



УДК 574.583(285.2):581

Эффективность использования солнечной энергии при фотосинтезе фитопланктона водохранилищ Волги и Ангары

Н. М. Минеева¹, Л. С. Кращук²

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина, Борок

²Научно-исследовательский институт биологии при Иркутском государственном университете, Иркутск
E-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru

Аннотация. На основе натурных данных проанализированы временные (сезонные и многолетние), а также пространственные (в каскаде водохранилищ) изменения эффективности утилизации солнечной энергии (ЭУСЭ) при фотосинтезе фитопланктона Волги и Ангары. Показано, что при широком диапазоне (0,02–1 % от энергии суммарной солнечной радиации) полученные величины ЭУСЭ сопоставимы с таковыми в водоемах других регионов и зависят от содержания хлорофилла ($R^2 = 0,52–0,68$), отражающего вариации трофического статуса водоема; надводной облученности ($R^2 = 0,41–0,61$) и температурных условий ($R^2 = 0,34–0,49$).

Ключевые слова: фитопланктон, хлорофилл, первичная продукция, утилизация солнечной энергии, водохранилища Волги и Ангары.

Введение

Основным энергетическим источником для водной экосистемы служит энергия Солнца, которая ассимилируется растительными организмами. Скорость, с которой солнечная энергия в процессе фотосинтеза преобразуется в более концентрированную форму – органическое вещество, поступающее в экосистему водоема в виде биомассы хлорофиллсодержащих растительных организмов, называется первичной продукцией [1; 2; 13]. Совместно с аллохтонным органическим веществом фотосинтетическая продукция составляет материальную и энергетическую основу всех последующих этапов продукционного процесса в водоеме. Часть общего энергетического потока в экосистеме проходит через ее живые компоненты. Отношение величин потока энергии в разных точках пищевой цепи, выраженное в процентах, называется энергетической эффективностью [13]. В исследованиях первичной продукции рассматривают эффективность утилизации солнечной энергии (ЭУСЭ) или коэффициент использования света, который выражают в процентах от поступающей на водную поверхность энергии (интегральной по спектру I_0 или ФАР) и называют экологической эффективностью [2; 24]. Этот показатель необходим для оценки эффективности функционирования фитопланктона – основного поставщика авто-

хтонного органического вещества в экосистему водоема.

Цель настоящей работы – анализ временной и пространственной изменчивости ЭУСЭ при фотосинтезе, осуществляемом фитопланктоном Волги и Ангары.

Материалы и методы

Каскад волжских водохранилищ простирается более чем на 2500 км от зоны южной тайги до полупустыни и состоит из восьми крупных равнинных, относительно мелководных водоемов, различающихся морфометрией, интенсивностью водообмена, объемом боковой приточности, трофическим статусом [3; 9; 26]. Братское водохранилище занимает площадь 5500 км², его средняя глубина – 33 м [14].

В основу работы положены данные, полученные при проведении сезонных (май–октябрь) наблюдений на Шекснинском (1976–1977 гг.), Братском (1977–1978 гг.), Рыбинском (1981–1982 гг.) и Горьковском (1988–1992 гг.) водохранилищах, а также в маршрутных съемках по Волжскому каскаду водохранилищ летом 1989–1991 гг.

Примыкающее к каскаду с севера Шекснинское водохранилище является мезотрофным [20]. Рыбинское водохранилище до середины 1970-х гг. характеризовалось как мезотрофное, до начала 1990-х гг. – как эвтрофное, в дальнейшем – как умеренно эвтрофное [8].

Трофический статус Горьковского водохранилища оценивается как эвтрофный [23].

