

УДК (602.64:581.325)(285.33)

*Е. Н. Цаплина*

**РОЛЬ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ ПОГРУЖЕННЫХ РАСТЕНИЙ В ОБРАЗОВАНИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ КАНЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Изучена роль доминирующих видов погруженных растений и фитоперифитона в формировании продукции органического вещества верхнего участка Каневского водохранилища. Показана взаимосвязь продукционных характеристик погруженных растений с гидрологическими и гидрохимическими факторами среды. Рекомендованы методические приемы изучения их продукционных характеристик для исследуемой акватории.

*Ключевые слова:* погруженные растения, доминирующие виды, водохранилище, фитоперифитон.

Наибольшее количество работ по изучению продукционных характеристик первичнопродукторов в водохранилищах посвящено фитопланктону [7, 10, 15]. Годовую первичную продукцию погруженных растений обычно оценивают по биомассе, устанавливаемой в период максимального их развития, используя *P/V*-коэффициент [5, 11]. Такой метод не дает возможности оценить вклад разных видов погруженных растений в продукцию органического вещества (ОВ) в водоеме, поэтому изучать продукционные характеристики растений необходимо, измеряя интенсивность их фотосинтеза на протяжении вегетационного сезона [8].

Определение первичной продукции погруженных растений, основанное на измерении интенсивности их фотосинтеза, — работа трудоемкая, однако она дает возможность:

- оценить вклад погруженных растений в кислородный режим водоемов;
- сравнить активность их продукционной деятельности с таковой других групп автотрофов;
- определить, какие факторы среды влияют на продукционные характеристики погруженных растений.

© Цаплина Е. Н., 2010

Методом измерения интенсивности фотосинтеза продукция ОВ погруженных растений изучалась в озерах [8], каналах [13]. На водохранилищах такие работы практически не проводились.

В литературе описаны методы определения интенсивности фотосинтеза погруженных растений [2, 8]. В целом все они сходны с методом определения продукции ОВ фитопланктона в кислородной модификации [4]. Но в метод исследования продукционных характеристик погруженных растений введены некоторые ограничения, связанные со спецификой их морфологии, физиологии и экологии: сокращение экспозиции образцов испытываемых растений в светлое время суток (до 4 ч) и подбор навески растительного материала для определенного объема колб. Эти ограничения связаны с резким изменением гидрохимических условий в замкнутом сосуде (рН, содержания карбонатов, бикарбонатов, растворенного кислорода), которые влияют на интенсивность фотосинтеза погруженных растений [8, 9, 13, 14]. Используемый метод изучения интенсивности фотосинтеза погруженных растений требует учета условий среды, в которых эти растения произрастают.

Целью работы было количественно оценить продукцию и деструкцию ОВ различных видов погруженных растений с фитоэпифитомом в разные сезоны вегетационного периода; оценить вклад эпифитных группировок водорослей на растениях в формирование первичной продукции ОВ в зарослях; выявить влияние факторов среды на продукцию ОВ погруженными растениями и уточнить особенности методических приемов изучения интенсивности их фотосинтеза, наиболее подходящих для условий исследуемой акватории.

**Материал и методика исследований.** В работе использованы данные натурных исследований в зарослях погруженных растений верхнего участка Каневского водохранилища в летнее время с 1997 по 2002 г., которые проводились ежегодно на одних и тех же биотопах. Для этой цели в заливах Собачье гирло и Оболонь, в русловой части водохранилища выше Московского моста и ниже островов Ольгина и Казачьего были выделены стационарные площадки, заросшие погруженными растениями. В растительных сообществах доминировали рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.), наяда морская (*Najas marina* L.), уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum* L.). Среди них также регистрировали роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum* L.), элодею канадскую (*Elodea canadensis* Michx).

Растительный материал для экспериментов отбирали среди зарослей исследуемых площадок. Эксперименты проводили по методике, предложенной Т. М. Покровской [8]. Одни колбы с растительным материалом экспонировали среди зарослей в течение суток, другие — там же сериями через временные промежутки (4 ч). Продукцию ОВ фитоэпифитона определяли по методике, описанной О. А. Кузько [6]. В исходной воде определяли содержание растворенного кислорода, рН, температуру, концентрацию углекислого газа, карбонатов, бикарбонатов [1]. Расчеты первичной продукции и деструкции ОВ погруженных растений производили на 1 г сырого и абсолютно

сухого растительного материала. Измеряли колебания уровня воды на исследуемых участках.

### *Результаты исследований и их обсуждение*

На верхнем участке Каневского водохранилища в летнее время при суточной экспозиции продукция ОВ погруженных растений с фитоэпифитомом в разных биотопах колебалась в широких пределах (6,09—18,20 мг О<sub>2</sub>/г сырой массы·сут и в несколько раз превышала его деструкцию (3,20—8,06 мг О<sub>2</sub>/г сырой массы·сут). Средние величины приведены в таблице 1.

