

Вклад разных групп автотрофов в первичную продукцию горного озера Ойское

Е. А. ИВАНОВА^{1,2}, О. В. АНИЩЕНКО^{1,2}, Н. А. ГАЕВСКИЙ¹, Л. А. ГЛУЩЕНКО¹, В. И. КОЛМАКОВ^{1,2}

¹ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79
E-mail: elenivalg@mail.ru

² Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 50

Статья поступила 27.11.2013

АННОТАЦИЯ

Рассмотрены продукционные характеристики фитопланктона, фитоперифитона и ассоциаций пяти видов высших водных растений (макрофитов) в горном олиготрофном оз. Ойское (Западный Саян, хребет Ергаки). Высокая первичная продукция отмечена для сообществ фитоперифитона и макрофитов. Проведено сравнение фотосинтетических параметров листьев макрофитов с помощью РАМ-флуориметра.

Ключевые слова: первичная продукция, фитопланктон, фитоперифитон, макрофиты, флуоресценция, хлорофилл, оз. Ойское.

Как известно, горные озера характеризуются высокой прозрачностью в сочетании с низким биогенным статусом, что делает их особо чувствительными к поступлению азота и фосфора и ведет к повышению первичной продукции и изменению трофического статуса [Tompson et al., 2009]. Горные озера, несмотря на труднодоступное расположение, подвержены антропогенному воздействию через атмосферный перенос загрязняющих веществ и биогенных элементов [Battarbee, 2010]. Благодаря высокой прозрачности и стоку питательных веществ с водосборной площади в литорали озер часто развиваются фитоперифитон и высшая водная растительность, а фитопланктон, в связи с низкой биогенной нагрузкой, развивается слабо. Оценка первичной продукции озер горных районов в основном проводилась для фитопланк-

тона [Tilzer, 1973; Tarabay et al., 1991; Sickman et al., 1992; Straškrabová et al., 1999; Carrillo et al., 2002], в то же время исследования продуктивности фитоперифитона ограничены [Nydick et al., 2004], а данные по продукции макрофитов практически отсутствуют. Известно, что в некоторых ультраолиготрофных и олиготрофных озерах валовая продукция перифитона преобладает над планктоном [Vadeboncoeur et al., 2002; Vadeboncoeur et al., 2003], а высшие водные растения при биомассе свыше 1,5 кг/м² могут подавлять развитие фитопланктона [Кутова, 1977].

На территории природного парка “Ергаки” расположено одно из крупных озер Западного Саяна, озеро Ойское, имеющее статус памятника природы. По биомассе фитопланктона озеро является олиготрофным [Зуев и др., 2012], но литораль озера с кон-

ца июля и в августе значительно зарастает макрофитами, а камни обрастают фитоперифитоном. Таким образом, в горных олиготрофных озерах со значительной долей литорали продукция высших водных растений и фитоперифитона может быть значительной и превышать первичную продукцию фитопланктона. В задачи исследования входило оценить валовую первичную продукцию фитопланктона, фитоперифитона (эпилитона) и высшей водной растительности оз. Ойского.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования подробно описан в работах [Глушченко и др., 2009; Зуев и др., 2012]. Оз. Ойское (52°50'28,30" с. ш., 93°14'46,02" в. д.) представляет собой глубоководный водоем, с максимальными глубинами до 25 м, расположенными в центральной его части. Минимальные глубины до 1,5–2,0 м отмечены в северной части озера, заросшей макрофитами (рис. 1). Результаты эхолокационной съемки показали, что дно озера относительно ровное, без скачкообразных понижений. Грунты представлены в южной и центральной части озера крупными заиленными валунами и ближе к береговой линии – мелким щебнем, галькой. В северной мелководной части дно покрыто мощными иловыми отложениями.

Глубину водоема измеряли с помощью эхолота Fishfinder 535 (Humminbird, США) с одно-

лучевым датчиком (по трансектам), прозрачность (S) – диском Секки. Площадь водного зеркала и длину береговой линии озер рассчитывали по спутниковым снимкам Google Earth с использованием программы ImageJ 1.46. Площадь литорали рассчитывали как долю (%) площади водного зеркала, занятой глубинами меньше глубины 2,5S, где S – средняя прозрачность по диску Секки. Исследования фитопланктона, фитоперифитона проводили в июне, августе 2011–2012 гг. и в июле 2013 г.; макрофитов – в августе 2012 г. и в июле 2013 г.

Результаты обработаны с помощью MS Excel и Statistica 6.0 (StatSoft Inc., USA). В таблицах приведены средние арифметические значения величин и ошибки среднего.

Гидрохимические анализы. Содержание биогенных элементов определяли в интегральных пробах воды, полученных объединением проб, отобранных с поверхности и с горизонтов исследования фитопланктона (подробное описание в следующем разделе). Предварительно воду пропускали через капроновый газ с размером ячеек ~100 мкм, заполняли две литровые пластиковые бутылки, которые хранили в морозильной камере. Содержание биогенных элементов в воде определяли по общепринятым методикам: аммонийный азот – по методу Несслера, с использованием светофильтра 400–425 нм [РД 52.24.486–95]; нитритный азот – колориметрическим мето-

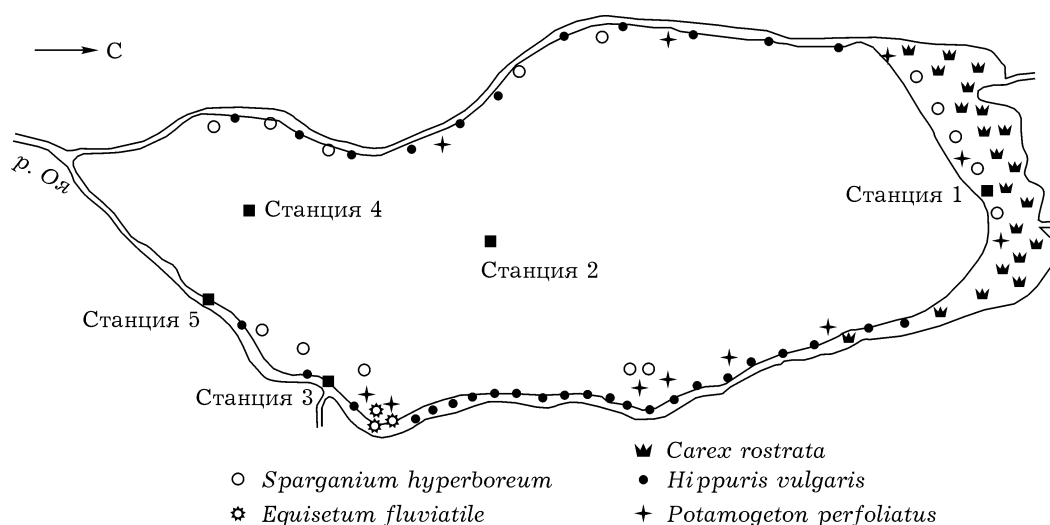


Рис. 1. Схема озера Ойского со станциями отбора проб и расположением основных фитоценозов. Линией отмечена часть литоральной зоны с глубиной до 1 м

дом, с использованием реакции с сульфаниламидом и α -нафтиламином (реактив Грисса) [РД 52.24.381-2006]; нитратный азот переводили в нитритный редуцией на кадмиевой колонке [РД 52.24.380-2006]. Содержание общего и минерального фосфора определяли фотометрическим методом согласно [РД 52.24.382-2006, РД 52.24.387-2006]. Анализы выполнены в лаборатории аналитической химии Института биофизики СО РАН (г. Красноярск).

Отбор проб фитопланктона и фитоперифитона. Пробы фитопланктона отбирали батометром Рутнера с горизонтов фотического слоя – поверхность (0), глубина прозрачности (S), 2,5S; и дисфотического слоя – 0,5 придонного (0,5Н) и придонный (Н). Для последующего определения видового состава, численности и биомассы микроводорослей с каждого горизонта 0,5–1 л воды фильтровали через мембранные фильтры “Владипор” с диаметром пор 0,45 мкм, которые затем фиксировали раствором Люголя в модификации Г. В. Кузьмина [Методические рекомендации..., 1984; Водоросли, 1989].

Пробы фитоперифитона (фитоэпилитона) отбирали в прибрежной зоне, снимая обрастания с камня с помощью скальпеля и зубной щетки, применяя рамку 10 × 10 см. Смыть водорослей помещали в пластиковую емкость с водой объемом 0,5 л. Флуоресценцию бентосных водорослей регистрировали в пробах, разведенных в 20 раз водой, полученной при фильтровании планктонных проб. Для количественного и качественного учета пробы фитоперифитона фиксировали. Водоросли определяли и подсчитывали в камере Фукса – Розенталя, биомассу фитопланктона и фитоперифитона рассчитывали по объему клеток, приравнивая удельную массу к единице, размеры клеток определяли с помощью окуляр-микрометра [Руководство..., 1983; Руководство по гидробиологическому мониторингу..., 1992].

