

О РОЛИ ФИТОПЛАНКТОНА

в формировании КИСЛОРОДНОГО РЕЖИМА ВОДОЕМА В СВЯЗИ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ ВАРИАЦИЯМИ

Кратковременные межгодовые климатические колебания оказывают существенное воздействие на фотосинтетическую активность фитопланктона и определяют степень насыщения воды кислородом. В годы повышенной инсоляции и температуры воды наблюдалось возрастание интенсивности фотосинтетической аэрации и насыщенности воды кислородом. В случае развития климатических изменений по сценарию глобального потепления можно ожидать существенного повышения продуктивности планктонных водорослей, фотосинтетической аэрации и процессов гетеротрофного преобразования энергии солнечной радиации.

Введение

Кислородный режим – один из наиболее важных интегральных индикаторов общего состояния водных экосистем [1], во многом определяющий состав биоты водоема и особенности проходящих через нее потоков энергии [2]. Содержание растворенного кислорода в водоеме можно было бы рассматривать как результирующее между его поступлением из атмосферы, потреблением бактериями и другими аэробными организмами, а также процессами химического окисления. Однако в большинстве водоемов с замедленным стоком существенную роль в обогащении воды кислородом в безледный период играет фотосинтетическая аэрация как результат фотосинтетической деятельности водных растений. Ранней весной и поздней осенью при низких значениях фотосинтетической активности содержание кислорода определяется преимущественно гидрофизическими факторами. С ростом температуры воды интенсивность потребления кислорода населяющими ее организмами возрастает и уже не компенсируется процессами эвапорации, а фотосинте-

тическая аэрация становится главным источником поступления кислорода в толщу воды [3, 4].

Материалы и методы исследования

Материалом для данного сообщения послужили многолетние (1979-2011 гг.) ежедневные и еженедельные с мая по октябрь определения содержания кислорода в литорали Рыбинского водохранилища в процессе измерения интенсивности фотосинтеза фитопланктона *in situ* [5, 6] на глубине 0,25 м, которая считается оптимальной для фотосинтеза [7]. Использовалась стандартная методика скляночного метода в его кислородной модификации [8, 9]. Полученные хронологические ряды данных исследовались совместно с синхронными многолетними наблюдениями параметров окружающей среды. В ряде случаев применялось ранговое усреднение данных по градиенту тех или иных факторов. Как правило, число переменных в пределах каждого ранга было не менее 25-30 значений.

Результаты и их обсуждение

Среди множества природных факторов для фитопланктона наиболее важны свет и температура, т.к. именно они определяют энергетику водорослей и их способность к новообразованию органического вещества. Продуктивность фитопланктона, как и других автотрофных организмов, в большой степени зависит от энергии солнечной радиации [7], ее сезонных и межгодовых вариаций [10, 11]. Так, более раннее освобождение оз. Хейлигензе (Германия) от ледового покрова вследствие предполагаемого

В.Г. Девяткин*,
доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ИБВВ РАН)

Н.Ю. Метелева,
научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ИБВВ РАН)

* Адрес для корреспонденции: robinson@mail.ru

потепления климата и, как результат, изменение световых условий обитания фитопланктона рассматривается в качестве одной из главных причин изменений в динамике его продуктивности [12].

Среднемноголетняя сезонная динамика интенсивности фотосинтеза фитопланктона исследуемого участка водохранилища в общем сопоставима с сезонным ходом достигающей поверхности водоема солнечной радиации и температуры воды [10, 11] (рис. 1).