У рдеста пронзеннолистного I генерации (июль 1998 г.) первичная продукция (A) составила 7,14—14,60, деструкция ОВ (R) — 5,94—7,06 мг О<sub>2</sub>/г сырой массы·сут. Отношение валовой первичной продукции к деструкции ОВ (A/R) колебалось в пределах 1,2—1,9 и было значительно выше, чем в канале Днепр — Донбасс [13]. Молодые побеги рдеста пронзеннолистного II генерации, отобранные в то же время и в том же месте, имели валовую продукцию еще выше (16,65 мг О<sub>2</sub>/г сырой массы·сут), чем рдест I генерации. Деструкция ОВ была в тех же пределах, отношение A/R при этом достигало 2,3.

В июле 1999 г. продукция ОВ этого вида была значительно выше (13,6—17,2 мг О<sub>2</sub>/г сырой массы·сут) по сравнению с июлем 1998 г., что объяснялось развитием в это время молодых побегов растений I генерации, задержка которого произошла в связи с поздним началом межени. Отношение A/R было высоким (2,7—3,4). В августе того же года первичная продукция и деструкция ОВ рдеста пронзеннолистного были аналогичны июльским показателям (начинали развиваться молодые побеги рдеста II генерации). В августе 2000 г. величины валовой продукции ОВ рдеста пронзеннолистного были ниже.

У наяды морской с эпифитомом средние величины валовой первичной продукции и деструкции ОВ в июле 1999 г. составляли соответственно 6,09—10,33 и 3,20—3,99 мг О<sub>2</sub>/г сырой массы·сут и были значительно ниже, чем у рдеста пронзеннолистного, измеренного в тех же условиях, но отношение A/R осталось в тех же пределах. В августе того же года величины валовой первичной продукции ОВ у наяды морской были аналогичны июльским показателям, при этом A/R снижалось в среднем до 1,5.

Уруть колосистая с эпифитомом при суточной экспозиции имела близкие продукционные величины как в июле, так и в августе. Пределы колебаний продукции ОВ урути колосистой составили 9,18—11,78, деструкции ОВ — 5,88—7,20 мг О<sub>2</sub>/г сырой массы·сут. Отношение A/R достигало 1,6. Такие же величины первичной продукции ОВ урути колосистой с эпифитомом были характерны для каналов [13].

Среди погруженных растений с фитоэпифитомом максимальную величину продукции ОВ, измеренную в одинаковых условиях с другими растениями, имела элодея канадская (17,78 мг О<sub>2</sub>/г сырой массы·сут), несколько ниже (14,6) — рдест пронзеннолистный, минимальную — наяда морская

**1. Первичная продукция (A) и деструкция ОВ (R) погруженных растений с фитоэпифитом верхнего участка Каневского водохранилища**

Места отбора	Даты отбора	A	R	A/R
Рдест пронзеннолистный				
Ниже о-ва Ольгина	16.07.1998 г.	$16,65 \pm 1,98$	$7,15 \pm 0,28$	$2,30$
		$153,60 \pm 2,16$	$63,00 \pm 3,98$	$2,40$
	16.07.1998 г.	$10,92 \pm 1,02$	$6,50 \pm 0,28$	$1,68$
		$106,85 \pm 3,39$	$71,00 \pm 1,08$	$1,50$
Русло у моста Московского, пасмурно	15.07.1999 г.	$2,30 \pm 0,31$	$1,27 \pm 0,10$	$1,80$
		$17,55 \pm 1,00$	$12,23 \pm 0,80$	$1,40$
Зал. Собачье гирло	21.07.1999 г.	$15,53 \pm 0,52$	$5,59 \pm 0,14$	$3,00$
		$144,60 \pm 3,10$	$40,30 \pm 0,62$	$3,40$
	26.08.1999 г.	$14,60 \pm 1,32$	$4,40 \pm 0,12$	$3,30$
		$173,00 \pm 4,80$	$50,10 \pm 0,48$	$3,45$
	16.08.2000 г.	$8,60 \pm 0,61$	$8,00 \pm 0,50$	$1,10$
		$86,60 \pm 1,08$	$75,00 \pm 0,88$	$1,15$
Наяда морская				
Русло у моста Московского	15.07.1999 г.	$6,09 \pm 0,23$	$3,20 \pm 0,34$	$1,90$
		$126,60 \pm 5,20$	$64,06 \pm 0,52$	$1,98$
Зал. Собачье гирло	21.07.1999 г.	$10,33 \pm 0,22$	$3,99 \pm 0,22$	$2,80$
		$155,20 \pm 3,38$	$69,6 \pm 0,15$	$2,23$
	26.08.1999 г.	$8,80 \pm 0,41$	$5,90 \pm 0,62$	$1,49$
		$117,90 \pm 3,30$	$78,60 \pm 1,22$	$1,50$
Элодея канадская				
Зал. Собачье гирло	26.08.1999 г.	$17,78 \pm 1,90$	$3,68 \pm 0,18$	$4,50$
		$197,70 \pm 5,02$	$52,40 \pm 2,98$	$3,89$
Роголистник погруженный				
Ниже о-ва Ольгина	16.07.1997 г.	$6,46$	$3,42$	$1,90$
		$66,72$	$38,40$	$1,73$
Уруть колосистая				
Ниже о-ва Ольгина	24.07.1997 г.	$11,28 \pm 0,17$	$7,00 \pm 1,02$	$1,60$
		$109,50 \pm 8,70$	$76,10 \pm 1,72$	$1,43$
	16.08.1997 г.	$10,38 \pm 0,25$	$6,44 \pm 2,20$	$1,61$
		$101,60 \pm 2,25$	$69,70 \pm 3,42$	$1,50$