ЭУСЭ рассчитывали как долю первичной продукции, выраженной в энергетических единицах, от суточной суммы энергии солнечной радиации общего спектра, поступающей на поверхность водоема. Фотосинтез фитопланктона (A) определяли кислородным скляночным методом при 24-часовой экспозиции проб в палубном инкубаторе с проточной заборной водой на глубине фотосинтетического максимума 10–15 см [9]. Интегральную (под 1 м²) первичную продукцию рассчитывали перемножением величины A и прозрачности воды [1], для перехода от кислородных единиц к энергетическим использовали коэффициент 3,51 мг О₂/кал [2]. Измерения надводной облученности выполняли с помощью фотоинтегратора [17; 19], установленного на верхней надстройке судна и регистрирующего суммированную во времени энергию в видимой области спектра ($\lambda = 380–800$ нм), близкой к диапазону фотосинтетически активной радиации (ФАР). Для перехода к интегральной по спектру радиации (I_0) использовали множитель 1,96, полученный при сравнении параллельных измерений с помощью фотоинтегратора и пиранометра. Анализ многолетних изменений ЭУСЭ выполнен для Рыбинского водохранилища на основе опубликованных материалов по первичной продукции и поступлению солнечной радиации за 1969–1995 гг. [12]. При статистической обработке данных использованы стандартные программы пакета Microsoft Office.

Результаты и обсуждение

Эффективность использования солнечной энергии в процессах фотосинтеза в водохранили-

щах Волги и Ангары изменяется в широком диапазоне. В течение вегетационного сезона предельные значения ЭУСЭ составили 0,03–0,18 % в Братском водохранилище, 0,04–0,18 % в Шекснинском водохранилище, 0,02–1,0 % в Рыбинском и 0,03–0,55 % от I_0 в Горьковском. Сезонная динамика ЭУСЭ характеризуется летним увеличением и осенним понижением (рис. 1).

В волжском каскаде водохранилищ летние значения ЭУСЭ изменялись от 0,02 до 0,93 % от I_0 , а средние для водоемов от 0,13 % (Чебоксарское) до 0,54 % (Волгоградское). В 1989 г. зафиксировано снижение ЭУСЭ в каскаде от Ивановского к Рыбинскому водохранилищу, увеличение в Горьковском и (до максимума) в Волгоградском; в 1991 г. отчетливо выражен максимум в Чебоксарском водохранилище (рис. 2). Полученные значения ниже, чем в 50-х гг. XX в. [17], когда максимальные ЭУСЭ достигали 2,12 %. И временные (сезонные), и пространственные (по водохранилищам каскада) изменения ЭУСЭ повторяют ход показателей первичной продукции [9].

Величины ЭУСЭ в водохранилищах Волги и Ангары сопоставимы с приводимыми в литературе для разнотипных водоемов других регионов: 0,15–0,23 % в Нарочанских озерах [11], 0,01–2,78 % в водохранилищах Днепра [15], 0,10–0,23 % в рыбоводных прудах дельты Волги [21], до 0,6 % в оз. Байкал [4]. По эффективности функционирования и пресноводный, и морской фитопланктон не уступают наземной растительности: все названные сообщества способны усваивать до 5 % энергии света [2; 5; 22].