Определение валовой первичной продукции фитопланктона и фитоперифитона. Валовая первичная продукция (ВПП) фитопланктона и фитоперифитона была оценена с помощью флуоресцентного метода [Методические рекомендации..., 1989; Гаевский и др., 2000], в англоязычной литературе известной как “DCMU-fluorescence” (название дано по

аббревиатуре ингибитора – диурона). Флуоресценцию ($\lambda = 685$ нм) регистрировали с помощью планктофлуориметра ПФЛ-3004-сид (Сибирский федеральный университет, г. Красноярск) с мощным белым светоизлучающим диодом в качестве источника возбуждающего света. Прибор позволяет дифференцированно оценить концентрацию хлорофилла a трех объединенных по составу пигментов групп водорослей: 1) Chlorophyta и Euglenophyta; 2) Bacillariophyta и Dinophyta; 3) Cyanobacteria с использованием светофильтров: синего ($\lambda = 410$ нм), сине-зеленого ($\lambda = 490$ нм) и зеленого ($\lambda = 540$ нм). Расчетные уравнения получены с помощью метода визуализации, описанного в работе Н. А. Гаевского с соавт. [Gaevsky et al., 2005].

Валовая первичная продукция (ВПП) фитопланктона и перифитона ($\text{гO}_2/\text{м}^3\text{ч}$) вычислена по формулам, представленным в работе [Gaevsky et al., 2002], для условий с освещенностью более $4,4 \text{ Вт}/\text{м}^2$ по формуле:

$$\text{ВПП} = 6,227 \times 10^{-3} \times \text{Хл } a \times \Delta\Phi_{\text{л}}/\Phi_{\text{лМ}} \times \sqrt{I}, \quad (1)$$

где $\Delta\Phi_{\text{л}}/\Phi_{\text{лМ}}$ – относительная переменная флуоресценция, $\text{Хл } a$ – концентрация хлорофилла a планктонных микроводорослей ($\text{мг}/\text{м}^3$), и I – интенсивность фотосинтетически активной радиации на глубине отбора проб ($\Phi_{\text{АР}}$, $\text{Вт}/\text{м}^2$); для условий с освещенностью менее $4,4 \text{ Вт}/\text{м}^2$:

$$\text{ВПП} = 0,00296 \times \text{Хл } a \times \Delta\Phi_{\text{л}}/\Phi_{\text{лМ}} \times I. \quad (2)$$

Относительную переменную флуоресценцию рассчитывали по формуле:

$$\Delta\Phi_{\text{л}}/\Phi_{\text{лМ}} = (\Phi_{\text{лМ}} - \Phi_{\text{л0}})/\Phi_{\text{лМ}}, \quad (3)$$

где $\Phi_{\text{л0}}$ – флуоресценция хлорофилла без добавления ингибитора, и $\Phi_{\text{лМ}}$ – максимальная флуоресценция в присутствии 10 мкМ ингибитора диурона. $\Phi_{\text{лМ}}$ и $\Phi_{\text{л0}}$ измерялись при возбуждении широкой спектральной областью (400–620 нм).

Данные о средней ВПП на каждом горизонте интегрировали по глубине для оценки продукции под м^2 , для оценки суточной продукции – умножались на долготу дня. Валовую первичную продукцию фитоперифитона ($\text{гO}_2/\text{м}^2\text{ч}$ и $\text{гO}_2/\text{м}^2\text{сут}$) оценивали по формуле (1), данные по концентрации хлорофилла a пересчитывали на м^2 поверхности дна.

Данные о поступающей на поверхность суммарной солнечной радиации в 2011 и 2012 гг. предоставлены Красноярской гидрометеослужбой (метеостанция Оленья речка, Ермаковский район и метеостанция Усть-Абаканского района) (<http://rp5.ru>). Часовые величины суммарной солнечной радиации, Дж/м², были переведены в Вт/м² (1 Вт = 3600 Дж). Для перехода к ФАР использовали коэффициент 0,46 с поправкой на альbedo воды (6 %). В 2013 г. параметры по энергии светового потока в области ФАР получены с помощью наземного сенсора LI-190 SA и регистрирующего устройства LI-COR 1400 (LI-COR Ltd. Lincoln, NE, USA). Для определения ФАР на горизонтах отбора проб оценено ослабление света (K_0) как коэффициент линейной регрессии зависимости скалярной солнечной радиации от глубины [Kirk, 2010]. Измерения подводной ФАР выполнены в июне 2011 г., августе 2012 г. и июле 2013 г. с помощью сферического сенсора LI-193SA (LI-COR Ltd. Lincoln, NE, USA). Значения подводной ФАР нормированы относительно данных надводных измерений. Для расчета подводной ФАР на глубинах отбора проб в августе 2011 г. использовали усредненные за весь период исследования значения K_0 (м⁻¹). Значения коэффициента K_0 на глубине эвфотической зоны (7 м) варьировали от 0,80 м⁻¹ (16.06.2011) до 0,55 м⁻¹ (16.08.12). Максимальное значение K_0 (1,08 м⁻¹) в оз. Ойском отмечено 17.06.2011 на глубине 3 м. Полученные данные по интенсивности солнечной радиации в мкмоль фотон/м²с были переведены с помощью коэффициента 0,217 в Вт/м². Расчет подводной ФАР (I_z) на глубинах (z) отбора проб фитопланктона проводили по формуле:

$$I_z = I_0 e^{-K_0 z}, \quad (4)$$

где I_0 – подповерхностная ФАР. I_0 определяли при измерении в водоеме и по данным часовых измерений поступающей на поверхность радиации с учетом альbedo воды. Валовую первичную продукцию фитоперифитона рассчитывали на глубинах 0,5 м и 2 м, при этом проникающую ФАР оценивали как непосредственно при измерении, так и по кривой затухания света. Для перехода ВПП в мгС использовали коэффициент 0,3125 [Velasco et al., 2003].

Для оценки ВПП фитопланктона во всем озере были рассчитаны объемы слоев между изобатами по формуле усеченного конуса, полученные значения просуммированы для полного объема. Далее была получена зависимость объема озера от глубины и графически определены объемы на глубинах отбора проб фитопланктона с последующим расчетом объема каждого слоя, в котором определяли величину первичной продукции. Расчеты интегральной ВПП под м² и для всего водоема проводили по формулам, предложенным [Пырина, Сметанин, 1993]. Расчеты ВПП планктонных и перифитонных микроводорослей за вегетационный период проведены на основе средней продукции в водоеме (для фитопланктона – на станции № 2, для фитоперифитона – на станциях № 1, 3 и 5) умноженной на длину вегетационного сезона (84 дня – период с 10 июня по 1 сентября).

Определение хлорофилла и флуоресценции хлорофилла у макрофитов. Концентрацию хлорофилла a определяли в 80%-ом ацетоне согласно [Lichtenthaler, Wellburn, 1983]. Функциональное состояние фотосинтетического аппарата у макрофитов определяли на основе флуоресценции хлорофилла в листьях различного яруса (прибор Imaging-PAM, *taxi* version, Walz, Германия). Параметры, необходимые для расчета валовой первичной продукции, определяли по световой кривой (“rapid light curve”) фотосинтетического транспорта электронов (ETR) [Genty et al., 1989]. Световая кривая содержала 12 точек (возбуждающий свет от 0 до 700 мкмоль квантов \times м⁻² \times с⁻¹, время действия каждой интенсивности – 20 с). ETR (мкмоль \bar{e} \times м⁻² \times с⁻¹) рассчитывали по формуле:

$$ERT = Y(II) \times I_{PAR} \times ETR_{factor} \times 0,5, \quad (5)$$

где $Y(II)$ – квантовая эффективность реакционного центра ФС2, определяемая как $Y(II) = (F'm - F')/F'm$ [Genty et al., 1989], где $F'm$ – максимальный уровень флуоресценции в момент действия насыщающего светового импульса; F' – уровень флуоресценции в момент, предшествующий световому импульсу; I_{PAR} – плотность светового потока в области ФАР, выраженная в мкмоль квантов \times м⁻² \times с⁻¹; ETR_{factor} – определяет долю

квантов возбуждающего света, поглощенную пигментами листа; 0,5 – множитель, определяет часть поглощенных листом квантов света, участвующих в возбуждении реакционного центра ФС2. ETR_{factor} определяли на основе концентрации хлорофиллов a и b ($mg \times m^{-2}$) в листьях макрофитов и удельного показателя поглощения (k_{680}) хлорофиллов a и b в клетках в области красного максимума хлорофилла a ($k_{680}a = 0,0065 m^{-2} \times mg$, $k_{680}b = 0,0009 m^{-2} \times mg$). У изученных видов макрофитов ETR_{factor} принимал следующие значения: осока – 0,96; ежеголовник – 0,91; хвощ – 0,92; рдест – 0,60.