В то же время наблюдаются определенные различия в моментах наступления среднемноголетних сезонных максимумов исследуемых параметров. Так, сезонный максимум инсоляции заметно, почти на месяц, опережает максимум прогрева водоема. В результате зависящая как от интенсивности солнечной радиации, так и от температуры кривая продуктивности фитопланктона формирует широкое плато с конца июня до начала августа, с локальным экстремумом в первой декаде августа. По отношению к сезонному ходу солнечной радиации динамика фотосинтеза фитопланктона «запаздывает» по экстремумам и ближе по общему виду графика к динамике температуры воды. Содержание растворенного в воде кислорода также характеризуется подъемом в начале лета и снижением в конце летнего периода, когда, как можно предположить, наряду с фотосинтетической аэрацией интенсифицируются процессы биологического окисления накопленной за лето органики (рис. 2). Причем осенний минимум насыщения O_2 оказывается ниже весеннего. Присутствующий локальный осенний максимум O_2 следует увязывать с интенсивным процессом осеннего ветрового перемешивания воды. Обращает на себя внимание характерное совпадение по времени максимума инсоляции и первого максимума насыщения кислородом, а также последующее совпадение по времени второго максимума насыщения и максимума продукции.

Связь между величиной достигающей поверхности водоема солнечной радиации и насыщенностью воды кислородом имеет вид S-образной кривой и может быть аппроксимирована полиномиальным уравнением 1:

$$\ln O_2 = 4,54 - 0,021 \times I_0 + 0,0020 \times I_0^2 - 0,000042 \times I_0^3, (n = 31, R = 0,84)^1 \quad (1)$$

где O_2 – содержание кислорода, % насыщения, I_0 – приходящая на поверхность водоема

П.А. Вайновский,
кандидат
географических наук,
старший научный
сотрудник,
Российский
государственный
Гидрометеорологический
Университет (РГГМУ)

солнечная радиация, МДж/м² в сут (рис. 3 а). Сходный вид имеет зависимость насыщенности воды кислородом от проникающей на глубину экспонирования проб солнечной радиации (уравнение 2):

$$\ln O_2 = 4,52 - 0,017 \times I_z + 0,0065 \times I_z^2 - 0,00041 \times I_z^3, (n = 12, R = 0,82) \quad (2)$$

где O_2 – содержание кислорода, % насыщения, I_z – проникающая на глубину экспонирования

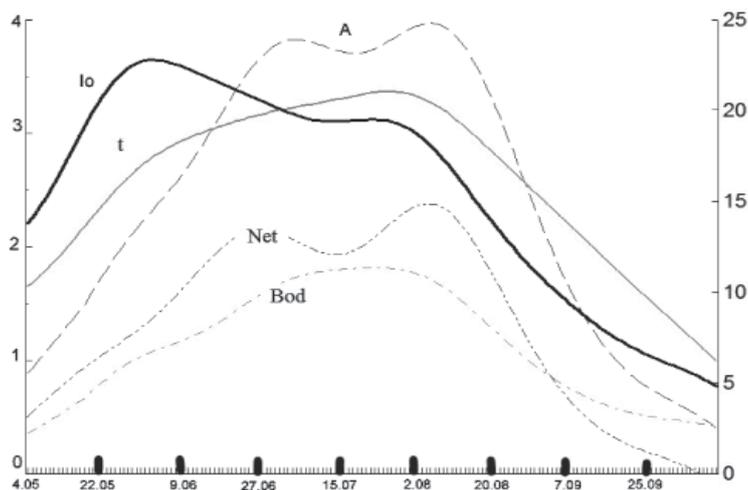


Рис. 1. Сезонная динамика приходящей на поверхность водоема солнечной радиации, температуры воды и интенсивности фотосинтеза. Условные обозначения: I_0 – солнечная радиация, МДж/м² в сут (правая ось ординат); A – валовый, Net – чистый фотосинтез, Bod – деструкция, мг O_2 /л в сут (левая ось ординат). t – температура воды, °С (правая ось ординат). Данные сглажены с помощью частотного фильтра с шириной окна 40 сут.