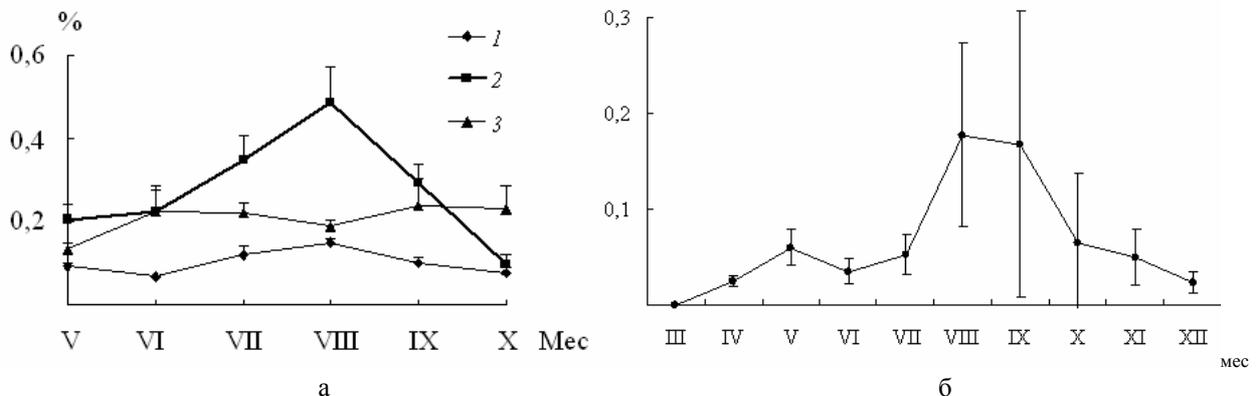


Рис. 1. Сезонная динамика ЭУСЭ (средние величины со стандартной ошибкой) в водохранилищах Волги и Ангары: а – Шекснинское (1), Рыбинское (2), Горьковское (3); б – Братское

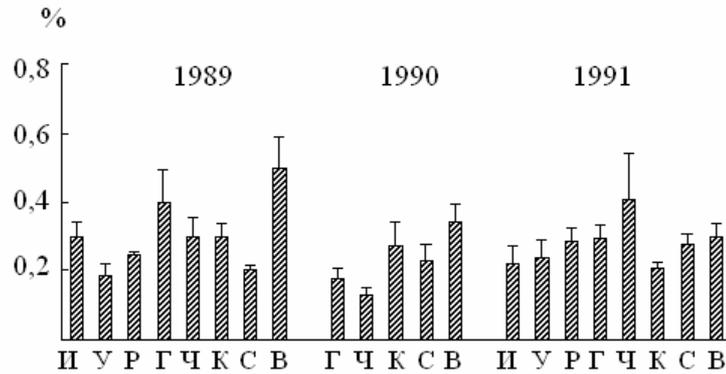


Рис. 2. Значения ЭУСЭ (средние величины со стандартной ошибкой) в водохранилищах Волги в летний период. Водоохранилища: И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское, К – Куйбышевское, С – Саратовское, В – Волгоградское

К факторам, регулирующим экологическую эффективность первичного продуцирования, относятся поступление солнечной радиации, обуславливающее 40–60 % изменчивости значений ЭУСЭ в исследованных водоемах, температура воды (34–45 % изменчивости) и содержание хлорофилла (52–68 %). Их достоверное влияние прослеживается и в сезонном, и в географическом (для водохранилищ каскада) аспектах (рис. 3).

Зависимость ЭУСЭ от обилия фитопланктона наиболее выражена в широком диапазоне концентраций хлорофилла. Для сезонных изменений в Рыбинском водохранилище она но-

сит линейный характер, для Шекснинского, а также для всего каскада аппроксимируется степенной функцией. Эта связь отражает изменчивость ЭУСЭ в водах разной трофии, которые наблюдаются в волжских водохранилищах с их сложным гидрологическим режимом, обуславливающим формирование водных масс различного генезиса [3]. В волжских водах эвтрофного типа коэффициент использования света существенно выше, чем в мезотрофных ($0,25 \pm 0,01$ и $0,14 \pm 0,01$ %, соответственно [9]). Связь ЭУСЭ с продуктивностью водоема отмечена также в водохранилищах Днепра [15].