Экспериментальную световую кривую аппроксимировали на основе уравнения, предложенного [Platt et al., 1980], которое учитывает эффект фотоингибирования фотосинтеза:

$$ETR = ETR_{mPot} \left(1 - \exp \left(- \frac{\alpha I_{PAR}}{ETR_{mPot}} \right) \right) \times \exp \left(- \frac{\beta I_{PAR}}{ETR_{mPot}} \right) / 1, \quad (6)$$

где α – угол наклона световой кривой на участке от 0 до 20 мкмоль квантов $\times m^{-2} \times c^{-1}$; β – угол наклона световой кривой на начальном участке спада; ETR_{mPot} – потенциальная максимальная скорость транспорта электронов; I_{PAR} – плотность светового потока в области ФАР. Регрессионный анализ проводили только в отношении световых кривых транспорта электронов, у которых отличный от нуля фотосинтез проявлялся, по крайней мере, при четырех уровнях действующего света.

Максимальную скорость фотосинтетического транспорта электронов (ETR_{max}) определяли по модельной световой кривой (уравнение 6); нижний предел насыщающей радиации (I_k , мкмоль квантов $\times m^{-2} \times c^{-1}$) рассчитывали как $I_k = ETR_{max} / \alpha$; коэффициент фотоингибирования (K_{ing}) – как $K_{ing} = ETR_{mPot} / ETR_{max}$.

Определение фитомассы и валовой первичной продукции макрофитов. Первичную продукцию макрофитов разных видов ($ВПП_m$) определяли на основе укусов фитомассы с помощью рамки размером 50×50 см [Катанская, 1981]. Пробы отбирали в наиболее типичных участках фитоценозов в трехкратной

повторности на литорали и нырянием с глубины 1,5–2 м. Укосы разбирали по видам растений и взвешивали в сыром и в абсолютно сухом состоянии, для чего растения высушивали при $105^\circ C$ до постоянного веса (с точностью до 0,1 г). Для расчета валовой первичной продукции ($ВПП_m$) надземных органов отдельных видов макрофитов (P_1 , $г/м^2$; $кг/м^2$) по их максимальной надземной абсолютно сухой фитомассе (B_{bc} , г) использовали поправочные коэффициенты для расчета органического вещества и поправочные коэффициенты (K_p), учитывающие особенности экологических групп водных и прибрежно-водных макрофитов [Папченков, 2003; Куянцева, Исакова, 2008]; для высокотравных гелофитов он равен 1,2; для осок – 2,0; низкотравных гелофит – 2,3; погруженных гидрофит – 2,5:

$$P_1 = K_p B_{bc}. \quad (7)$$

Далее рассчитывали общее содержание органического вещества от абсолютно сухой фитомассы (P_2 , $г/м^2$):

$$P_2 = K_{орг} P_1, \quad (8)$$

где $K_{орг}$ – поправочный коэффициент для расчета содержания органического вещества в общей продукции наземных органов (для гелофитов – 0,92; растений с плавающими листьями – 0,9; погруженных гидрофитов – 0,85).

Затем пересчитали $ВПП_m$ в углеродных единицах (P_3 , $гC/м^2$) на единицу площади:

$$P_3 = (46,4P_2) / 100. \quad (9)$$

Продукцию макрофитов перевели в энергетические единицы (P_4 , $ккал/м^2$):

$$P_4 = 10P_3. \quad (10)$$

Для определения запасов макрофитов использовали карты (<http://maps.yandex.ru>) с масштабом 1 : 200 и карты-схемы растительности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период исследований (2011–2013 гг.) среднее содержание нитратов в воде оз. Ойского составило $0,2355 \pm 0,1129$ мг/л, нитритов – $0,0011 \pm 0,0011$ мг/л, ионов аммо-

ния – $0,0360 \pm 0,0262$ мг/л, общего и минерального фосфора – $0,011 \pm 0,003$ мг/л и $0,009 \pm 0,003$ мг/л соответственно, pH – $7,7 \pm 0,13$.

Фитопланктон и фитоперифитон. Исследования микроводорослей планктона и перифитона в оз. Ойском были начаты в 2008 г. [Глущенко и др., 2009]. В фитопланктоне оз. Ойское обнаружено 70 видов водорослей из семи отделов, в том числе Bacillariophyta – 27, Chlorophyta – 20, Cyanobacteria – 12, Chrysophyta – 5, Euglenophyta – 3, Dinophyta и Xanthophyta – по 2 вида. По численности в июне 2011–2012 гг. и августе 2012 г. доминировали цианобактерии *Synechocystis* sp. Sauv. Биомассу формировали водоросли разных отделов: в июне 2011 г. – диатомеи *Tabellaria fenestrata* Lyngb. (Kütz.) и зеленые водоросли *Ankistrodesmus gracilis* (Rein.) Korshikov, а в июне 2012 г. – золотистые водоросли *Dinobryon* sp. Ehr. В августе 2011 г. численно преобладали колониальные цианобактерии *Aphanocapsa holsatica* (Lem.) Cron. & Komárek, а по биомассе – диатомеи *Achnanthes* sp. Bory и *Aulacoseira distans* var. *alpigena* (Grun.) Sim. В августе 2012 г. основу биомассы составили диатомовые водоросли рода *Tabellaria* Ehr. ex Kütz. и зеленые водо-

росли *Coenocystis planctonica* Korsh. Средние значения численности и биомассы фитопланктона, по сравнению с другими группами автотрофов, были низкими (табл. 1).

Видовой состав водорослей перифитона включал 80 видов водорослей и внутривидовых таксонов, в том числе Bacillariophyta – 48, Chlorophyta – 20, Cyanobacteria – 10, Chrysophyta и Euglenophyta – по одному виду. В сообществе фитоперифитона, в той или иной мере, по численности доминировали цианобактерии, такие как *Calothrix* sp. Ag. ex Bornet & Flahault, *Calothrix gypsophila* (Kütz.) Thur. em. V. P., *Tolypothrix distorta* (Fl. Dan.) Kütz., *Phormidium tenue* (Menegh.) Gom. и *Amorphonostoc poludosum* (Kütz.) Elenkin. Ощутимый вклад в общую биомассу перифитона вносили водоросли двух отделов: зеленые – *Bulbochaeta* sp. Ag., *Stigeoclonium tenue* Kütz., *Gonatozygon* sp. De Bary, *Mougeotia* sp. Ag. и *Spirogyra* sp. Lyngb.; диатомовые – *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz., *Aulacoseira distans* (Ehr.) Kütz. и водоросли родов *Cymbella* Ag. и *Achnanthes* Bory. Численность фитоперифитона достоверно не отличалась от численности фитопланктона, но биомасса перифитонных водорослей более чем в 10 раз превышала таковую фитопланктона (см. табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Численность и биомасса (В, мг/м²) основных автотрофных групп оз. Ойского, 2011–2012 гг. (среднее, ошибка среднего)

Показатель	2011 г.	2012 г.	Доминирующие виды
Численность фитопланктона, млн кл./м ³	$3253,5 \pm 601,7$	$2725,5 \pm 477,2$	<i>Synechocystis</i> sp., <i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Ankistrodesmus gracilis</i> , <i>Coenocystis planctonica</i> ,
Биомасса фитопланктона, мг/м ³	$417,1 \pm 167,5$	$282,0 \pm 58,4$	<i>Dinobryon</i> sp., <i>Achnanthes</i> sp., <i>Aulacoseira distans</i> var. <i>alpigena</i> , <i>Tabellaria fenestrata</i> , <i>T. flocculosa</i>
Численность фитоперифитона, млн кл./м ²	$4472,9 \pm 831,6$	$2847,2 \pm 766,5$	<i>Calothrix</i> sp., <i>Calothrix gypsophila</i> , <i>Tolypothrix distorta</i> , <i>Phormidium tenue</i> , <i>Amorphonostoc poludosum</i> , <i>Bulbochaeta</i> sp., <i>Stigeoclonium tenue</i> , <i>Gonatozygon</i> sp., <i>Mougeotia</i> sp., <i>Spirogyra</i> sp. Lyngb., <i>Tabellaria flocculosa</i> , <i>Aulacoseira distans</i> водоросли родов <i>Cymbella</i> , <i>Achnanthes</i>
Сырая фитомасса макрофитов, г/м ²	$7202,7 \pm 1406,6$	$4600,8 \pm 700,7$	<i>Carex rostrata</i> Stokes, <i>Sparganium hyperboreum</i> Laest. ex Beurl, <i>Equisetum fluviatile</i> L., <i>Hippuris vulgaris</i> L., <i>Potamogeton perfoliatus</i> L.
Абсолютно сухая биомасса макрофитов, г/м ²	$918,7 \pm 260,1$	$786,8 \pm 34,0$	