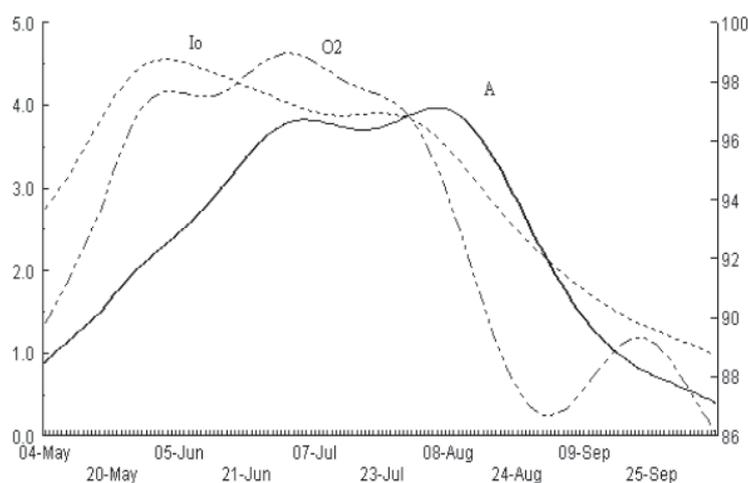


Рис. 2. Сезонная динамика приходящей на поверхность водоема солнечной радиации, интенсивности фотосинтеза и содержания кислорода. Условные обозначения: I_0 – солнечная радиация, МДж/м² в сут; A – валовый фотосинтез, мг O_2 /л в сут; O_2 – содержание кислорода в воде, % насыщения (правая ось ординат). Данные сглажены с помощью частотного фильтра с шириной окна 40 сут. Данные по инсоляции уменьшены в 5 раз для сопоставления на оси ординат.

¹ Здесь и далее – n – число рангов при ранговом усреднении данных. R – коэффициент детерминации.

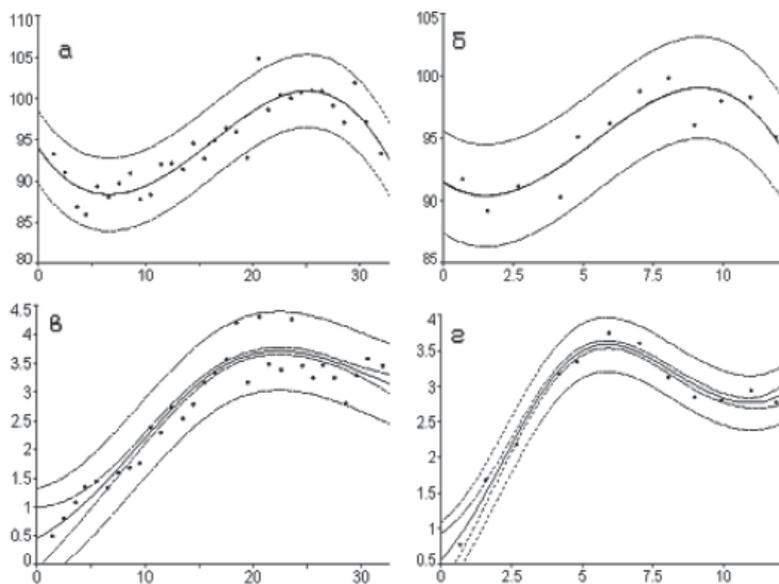


Рис. 3. Зависимость содержания кислорода (% насыщения) и валового фотосинтеза фитопланктона (мг O_2 /л в сут) от инсоляции (МДж/м $_2$ в сут). а – связь между величиной достигающей поверхности водоема солнечной радиации и содержанием кислорода; б – связь между проникающей на глубину экспонирования проб солнечной радиацией и содержанием кислорода; в – связь между величиной достигающей поверхности водоема солнечной радиации и фотосинтезом; г – связь между проникающей на глубину экспонирования проб солнечной радиацией и фотосинтезом.

рования проб солнечная радиация, МДж/м $_2$ в сут (рис. 3 б). Величина проникающей в толщу воды солнечной радиации рассчитывалась по методу [13, 7].

Очевидна существенная нелинейность полученной эмпирической зависимости насыщения O_2 от солнечной радиации. На графике выделяются две точки перегиба зависимости – минимум O_2 при уровне приходящей радиации около 6 МДж/м $_2$ в сут и максимум при 26 МДж/м $_2$ в сут. Общий вид полученной зависимости не меняется и для параметризации подобной зависимости на глубине фактических наблюдений $H = 0,25$ м, только экстремумы насыщения O_2 смещены в меньшую сторону значений поглощенной радиации. Отметим, что на эту глубину проникает лишь треть приходящей радиации.

