

УДК 574.5 (282.477.42)

Ю. С. Шелюк

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ РЕЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ (БАССЕЙНЫ РЕК ПРИПЯТИ И ТЕТЕРЕВА, УКРАИНА)

Впервые исследовано формирование первичной продукции планктона рек бассейнов Припяти и Тетерева. Установлено, что обследованные притоки существенно отличаются по интенсивности первичной продукции, которая определяется биомассой фитопланктона, содержанием общего азота и фосфора фосфатов, а также влиянием таких абиотических факторов, как солнечная радиация, температура воды. Выявлена прямая достоверная связь между интенсивностью фотосинтеза и прозрачностью и содержанием растворенного в воде кислорода, а обратная — с цветностью. Это свидетельствует о том, что продукционные процессы в водотоках бассейнов Припяти и Тетерева влияют на условия среды, изменяя световой и газовый режимы рек.

Ключевые слова: первичная продукция, деструкция органического вещества, фитопланктон, речные экосистемы, биотический баланс.

Первичная продукция планктона формирует энергетическую основу для всех последующих этапов продукционного процесса и, соответственно, определяет механизмы функционирования водных экосистем [23].

Изучению продукции фитопланктона посвящено значительное количество работ, выполненных преимущественно на озерах и водохранилищах, включая крупные каскады Днепра и Волги [1, 2, 8, 10, 13, 14, 18, 19, 21, 25, 28]. В то же время фрагментарными остаются исследования первичной продукции планктона и деструкции органического вещества речных экосистем [7, 16], особенно работы, охватывающие разнотипные водотоки бассейнов больших равнинных рек Украины. Так, до настоящего времени не выяснены роль первичной продукции как энергетической основы развития и функционирования этих речных экосистем, а также влияние природных и антропогенных факторов на интенсивность и направленность в них процессов переноса вещества и энергии.

Цель работы — установление основных закономерностей формирования первичной продукции речных экосистем, различающихся морфометрическими показателями, гидрохимическим режимом, трофическим статусом (бассейны Припяти и Тетерева).

© Ю. С. Шелюк, 2019

Материал и методика исследований. В основу работы положены материалы натурных исследований, полученные в 2010—2017 гг. в экспедиционных и стационарных наблюдениях на реках бассейна Припяти (Горынь, Случь, Уж, Уборть, Корчик, Хомора, Икопоть, Полква, Синявка, Бересток) и Тетерева (Гнилопять, Каменка Лесная, Путятинка, Лесная, Крошенка, Коднянка, Бобровка, Зеленая). Характеристика этих рек, размещение станций наблюдений, особенности структурной организации речного фитопланктона, результаты гидрохимического анализа вод и оценка их качества приведены в предыдущей работе [17].

Интенсивность фотосинтеза и деструкцию органического вещества определяли кислородной модификацией скляночного метода согласно общепринятым методикам, описанным ранее [24]. Склянки экспонировали на протяжении суток на горизонте 0,05 и 0,5 м, а на мелководных участках, где глубина не превышала 0,5 м, — 0,05 и 0,25 м. Экспонирование склянок на нескольких горизонтах позволило получить близкие к максимальному для вертикального профиля показатели валовой первичной продукции A_{\max} , которые используются для дальнейших расчетов интегральной (под m^2) первичной продукции для столба воды UA . Последнюю определяли перемножением интенсивности фотосинтеза на глубине максимума и прозрачности воды на станции [10]; интегральную деструкцию (ΣR) — умножением R на среднюю глубину водотока.

Данные по суммарной солнечной радиации, поступающей на водную поверхность исследованных рек, взяты из таблиц актинометрических наблюдений станций Борисполь (Киевская обл.), Ковель (Ровенская обл.) и Новая Ушица (Хмельницкая обл.), полученных в архиве Центральной геофизической обсерватории.

Индекс зрелости экосистемы θ [3] рассчитывали с учетом интерпретации этого показателя Н. М. Минеевой на основе показателя биотического баланса $\theta = \lg \Sigma R / \Sigma A$ [10], отражающего особенности метаболизма планктонных сообществ. С его помощью приводится характеристика сукцессионного состояния речных экосистем. Соответственно, в зависимости от величины θ , различают такие состояния планктонных сообществ: начальное, молодое, равновесное, развитое, зрелое и деградирующее¹.

Начальное. Кратковременное состояние, которое возникает в момент создания условий для развития сообщества (например, состояние ценозов перед началом весенней вегетации фитопланктона). Не имеет определенных величин θ .

Молодое. Достаточно кратковременное состояние, охватывающее период вспышки в развитии фитопланктона. Первичная продукция максимальная, биомасса водорослей стремительно возрастает и может достигать максимума, а биомасса зоопланктона сравнительно небольшая.

¹ Характеристика состояний планктонных сообществ представлена согласно [3].