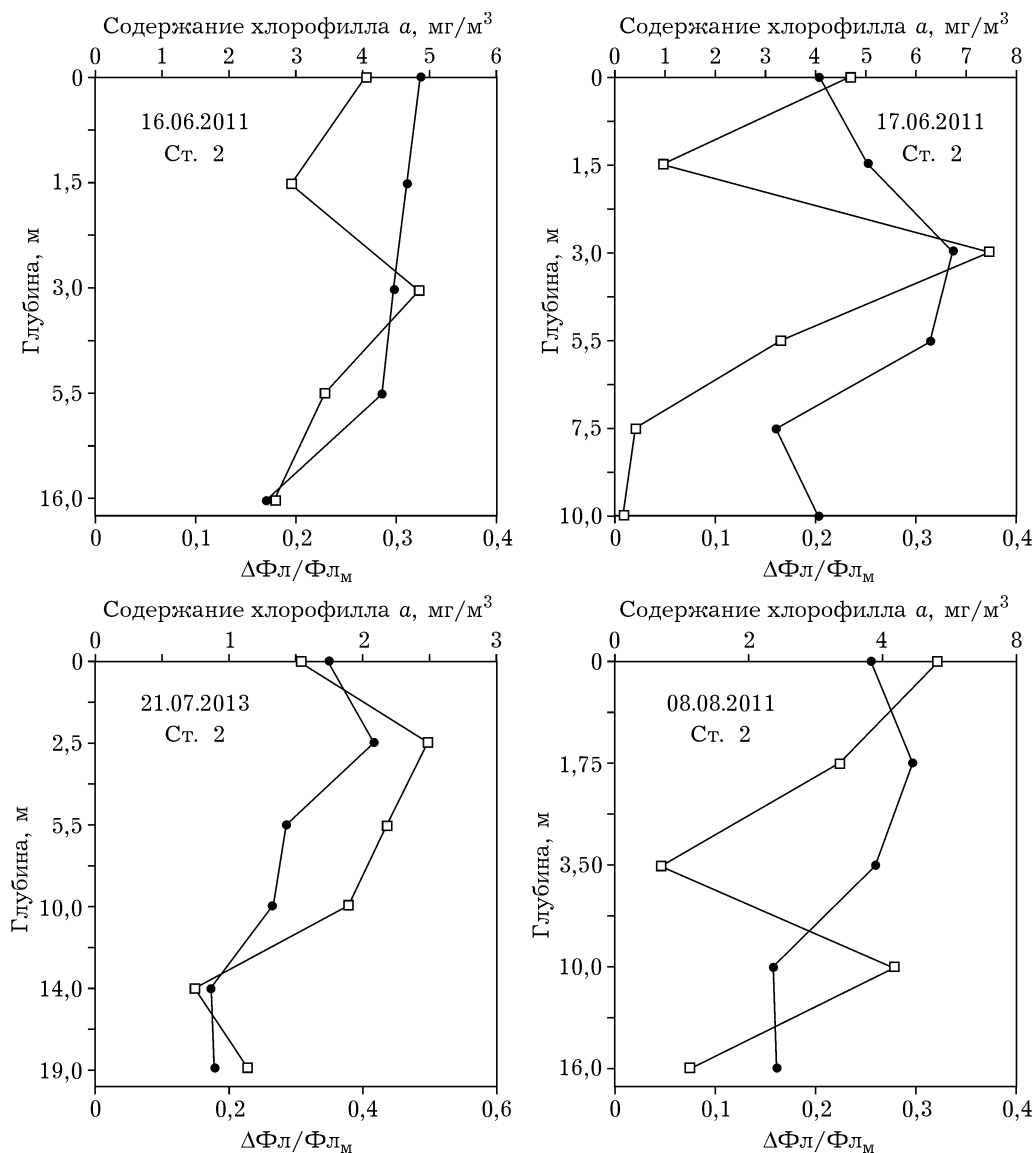


Рис. 2. Вертикальное распределение хлорофилла a ($C_{chl\ a}$, мг/м³) и показателя фотосинтетической активности фитопланктона ($\Delta\Phi_L/\Phi_{LM}$, отн. ед.) в оз. Ойском (белые квадраты – $C_{chl\ a}$, черные кружки – $\Delta\Phi_L/\Phi_{LM}$) на центральной станции

Валовая первичная продукция фитопланктона и фитоперифитона. Средняя концентрация хлорофилла a в столбе воды на центральной станции № 2 варьировала в июне 2011 г. от $2,83 \pm 1,18$ до $3,57 \pm 0,39$ мг/м³, в июле 2013 г. составила $1,66 \pm 0,26$ мг/м³ и в августе 2011 г. – $2,83 \pm 0,82$ мг/м³. Максимум хлорофилла a фитопланктона отмечен на глубине 2,5–3 м в июне – июле и у поверхности в августе (рис. 2), при этом повышенная потенциальная фотосинтетическая активность обнаружена на той же глубине (17.06.2011 и 21.07.2013), выше (16.06.2011) и ниже

(08.08.2011) пика хлорофилла. Эвфотическая зона (зона проникновения 1 % от поверхностной ФАР) в озере достигала глубины 7 м, прозрачность по диску Секки – $4,1 \pm 0,3$ м. Ниже эвфотической зоны в июне и июле наблюдался резкий спад концентрации хлорофилла a и вариабельной флуоресценции фитопланктона, однако в августе 2011 г. отмечен максимум хлорофилла a на глубине 10 м (см. рис. 2).

Наибольшей продуктивностью характеризовался фитопланктон в июне 2011 г. (табл. 2), однако на разных станциях отбора проб у

Т а б л и ц а 2

Валовая первичная продукция фитопланктона (в скобках среднее двух измерений) оз. Ойского в июне и августе 2011 г. на станции № 2, в июле 2013 г. на станциях № 2 и № 4 (рассчитано среднее по слоям и проинтегрировано под м²)

	Июнь 2011 г.	Июль 2013 г.	Август 2011 г.
ВПП, гО ₂ /м ² ч	0,144–0,157 (0,150)	0,060–0,146 (0,125)	0,124
ВПП, гО ₂ /м ² сут	2,592–2,831 (2,712)	1,014–2,458 (2,120)	1,987
ВПП, мгС/м ² сут	510–885 (848)	317–768 (663)	621

Т а б л и ц а 3

Валовая первичная продукция фитопланктона (гО₂/м³сут) в поверхностном слое оз. Ойского

Станция	16.06.2011	08.08.2011	16.06.2012	15.08.2012	21.07.2013
1	2,07	5,93	3,69	0,78	0,28
2	1,63	1,29	–	–	0,46
3	2,02	1,00	4,80	0,80	0,30
4	–	0,47	2,36	0,66	0,33
5	1,65	0,30	3,11	1,80	0,28

П р и м е ч а н и е. Прочерк – пробы с поверхности не отбирались.

поверхности (табл. 3) и по глубине (станции № 2 и 4 в июле 2013 г.) значения ВПП отличались. В период исследования средняя суточная продукция фитопланктона во всем озере (объем озера $V_0 = 0,004 \text{ км}^3$), по данным для станции № 2, составила $1008 \pm 56 \text{ кгО}_2$ или $315 \pm 17 \text{ кгС/сут}$, средневзвешенная суточная ВПП, отнесенная к площади поверхности озера – $0,60 \text{ гС/м}^2\text{сут}$. За сезон, с

10 июня по 1 сентября (84 дня), величина валовой первичной продукции фитопланктона составила $50,65 \text{ гС/м}^2$.

Максимальные значения ВПП фитоперифитона в оз. Ойском получены в июле 2013 г. на всех участках отбора проб (табл. 4), когда были зарегистрированы наибольшие концентрации хлорофилла *a* на станциях № 1, № 3 и высокий показатель фотосинтетической ак-

Т а б л и ц а 4

Валовая первичная продукция (средняя на глубине 0,5 и 2 м), концентрация хлорофилла *a* (мг/м²) и показатель фотосинтетической активности ($\Delta\Phi\text{л}/\Phi\text{л}_\text{М}$, отн. ед.) перифитона оз. Ойского

Показатель	17.06.2011	08.08.2011	16.06.2012	15.08.2012	21.07.2013
Станция 1					
ВПП, гО ₂ /м ² ч	0,14 ± 0,05	0,09 ± 0,04	0,07 ± 0,04	0,20 ± 0,08	0,30 ± 0,09
ВПП, гО ₂ /м ² сут	2,45 ± 0,93	1,49 ± 0,56	1,29 ± 0,49	3,28 ± 1,24	4,18 ± 1,23
$C_{\text{хл. } a}$	25,36	16,09	7,26	23,87	29,10
$\Delta\Phi\text{л}/\Phi\text{л}_\text{М}$	0,09	0,14	0,20	0,31	0,22
Станция 3					
ВПП, гО ₂ /м ² ч	0,29 ± 0,11	0,14 ± 0,05	0,007 ± 0,004	0,10 ± 0,04	0,55 ± 0,10
ВПП, гО ₂ /м ² сут	5,26 ± 2,00	2,30 ± 0,87	0,12 ± 0,04	1,59 ± 0,60	7,73 ± 1,38
$C_{\text{хл. } a}$	42,94	25,62	1,58	11,53	34,25
$\Delta\Phi\text{л}/\Phi\text{л}_\text{М}$	0,12	0,14	0,09	0,31	0,37
Станция 5					
ВПП, гО ₂ /м ² ч	0,26 ± 0,10	0,012 ± 0,005	0,012 ± 0,007	0,18 ± 0,07	0,48 ± 0,02
ВПП, гО ₂ /м ² сут	4,65 ± 1,76	1,03 ± 0,39	0,22 ± 0,08	2,81 ± 1,07	6,77 ± 0,32
$C_{\text{хл. } a}$	45,67	13,74	3,19	17,04	26,33
$\Delta\Phi\text{л}/\Phi\text{л}_\text{М}$	0,10	0,12	0,08	0,37	0,40