Аналогичными по структуре эмпирическими уравнениями 3 и 4 может быть описана связь между инсоляцией и фотосинтезом фитопланктона (рис. 3 в, г).

$$\ln Y = -0,82 + 0,23 \times I_0 - 0,0079 \times I_0^2 - 0,000081 \times I_0^3, (n = 31, R = 0,91) (3)$$

где Y – валовый фотосинтез мг O_2 /л в сут, I_0 – приходящая на поверхность водоема солнечная радиация, МДж/м $_2$ в сут (рис. 3 в).

$$\ln Y = -0,59 + 0,77 \times I_z - 0,10 \times I_z^2 + 0,0040 \times I_z^3, (n = 12, R = 0,97) (4)$$

где Y – валовый фотосинтез мг O_2 /л в сут, I_z – проникающая на глубину экспонирования проб солнечная радиация, МДж/м $_2$ в сут (рис. 3 г).

Полученные эмпирические зависимости наглядно показывают наличие предельного максимума фотосинтеза при 25 МДж/м $_2$ в сут приходящей солнечной радиации.

Таким образом, максимум насыщения воды кислородом, как и максимум фотосинтетической аэрации, смещен в сторону более низких значений по сравнению с максимумом инсоляции и наблюдается при энергии достигающей поверхности водоема солнечной радиации около 25 МДж/м $_2$ в сут. Можно полагать, что это происходит вследствие инерционности процессов накопления биомассы водорослей в сезонном аспекте; в результате максимум последней отмечается позднее максимума получаемой водоемом инсоляции [14].

Температурный «сигнал» – один из наиболее инерционных в сезонном аспекте, однако влияние средней температуры воды и ее изменчивости очень велико [15]. Известно, что зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры близка к теоретической кривой Крюга [16], что наблюдалось и в наших экспериментах [10, 11].

Тесную связь между температурой воды и фотосинтезом можно отразить уравнением 5 (рис. 4 а):

$$\ln Y = -0,711 + 0,0053 \times t^2, (n = 19, R = 0,99) (5)$$

где Y – валовый фотосинтез мг O_2 /л в сут, t – температура воды, °С.

Между фотосинтезом фитопланктона и содержанием кислорода также наблюдается тесная зависимость (уравнение 6, рис. 4 б):

$$Y = 90,13 + 0,34 \times A^2, (n = 20, R = 0,96) (6)$$

где Y – содержание кислорода, % насыщения, A – валовый фотосинтез фитопланктона (мг O_2 /л в сут).

В результате не менее тесная, хотя и более сложная эмпирическая зависимость отмечена также между температурой и насыщенностью воды кислородом (уравнение 7, рис. 4 в):

$$Y^{-1} = 0,011 - 0,00022 \times t + 0,0000304 \times t^2 - 0,00000106 \times t^3, (n = 11, R = 0,98) (7)$$

где Y – содержание кислорода, % насыщения, t – температура воды, °С. Полученный

график наглядно показывает наличие слабо выраженной взаимосвязи насыщения воды кислородом и ее температуры в диапазоне от 5 до 20 °С и сильную зависимость насыщения O_2 при более высоких температурах.

Максимальная «эффективность» фотосинтетической аэрации (соотношение между чистым фотосинтезом (Net) и деструкцией (BOD_1)) наблюдается при температуре 18–20 °С, а при более высокой температуре понижается (уравнение 8, рис 4 г):

$$Y = -1,15 + 0,28 \times t - 0,0076 \times t^2, \\ (n = 11, R = 0,92) \quad (8)$$

где Y – соотношение между чистым фотосинтезом и деструкцией, t – температура воды, °С.

Очевидно, эффективность фотосинтетической аэрации растет весной и в начале лета синхронно с увеличением температуры. При температуре 16–22 °С аэрация достигает своего максимума в 1,25 и при дальнейшем прогреве выше 25 °С заметно понижается.