Равновесное. Замена продукционной фазы развития сообщества на деструкционную. Наблюдается практически равновесие продукционных и деструкционных процессов. Биомасса фитопланктона снижается, а зоопланктона — еще не достигает максимума.

Развитое. Биомасса фитопланктона продолжает снижаться, бактериопланктона — остается сравнительно высокой, а зоопланктона — возрастает и достигает максимума.

Зрелое. Максимальная длина трофических цепей и наибольшее видовое разнообразие. Низкая общая биомасса и биомасса низших трофических уровней. Состояние, близкое к климаксовому.

Деградирующее. Дальнейшее снижение биомассы всех трофических уровней. Достаточно низкие показатели первичной продукции. Обеднение видового состава.

Статистическую обработку массива данных осуществляли согласно [5] с использованием программ Statistica 6,0, Microsoft Excel. В работе обсуждаются только значимые корреляции ($p < 0,05$).

Результаты исследований и их обсуждение

Максимальная валовая первичная продукция в слое оптимального фотосинтеза A_{\max} и интегральная продукция ΣA в исследованных реках изменялись в широких пределах: от минимальных — 0,16—0,47 до максимальных величин — 5,55—24,70 мг $O_2/дм^3 \cdot сут$. Средние показатели продукции, рассчитанные для горизонта максимального фотосинтеза A_{\max} , в исследованных реках варьировали в пределах 1,14—6,69 мг $O_2/дм^3 \cdot сут$ (табл. 1).

Анализ факторов, которые влияют на интенсивность фотосинтеза исследованных речных экосистем, позволил установить прямую корреляцию между продукцией и содержанием общего азота, фосфора фосфатов, солнечной радиацией и температурой воды, а также обратную связь с цветностью, которая обусловлена наличием гуминовых соединений, ухудшающих световые условия и угнетающих фотосинтез речного фитопланктона (табл. 3).

Высокие коэффициенты корреляции между первичной продукцией и прозрачностью, содержанием растворенного в воде кислорода, рН воды свидетельствуют о том, что продукционные процессы в водотоках бассейнов Припяти и Тетерева заметно влияют на условия среды. Также установлена прямая корреляция между валовой первичной продукцией и биомассой фитопланктона ($r = 0,58$, $n = 360$).

Среди факторов, влияющих на ΣA , ведущая роль принадлежит A_{\max} , умеренное влияние имеет содержание общего азота и фосфора фосфатов, прозрачность, солнечная радиация и цветность (см. табл. 3).

Сезонная динамика первичной продукции рассмотрена на примере рек Горыни и Крошенки, которые по биомассе фитопланктона относятся к ме-

1. Пределы колебаний и средние показатели валовой и интегральной первичной продукции планктона и деструкции органического вещества, P/B - и $A_{\max}/\Sigma A$ -коэффициенты (по данным исследований 2010—2017 гг.) рек бассейна Припяти