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: над чертой — мг O<sub>2</sub>/г сырой массы-сут, под чертой — мг O<sub>2</sub>/г сухой массы-сут.

(8,80 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы-сут) (см. табл. 1). Величины деструкции ОВ у растений отличались незначительно (соответственно 3,6, 4,4 и 5,9 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы-сут). Отношение A/R в среднем составляло 4,5, 3,3 и 1,5.

В пересчете на органическое вещество [4] в среднем за вегетационный период продукционные характеристики ( $A$ ) погруженных растений были близкими. У рдеста пронзеннолистного  $A_{\text{вал}}$  составила 49,45 мг С/г абс. сухой массы·сут, у наяды морской — 48,50, у урути колосистой — 39,58 мг С/г абс. сухой массы·сут. Более высокую продукцию ОВ имела элодея канадская — 74,13 мг С/г абс. сухой массы·сут. Средняя величина деструкции ОВ ( $R$ ) у рдеста пронзеннолистного составляла 22,26 мг С/г абс. сухой массы·сут, у наяды морской — 27,25 и урути колосистой — 27,30 мг С/г абс. сухой массы·сут. Несколько ниже эти величины были у элодеи канадской — 19,65 мг С/г абс. сухой массы·сут.

Сравнение полученных данных о продукции и деструкции ОВ погруженных растений с фитозеифитомом показало, что в среднем за вегетационный период для разных видов продукция ОВ на единицу фитомассы имеет сходные величины (39,58—49,45 мг С/г абс. сухой массы·сут). Однако продукция ОВ каждого вида погруженных растений часто различна в разные периоды вегетационного сезона, что согласуется с литературными данными [3].

У растений без фитозеифитона (табл. 2) в июле валовая первичная продукция превышала деструкцию ОВ, средние значения  $A/R$  были в пределах 2,0—3,0. В августе в большинстве случаев валовая продукция у растений была меньше деструкции ОВ, отношение  $A/R$  меньше единицы.

У рдеста пронзеннолистного без фитозеифитона в июле валовая продукция ОВ изменялась в пределах 7,18—16,16 мг  $O_2$ /г сырой массы·сут, в августе — 1,78—5,70, величины деструкции ОВ были близкими (см. табл. 2). Наяда морская в июле так же имела валовую продукцию намного выше, чем в августе. У урути колосистой без фитозеифитона величины валовой продукции ОВ как в июле, так и в августе были близкими (7,11—7,00 мг  $O_2$ /г сырой массы·сут).

В пересчете на органическое вещество в среднем за вегетационный период валовая продукция ОВ рдеста пронзеннолистного без фитозеифитона достигала 31,41 мг С/г абс. сухой массы·сут, наяды морской — 25,10. У урути колосистой и элодеи канадской без фитозеифитона величины валовой продукции ОВ были близкими (соответственно 14, 26 и 15,18 мг С/г абс. сухой массы·сут). Величины деструкции ОВ у растений составили 7,8—14,6 мг С/г абс. сухой массы·сут.

В сообществах погруженных растений значительное место в формировании первичной продукции занимает фитозеифитон (табл. 3). В разное время вегетационного сезона его валовая продукция ОВ при суточной экспозиции регистрировалась в пределах 0—16,1 мг  $O_2$ /г сырой массы. Минимальные значения первичной продукции ОВ фитозеифитона характерны для июля, максимальные — для августа. Деструкция ОВ в фитозеифитоне в большинстве случаев была меньше первичной продукции и составляла в июле 0,67—2,85, в августе — 2,00—5,00 мг  $O_2$ /г сырой массы растения·сут.