С ростом температуры воды биомасса фитопланктона, как правило, повышается (уравнение 9, рис. 5 а):

$$\ln Y = 6,72 + 0,0094 \times t, \quad (n = 12, R = 0,89) \quad (9)$$

где Y – биомасса фитопланктона $г/м^3$, t – температура воды, °С.

Вполне естественно, что интенсивность обогащения воды кислородом в процессе фотосинтеза фитопланктона зависит от биомассы последнего (уравнение 10, рис. 5 б):

$$\ln Y = 4,48 + 0,01 \times B^{1,5}, \\ (n = 12, R = 0,99) \quad (10)$$

где Y – содержание кислорода в воде в % насыщения; B – биомасса фитопланктона, $г/м^3$.

Рост содержания основного фотосинтетического пигмента хлорофилла a также обеспечивает повышение насыщенности воды кислородом [17] (рис. 5 в).

Доступность кислорода при повышении его насыщенности заметно стимулирует процессы деструкции, т.е. потребление кислорода гетеротрофными звеньями планктонной экосистемы (уравнение 11, рис. 5 г).

$$Y = 4,93 - 0,097 \times O_2 + 0,00060 \times O_2^2, \\ (n = 15, R = 0,99) \quad (11)$$

где Y – BOD_1 , $мг O_2/л$ в сутки, O_2 – насыщенность воды кислородом, %.

На графиках 5 в и г обращает на себя внимание общая для них точка отрицательного экстремума насыщения O_2 , соответствующая

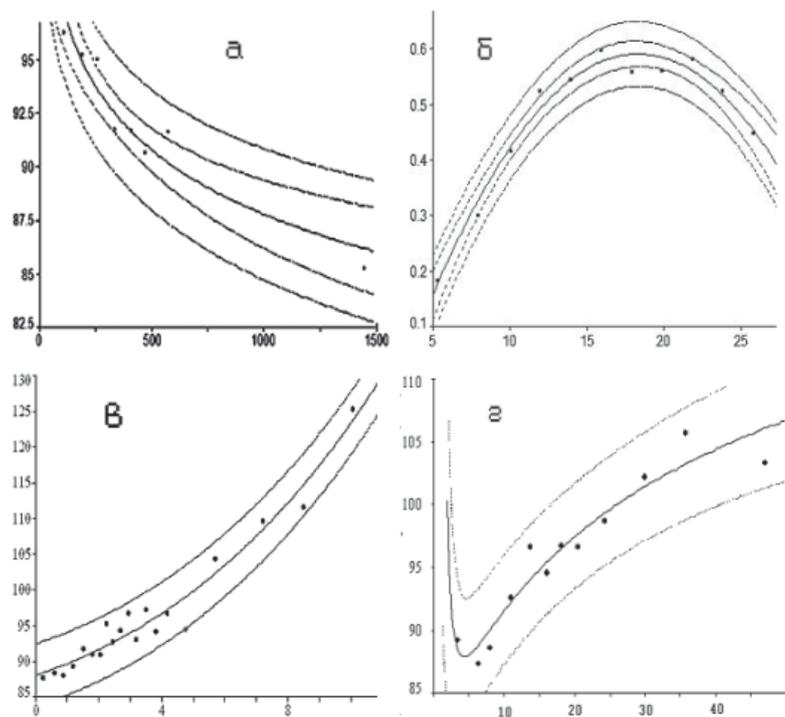


Рис. 4. Зависимость насыщенности воды кислородом (%) от температуры воды (°С) и продуктивности фитопланктона ($г O_2/м^3$ в сут). а – связь между температурой и фотосинтезом; б – связь между фотосинтезом и содержанием кислорода; в – связь между температурой и содержанием кислорода; г – соотношение чистый фотосинтез/деструкция в зависимости от температуры.