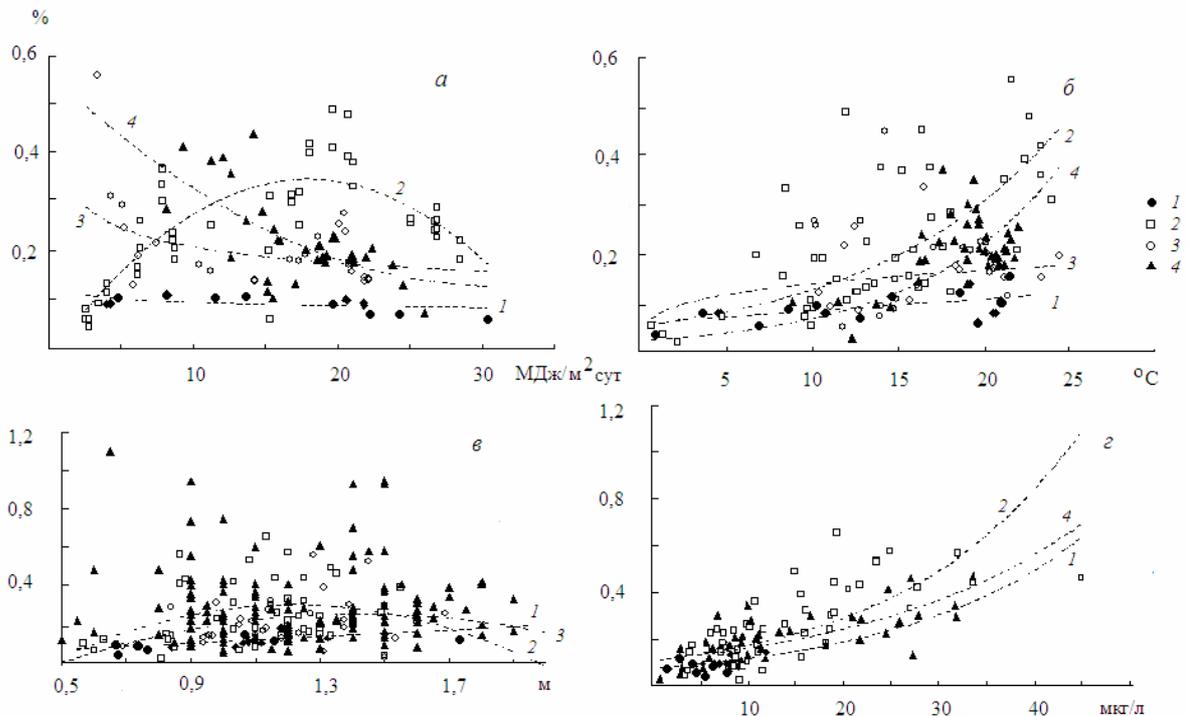


Рис. 3. Связь ЭУСЭ с надводной облученностью (а), температурой (б), прозрачностью воды (в) и содержанием хлорофилла (г) в Шекснинском (1), Рыбинском (2), Горьковском (3) водохранилищах и всем каскаде (4). (Здесь и на рис. 4, 5 пунктиром обозначены линии тренда)

В водохранилищах Волги связь ЭУСЭ с хлорофиллом наиболее отчетливо выражена при сходных показателях подводного светового режима. Именно прозрачность (т.е. подводные световые условия) определяет эффективность использования лучистой энергии фитопланктоном. Так, для озер Ярославской и Вологодской областей установлено, что ЭУСЭ выше в мезотрофных прозрачных Плещеевом и Сиверском, чем в эвтрофных малопрозрачных Покровском и Благовещенском [10]. Из всех рассматриваемых случаев лишь в Шекснинском водохранилище, в Белозерском плесе которого оптический режим крайне нестабилен, ЭУСЭ зависит от прозрачности воды, обеспечивающей около 48 % изменчивости; в Рыбинском и Горьковском с прозрачностью связано около 10 % изменчивости ЭУСЭ, во всем каскаде – всего около 1 % (табл. 1).

Для всего каскада, а также Шекснинского и Горьковского водохранилищ зависимость ЭУСЭ от надводной облученности, как и в других водоемах [15], носит отрицательный характер, отражающий возможности световой адаптации водорослей [25], использующих низкую световую энергию с более высокой эффективностью. В Рыбинском водохранилище зависимость напоминает известную световую кривую

фотосинтеза, которая выходит на плато в диапазоне 15–20 МДж/(м²·сут), а затем демонстрирует подобие светового ингибирования.

Температурное влияние в наибольшей степени проявляется при анализе данных для всего каскада водохранилищ, расположенных в различных природных зонах при существенно различающихся условиях среды [16]: при увеличении температуры на каждые 10 °С ЭУСЭ увеличивается в 2,66 раза. Сезонные изменения ЭУСЭ существенно зависят от температуры в озеровидном Рыбинском водохранилище – водоеме со сложными морфометрией и гидрологическим режимом и, соответственно, пятнистым распределением фитопланктона, в котором ЭУСЭ возрастает в среднем в 2,33 раза на каждые 10 °С. В меньшей степени влияние температуры прослеживается в долинном Горьковском водохранилище (прирост ЭУСЭ составляет 1,98 раза), а также в северном мезотрофном Шекснинском водохранилище (1,34 раза).