Реки	A_{\max} , мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$	ΣA , г $O_2/(м^2 \cdot сут)$	P/B -коэффициент	R , мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$	ΣR , г $O_2/(м^2 \cdot сут)$	$A_{\max}/\Sigma A$
Горынь	$2,60 - 7,80$	$2,30 - 4,91$	$0,15 - 1,24$	$0,80 - 5,10$	$0,48 - 3,06$	$0,80 - 1,91$
	$4,61 \pm 0,44$	$3,40 \pm 0,38$	$0,43 \pm 0,06$	$2,95 \pm 0,40$	$2,48 \pm 0,36$	$1,29 \pm 0,17$
Случь	$0,16 - 9,15$	$0,06 - 7,96$	$0,05 - 2,22$	$0,50 - 6,21$	$1,80 \pm 0,27$	$0,44 - 1,76$
	$3,82 \pm 0,47$	$1,37 \pm 0,16$	$0,95 \pm 0,08$	$1,94 \pm 0,23$	$1,80 \pm 0,17$	$0,82 \pm 0,13$
Уж	$0,45 - 6,53$	$0,78 - 5,22$	$0,19 - 0,30$	$0,85 - 4,87$	$1,04 - 4,39$	$1,11 - 2,54$
	$4,00 \pm 0,36$	$3,20 \pm 0,16$	$0,22 \pm 0,09$	$1,79 \pm 0,27$	$1,74 \pm 0,18$	$1,64 \pm 0,23$
Уборть	$1,04 - 7,53$	$0,42 - 3,01$	$0,16 - 1,20$	$0,30 - 6,53$	$0,21 - 3,19$	$0,90 - 2,00$
	$3,23 \pm 0,31$	$1,94 \pm 0,28$	$0,53 \pm 0,01$	$2,70 \pm 0,11$	$1,93 \pm 0,14$	$1,24 \pm 0,17$
Корчик	$0,33 - 9,95$	$0,13 - 3,92$	$0,17 - 1,10$	$1,10 - 6,25$	$0,31 - 2,31$	$0,97 - 1,48$
	$5,74 \pm 0,76$	$2,30 \pm 0,17$	$0,63 \pm 0,04$	$3,02 \pm 0,26$	$1,08 \pm 0,11$	$1,19 \pm 0,16$
Хомора	$1,46 - 7,47$	$0,58 - 6,99$	$-0,53 - 1,74$	$0,67 - 6,01$	$0,48 - 4,32$	$0,95 - 1,43$
	$3,54 \pm 0,44$	$2,49 \pm 0,09$	$0,32 \pm 0,08$	$3,11 \pm 0,32$	$1,88 \pm 0,28$	$1,23 \pm 0,09$
Икопоть	$3,26 - 9,77$	$2,11 - 10,60$	$0,26 - 1,42$	$1,10 - 5,43$	$1,21 - 3,97$	$0,62 - 1,59$
	$6,69 \pm 0,71$	$5,69 \pm 0,54$	$0,75 \pm 0,14$	$3,24 \pm 0,54$	$2,43 \pm 0,36$	$1,00 \pm 0,13$
Полква	$0,47 - 1,97$	$0,43 - 1,31$	$-0,31 - 5,91$	$0,18 - 2,06$	$0,81 - 3,36$	$0,40 - 2,59$
	$1,14 \pm 0,21$	$1,02 \pm 0,18$	$1,61 \pm 0,29$	$0,95 \pm 0,19$	$1,25 \pm 0,19$	$0,95 \pm 0,13$
Синявка	$1,16 - 5,55$	$1,16 - 9,13$	$0,01 - 3,13$	$0,17 - 9,94$	$0,12 - 6,96$	$0,77 - 1,65$
	$3,94 \pm 0,30$	$3,45 \pm 0,51$	$0,44 \pm 0,08$	$2,70 \pm 0,31$	$2,88 \pm 0,24$	$1,14 \pm 0,14$
Бересток	$0,51 - 3,38$	$0,32 - 2,73$	$0,10 - 0,80$	$0,40 - 3,61$	$0,28 - 0,62$	$1,18 - 1,59$
	$2,00 \pm 0,26$	$1,20 \pm 0,45$	$0,31 \pm 0,06$	$1,32 \pm 0,16$	$0,43 \pm 0,05$	$1,39 \pm 0,11$

П р и м е ч а н и е. В табл. 1, 2 над чертой приведены минимальные и максимальные значения показателей, под чертой — средние.

2. Пределы колебаний и средние показатели валовой и интегральной первичной продукции планктона и деструкции органического вещества, P/B - и $A_{\max}/\Sigma A$ -коэффициенты (по данным исследований 2010–2017 гг.) рек бассейна Гетерева

Реки	A_{\max} , мг O_2 / (л \cdot сут.)	ΣA , г O_2 / (м 2 ·сут.)	P/B -коэффициент	R , мг O_2 / (л \cdot сут.)	ΣR , г O_2 / (м 2 ·сут.)	$A_{\max}/\Sigma A$
Гнилопятъ	$2,29 - 13,87$ $6,35 \pm 0,47$	$2,29 - 13,87$ $3,36 \pm 0,71$	$0,14 - 1,88$ $0,56 \pm 0,07$	$0,81 - 10,29$ $4,04 \pm 0,03$	$0,89 - 11,32$ $4,44 \pm 0,47$	$0,40 - 0,79$ $0,57 \pm 0,05$
Каменка Лесная	$0,65 - 5,22$ $2,72 \pm 0,10$	$0,16 - 1,31$ $0,68 \pm 0,03$	$0,10 - 0,76$ $0,30 \pm 0,06$	$0,32 - 2,17$ $1,19 \pm 0,12$	$0,10 - 0,65$ $0,29 \pm 0,02$	$2,00 - 5,90$ $3,29 \pm 0,40$
Коднянка	$0,30 - 11,06$ $5,78 \pm 0,47$	$0,21 - 7,74$ $4,05 \pm 0,54$	$0,73 - 7,45$ $2,81 \pm 0,13$	$0,20 - 3,57$ $2,31 \pm 0,18$	$0,21 - 2,73$ $1,58 \pm 0,19$	$0,65 - 1,85$ $1,04 \pm 0,10$
Лесная	$0,01 - 7,30$ $2,97 \pm 0,29$	$0,06 - 3,29$ $1,32 \pm 0,31$	$0,03 - 1,31$ $0,36 \pm 0,05$	$0,32 - 2,42$ $1,12 \pm 0,19$	$0,13 - 3,42$ $0,84 \pm 0,08$	$0,77 - 2,77$ $1,51 \pm 0,16$
Путятинка	$0,33 - 3,27$ $1,72 \pm 0,21$	$0,55 - 1,83$ $0,86 \pm 0,10$	$0,13 - 0,71$ $0,28 \pm 0,05$	$0,49 - 5,47$ $2,67 \pm 0,15$	$0,29 - 3,28$ $1,30 \pm 0,17$	$1,94 - 2,84$ $2,40 \pm 0,12$
Зеленая	$1,07 - 10,87$ $5,99 \pm 0,78$	$0,72 - 7,39$ $4,03 \pm 0,35$	$0,10 - 1,15$ $0,37 \pm 0,05$	$0,80 - 5,67$ $2,56 \pm 0,21$	$0,24 - 3,26$ $1,65 \pm 0,16$	$1,34 - 1,87$ $1,61 \pm 0,15$
Бобровка	$1,62 - 11,72$ $6,08 \pm 0,73$	$0,81 - 5,13$ $2,90 \pm 0,15$	$0,10 - 5,71$ $1,76 \pm 0,13$	$1,63 - 8,00$ $3,01 \pm 0,21$	$0,83 - 4,08$ $1,73 \pm 0,29$	$0,86 - 1,82$ $1,37 \pm 0,17$
Крошенка	$0,22 - 10,00$ $2,59 \pm 0,41$	$0,80 - 3,22$ $1,29 \pm 0,22$	$0,02 - 4,44$ $1,02 \pm 0,22$	$0,60 - 1,96$ $1,12 \pm 0,16$	$0,09 - 1,78$ $0,69 \pm 0,04$	$0,24 - 3,72$ $1,31 \pm 0,28$