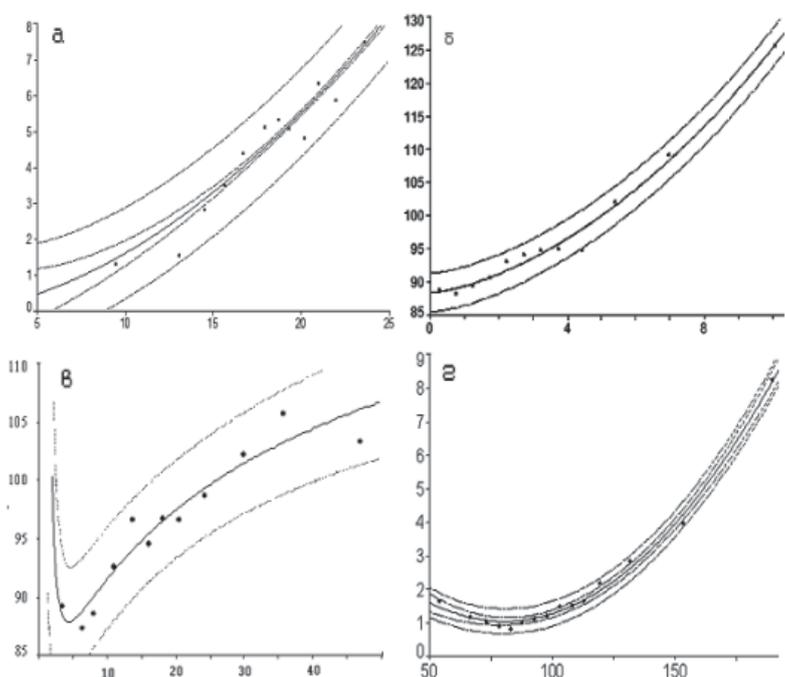


Рис. 5. Зависимость насыщенности воды кислородом (%) и его потребления от температуры воды (°С), обилия фитопланктона ($г/м^3$) и содержания хлорофилла a ($мкг/л$). а – связь между температурой и биомассой фитопланктона; б – связь между биомассой фитопланктона и содержанием кислорода; в – связь между хлорофиллом a и содержанием кислорода; г – связь между содержанием кислорода и интенсивностью его потребления.

87 % и присутствующая в эмпирических уравнениях хлорофилла и деструкции.

Исходя из полученных зависимостей нетрудно заметить, что перенасыщение воды кислородом наиболее вероятно при температуре воды выше 20-22 °С и валовом фотосинтезе, превышающем 3-5 мг O₂/л в сут (рис. 3-5). Величина «чистого» фотосинтеза в такие периоды превышала 0,6–0,7 мг O₂/л в сут.

Таким образом, температурный режим водоема, наряду с инсоляцией, играет значительную роль в процессах фотосинтетической аэрации. Можно предположить, что относительно кратковременные климатические вариации могут быть причиной соответствующих (в сезонном и межгодовом масштабах времени) колебаний продуктивности фитопланктона – основного источника фотосинтетической аэрации и, как следствие, межгодовых различий насыщенности воды кислородом.

Так, содержание кислорода в воде в % насыщения в среднем за июнь–сентябрь 1979–2011 гг. колебалось в пределах от 81,2 (2005 г.) до 103,2 (1986 г.) при средней величине 92,5±1,2 мг O₂/л в сут. Максимальные значения этого показателя, как правило, приходились на годы с интенсивным прогревом водоема и высокой продукцией фитопланктона. В межгодовом аспекте насыщенность воды кислородом в летние месяцы положительно коррелировала с тем-

Ключевые слова:

климатические вариации, фитопланктон, фотосинтетическая аэрация, содержание кислорода в воде

пературой воды ($r = 0,47$) и отрицательно с ее прозрачностью ($r = -0,67$).

В годы повышенного обилия и продуктивности фитопланктона насыщение кислорода в воде возрастало. Так, средние за июнь–сентябрь показатели содержания хлорофилла *a* и интенсивности фотосинтеза фитопланктона положительно коррелировали с содержанием кислорода в % насыщения ($r = 0,87$ и $0,83$, соответственно). Повышение концентрации кислорода стимулировало процессы деструкции. Так, между содержанием кислорода (в % насыщения) и его суточным потреблением BOD₁ отмечалась положительная корреляция ($r = 0,69$). Таким образом, доступность кислорода стимулирует процессы гетеротрофного преобразования энергии солнечной радиации.