Различия ЭУСЭ отчетливы в годы с разными температурными условиями (табл. 2). Из этого следует, что эффективность функционирования первичного звена и экосистемы в целом может меняться в условиях глобального изменения климата.

Таблица 1

Характеристика зависимости эффективности утилизации фитопланктоном волжских водохранилищ солнечной энергии (Y) от ряда факторов (X)

Водохранилище, период наблюдения	Показатель	Уравнение регрессии	R ²	F
Шекснинское, V–X 1976–1977 гг.	Падающая радиация	$Y = 0,10 - 1,47 \times 10^{-6} / X^2$	0,61	20,4
	Температура воды	$Y = 0,06 + 0,003 \times X$	0,34	7,9
	Прозрачность	$Y = 0,21 - 0,10 / X$	0,48	15,0
	Хлорофилл	$Y = 0,08 + 3,47 \times 10^{-5} \times X^3$	0,52	14,4
Рыбинское, V–X 1981–1982 гг.	Падающая радиация	$Y = -0,02 + 0,04 \times X - 0,001 \times X^2$	0,57	41,7
	Температура воды	$Y = 0,10 + 0,001 \times X^2$	0,41	32,5
	Прозрачность	не рассчитывали	0,10	–
	Хлорофилл	$Y = 0,06 + 0,01 \times X$	0,68	99,0
Горьковское, V–X 1988–1992 гг.	Падающая радиация	$Y = 0,16 + 4,03 / X^2$	0,49	27,6
	Температура воды	$Y = -0,18 + 0,08 \times X^{0,5}$	0,49	21,0
	Прозрачность	не рассчитывали	0,10	–
По каскаду водохранилищ, VIII 1989–1991 гг.	Падающая радиация	$Y = 0,65 - 0,10 \times X^{0,5}$	0,41	25,7
	Температура воды	$Y = 0,45 - 3,84 / X$	0,37	21,9
	Прозрачность	не рассчитывали	0,01	–
	Хлорофилл	$Y = 0,06 \times X^{0,48}$	0,53	40,2

Таблица 2

Эффективность утилизации фитопланктоном солнечной энергии в годы с разными температурными условиями

Водохранилище	Год	Температура воды, °С	ЭУСЭ, % от I ₀
Шекснинское	1976	10,0±1,2	0,08±0,01
	1977	14,2±0,7	0,11±0,01
Рыбинское	1981	15,4±0,5	0,35±0,04
	1982	13,8±0,5	0,20±0,03

В Рыбинском водохранилище, где ведутся многолетние наблюдения, средняя за вегетационный сезон температура воды за период 1969–1995 гг. увеличилась на 1,8 °С [7]. Многолетние изменения прозрачности воды характеризуются отрицательным трендом, изменения первичной продукции – положительным [12]. На этом фоне отмечается достоверное увеличение ЭУСЭ на 1,4 % в год (рис. 4). Однако в многолетнем плане температура воды оказывает лишь умеренное влияние на утилизацию

световой энергии фитопланктоном водохранилища ($R^2 = 0,25$), а роль надводной облученности, как и подводных световых условий (прозрачности воды) минимальна ($R^2 = 0,03–0,06$). Основным фактором многолетней изменчивости ЭУСЭ, обуславливающим ~ 80 % ее объясненной вариации, является содержание хлорофилла, которое служит характеристикой степени развития фитопланктона, а также трофического состояния водоема (рис. 5).