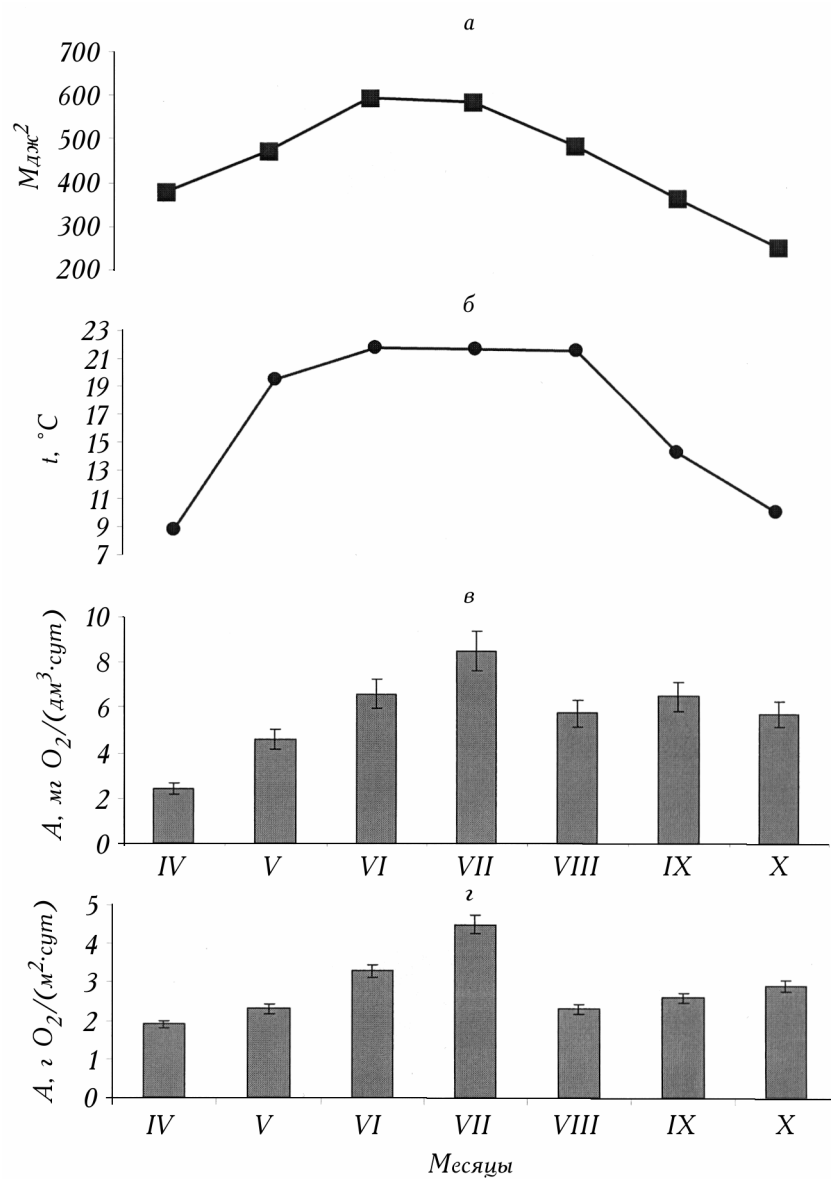
3. Коэффициенты корреляции между первичной продукцией, деструкцией органического вещества и некоторыми факторами среды в реках бассейнов Припяти и Тетерева