тивности на станции № 5. На станции № 3 выявлена и максимальная ВПП фитоперифитона, образованная за час ($0,71 \text{ гО}_2/\text{м}^2\text{час}$ в июле 2013 г.). Средняя суточная ВПП перифитонных микроводорослей составила $3,51 \pm \pm 0,64 \text{ гО}_2/\text{м}^2\text{сут}$ или $1,10 \pm 0,20 \text{ гС}/\text{м}^2 \text{ сут}$, в пересчете на площадь литорали – $412 \text{ кгС}/\text{сут}$. Валовая первичная продукция перифитона литоральной зоны на глубине 0,5–2 м за вегетационный период составила $92,15 \text{ гС}/\text{м}^2$. ВПП перифитона, отнесенная к площади поверхности водоема, равна $0,79 \text{ гС}/\text{м}^2\text{сут}$ или $66,36 \text{ гС}/\text{м}^2$ за вегетационный период. Суммарная суточная первичная продукция планктона и перифитона в озере составила в среднем $727 \text{ кгС}/\text{сут}$, т. е. вклад ВПП фитоперифитона – $56,7 \%$, фитопланктона – $43,3 \%$.

Макрофиты. В оз. Ойское обнаружено 5 видов из отделов Equisetophyta и Magnoliophyta (см. табл. 1), Основные фитоценозы данных видов занимали литораль озера до глубины 1,5–2 м и отмечены на карте-схеме (см. рис. 1). На мелководных участках глубиной до 1 м практически по всей литорали, за исключением зон с крупными камнями, рос хвостник обыкновенный (*Hippuris vulgaris* L.), низкое растение 5–15 см с высокой плотностью побегов (216 до $876 \text{ шт.}/\text{м}^2$), но небольшой фитомассой (табл. 5).

Значительную территорию литорали озера, прилегающей к трассе М-54 и расположенную в устье ручья Ойского, занимал фитоценоз осоки вздутой (*Carex rostrata* Stokes). Количество побегов осоки изменялось от 48 до $132 \text{ штук}/\text{м}^2$, высота растений достигала 1,5 м. Показатели фитомассы данного фитоценоза были самыми высокими: сырая фитомасса – $1950,9 \pm 497,1 \text{ г}/\text{м}^2$, абсолютно-сухая – $407,7 \pm 82,6 \text{ г}/\text{м}^2$.

Незначительную по площади территорию, около 24 м^2 , занимало смешанное сообщество растений, с преобладанием хвоща топяного (*Equisetum fluviatile* L.). Его плотность была достаточно высокой и колебалась в пределах 176 – $716 \text{ шт.}/\text{м}^2$, но при этом и значения биомассы были высокие. Фитоценоз ежеголовника северного (*Sparganium hyperboreum* Laest. ex Beurl), располагался широкой полосой (почти 50 м) от сообщества осоки вздутой в сторону открытой воды, а также отдельными пятнами по литоральной зоне с глубиной от 1,5 до 2 м и выше. В зависимо-

Т а б л и ц а 5
Фитомасса, высота и количество побегов разных видов макрофитов озера Ойское в августе 2011–2012 г.

Вид растений	Высота растений, см (среднее, ошибка среднего)		Сырая фитомасса, г/м ²		Абсолютно сухая биомасса, г/м ²		Количество побегов, шт./м ²	
	min	max	среднее, ошибка среднего	min	max	среднее, ошибка среднего	min	max
<i>Carex rostrata</i>	$136,7 \pm 3,9$	$725,8 - 4096,0$	$1950,9 \pm 497,1$	$170,0 - 624,4$	$407,7 \pm 82,6$	$48-132$	$82,7 \pm 11,3$	
<i>Sparganium hyperboreum</i> .	$128,7 \pm 7,5$	$100,0 - 2475,2$	$713,7 \pm 280,8$	$9,6 - 255,6$	$77,16 \pm 29,7$	$64-200$	$113,3 \pm 43,5$	
<i>Equisetum fluviatile</i>	$63,2 \pm 2,0$	$350,4 - 1923,6$	$948,9 \pm 226,4$	$50,0 - 230,0$	$131,1 \pm 24,7$	$176-716$	$487,3 \pm 77,4$	
<i>Hippuris vulgaris</i>	$8,0 \pm 0,5$	$82,4 - 428,4$	$225,11 \pm 62,4$	$8,0 - 97,6$	$41,1 \pm 15,3$	$276-876$	$518,7 \pm 96,7$	
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	$66,3 \pm 3,3$	$25,2 - 370,4$	$194,9 \pm 60,4$	$11,2 - 50,0$	$24,8 \pm 6,4$	$68-100$	$86,7 \pm 9,6$	

Средние по растению величины параметров, характеризующих зависимость скорости фотосинтетического транспорта электронов (ФТЭ) от световой облученности листьев макрофитов

Показатель	Рдест (n = 9)		Хвощ (n = 9)		Осока (n = 12)		Ежеголовник (n = 9)	
	M ± m	C _v , %	M ± m	C _v , %	M ± m	C _v , %	M ± m	C _v , %
α	0,24 ± 0,01	5	0,13 ± 0,03	59	0,23 ± 0,01	18	0,12 ± 0,01	23
ETR _{mPot}	11 ± 1	16	10 ± 3	70	19 ± 4	66	55 ± 8	31
I _k	10 ± 1	10	56 ± 7	28	40 ± 5	41	328 ± 40	27
β	0,29 ± 0,01	8	0,01 ± 0,00	91	0,08 ± 0,03	116	0,01 ± 0,00	61
ETR _{max}	2 ± 0	7	7 ± 2	73	9 ± 1	47	40 ± 8	43
K _{ing}	4,8 ± 0,2	9	1,3 ± 0,1	10	2,3 ± 0,5	74	1,5 ± 0,1	22

сти от площади куртины численность растений варьировала от 64 до 200 шт./м² со средней высотой растений 128,7 ± 7,5 см. Сырая фитомасса растений ежеголовника составила 713,7 ± 280,8 г/м², абсолютно сухая – 77,16 ± 29,7 г/м². Вид рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.) отдельного сообщества не представлял и единично встречался во всех описанных выше фитоценозах, поэтому фитомасса его мала: сырая биомасса была 194,9 ± 60,4 г/м², а абсолютно сухая – 24,8 ± 6,4 г/м² (см. табл. 5).

Установлена значительная изменчивость фотосинтетических показателей у исследованных видов растений, в наибольшей степени она проявилась у осоки и хвоща. Результаты определения показателей фотосинтетической активности у листьев изученных видов макрофитов приведены в табл. 6.

Квантовая эффективность ФТЭ (угол α на световой кривой) была относительно низкой у хвоща и ежеголовника в отличие от рдеста и осоки. Величины ETR_{max} увеличивались в ряде рдест – хвощ – осока – ежеголовник в соотношении 1 : 3,5 : 4,5 : 20. Величины ETR_{mPot} для указанной последовательности видов относились как 1 : 1 : 1,9 : 5. Нижний предел на-

сыщающей фотосинтез интенсивности света в области ФАР (I_k) варьировал от 10 ± 1 мкмоль квантов × м⁻² × с⁻¹ – у рдеста до 328 ± 40 – у ежеголовника. Промежуточное положение занимали осока (I_k = 40 ± 5) и хвощ (I_k = 56 ± 7). Ингибирующий эффект света по показателям β и K_{ing} в наибольшей степени проявлялся у рдеста, в наименьшей степени – у хвоща и ежеголовника.

Потенциальная валовая первичная продукция (ВПП) у макрофитов была рассчитана на основании средних значений ETR_{max}. Квантовый расход фотосистемы 2 для выделения 1 молекулы O₂ принимали равным 4 квантам. Результаты представлены в табл. 7. Средние величины ВПП были близкими у осоки и хвоща. Они значительно уступали ВПП ежеголовника и превосходили ВПП рдеста. В точном балансе ВПП, с учетом различий в параметрах I_k и K_{ing} (см. табл. 6), указанные различия между видами макрофитов могут усилиться.

Продукционные показатели разных видов макрофитов, полученные на основе расчетного способа по абсолютно сухой биомассе, значительно различались (табл. 8). Наибольшие значения как валовой первичной про-

Потенциальная валовая первичная продукция листьев макрофитов оз. Ойское (июль 2013 г.)