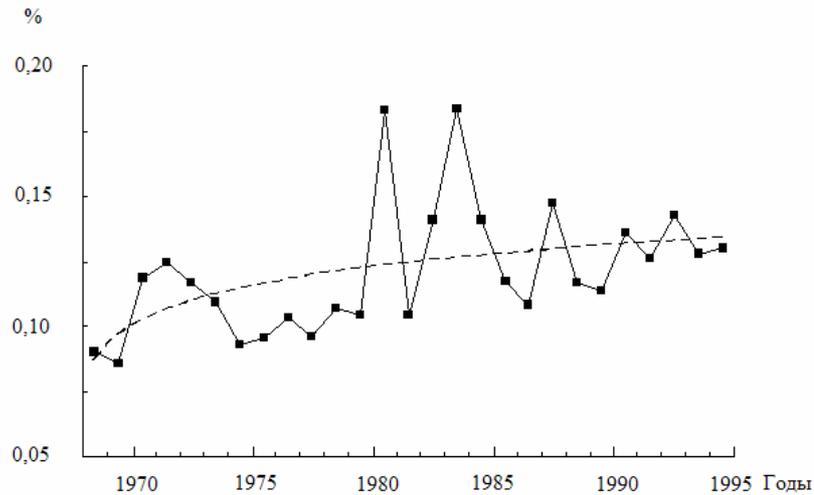


Рис. 4. Многолетние изменения ЭУСЭ в Рыбинском водохранилище

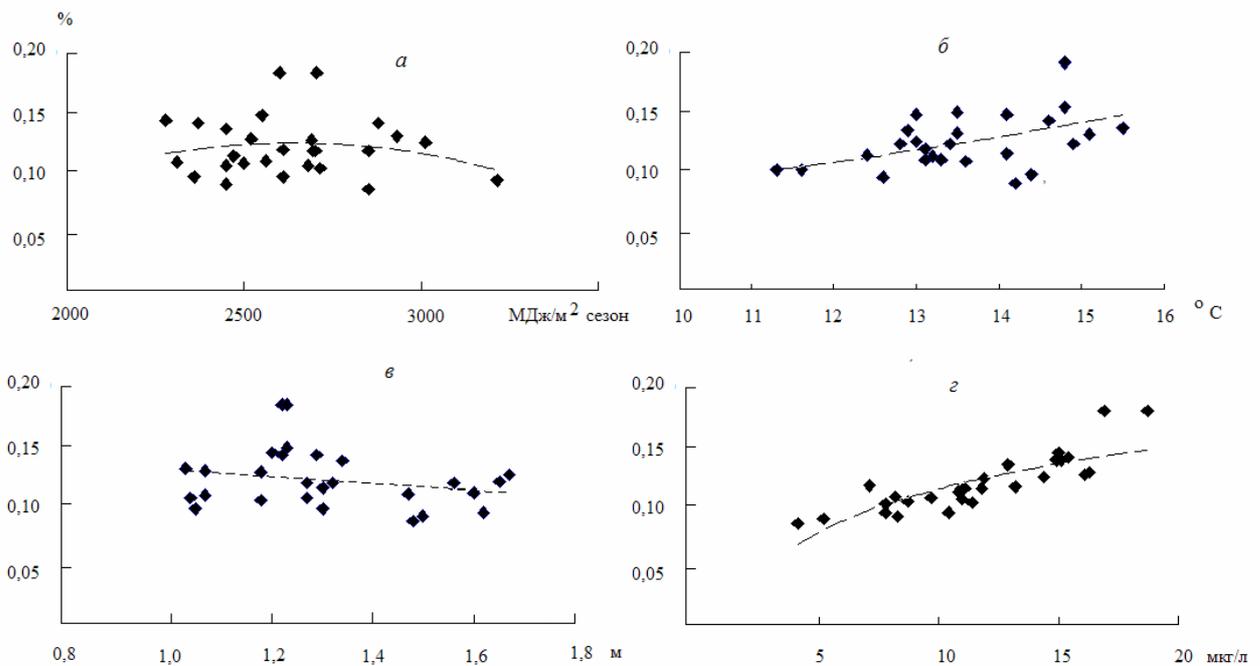


Рис. 5. Связь многолетних изменений ЭУСЭ в Рыбинском водохранилище с надводной облученностью (а), температурой (б), прозрачностью воды (в) и содержанием хлорофилла (г)

Повышенные величины ЭУСЭ (0,25–0,39 % в среднем за вегетационный сезон) получены в 1972, 1973, 1981 гг. при интенсивной вегетации фитопланктона, а более низкие (0,08–0,15 %) в годы с невысоким обилием водорослей [9]. Следует отметить, что возросшая энергетическая эффективность может быть связана также с уменьшением в течение периода наблюдений среднецепоцитического объема клеток фитопланктона [6]. Более высокая фотосинтетическая активность мелких форм является известным фактом.