Показатели	A_{\max}	ΣA	R	ΣR
ΣA	0,81	1,00	0,56	0,63
A_{\max}	1,00	0,81	0,64	0,58
R	0,64	0,56	1,00	0,96
ΣR	0,58	0,63	0,96	1,00
Солнечная радиация	0,58	0,48	0,41	0,30
Температура воды	0,41	0,52	0,52	0,46
Прозрачность	0,58	0,47	0,38	0,29
Цветность	-0,51	-0,37	0,53	0,37
Содержание растворенного в воде кислорода	0,46	0,55	0,19	0,02
pH	0,58	0,54	0,63	0,57
Общий азот	0,53	0,45	0,32	0,10
Фосфор фосфатов	0,52	0,38	0,24	0,11

зотрофным водным экосистемам, а также реки Икопоть, трофический статус которой определяется как евтрофный. Так, динамика интенсивности фотосинтеза в мезотрофных водах достаточно четко выражена и характеризуется ростом A_{\max} от весны к лету и понижением — к осени, а в евтрофных — к середине осени наблюдается сравнительно высокая валовая первичная продукция фитопланктона, несмотря на снижение интенсивности солнечной радиации и температуры воды (рис. 1—3). В мезотрофных водах наибольшие показатели A_{\max} наблюдали преимущественно в июле, в евтрофных — в сентябре.

Интегральная продукция преимущественно сохраняет и повторяет тенденции временных и пространственных изменений A_{\max} . Повышенные значения наблюдаются при высокой инсоляции в реках с преобладанием мелководных участков, где фотосинтез идет практически до дна. При массовой вегетации синезеленых водорослей, которая чаще всего наблюдается в августе, фиксировали снижение ΣA .

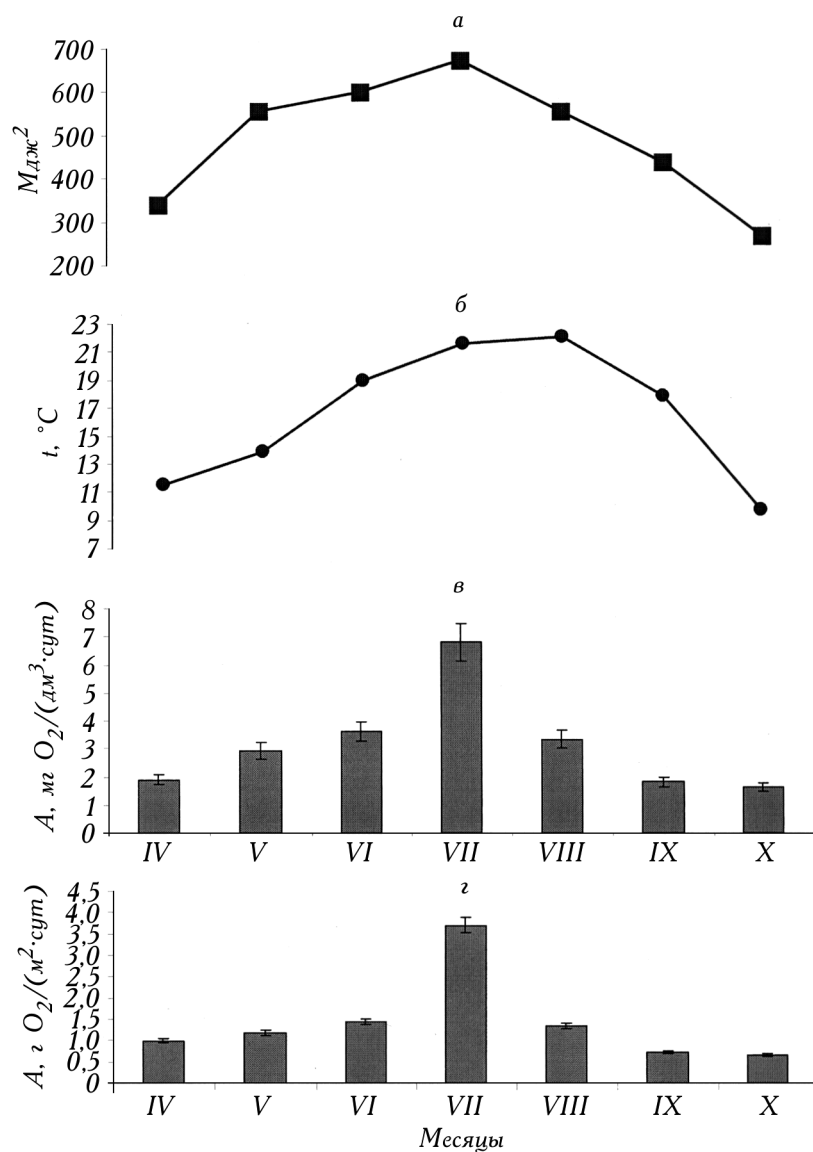
Отношение продукции на глубине максимального фотосинтеза к интегральной, которое характеризует оптические свойства воды, в исследованных реках изменялось от 0,24 до 5,90 (см. табл. 1, 2). Наибольшие значения коэффициента $A_{\max}/\Sigma A$ отмечены в реках Каменке Лесной и Путятинке. Сопоставление этих показателей с условной прозрачностью речных вод свидетельствует о тенденции роста $A_{\max}/\Sigma A$ с уменьшением прозрачности ($r = -0,57$; $n = 148$). Преимущественно, средние значения этого коэффициента больше 1, что объясняется сравнительно невысокой прозрачностью речных вод.