Вид	ВПП, гO ₂ × м ⁻² × ч ⁻¹		
	средняя	min	max
<i>Carex rostrata</i>	0,29	0,18	0,40
<i>Sparganium hyperboreum</i>	1,18	0,91	1,46
<i>Equisetum fluviatile</i>	0,21	0,13	0,32
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	0,05	0,04	0,05

Продукционные характеристики фитоценозов макрофитов оз. Ойское (среднее за 2012–2013 гг.)

Показатель	Виды макрофитов				
	<i>Carex rostrata</i>	<i>Sparganium hyperboreum</i>	<i>Equisetum fluviatile</i>	<i>Hippuris vulgaris</i>	<i>Potamogeton perfoliatus</i>
Валовая первичная продукция надземных органов (ВПП _м) (P ₁ , г/м ²)	1046,7 ± 385,45	523,7 ± 63,98	227,2 ± 58,64	177,0 ± 41,87	70,0 ± 28,74
Общее содержание органического вещества (P ₂ , г/м ²)	962,9 ± 354,61	471,3 ± 57,58	209,1 ± 53,95	150,4 ± 35,59	59,5 ± 24,43
ВПП _м (P ₃ , гС/м ²)	446,8 ± 164,54	218,7 ± 26,72	97,0 ± 25,03	69,8 ± 16,51	27,6 ± 11,34
ВПП _м (P ₄ , ккал/м ² ·год)	4468,0 ± 1645,40	2186,8 ± 267,18	970,0 ± 250,31	698,1 ± 165,14	276,1 ± 113,37

дукции надземных органов, так и значения, переведенные в углеродные и энергетические единицы на единицу площади, были в сообществе осоки. Почти в два раза продукционные характеристики снижались в сообществе ежеголовника. Еще ниже эти величины отмечены в зарослях хвоща и хвостника. Как уже отмечали ранее, биомасса рдеста была низкой, чистого сообщества он не образовывал, поэтому и значения продукционных показателей у этого вида были самые низкие (см. табл. 8).

Общая площадь литоральной зоны занятой макрофитами составляла 0,109 км² или 18,4 % от всей площади озера. Для предварительной оценки запасов фитомассы мы использовали только те площади акватории озера, где были выявлены чистые сообщества отдельных видов макрофитов (табл. 9).

Литораль озера, занятая осокой, являющейся основой для расчета количественных и продукционных характеристик гелофитов, составляла 0,068 км² или 11,4 % от общей территории, поэтому величины фитомассы и ВПП_м у гелофитов значительны. Фитомасса и годовая продукция у гидрофитов невысоки, так как площадь, занимаемая сообществом хвостника, составляла всего лишь 0,041 км² или 6,9 % от всей площади озера. Сообщества ежеголовника встречались еще на меньшей территории, всего 0,018 км² или 3,0 % от общей площади озера.

Для выяснения эффективности потенциальной продукции фитопланктона, фитоперифитона и макрофитов можно воспользоваться ВВП произведенной за час (см. табл. 2, 7) и концентрацией хлорофилла *a* (табл. 10).

ВПП фитопланктона по годам изменялась незначительно 0,150–0,125 гО₂ · м⁻² · ч⁻¹ – в 2011 г. до 0,124 гО₂ · м⁻² · ч⁻¹ – в 2012 г. и были в целом ниже, чем у макрофитов (0,21–1,18 гО₂ · м⁻² · ч⁻¹). Исключение составила продукция рдеста, которая была ниже, чем у фитопланктона (см. табл. 7). Значение ВПП фитоперифитона, произведенной за час, варьировало очень сильно по станциям и по месяцам (см. табл. 4). Минимальные значения (0,007–0,07 гО₂ · м⁻² · ч⁻¹) отмечены как в июне, так и в августе и были ниже, чем зна-

Т а б л и ц а 9

Запасы фитомассы макрофитов и продукционные характеристики за вегетационный период в оз. Ойское (среднее за 2012–2013 гг.)

Продукционные и количественные характеристики макрофитов	Показатель
Фитомасса (В _{сух} , т)	
общая	30,9
гелофитов	27,8
гидрофитов	3,1
Годовая продукция, ккал/га · год	
общая	268,6
гелофитов	236,9
гидрофитов	31,6
Годовая продукция, кДж/га · год	
общая	1125,4
гелофитов	992,8
гидрофитов	132,6
Годовая продукция углерода, т С/га год	
макрофитов	26,9
гелофитов	23,7
гидрофитов	3,2

Т а б л и ц а 10

Среднее содержание хлорофилла *a* в отдельных видах макрофитов (июль 2013 г.), фитоперифитоне и фитопланктоне (за вегетационный период) оз. Ойского

Группа автотрофов	Схл <i>a</i> , мг/м ²
<i>Equisetum fluviatile</i>	160,4 ± 11,3
<i>Carex rostrata</i>	203,2 ± 33,9
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	58,2 ± 7,7
<i>Sparganium hyperboreum</i>	155,0 ± 32,2
Фитоперифитон (среднее по всем станциям)	21,57 ± 3,43
Фитопланктон станции 2	
интеграл по глубине 0–10 м	29,28 ± 2,14
интеграл для эвфотической зоны 0–5,5 м	21,20 ± 3,46

чения ВПП фитопланктона. Это, скорее всего, связано с пониженной ФАР в условиях пасмурной и дождливой погоды. Максимальные величины ВПП фитоперифитона по трем станциям ($0,30\text{--}0,55 \text{ гO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$) отмечены в июле 2013 г. и были выше в 2 и более раза, чем у фитопланктона, но значительно ниже, чем у макрофитов. Таким образом, эффективность потенциальной первичной продукции повышается от фитопланктона к перифитону, достигая максимума у макрофитов.

Содержание хлорофилла *a* у разных видов макрофитов изменялось значительно: от 58,2 мг/м² – у погруженных гидрофитов (рдест) до 203,2 мг/м² – у типичных гелиофитов (осока). Концентрация хлорофилла *a* фитопланктона и фитоперифитона не имели различий и была почти в 2 раза ниже минимального содержания хлорофилла *a* у макрофитов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Ойское характеризуется низким содержанием биогенных элементов – азота и фосфора. По содержанию общего фосфора оз. Ойское, в соответствии с большинством классификаций, приводимых С. П. Китаевым [2007], относится к олиготрофным, но по некоторым классификациям, например Фолленвейдера [Vollenweider, 1980, цит. по Китаеву, 2007], оз. Ойское является альфа-мезотрофным.

Содержание хлорофилла *a* фитопланктона в оз. Ойском входит в пределы, указанные для 235 озер Альп, в которых концентрация хлорофилла *a* варьировала от 0 до 29 мг/м³, составив в среднем 2,2 мг/м³ [Catalan et al., 2009]. В целом для горных озер характерна низкая биомасса фитопланктона [Kernan et al., 2009]. Известно, что фотосинтез фитопланктона в высокогорных озерах подвержен ингибированию из-за высокой интенсивности ФАР и повреждающего воздействия ультрафиолетового излучения [Carrillo et al., 2002], при этом в стратифицированных озерах лимитирование биогенами меньше в металимнионе, что способствует формированию глубинного максимума хлорофилла [Wurtsbaugh et al., 2001]. Вертикальный профиль флуоресценции микроводорослей оценивали в оз. Ойском в основном в пасмурную погоду, за исключением 17.06.2011, когда стояла ясная погода. Глубинный максимум хлорофилла был наиболее выражен в ясную погоду и совпадал с пиком потенциальной фотосинтетической активности (см. рис. 2), что свидетельствует о выборе микроводорослями оптимального для фотосинтеза горизонта в условиях высокой интенсивности ФАР. Таким образом, наличие пика хлорофилла *a* на глубине 2,5–3 м и снижение относительной вариабельной флуоресценции фитопланктона у поверхности свидетельствует о световом ингибировании микроводорослей в верхних слоях.

Измерения первичной продукции фитопланктона в других горных озерах проводили в основном методом светлых и темных склянок в радиоуглеродной модификации с оценкой интенсивности фотосинтеза, характеризующего чистую первичную продукцию. Величины суточной первичной продукции фитопланктона в горных озерах США, Канады, Норвегии, Австрии, Непала варьировали в пределах 3–635 мгС/м²сут [Sickman et al., 1992], при этом валовая первичная продукция в оз. Ойском (см. табл. 2) соответствует максимуму или превышает таковую для перечисленных озер. Исключением является озеро Манасбал (Индия), в котором первичная продукция составляет 54–2450 мгС/м²сут [по Sickman et al., 1992]. Однако было показано, что радиоуглеродный метод зани-

жает значения первичной продукции [Yasobi et al., 2007], в том числе в олиготрофных водах на 30–40 % [Куропаткина и др., 1989]. В высокогорном вулканическом оз. Эль Сол (Мексика) с помощью метода светлых и темных склянок в кислородной модификации отмечен максимальный валовой фотосинтез 101,76 мгС/м³ч, тогда как в оз. Ойское наибольшая ВПП у поверхности составила 23,5 мгС/м³ч, в то же время в оз. Эль Сол среднегодовое значение ВПП было отрицательным [Tarabay et al., 1991]. Следует отметить, что скляночный метод не лишен недостатков, что связано с возникновением пристеночных эффектов и отсутствием естественных гидродинамических условий при инкубировании замкнутых сосудов в водоеме [Пырина, 1993].