**2. Первичная продукция (A) и деструкция ОВ (R) погруженных растений без фитозеифитона верхнего участка Каневского водохранилища**

Места отбора	Даты отбора	A	R	A/R
Рдест пронзеннолистный				
Ниже о-ва Ольгина	16.07.1998 г.	$16,60 \pm 4,70$	$5,68 \pm 0,29$	$2,80$
		$150,20 \pm 5,37$	$50,20 \pm 1,82$	$2,90$
	16.07.1998 г.	$9,06 \pm 1,70$	$4,00 \pm 0,09$	$2,25$
		$87,24 \pm 5,88$	$41,10 \pm 2,42$	$2,12$
Зал. Собачье гирло	21.07.1999 г.	$7,18 \pm 0,38$	$3,31 \pm 0,36$	$2,17$
		$80,06 \pm 4,42$	$36,72 \pm 1,82$	$2,18$
	26.08.1999 г.	$1,78 \pm 0,42$	$0,63 \pm 0,50$	$2,80$
		$43,60 \pm 2,08$	$14,70 \pm 0,86$	$2,90$
	16.08.2000 г.	$5,70 \pm 0,28$	$6,10 \pm 0,22$	$0,93$
		$57,70 \pm 1,06$	$51,90 \pm 4,75$	$1,10$
Наяда морская				
Зал. Собачье гирло	21.07.1999 г.	$9,50 \pm 0,98$	$3,32 \pm 0,18$	$2,86$
		$130,90 \pm 4,40$	$44,80 \pm 4,40$	$2,90$
	26.08.1999 г.	$0,10 \pm 0,01$	$0,90 \pm 0,09$	$0,10$
		$2,40 \pm 0,10$	$9,60 \pm 2,60$	$0,25$
Элодея канадская				
Зал. Собачье гирло	26.08.1999 г.	$1,68 \pm 0,10$	$0,60 \pm 0,05$	$2,90$
		$40,50 \pm 3,18$	$20,80 \pm 1,18$	$3,90$
Уруть колосистая				
Ниже о-ва Ольгина	24.07.1997 г.	$7,11 \pm 0,67$	$4,18 \pm 0,40$	$1,70$
		$59,85 \pm 1,06$	$40,76 \pm 3,36$	$1,48$
	16.08.1997 г.	$7,00 \pm 1,02$	$3,62 \pm 0,28$	$1,80$
		$76,10 \pm 1,72$	$36,65 \pm 2,82$	$1,50$

На рдесте пронзеннолистном в июле первичная продукция фитозеифитона отмечалась в пределах 0—2,87, в августе — 2,90—12,92 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы растения·сут, на наяде морской эти величины были меньше — 0—1,2 в июле и 2,9—8,85 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы растения·сут в августе. Средние величины даны в таблице 4. Одинаковые величины валовой первичной продукции фитозеифитона как в июле, так и в августе были характерны для урути колосистой (см. табл. 3). Максимальные значения валовой продукции ОВ фитозеифитона в августе имела элодея канадская (16,1 мг O<sub>2</sub>/г сырой массы растения·сут). Отношение A/R достигало 4,5. Данные в пересчете на органическое вещество представлены в таблице 4.

### 3. Первичная продукция (*A*) и деструкция ОВ (*R*) фитозеифитона на погруженных растениях верхнего участка Каневского водохранилища

Места отбора	Даты отбора	<i>A</i>	<i>R</i>	<i>A/R</i>
Рдест пронзеннолистный				
Ниже о-ва Ольгина, молодой рдест	16.07.1998 г.	0	$1,34 \pm 0,06$	0,00
		0	$11,50 \pm 1,18$	0,00
старый рдест	16.07.1998 г.	$0,48 \pm 0,08$	$2,95 \pm 0,29$	1,60
		$5,16 \pm 0,82$	$31,40 \pm 1,22$	1,60
Зал. Собачье гирло	21.07.1999 г.	$2,87 \pm 0,42$	$1,50 \pm 0,15$	1,90
		$30,19 \pm 2,32$	$12,80 \pm 0,98$	1,47
	26.08.1999 г.	$12,92 \pm 1,18$	$4,34 \pm 1,00$	2,98
		$129,10 \pm 5,53$	$47,30 \pm 4,42$	2,70
	16.08.2000 г.	$2,90 \pm 0,13$	$2,00 \pm 0,39$	1,40
		$29,00 \pm 0,49$	$20,00 \pm 0,88$	1,53
Наяда морская				
Зал. Собачье гирло	21.07.1999 г.	$0,69 \pm 0,42$	$0,67 \pm 0,08$	1,02
		$11,30 \pm 3,02$	$6,13 \pm 0,78$	1,80
	26.08.1999 г.	$8,85 \pm 0,76$	$5,00 \pm 0,68$	1,77
		$83,00 \pm 4,48$	$35,10 \pm 5,45$	1,90
Элодея канадская				
Зал. Собачье гирло	26.08.1999 г.	$16,10 \pm 0,18$	$3,60 \pm 0,78$	4,47
		$157,20 \pm 0,80$	$42,20 \pm 0,60$	3,70
Уруть колосистая				
Ниже о-ва Ольгина	24.07.1997 г.	$4,14 \pm 0,08$	$2,89 \pm 0,26$	1,46
		$49,65 \pm 2,49$	$35,35 \pm 3,38$	1,40
	16.08.1997 г.	$4,33 \pm 0,90$	$3,16 \pm 0,28$	1,37
		$44,66 \pm 2,20$	$28,60 \pm 2,78$	1,56

В среднем за вегетационный период валовая продукция ОВ фитозеифитона на рдесте пронзеннолистном составляла 18,60 мг С/г абс. сухой массы-сут, деструкция ОВ — 8,95. Величины продукции и деструкции ОВ фитозеифитона на наяде морской были близкими к таковым для рдеста пронзеннолистного (соответственно 17,70 и 7,70 мг С/г сут). Для урути колосистой эти значения составили соответственно 17,65 и 11,96 мг С/г абс. сухой массы-сут. Продукция ОВ фитозеифитона на элодее канадской в августе достигала 22,1, деструкция ОВ — 16,8 мг С/г абс. сухой массы-сут.