1. Сезонная динамика абиотических показателей (по оси ординат: *a* — солнечная радиация, *б* — температура воды) и первичной продукции (*в* — валовая первичная продукция, *z* — интегральная первичная продукция) в р. Горынь (Ровенская обл.) за вегетационный сезон 2013 г.

Величины суточных P/V -коэффициентов² существенно изменялись на протяжении вегетационного сезона, достигая максимума летом. Удельная продукция водорослей была самой низкой в реках Уж, Бересток, Путятинке,

² Принято, что $1 \text{ г } O_2 = 0,3 \text{ г } C$, а углерод составил 10% биомассы фитопланктона [2]. Величины P/V -коэффициента рассчитаны для горизонта максимального фотосинтеза за сутки.

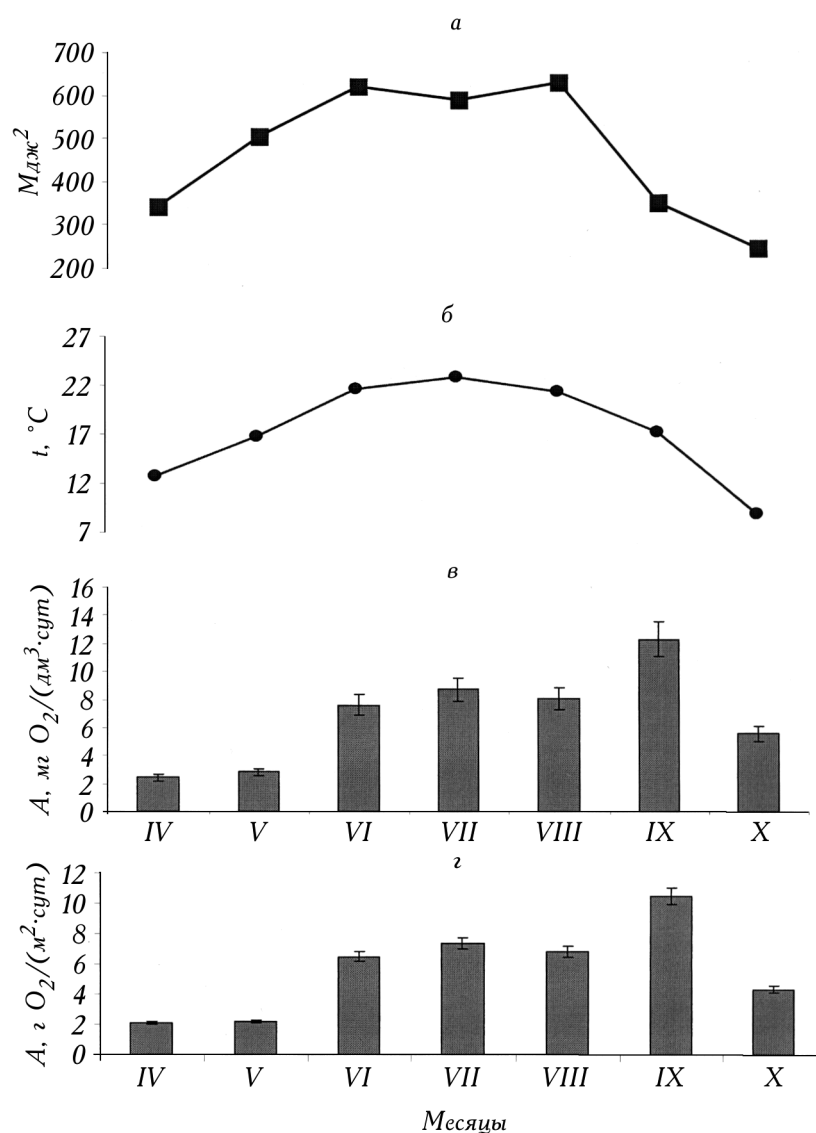


2. Сезонная динамика абиотических показателей (по оси ординат: *a* — солнечная радиация, *б* — температура воды) и первичной продукции (*в* — валовая первичная продукция, *г* — интегральная первичная продукция) в р. Крошенка (Житомирская обл.) за вегетационный сезон 2014 г.