Содержание хлорофилла *a* фитоперифитона оз. Ойского (см. табл. 4) входит в пределы (1–216 мг/м²), установленные для эпилимниона горного оз. Чилэн (США) [Jacoby et al., 1991], но в десятки раз превышает таковые в озерах хребта Сноуи (Скалистые горы, США) [Nydick et al., 2004]. Средняя первичная продукция эпилимнионных микроводорослей оз. Ойского на глубинах 0,5 и 2 м составила 1097 ± 199 мгС/м²сут. Если полученную нами величину ВПП перифитона умножить на площадь литорали и отнести к площади поверхности всего озера, то получим величину 790 мгС/м²сут, которая входит в пределы, указанные для некоторых олиготрофных водоемов (Мичиган, США) 426–1027 мгС/м²сут (пересчитано из годовых значений; цит. по [Vadeboncoeur et al., 2002]). В олиготрофных озерах вклад перифитона в продукцию озер составляет от 1 до 92 %, при этом функциональная роль фитоперифитона возрастает в неглубоких, с низким содержанием биогенных элементов или высоко прозрачных водоемах. Так, в ультраолиготрофных водоемах Гренландии и олиготрофных озерах США (Мичиган, Аляска) отмечено преобладание продукции перифитона над планктоном [Vadeboncoeur et al., 2002, 2003]. Тип субстрата, к которому прикреплены бентосные водоросли, также играет роль в их продуктивности. Показано, что фитоперифитон твердых субстратов, таких как дерево (эпиксилон) и камни (эпилимнион), получает меньше биогенных элементов и его продуктивность

ниже по сравнению с водорослями донных отложений [Vadeboncoeur et al., 2003, 2006]. В оз. Ойском с низким содержанием биогенных элементов и каменистым дном продукция фитоперифитона превышает таковую планктонных микроводорослей.

Для макрофитов по совокупности фотосинтетических показателей выявлено, что рдест – тенелюбивое растение с низким порогом светового насыщения и подверженное ингибированию даже при низких интенсивностях света. Хвощ и осока в несколько раз превосходили по показателям рдест, но нижний порог насыщения и заметное фотоингибирование у осоки не позволили получить высоких показателей ETR_{max} . Результат исследования по осоке оказался несколько неожиданный, обычно осоковые относятся к светолюбивым растениям. Сообщество ежеголовника среди изученных сообществ макрофитов оказалось наиболее продуктивным, а сам вид – наиболее светолюбивым. Наибольшее содержание хлорофилла *a* выявлено у макрофитов, низкие концентрации были отмечены для фитопланктона и перифитона.

К сожалению, в доступной нам литературе найти информацию для сравнения наших данных по валовой продукции макрофитов с другими горными озерами не удалось. Однако есть некоторые работы по продукции отдельных видов или сообществ. Для некоторых экосистем пресноводных и солоноватоводных экосистем Северной Америки уровень надземной биомассы *Phragmites australis* Trin. ex Steud изменяется в диапазоне: в пресноводных болотистых экосистемах – 980–2642 г/м² сух. массы, в солоноватых местообитаниях – 727–3663 г/м² сух. массы [Meyerson et al., 2000]. В солоноватоводных озерах Шира и Шунет (Хакасия) при относительно невысокой фитомассе (102–1498 г/м² сух. массы), продукционные характеристики сообщества *Ph. australis* достигали высоких показателей за год от 66 до 959 гС/м² [Иванова и др., 2012]. Для фитоценозов р. Ишим абсолютно сухая биомасса у следующих видов варьировала в пределах: *Butomus umbellatus* L. – 295–1575 г/м², *Potamogeton pectinatus* L. – 30–525 г/м², *P. perfoliatus* – 35–551 г/м², что эквивалентно соответственно 126–673, 12–207 и 14–230 гС/м² [Токарь, 2005]. Продукция гелофитов *Ph. australis* (734 г/м²) и *Typha angustifolia* L.

(1344 г/м²) водно-болотного урочища Донгузлы была высока, абсолютно сухая биомасса этих видов изменялись от 153 до 1147 г/м² и от 220 до 236 г/м² соответственно в единицах углерода это составило 292 и 534 гС/м² для данных видов. Продукция погруженных гидрофитов варьировала от 316 г/м² у *Myriophyllum spicatum* L., 352 г/м² у *Ceratophyllum demersum* L. и 559 г/м² у *P. pectinatus* (абсолютно-сухая биомасса последнего вида колебалась в пределах 126–405 г/м²) [Куянцева, Исакова, 2008].

В оз. Ойское высокие значения ВПП установлены для гелофита осоки вздутой (1046,7 ± ± 385,45 г/м²) и гидрофита ежеголовника северного (523,7 ± 63,98 г/м²). Продукция этих видов, выраженная в углеродных единицах (446,8 ± 164,54 гС/м² и 2186,8 ± 267,18 гС/м²) была сопоставима с продукцией тростника и рогоза широколиственного других водоемов. Для погруженного гидрофита *P. perfoliatus* значения абсолютно сухой биомассы составили 24,8 ± 6,4 г/м², что было эквивалентно накоплению органического вещества в форме углерода 27,6 ± 11,34 гС/м² и соответствовала минимуму от продукции в других водоемах (см. табл. 5). Продукция двух других видов хвоща и хвостника занимала промежуточное положение и сравнима с продукцией урути колосистой и роголистника погруженного. Таким образом, продукция макрофитов горного олиготрофного оз. Ойское была высока и соизмерима с продукцией гелиофитов и гидрофитов из водоемов и водотоков умеренной зоны.

Запасы общей фитомассы макрофитов составили 42,41 т за год, где основная доля принадлежит осоке вздутой, занимающей территорию до 11,4 % от всей площади озера. Из-за высокой прозрачности гидрофиты могут развиваться на значительной площади, но фитомасса и годовая продукция их невелики. В целом для оз. Ойское годовая продукция макрофитов составила 373 ккал/га · год или 1564 кДж/га · год.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В олиготрофном оз. Ойское бюджет новообразованного органического вещества складывается за счет фотосинтеза фитопланкто-

на, фитоперифитона и макрофитов. При переводе ВПП разных групп автотрофов в количество углерода, образуемое с квадратного метра, получился следующий ранжированный ряд: фитопланктон – 50,65 гС/м²; фитоперифитон – 66,36 гС/м² и макрофиты (суммарный вклад 5 видов) – 859,9 гС/м². Таким образом, для горного озера с высокой прозрачностью и протяженной литоралью основной вклад (88 %) в валовую первичную продукцию вносят высшие водные растения.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России”, ГК № 16.740.11.0484 и при поддержке проекта Министерства образования и науки РФ “Эколого-биохимические закономерности переноса вещества и энергии в трофических сетях водных экосистем”.

ЛИТЕРАТУРА

- Боруцкий Е. В. Материалы по динамике биомассы макрофитов озер // Тр. ВГБО АН СССР. Л., 1950. Т. 2. С. 43–68.
- Водоросли: справочник / С. П. Вассер, Н. П. Кондратьев и др. / под ред. С. П. Вассер. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
- Гаевский Н. А., Колмаков В. И., Попельницкий В. А., Гольд В. М., Дубовская О. П. Оценка влияния светового фактора при флуоресцентном определении интенсивности фотосинтеза у планктонных микроводорослей // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 6. С. 930–935.
- Глушченко Л. А., Дубовская О. П., Иванова Е. А., Шулепина С. В., Зуев И. В., Агеев А. В. Гидробиологический очерк некоторых озер горного хребта Ергаки (Западный Саян) // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2009. Т. 3, № 2. С. 355–378.
- Зуев И. В., Дубовская О. П., Иванова Е. А., Глушченко Л. А., Шулепина С. П., Агеев А. В. Оценка потенциальной рыбопродуктивности озера Ойское (хребет Ергаки, Западный Саян) по кормовой базе // Сиб. экол. журн. 2012. № 4. С. 633–644 [Zuev I. V., Dubovskaya O. P., Ivanova E. A., Glushchenko L. A., Shulepina S. P., Ageev A. V. Evaluation of the Potential Fish Productivity of Lake Oiskoe (Ergaky Mountain Range, West Sayan) Basing on Food Supply // Contemp. Probl. of Ecol. 2012. Vol. 5, N. 4. P. 470–479].
- Иванова Е. А., Шевченко Н. И., Гаевский Н. А., Спиридонова Ю. А. Продуктивность *Phragmites australis* Trin. ex Steud в озерах Хакасской степи // Вестн. КрасГАУ. 2012. № 5. С. 260–263.
- Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1981. 187 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.