Подобная многолетняя динамика содержания кислорода может быть достоверно смоделирована на основе полученных уравнений множественной линейной регрессии, в число независимых переменных которых естественно включаются показатели фотосинтетической активности и обилия фитопланктона (уравнения 1-3, табл. 1). Включение гидрофизических показателей может «улучшить» характеристики моделей (уравнение 4, табл. 1). С другой стороны, ориентировочная оценка и прогноз содержания кислорода возможны и при отсутствии сведений по фитопланктону на основе лишь коррелирующих с показателями обилия и продуктивности фитопланктона гидрофизических данных (уравнение 5, табл. 1, рис. 6), что подчеркивает значение кратковременных климатических вариаций в формировании кислородного режима водоема.

Таблица 1

Регрессионные модели содержания кислорода (% насыщения) в летние месяцы

Уравнение	Годы	Переменные	B	Std.Err.	t	p-level	R	Durbin-Watson d
1	1979-2011	Intercept	83,82	2,56	32,80	0,000000	0,68	2,28
		Валовый фотосинтез	3,45	0,76	4,54	0,000133		
2	1979-2011	Intercept	83,05	2,52	33,02	0,000000	0,73	1,88
		Валовый фотосинтез	7,22	2,15	3,36	0,002834		
		Чистый фотосинтез	-6,43	3,46	-1,86	0,076916		
3	1993-2011	Intercept	85,03	2,50	34,02	0,000000	0,77	2,04
		Хлорофилл <i>a</i>	0,44	0,10	4,52	0,000478		
4	1993-2011	Intercept	717,23	214,70	3,34	0,004854	0,87	1,77
		Хлорофилл <i>a</i>	0,47	0,071	6,55	0,000013		
		Уровень водохранилища	-6,25	2,13	-2,94	0,010761		
5	1979-2010	Intercept	81,41	17,80	4,57	0,000148	0,71	2,28
		Прозрачность воды по белому диску	-0,16	0,043	-3,71	0,001218		
		Температура воды	1,43	0,82	1,75	0,093963		

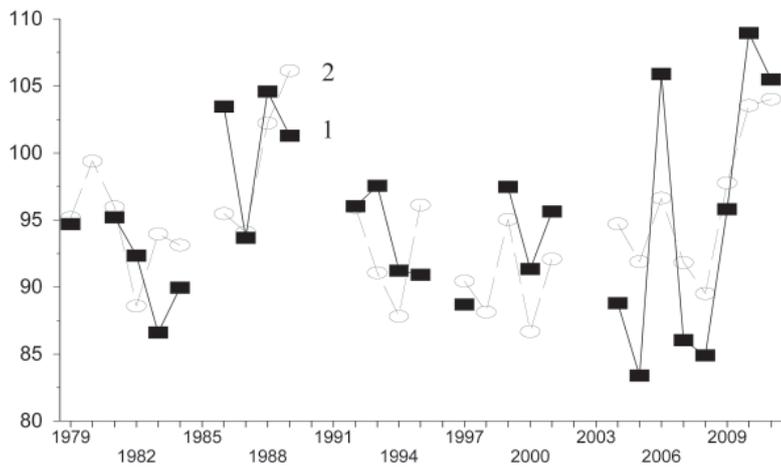


Рис. 6. Содержание растворенного кислорода (% насыщения, 1) в летний период и его расчет по уравнению 5, табл. 1.

Заключение

Таким образом, как во внутрисезонном, так и в многолетнем аспектах насыщенность воды кислородом в безледный период коррелирует с показателями продуктивности и обилия фитопланктона. При слабом развитии фитопланктона (содержание хлорофилла $a < 5$ мкг/л) содержание кислорода в воде определяется гидрометеорологическими факторами, а при более высоком – процессами фотосинтетической аэрации. С ростом содержания кислорода увеличивается интенсивность процессов его окисления. В годы повышенной инсоляции и температуры интенсивность фотосинтетической аэрации возрастает. В связи с этим можно предполагать, что при сохранении наблюдаемой тенденции повышения температуры воды

будет также возрастать как роль фитопланктона в формировании кислородного режима водоема, так и уровень насыщения воды кислородом (вплоть до перенасыщения) в летний период.