Каменке Лесной, Хоморе, Синявке, самой высокой — в Коднянке, Полкве, Бобровке (см. табл. 1, 2).

Установлена тесная достоверная связь между *P/V*-коэффициентом и интенсивностью солнечной радиации ($r = 0,62, n = 148$).

Для количественного выражения зависимости между продукцией и биомассой фитопланктона также использовали обратный к *P/V*-коэффициенту



3. Сезонная динамика абиотических показателей (по оси ординат: *а* — солнечная радиация, *б* — температура воды) и первичной продукции (*в* — валовая первичная продукция, *з* — интегральная первичная продукция) в р. Икопоть (Хмельницкая обл.) за вегетационный сезон 2015 г.

показатель — время возобновления биомассы («turnover time») [15]. В исследованных водотоках время возобновления биомассы фитопланктона на глубине максимального фотосинтеза в среднем за вегетационный сезон колеблется от 0,21 (в р. Полкве) до 1,09 (в р. Синявке), то есть биомасса фитопланктона на глубине максимального фотосинтеза в большинстве рек возобновляется быстрее, чем за сутки.

Скорость фотосинтеза в единице объема воды на оптимальной глубине (преимущественно это был поверхностный горизонт) на протяжении веге-

тационного сезона в исследованных реках преобладала над скоростью деструкции R (средние значения R достигали 1,12—4,04 мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$).

В реках бассейнов Припяти и Тетерева прослеживается прямая достоверная зависимость деструкции органического вещества от рН и цветности (см. табл. 3).

Поскольку кислород интенсифицирует окислительные процессы [10], очевидно, что наиболее тесно деструкционные процессы в исследованных речных экосистемах, связаны с продукционными (см. табл. 3). Это свидетельствует о том, что новообразованное легко окисляемое органическое вещество сразу же включается в биотический круговорот. Также установлена прямая достоверная корреляция между деструкцией органического вещества и температурой воды водотоков. Зависимость от температуры обусловлена механизмом ферментативных дыхательных процессов.

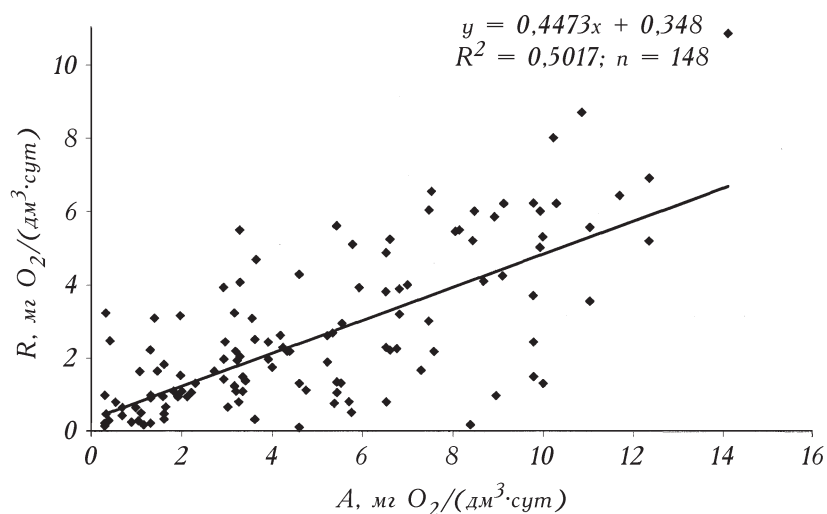
Математическое выражение связи R с A_{max} (рис. 4) позволяет оценить потери фотосинтетической продукции на обменные процессы планктона. Уравнение, приведенное на графике, свидетельствует о том, что в среднем за вегетационный сезон почти 45% суточной продукции фотосинтеза в единице объема подвергается деструкции.

Интегральная деструкция в исследованных речных экосистемах наиболее тесно зависит от рН, формирующейся под влиянием процессов синтеза и окисления органического вещества (см. табл. 3).

Наибольшую скорость деструкции фиксировали в реках Гнилопяти, Икопоти и Хоморе. Интенсивное окисление органического вещества на фоне повышенной фотосинтетической активности фитопланктона упомянутых водотоков, вероятно, связано с усилением гетеротрофной активности не только бактерий, но и планктонных водорослей. Рост интегральной деструкции в р. Гнилопяти, вероятно, обусловлен антропогенным влиянием.

Дыхательные потери фитопланктона в речных экосистемах. Для объективной оценки потоков энергии в водных экосистемах важно учитывать энергетические потери их отдельных компонентов [9, 11, 22, 26]. Поскольку определение собственного дыхания фитопланктона имеет некоторые методические сложности [4], связанные, в первую очередь, с разделением компонентов планктона, приведенные разными авторами литературные данные по дыхательным потерям существенно отличаются: в оз. Кентукки (США) они оцениваются в 22—34% [20], в волжских водохранилищах — 12—67% [10].