Проведенные исследования по изучению первичной продукции ОВ фитозеифитона погруженных растений дали возможность оценить его активность на разных видах погруженных растений и в разные месяцы вегета-

**4. Средние величины первичной продукции (*A*) и деструкция ОВ (*R*) фитоэпифитона на погруженных растениях верхнего участка Каневского водохранилища (мг С/г абс. сухой массы·сут)**

Виды растений	Июль		Август	
	<i>A</i>	<i>R</i>	<i>A</i>	<i>R</i>
Рдест пронзеннолистный	6,63 ± 0,49	5,7 ± 0,36	29,6 ± 1,40	12,6 ± 1,69
Наяда морская	4,23 ± 0,28	2,30 ± 0,18	31,1 ± 4,42	13,1 ± 2,52
Уруть колосистая	18,60 ± 1,41	13,20 ± 3,18	16,70 ± 1,30	10,70 ± 0,80

ционного сезона. На рдесте пронзеннолистном в июле первичная продукция ОВ фитоэпифитона в среднем составила 25% первичной продукции растения с эпифитомом, на наяде морской — около 10%, на молодом рдесте в проточных условиях — 1,8%. В августе роль фитоэпифитона в формировании первичной продукции ОВ на растениях значительно возросла. На рдесте пронзеннолистном она составила 89%, на наяде морской — 91,1%, на элодее канадской — 90% первичной продукции ОВ растения с эпифитомом. На урути колосистой как в июле, так и в августе роль фитоэпифитона в формировании первичной продукции ОВ была одинаковой (45,5—46%).

Одним из основных факторов, определяющих структурно-функциональные особенности растительных сообществ на верхнем участке Каневского водохранилища, является водный режим [7]. К факторам водного режима относятся значительные колебания уровня воды два раза в течение суток, напрямую связанные с режимом работы Киевской ГЭС. Нашей задачей было установить, как влияют колебания уровня воды на процессы фотосинтеза погруженных растений. Для этой цели мы изучали интенсивность их фотосинтеза, экспонируя сериями колбы с растительным материалом через временные промежутки (4 ч) и регистрируя при этом колебания уровня воды в зарослях. Результаты исследований на одном и том же участке в разные годы при разных гидрологических условиях представлены в таблице 5.

1999 год характеризовался низкими колебаниями уровня воды (в пределах 33—40 см), коротким попуском через плотину в дневное время (с 8<sup>00</sup> до 16<sup>00</sup>), что обусловлено режимом работы Киевской ГЭС и высоким половодьем (расходы воды в мае достигали 3773 м<sup>3</sup>/с). В зарослях в течение светлого времени суток резко изменялись гидрохимические показатели (табл. 6). Максимальное содержание растворенного в воде кислорода наблюдалось в период между попусками (с 16<sup>00</sup> до 20<sup>00</sup>). Величина рН при этом повышалась до 9. В 2000 г. расходы воды в мае были ниже (2663 м<sup>3</sup>/с), колебания уровня достигали 70—90 см, попуск длился на протяжении светлого времени суток (8<sup>00</sup>—20<sup>00</sup>). Динамика газового режима в зарослях была иной, чем в 1999 г. (см. табл. 6). Амплитуда колебаний величин содержания растворенного кислорода, концентрации углекислого газа и рН среды была небольшой.



**5. Первичная продукция (A) и деструкция ОВ (R) погруженных растений в течение светлого времени суток в августе**  
(мг O<sub>2</sub>/г сырой массы·сут)

Места отбора	Годы	Колебания уровня, см	Растения	8 <sup>00</sup> —12 <sup>00</sup>		12 <sup>00</sup> —16 <sup>00</sup>		16 <sup>00</sup> —20 <sup>00</sup>	
				A	R	A	R	A	R
Зал. Собачье гирло	1999 г.	33—38	Рдест пронзеннолистный	2,85	0,58	2,23	2,17	0,40	1,20
				2,29	0,47	1,20	1,20	1,14	0,78
Русло у моста Московского	1999 г.	33—38	Наяда морская	1,90	0,40	2,00	1,10	1,00	1,40
Зал. Собачье гирло	2000 г.	70—90	Рдест пронзеннолистный	7,80	3,60	3,70	1,50	3,60	1,52
Зал. Оболонь	2000 г.	70—90	Наяда морская	5,42	2,60	4,40	1,52	3,90	1,88

В 1999 г. при небольших колебаниях уровня воды и попуске длительностью 8 ч интенсивность фотосинтеза в первую половину светлого времени суток у растений была максимальной (см. табл. 5). Отношение  $A/R$  достигало 4,7—4,9. Во второй половине дня интенсивность фотосинтеза резко снижалась. Деструкция ОВ растений либо была уравновешена с продукцией, либо преобладала над ней (см. табл. 5), отношение  $A/R$  при этом снижалось до единицы и ниже.