Совокупность четырех рассмотренных факторов объясняет ~ 85 % многолетней изменчивости эффективности утилизации световой энергии при фотосинтезе фитопланктона Рыбинского водохранилища.

Заключение

Таким образом, анализ временных (сезонных и многолетних), а также пространственных (в каскаде водохранилищ) изменений показателя эффективности использования солнечной энергии при фотосинтезе волжского и ангарского фитопланктона выявил широкий диапазон величин ЭУСЭ, которые сопоставимы с таковыми в водоемах других регионов. При определенной зависимости от надводной облученности и температурных условий как временная, так и пространственная динамика ЭУСЭ в наибольшей степени связана с содержанием хлорофилла и, следовательно, с развитием фитопланктона, а также трофическим статусом водоема. Связь с трофностью вод отражается в изменчивости ЭУСЭ в ходе многолетней сукцессии.

Работа поддержана грантом РФФИ № 08-04-00384.

Литература

1. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов / В. В. Бульон. – Л. : Наука, 1983. – 150 с.
2. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов / Г. Г. Винберг. – Минск : Изд-во АН БССР, 1960. – 329 с.
3. Волга и ее жизнь / под ред. Н. В. Буторина, Ф. Д. Мордухай-Болтовского. – Л. : Наука, 1978. – 348 с.
4. Вотинцев К. К. Эффективность утилизации энергии солнечной радиации фитопланктоном оз. Байкал / К. К. Вотинцев, А. И. Мещерякова // Докл. АН СССР. – 1969. – Т. 184, № 1. – С. 214–216.
5. Кобленц-Мишке О. И. Фотосинтез морского фитопланктона в зависимости от подводной облученности / О. И. Кобленц-Мишке // Физиология растений. – 1979. – Т. 26, № 5. – С. 908–920.
6. Корнева Л. Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Л. Г. Корнева. – СПб, 2009. – 48 с.
7. Литвинов А. С. Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища / А. С. Литвинов, В. Ф. Рощупко // Актуальные проблемы экологии Ярославской области : материалы 2-й науч.-практ. конф. – Ярославль, 2004. – С. 33–39.
8. Минеева Н. М. Содержание фотосинтетических пигментов в водохранилищах Верхней Волги / Н. М. Минеева // Биология внутренних вод. – 2006. № 1. – С. 31–40.
9. Минеева Н. М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. / Н. М. Минеева. – Ярославль : Принтхаус, 2009. – 279 с.
10. Минеева Н. М. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе фитопланктона в водоемах с различными гидрооптическими условиями / Н. М. Минеева, Л. Е. Сигарева // Радиационная климатология и прикладные аспекты актинометрии : материалы 12-го совещания по актинометрии. – Иркутск, 1984. – С. 261–263.
11. Михеева Т. М. Эффективность утилизации солнечной радиации фитопланктоном в водоемах и водотоках Белорусской ССР / Т. М. Михеева, Р. З. Ковалевская, В. Ф. Иконников // Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии : тез. докл. – Рига, 1979. – С. 41–43.
12. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища в связи с действием климатических факторов / И. Л. Пырина и [др.] // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. – М. : КМК, 2006. – С. 36–46.
13. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
14. Первичная продукция в Братском водохранилище / О. М. Кожова и [др.]. – М. : Наука, 1983. – 248 с.
15. Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ / А. Д. Приймаченко. – Киев: Наук. думка, 1981. – 280 с.
16. Природные и антропогенные факторы функционирования фитопланктона зарегулированной Волги (Обзор) / Н. М. Минеева и [др.] // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2008. – Т. 10, № 5/1. – С. 217–228.
17. Пырина И. Л. Подводный фотоинтегратор / И. Л. Пырина // Гидробиол. журн. – 1965. – Т. 1, № 2. – С. 61–67.
18. Пырина И. Л. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона волжских водохранилищ / И. Л. Пырина // Лучистые факторы жизни водных организмов. – Л. : Наука, 1967. – С. 34–42.