Литература

- Sladeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1973. Bd. 7. S. 1-218.
- Одум Ю. Основы экологии М.: Мир, 1975. 740 с.
- Винберг Г.Г. Значение фотосинтетической реэрации в процессах самоочищения водоемов // Труды 5-й конференции по изучению внутренних вод Прибалтики. Минск. 1959. С. 251-255.
- Винберг Г.Г. Фотосинтез фитопланктона в биологических прудах полей фильтрации г. Минска / Г.Г. Винберг, Т.Н. Сивко // Докл. АН БССР. Минск, 1960. Т. 4. № 11. С. 3-23.
- Девяткин В.Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их экология. Л.: Наука, 1983. С. 51–70.
- Девяткин В.Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2003. 48 с.
- Пырина И.Л. Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах. Дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Ин-т озероведения РАН, 1995. 47 с.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: АН БССР, 1960. 329 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.



10. Девяткин В.Г. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: влияние гидрофизических факторов на динамику продуктивности фитопланктона / В.Г. Девяткин, Н.Ю. Метелева, И.В. Митропольская // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 45-52.
11. Девяткин В.Г. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: корреляционные связи между гидрофизическими факторами и продуктивностью фитопланктона / В.Г. Девяткин, Н.Ю. Метелева, И.В. Митропольская // Биология внутренних вод. 2000. № 3. С. 42-51.
12. Adrian R. A long-term study of the Heiligensee (1975-1992). Evidence for effects of climatic change on the dynamics of eutrophied lake ecosystems / R. Adrian, R. Deneke, U. Mischke, R. Stellmacher, P. Lederer // Arch. Hydrobiol. 133. Stuttgart. May, 1995. № 3. P. 315-337.
13. Арэ Ф.Н. О проникновении солнечной радиации в воду / Ф.Н. Арэ, Д.Н. Толстяков // Метеорология и гидрология. 1969. № 6. С. 58-64.
14. Девяткин В.Г. Влияние температуры воды на структурные и функциональные характеристики литорального фитопланктона: влияние температуры и солнечной радиации / В.Г. Девяткин, Н.Ю. Метелева, И.В. Митропольская // Вестник Гродненского государственного университета им. Я. Купалы. 2009. Серия 2. № 2 (82). С. 129-134.
15. Harris P.H. Phytoplankton Ecology. Structure, Functioning and Fluctuation. London, N.Y.: Chapman a Hall, 1986. 384 p.
16. Константинов А.С. Общая гидробиология: учеб. пособие. М.: Высшая школа, 1972. 472 с.
17. Девяткин В.Г. Влияние температуры воды на структурные и функциональные характеристики литорального фитопланктона: фотосинтез / В.Г. Девяткин, И.В. Митропольская, Н.Ю. Метелева // Вестник Гродненского государственного университета им. Я. Купалы. 2010. Серия 2. № 1 (92). С. 109-114.



V.G. Devyatkin, N.Yu. Meteleva, P.A. Vainovskii

ROLE OF PHYTOPLANKTON IN THE FORMATION OF OXYGEN REGIME OF A WATHERBODY IN VIEW OF CLIMATIC VARIATIONS

It is shown that on intra-seasonal as well as long-term scale variability the oxygen saturation of water during the ice-free period correlates with phytoplankton abundance and productivity. During years of increased insolation and temperature, the intensity of photosynthetic aeration and oxygen saturation of water increase. Thus in case of future development of climatic changes under global warming scenario, significant increases in plankton algae productivity, photosynthetic aeration and the processes of heterotrophic transformation of solar radiation energy can be expected.

Key words: Climatic changes, phytoplankton, photosynthetic aeration, oxygen saturation