В 2000 г. при длительном попуске через плотину Киевской ГЭС и высоких колебаниях уровня воды интенсивность фотосинтеза у растений была почти в 2—2,5 раза выше, чем в 1999 г. (см. табл. 5). Валовая продукция ОВ превышала деструкцию почти в 2 раза на протяжении светлого времени суток. Проведенные ранее исследования [13] показали взаимосвязь гидрологических, коррелятивно связанных с ними гидрохимических факторов среды и продукционных характеристик погруженных растений и дали возможность сделать вывод о том, что именно весеннее половодье, колебания уровня воды и их продолжительность в дневное время суток являются основными факторами, влияющими на первичную продукцию растений на верхнем участке Каневского водохранилища.

С учетом фитомассы погруженных растений с фитоэпифитомом на исследуемых мелководных участках в разные годы нами было рассчитано, что в 1999 г. под 1 м<sup>2</sup> продукция ОВ в среднем составила 3,2 г С/м<sup>2</sup>·сут, деструкция ОВ — 1,8 г С/м<sup>2</sup>·сут. В 2000 г. на том же участке продукция ОВ достигала 11,3, деструкция — 6,3 г С/м<sup>2</sup>·сут. Как видно из результатов исследований, прирост ОВ в 1999 г. составил 1,4, в 2000 г. — 5,0 г С/м<sup>2</sup>·сут.

Анализ результатов исследований первичной продукции погруженных растений на верхнем участке Каневского водохранилища показал, что валовая первичная про-

**6. Газовый режим в течение светлого времени суток в зарослях погруженных растений верхнего участка Каневского водохранилища (август, зал. Собачье гирло)**

Показатели	8 <sup>00</sup>	12 <sup>00</sup>	16 <sup>00</sup>	20 <sup>00</sup>
1999 г.				
O <sub>2</sub> мг/дм <sup>3</sup>	5,9	7,1	14,1	11,8
CO <sub>2</sub> мг/дм <sup>3</sup>	2,3	0,2	0,0	0,0
pH	7,8	8,0	9,0	8,8
2000 г.				
O <sub>2</sub> мг/дм <sup>3</sup>	9,2	8,1	8,4	10,2
CO <sub>2</sub> мг/дм <sup>3</sup>	0,0	0,8	0,2	0,0
pH	8,2	8,0	8,0	8,4

**7. Первичная продукция (A) и деструкция ОВ (R) рдеста пронзеннолистного в зал. Собачье гирло в августе (мг O<sub>2</sub>/г сырой массы·сут)**

Экспозиция	1999 г.		2000 г.	
	A	R	A	R
Сутки	13,20 ± 1,00	5,59 ± 0,71	8,60 ± 1,00*	8,00 ± 0,78
6 <sup>00</sup> —8 <sup>00</sup>	1,67 ± 0,23	0,49 ± 0,55	1,7 ± 0,40	0,51 ± 0,10
8 <sup>00</sup> —12 <sup>00</sup>	3,25 ± 0,32	0,59 ± 0,34	7,60 ± 0,81	3,70 ± 0,54
12 <sup>00</sup> —16 <sup>00</sup>	1,15 ± 0,1	1,13 ± 0,30	3,65 ± 0,43	1,40 ± 0,20
16 <sup>00</sup> —19 <sup>00</sup>	0,90 ± 0,10	1,30 ± 0,09	3,60 ± 0,45	2,15 ± 0,30
19 <sup>00</sup> —6 <sup>00</sup>	1,49 ± 0,22	2,59 ± 0,67	2,30 ± 0,09	2,80 ± 0,30
Сумма (сут)	9,10 ± 1,18	6,90 ± 0,50	17,50 ± 1,20*	9,50 ± 0,87

\* Различия достоверны.

дукция ОВ, измеренная при экспонировании колб в течение суток, отличалась от валовой первичной продукции ОВ, измеренной через временные промежутки (4 ч) (табл. 7) В 1999 г. у рдеста пронзеннолистного отличия в величинах валовой продукции были недостоверными, в 2000 г. эта разница была достоверной.

