассы и продукции (905 и 1700 тыс. т сырого вещества, 136 и 256 тыс. т сухого вещества, 123 и 231 тыс. т ОВ соответственно) [10], оценивается в 4135 мг С/(м² · сут) или 115 550 т С за год. Первичная продукция фитобентоса P_{Pb} в среднем за вегетационный период составила 523 мг С/(м² · сут) или 80.0 г С/м² за сезон. Сопоставимые величины P_{Pb} (23–832 мг С/(м² · сут)) получены в литорали оз. Нарочь [1], где они сравнимы с продукцией фитопланктона. В малых озерах P_{Pb} , отнесенная к единице площади, была ~40% продукции фитопланктона литорали под той же площадью [3].

Таким образом, в заросшей литорали Рыбинского водохранилища основной вклад в общий фонд первичной продукции вносили макрофиты и менее значительный – фитопланктон, фитобен-

Таблица 2. Первичная продукция эпифитона (P_{Epi}) в Рыбинском водохранилище

Вид растения-субстрата	P_{Epi} , мкг С/см ²		P_{Epi} , мкг С/г сырого вещества	
	пределы	среднее	пределы	среднее
Осока острая	1.1–50.4	14.1 ± 6.1	22–888	263 ± 11
Горец земноводный	0.6–13.1	5.8 ± 1.7	17–304	134 ± 40
Тростник обыкновенный	1.3–57.7	15.0 ± 6.2	12–571	143 ± 56
Стрелолист стрелолистный	0.3–11.7	5.2 ± 1.7	5–218	92 ± 30
Рдест пронзеннолистный	0.7–2.2	1.4 ± 0.2	32–92	56 ± 7

Таблица 3. Продукция автотрофных сообществ (P) и ее доля в общем фонде первичной продукции в экосистеме Рыбинского водохранилища

Сообщество	Литораль		Водоохранилище в целом	
	P , мг С/(м ² · сут)	% общей	P , т С за сезон	% общей
Фитопланктон	684	12.3	390 198	76.0
Эпифитон	214	3.9	6 100	1.2
Макрофиты	4135	74.4	115 550	22.5
Фитобентос	523	9.4	1 491	0.3
Общая	5556	100.0	513 339	100.0

тос и эпифитон (табл. 3). Сравнительный анализ продукции автотрофных сообществ в зоне зарослей в водоемах умеренных широт также свидетельствует, что основной продуцент в литорали – водные макрофиты [1].

Общая первичная продукция четырех автотрофных компонентов экосистемы Рыбинского водохранилища за вегетационный период составила 513339 т С, при этом основная доля в ее фонде принадлежала фитопланктону. Первичная продукция макрофитов, второго по значимости продуцента ОВ, была в 3.4 раза ниже, а первичная продукция эпифитона в 64 раз ниже продукции фитопланктона (табл. 3). Тем не менее, суммарной первичной продукции макрофитов, эпифитона и фитобентоса принадлежала существенная часть (24%) общей первичной продукции, что необходимо учитывать при изучении потоков углерода в экосистеме водохранилища. В других волжских водохранилищах, в частности в Ивановском (с более высокой степенью зарастания водоема макрофитами), роль фитопланктона в формировании общей первичной продукции, по-видимому, будет снижаться.

Первичная продукция исследованных автотрофных сообществ и ее соотношение, вероятно, будут меняться в годы с различными температурными условиями, поскольку для большинства показателей установлена положительная связь с

температурой воды ($p < 0.05$). Достоверные коэффициенты корреляции получены для P_{Ph} пелагиали ($r \sim 0.8$), для P_{Epi} осоки ($r = 0.92$), тростника и горца ($r \sim 0.5$), для P_{Ph} в зарослях ($r = 0.30$).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа была выполнена в рамках государственного задания (№ темы АААА-А18-118012690098-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жукова А.А. Первичная продукция планктона, эпифитона, макрофитов и микрофитобентоса в литоральных биотопах оз. Нарочь // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта, серыя прыродазнаучых навук. 2005. № 3(24). С. 79–84.
2. Заходнова Т.А. Микрофитобентос малых озер Северо-Запада и его роль в биотическом балансе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 22 с.
3. Заходнова Т.А. Продуктивность микрофитобентоса пресноводных водоемов // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. II. Структура и продуктивность растительных сообществ (фитопланктон, фитобентос, высшая водная растительность): Матер. к VI Всесоюз. лимнол. совещ. Иркутск, 1985. С. 33.
4. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во Современного гуманитарного ун-та, 2008. 377 с.

5. Макаревич Т.А. Первичная продукция перифитона: проблемы, задачи // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. Междунар. науч. конф. Минск: Белорус. гос. ун-т, 2000. С. 219–225.
6. Mineeva H.M. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
7. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
8. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л.: Наука, 1974. 194 с.
9. Сигарева Л.Е. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2012. 217 с.
10. Papchenkov V. G. The degree of overgrowth of the Rybinsk reservoir and productivity of its vegetation cover // *Inland Water Biol.* 2013. V. 6. № 1. P. 18–25. <https://doi.org/10.1134/S1995082912030108>
11. Rybakova I.V. Number, biomass and activity of bacteria in the water of overgrowths and periphyton on higher aquatic plants // *Inland Water Biol.* 2010. V. 3. № 4. P. 307–312. <https://doi.org/10.1134/S1995082910040024>

Contribution of Autotrophic Communities to the Formation of Primary Production in the Ecosystem of the Rybinsk Reservoir

A. I. Kopylov^a, T. S. Maslennikova^a, I. V. Rybakova^a, and N. M. Mineeva^{a, *}

^a*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia*

**e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru*

Based on our own and published data, the contribution of autotrophic communities to the total primary production in the ecosystem of the Rybinsk reservoir was estimated during the growing season of 2009. It made 390198 tons C for phytoplankton, 6100 tons C for epiphyton, 115550 tons C for macrophytes, and 1491 tons C for phytobenthos. Higher aquatic plants constituted 74.4% of the total primary production in the littoral zone of the reservoir which occupies 4.1% of the area of the area of the reservoir.

Keywords: primary production, phytoplankton, epiphyton, aquatic macrophytes, phytobenthos, Rybinsk Reservoir