19. Пырина И. Л. Определение подводной фотосинтетически активной радиации / И. Л. Пырина // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. – СПб. : Гидрометеиздат, 1993. – С. 132–138.
20. Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища / под ред. А. С. Литвинова. – Ярославль : ЯГТУ, 2002. – 368 с.
21. Сокольский А. Ф. Эффективность использования энергии суммарной солнечной радиации фитопланктона экологически различных водоемов дельты Волги / А. Ф. Сокольский, Н. И. Тамразова, К. В. Горбунов // IV съезда ВГБО : тез. докл. – Киев, 1981. – Ч. 1. – С. 153–154.
22. Федоров В. Д. Сезонные изменения некоторых показателей продуктивности фитопланктона Белого моря / В. Д. Федоров, Ю. А. Бобров // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1977. – № 1. – С. 104–112.
23. Фитопланктон Волги. Фитопланктон Горьковского водохранилища / А. Г. Охалкини и [др.] – Тольятти : ИЭВБ РАН, 1997. – 224 с.
24. Dubinsky Z. Light utilization efficiencies of phytoplankton in Lake Kinneret (Sea of Galilea) / Z. Dubinsky, T. Berman // Limnol. Oceanogr. – 1976. – Vol. 21, N 2. – P. 226–230.
25. Reynolds C. S. The ecology of freshwater phytoplankton / C. S. Reynolds. – Cambridge, London, N. Y. : Cambridge University Press, 1984. – 384 p.
26. Rivers of Europe / eds. Tockner K., Uehlinger U., Robinson C. T. – Amsterdam ; Boston ; Heidelberg : Elsevier, 2009. – 700 p.

Efficiency of solar radiation utilization under phytoplankton photosynthesis in the Volga River and Angara River reservoirs

N. M. Mineeva¹, L. S. Kraschuk²

¹ I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok

² Research Institute for Biology, Irkutsk State University, Irkutsk

Abstract. The temporal (seasonal and long-term) and spatial (in cascade of reservoirs) variations in efficiency of solar radiation utilization (ESRU) under phytoplankton photosynthesis in the Volga and Angara river reservoirs are under consideration. ESRU values change in a range of 0,02–1 % that is comparable with the ones in water bodies of other regions. ESRU depends on input of solar radiation ($R^2 = 0,41–0,61$), water temperature ($R^2 = 0,34–0,49$), and chlorophyll content ($R^2 = 0,52–0,68$) that shows its fluctuations according to reservoirs trophic state.

Key words: utilization of solar radiation, phytoplankton, chlorophyll, primary production, Volga River reservoirs, Angara River reservoirs

Минеева Наталья Михайловна
 Институт биологии внутренних вод
 им. И. Д. Папанина
 152742, Ярославская обл., Некоузский р-он,
 п. Борок, Россия
 доктор биологических наук,
 главный научный сотрудник
 тел. (48547) 24041
 E-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru

Крацук Людмила Степановна
 Научно-исследовательский институт биологии
 при ИГУ
 664003, г. Иркутск, ул. Ленина, 3, а/я 24
 кандидат биологических наук,
 старший научный сотрудник
 тел. (3952) 243077
 E-mail: root@bio.isu.runnet.ru

Mineeva Natalya Mikhailovna
 I. D. Papanin Institute for Biology of Inland
 Waters RAS
 Borok settl., Yaroslavl region, 152742

D. Sc. in Biology,
 principal research scientist
 phone: (48547) 24041
 E-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru

Kraschuk Lyudmila Stepanovna
 Irkutsk State University
 Research Institute for Biology
 3 Lenin St., Irkutsk, 664003
 Ph. D. of Biology,
 senior research scientist
 phone: (3952) 243077
 E-mail: root@bio.isu.runnet.ru