- Корелякова И. Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 200 с.
- Куропаткина Д. К., Берлян Б. Р., Майстрини С. Проблемы применения радиоуглеродного метода для оценки первичной продукции олиготрофных вод // Экология моря. 1989. Т. 33. С. 48–53.
- Кутова Т. Н. География водных растений в пределах СССР // Высшие водные и прибрежно-водные растения: тез. докл. 1-й Всесоюз. конф. Борок, 1977.
- Куянцева Н. Б., Исакова Н. А. Продукционная характеристика растительности водно-болотного урочища Донгузлы (Южный Урал) // Изв. Челябинск. науч. центра. 2008. Вып. 1 (39). С. 61–66.
- Методические рекомендации по дистанционным методам контроля качества поверхностных вод суши. Вып. 3: Экспрессное флуориметрическое определение концентрации хлорофилла *a* и фотосинтетической активности фитопланктона / под ред. А. А. Гительсона. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. 47 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: фитопланктон и его продукция. Л., 1984. 32 с.
- Папченков В. Г. Продукция макрофитов вод и методы ее изучения // Гидробиотика: методология, методы: мат-лы Школы по гидробиотике (пос. Борок 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”, 2003. С. 137–145.
- Пырина И. Л., Сметанин М. М. Расчет интегральных и средних величин первичной продукции и оценка их точности // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 30–40.
- Пырина И. Л. Особенности условий для фотосинтеза в изолированных пробах фитопланктона // Там же. 167 с.
- РД 52.24.486–95. Методические указания. Методика выполнения измерений массовой концентрации аммиака и ионов аммония в водах фотометрическим методом с реактивом Несслера. Росгидромет. Ростов-на-Дону. Гидрохимический институт. 1995. 16 с.
- РД 52.24.380–2006 Массовая концентрация нитратов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом с реактивом Грисса после восстановления в кадмиевом редуторе Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Ростов-на-Дону. 2006. 24 с.
- РД 52.24.381–2006 Массовая концентрация нитритов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом с реактивом Грисса. Росгидромет. Ростов-на-Дону: Гидрохимический ин-т, 2006. 20 с.
- РД 52.24.382 – 2006. Массовая концентрация фосфатов и полифосфатов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Ростов-на-Дону: Гидрохимический ин-т, 2006. 21 с.
- РД 52.24.387–2006. Массовая концентрация фосфора общего в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом после окисления персульфатом калия. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Ростов-на-Дону. Гидрохимический институт, 2006. 27 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. / под ред. В. А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.
- Токарь О. Е. Фитомасса и продуктивность макрофитов реки Ишим на тюменском участке // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения (электронный журнал). 2005. № 5.
- Battarbee R. W. Foreword // *Hydrobiologia*. 2010. Vol. 648. N 1–2.
- Carrillo P., Medina-Sanchez J. M., Villar-Argaiz M. The interaction of phytoplankton and bacteria in a high mountain lake: Importance of the spectral composition of solar radiation // *Limnol. Oceanogr.* 2002. Vol. 47, N 5. P. 1294–1306.
- Catalan J., Barbieri M.G., Bartumeus F., Bitusik P. et al. Ecological thresholds in European alpine lakes // *Freshwater Biol.* 2009. Vol. 54. P. 2494–2517.
- Gaevsky N. A., Kolmakov V. I., Anishchenko O. V., Gorbaneva T. B. Using DCMU-fluorescence method for identification of dominating phytoplankton groups // *J. Appl. Phycol.* 2005. Vol. 17. P. 483–494.
- Gaevsky N. A., Zotina T. A., Gorbaneva T. B. Vertical structure and photosynthetic activity of Lake Shira phytoplankton // *Aquat. Ecol.* 2002. Vol. 36, N 2. P. 165–178.
- Genty B., Briantais J.-M., Baker N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence // *Biochim. Biophys. Acta.* 1989. Vol. 990. P. 87–92.
- Jacoby J. M., Bouchard D. D., Patmont C. R. Response of Periphyton to Nutrient Enrichment in Lake Chelan, WA // *Lake and Reservoir Management*. 1991. Vol. 7, N 1. P. 33–43.
- Kernan M., Ventura M., Bitusik P., Brancelja A. et al. Regionalisation of remote European mountain lake ecosystems according to their biota: environmental versus geographical patterns // *Freshwater Biol.* 2009. Vol. 54. P. 2470–2493.
- Kirk J. T. O. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. UK: Cambridge University press, UK, 2010. 649 p.
- Kolmakov V. I., Anishchenko O. V., Ivanova E. A., Gladyshev M. I., Sushchik N. N. Estimation of periphytic microalgae gross primary production with DCMU-fluorescence method in Yenisei River (Siberia, Russia) // *J. Appl. Phycol.* 2008. Vol. 20, N 3. P. 289–297.
- Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls α and β of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc. Trans.* 1983. Vol. 11. P. 591–592.
- Meyerson L. A., Saltonstall K., Windham L., Kiviat E., Findlay S. A comparison of *Phragmites australis* in freshwater and brackish marsh environments in North America // *Wetlands Ecology and Management*. 2000. N 8. P. 89–103.
- Nydick K. R., Lafrancois B. M., Baron J. S., Johnson B. M. Nitrogen regulation of algal biomass, productivity, and composition in shallow mountain lakes, Snowy Range, Wyoming, USA // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2004. Vol. 61. P. 1256–1268.
- Platt T., Gallegos C. L., Harrison W. G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton // *J. Mar. Res.* 1980. Vol. 38. P. 687–701.

- Sickman J. O., Melack J. M. Photosynthetic activity of phytoplankton in a high altitude lake (Emerald Lake, Sierra Nevada, California) // *Hydrobiologia*. 1992. Vol. 230. P. 37–48.
- Straškrabová V., Callieri C., Carrillo P., Cruz-Pizarro L., Fott J., Hartman P., Macek M., Medina-Sánchez J. M., Nedoma J., Šimek K. Investigations on pelagic food webs in mountain lakes – aims and methods // *J. Limnol.* 1999. Vol. 58, N 2. P. 77–87.
- Tarabay A. B., Villela R. G., Espino G. L. Limnological aspects of a high-mountain lake in Mexico // *Hydrobiologia*. 1991. Vol. 224. P.1–10.
- Tilzer M. M. Diurnal periodicity in the phytoplankton assemblage of a high mountain lake // *Limnol. Oceanogr.* 1973. Vol. 18, N 1. P.15–30.
- Thompson R., Ventura M., Camarero L. On the climate and weather of mountain and sub-arctic lakes in Europe and their susceptibility to future climate Change // *Freshwater Biol.* 2009. Vol. 54. P. 2433–2451.
- Vadeboncoeur Y., Steinman A. D. Periphyton Function in Lake Ecosystems // *Sci. World Journ.* 2002. Vol. 2. P. 1449–1468.
- Vadeboncoeur Y., Jeppesen E., Zanden M. J. V. Schierup H.-H. Christoffersen K. Lodge D. M. From Greenland to green lakes: Cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 2003. Vol. 48, N 4. P. 1408–1418.
- Vadeboncoeur Y., Kalff J., Christoffersen K., Jeppesen E. Substratum as a driver of variation in periphyton chlorophyll and productivity in lakes // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2006. Vol. 25, N 2. P. 379–392.
- Velasco J., Millan A., Vidal-Abarca M. R., Suarez M. L., Guerrero C., Ortega M. Macrophytic, epipelic and epilithic primary production in a semiarid Mediterranean stream // *Freshwater Biol.* 2003. Vol. 48. P. 1408–1420.
- Wurtsbaugh W. A., Gross H. P., Budy P., Luecke C. Effects of epilimnetic versus metalimnetic fertilization on the phytoplankton and periphyton of a mountain lake with a deep chlorophyll maxima // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. Vol. 58. P. 2156–2166.
- Yacobi Y. Z., Perel N., Barkan E., Luz B. Unexpected underestimation of primary productivity by ^{18}O and ^{14}C methods in a lake: Implications for slow diffusion of isotope tracers in and out of cells // *Limnol. Oceanogr.* 2007. Vol. 52, N 1. P. 329–337.

The Contribution of Different Groups of Autotrophs to the Primary Production of Mountain Lake Oiskoe

E. A. IVANOVA^{1,2}, O. V. ANISHCHENKO^{1,2}, L. A. GLUSHCHENKO¹,
N. A. GAEVSKY¹, V. I. KOLMAKOV^{1,2}

¹ *Siberian Federal University*
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79

² *Institute of Biophysics SB RAS*
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok
E-mail: elenivalg@mail.ru

Productivity characteristics of phytoplankton, phytoperiphyton and 5 species of the macrophytes in the mountain oligotrophic Oiskoe lake (Ergaky Mountain Range, West Sayan) were studied. High primary productivity was noted for phytoperiphyton and macrophytes communities. Photosynthetic parameters of the macrophytes leaves were compared with PAM-fluorimetry.

Key words: primary productivity, phytoplankton, phytoperiphyton, macrophytes, fluorescence, chlorophyll, lake Oiskoe.