По данным Т. М. Покровской [8], ОВ на протяжении суток растениями создается, как правило, в промежутке времени с 9—10 ч до 17—18 ч. Летом за 8—10-часовой период в дневное время суток разными видами макрофитов на разных глубинах производится от 52 до 85%, в подавляющем большинстве случаев 60—75% суточной продукции ОВ. Продукция ОВ, не достигшая за указанный период времени 60% суточной величины отмечается у макрофитов на самых малых глубинах в условиях угнетения фотосинтеза избыточным светом. И, наоборот, продукция, превышающая 75% суточной величины, регистрируется у макрофитов на предельных глубинах их рас-

### 8. Первичная продукция погруженных растений при 8—10-часовой экспозиции (% суточной первичной продукции ОВ)

Виды растений	Годы	Колебания уровня, см	Время попуска	Доля от суточной продукции ОВ, %
1. Рдест пронзеннолистный	1999 г.	33—40	8 <sup>00</sup> —16 <sup>00</sup>	58
2. Наяда морская	1999 г.	33—40	8 <sup>00</sup> —16 <sup>00</sup>	52
3. Элодея канадская	1999 г.	33—40	8 <sup>00</sup> —16 <sup>00</sup>	55
4. Рдест пронзеннолистный	2000 г.	80—90	9 <sup>00</sup> —20 <sup>00</sup>	85
5. Уруть колосистая	2000 г.	80—90	9 <sup>00</sup> —20 <sup>00</sup>	80
6. Наяда морская	2000 г.	80—90	9 <sup>00</sup> —20 <sup>00</sup>	79
7. Рдест пронзеннолистный	2001 г.	60—75	9 <sup>00</sup> —19 <sup>00</sup>	73
8. Уруть колосистая	2001 г.	60—75	9 <sup>00</sup> —19 <sup>00</sup>	75
9. Рдест пронзеннолистный	2002 г.	30—40	9 <sup>00</sup> —18 <sup>00</sup>	68
10. Уруть колосистая	2002 г.	30—40	9 <sup>00</sup> —18 <sup>00</sup>	71

пространения. На средних глубинах дневная продукция макрофитов составляет от 60 до 75% их суточной продукции ОВ.

Используя полученные закономерности, предоставленные автором [8], мы рассчитали первичную продукцию ОВ макрофитов за дневной отрезок времени (8—10 ч) и выразили ее в процентах от суточной первичной продукции ОВ растений в разные годы, которые отличались амплитудой колебаний уровня воды (табл. 8).

При колебаниях уровня воды 33—40 см (1999 г.) и наличии периода стабилизации между 16 и 20 ч дневная первичная продукция у погруженных растений за сутки была небольшой 52—58% от валовой продукции ОВ. При малых и средних колебаниях уровня воды (2001 и 2002 гг.) и их длительности с 9 до 19 ч первичная продукция ОВ в светлое время суток у растений составляла в среднем 70% их суточной первичной продукции. Максимальные величины дневной первичной продукции — до 85% от суточной продукции растений — наблюдались при максимальных колебаниях уровня воды (80—90 см) и их длительности на протяжении светлого времени суток (2000 г.). Исходя из полученных данных, реальные цифры первичной продукции ОВ погруженными растениями верхнего участка водохранилища можно получить, измеряя интенсивность их фотосинтеза через временные промежутки (4 ч). В связи с трудоемкостью выполнения этих исследований можно использовать экспресс-метод, который заключается в том, что продукционные характеристики погруженных растений на верхнем участке водохранилища можно определить в результате трехкратных измерений интенсивности их фотосинтеза, приуроченных к 8—9, 12—13 и 17—18 ч. Днев-

ная продукция будет равна валовой продукции за 1 ч, умноженной соответственно на 3- и 4-часовые промежутки времени, выделенные с учетом интенсивности фотосинтеза за 10-часовой период и просуммированные. При расчете суточной продукции ОВ необходимо учитывать долю дневной продукции, которая зависит от колебаний уровня воды (см. табл. 8).

### Заключение

Валовая продукция ОВ погруженных растений с фитозэпифитомом на верхнем участке Каневского водохранилища летом варьировала в широких пределах (6,56—17,78 мг  $O_2$ /г сырой массы·сут) и была значительно выше деструкции ОВ. Отношение  $A/R$  колебалось в диапазоне 1,2—4,5. Максимальные величины первичной продукции среди исследованных растений имела элодея канадская, минимальные — наяда морская. При пересчете на органический углерод в среднем за вегетационный период продукционные характеристики погруженных растений были близкими (39,58—49,45 мг С/г абс. сухой массы·сут). Средняя величина деструкции ОВ у растений составляла 22,26—27,30 мг С/г абс. сухой массы·сут.

У погруженных растений без фитозэпифитона величина первичной продукции колебалась в пределах 6,56—16,16 мг  $O_2$ /г сырой массы·сут и в июле превышала деструкцию ОВ. Отношение  $A/R$  отмечалось в границах 2,0—3,0. В августе первичная продукция растений без перифитона была значительно ниже. Отношение  $A/R$  было меньше 1. В пересчете на органический углерод в среднем за вегетационный период у растений без перифитона валовая продукция ОВ достигала 14,26—31,41 мг С/г абс. сухой массы·сут). Величина деструкции ОВ у растений составляла 7,8—14,6 мг С/г абс. сухой массы·сут.

В сообществах погруженных растений валовая первичная продукция фитозэпифитона была минимальной в июле (0,0—2,87 мг  $O_2$ /г сырой массы·сут), максимальной — в августе (2,9—12,92 мг  $O_2$ /г сырой массы·сут). Величина деструкции ОВ в июле колебалась в пределах 0,67—2,85, в августе — от 2,00 до 5,00 мг  $O_2$ /г сырой массы·сут. При пересчете на органический углерод в среднем за вегетационный период валовая продукция ОВ фитозэпифитона на погруженных растениях составляла 17,65—18,60, деструкция ОВ — 7,70—11,96 мг С/г абс. сухой массы·сут.

Доля первичной продукции фитозэпифитомом в июле составляла 1,8—25% от первичной продукции растения с фитозэпифитомом, в августе она достигала 89—90%. Вклад фитозэпифитона на урути колосистой в формирование продукции ОВ как в июле, так и в августе был одинаковым и составлял менее 50% первичной продукции ОВ растения с эпифитомом. Основными факторами, влияющими на формирование первичной продукции погруженных растений верхнего участка Каневского водохранилища, являются весеннее половодье и колебания уровня воды и их продолжительность в дневное время суток. При небольших расходах воды весной и более высоких и длительных колебаниях ее уровня продукционные характеристики погруженных растений были значительно выше.

Для определения первичной продукции ОВ погруженными растениями на верхнем участке водохранилища путем измерения интенсивности их фотосинтеза, необходимо экспонировать сериями склянки с растениями через временные промежутки (4 ч). Для облегчения проведения этих исследований предлагается экспресс-метод, согласно которому интенсивность фотосинтеза растений определяют в результате трехкратных измерений (в 8—9, 12—13 и 17—18 ч), рассчитывая валовую продукцию ОВ за светлое время суток. Для расчета суточной валовой продукции ОВ при этом необходимо учитывать колебания уровня воды и их длительность.

\*\*

*Визначено роль домінуючих видів занурених рослин і фітоепіфітону у формуванні продукції органічної речовини верхньої частини Канівського водосховища. Показано взаємозв'язок продукційних характеристик занурених рослин з гідрологічними і гідрохімічними факторами середовища. Рекомендовано методичні прийоми вивчення їхніх продукційних характеристик для досліджуваної акваторії.*

\*\*

*The paper considers the organic matter primary production of submerged plants dominant species and epiphyton in the upper part of the Kaniv water reservoir. The production characteristics of submerged plants have been shown to correlate with hydrological and hydrochemical environmental factors. Some methodological approaches to measuring the submerged plants production in the water area under study have been recommended.*

\*\*

1. Алексин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. — Л.: Гидрометиздат, 1973. — 269 с.
2. Астапович И.Т. Фотосинтез макрофитов в неглубоких водоемах // Тр. Белорус. н.-и. ин-та рыб. хоз-ва. — 1972. — Т. 8. — С. 88—94.
3. Вейнберг Г.Г. Фотосинтез погруженных растений в дельте реки Селенги // Тез. докл. Третьей Всесоюз. науч. конф. «Проблемы экологии Прибайкалья». — Иркутск, 1988. — С. 88.
4. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
5. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов. — Л.: Наука, 1981. — Т. 4. — 185 с.
6. Кузько О.А. Эпифитные группировки водорослей в каналах и их значение для формирования качества воды // Гидробиол. журн. — 1988. — Т. 24. — № 6. — С. 25—28.
7. Оксьюк О.П., Тимченко В.М., Давыдов О.А. и др. Состояние экосистемы Киевского участка Каневского водохранилища и пути его регулирования. — Киев, 1999. — 59 с.
8. Покровская Т.Н. Экологические условия фотосинтеза литоральных гидрофитов // Антропогенное эвтрофирование озер. — 1976. — С. 23—44.
9. Потапов А.А. Фотосинтез погруженных растений в связи с зарастанием верховья Цимлянского водохранилища // Тр. ВГБО. — 1956. — Т. 7. — С. 52—67.

10. *Приймаченко А.Д.* Фитопланктон и первичная продукция Днепра и Днепровских водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1981. — 287 с.
11. *Распопов И.М.* Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера. — Л.: Наука, 1973. — С. 123—142.
12. *Смирнов Н.В., Дунин-Барковский И.В.* Курс теории вероятностей и математической статистики. — М.: Наука, 1995. — 512 с.
13. *Цапина Е.Н.* Высшая водная растительность и ее влияние на газовый режим и содержание органического вещества в каналах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К., 1993. — 24 с.
14. *Цапина Е.Н., Линчук М.И.* Особенности формирования и функционирования растительных сообществ в верхней части Каневского водохранилища // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 2. — С. 17—29.
15. *Щербак В.И., Кузменко М.И.* Роль отдельных видов фитопланктона в формировании первичной продукции Киевского водохранилища // Вод. ресурсы. — 1984. — № 2. — С. 173—178.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 29.01.10