Для оценки дыхательных потерь фитопланктона часто используют расчетные методы [12], основанные на том, что на дыхание расходуется определенная доля продукции суточного фотосинтеза. Исходя из литературных данных [10—13], собственное дыхание водорослей мы оценивали в 10% от A_{max} . Результаты расчетов приведены ниже (табл. 4).



4. Зависимость деструкции органического вещества от первичной продукции планктона в реках бассейнов Припяти и Тетерева.

Расчеты указывают на то, что на собственный обмен водорослей используется от 11 (р. Полква) до 35% (р. Каменка Лесная) валовой первичной продукции. В виде доступной последующим трофическим уровням чистой продукции в эвфотической зоне остается от 41 (р. Гнилопять) до 78% (р. Коднянка) валовой продукции. Дыхательные потери фитопланктона составляют в среднем от 15 (р. Горынь) до 53% (р. Бересток).

Продукционно-деструкционные процессы и баланс органического вещества. Индекс самоочищения/самозагрязнения (A/R) на протяжении вегетационного сезона в исследованных водотоках колебался в пределах 0,10—8,45. В пространственном распределении соотношение A/R понижалось с увеличением глубины на глубоководных участках. В малых реках, где на станциях исследований глубина не превышает метровой отметки, интенсивность продукции превышала деструкцию во всем столбе воды.

Преобладание продукционных процессов над деструкционными можно объяснить не только высокой обеспеченностью водорослевых клеток биогенными элементами, о чем свидетельствует достаточно высокое содержание в речных водах нитратного азота (0,15—1,08 мг/дм³) и фосфора фосфатов (0,01—0,30 мг/дм³), но и достаточно интенсивным прогревом воды значительных по площади мелководных зон водотоков. Несбалансированность продукционно-деструкционных процессов в дальнейшем может вызвать накопление автохтонного органического вещества и, как следствие, — самозагрязнение рек. В наибольшей мере это касается малых и средних водотоков с преобладанием мелководий, поскольку в очень больших и больших реках за счет глубоководных участков, где преимущественно $A < R$, продуцированное в поверхностном слое избыточное количество органического автохтонного вещества подвергается деструкции. Самые высокие значения ин-

4. Характеристика дыхательных потерь фитопланктона в реках бассейнов Припяти и Тетерева

Реки	Чистая продукция		Дыхание фитопланктона		
	мг O ₂ /(дм ³ ·сут)	% от A	г O ₂ /(м ² ·сут)	% от ΣA	% от ΣR
Горынь	2,84 ± 0,20	68,7 ± 4,5	0,64 ± 0,04	14,7 ± 0,1	14,8 ± 2,2
Случь	1,31 ± 0,37	65,6 ± 0,8	0,27 ± 0,09	12,0 ± 0,8	30,6 ± 1,6
Уж	2,84 ± 0,08	62,7 ± 3,4	0,40 ± 0,09	12,5 ± 0,1	25,9 ± 4,1
Уборть	1,70 ± 0,35	63,9 ± 0,9	0,32 ± 0,07	25,0 ± 0,1	43,2 ± 3,7
Корчик	3,66 ± 0,61	60,7 ± 4,5	0,57 ± 0,05	11,9 ± 0,3	44,4 ± 3,4
Хомора	2,55 ± 0,18	46,9 ± 0,1	0,28 ± 0,02	15,1 ± 0,8	23,4 ± 3,0
Икопоть	4,76 ± 0,13	67,5 ± 4,5	0,67 ± 0,06	11,8 ± 1,2	30,2 ± 4,2
Полква	0,44 ± 0,01	68,0 ± 0,9	0,11 ± 0,01	11,1 ± 0,1	20,4 ± 2,6
Синявка	2,22 ± 0,11	60,3 ± 3,3	0,39 ± 0,01	20,1 ± 0,6	25,5 ± 4,1
Бересток	0,72 ± 0,06	47,7 ± 1,5	0,02 ± 0,03	16,6 ± 0,3	52,6 ± 1,5
Гнилопять	2,33 ± 0,34	41,3 ± 3,3	0,64 ± 0,04	18,2 ± 4,2	16,9 ± 1,3
Каменка Лесная	0,39 ± 0,08	46,4 ± 1,9	0,27 ± 0,01	34,6 ± 2,2	32,9 ± 2,7
Коднянка	4,21 ± 0,44	78,4 ± 3,5	0,58 ± 0,04	14,3 ± 1,8	36,0 ± 2,7
Лесная	1,12 ± 0,06	61,3 ± 3,2	0,30 ± 0,02	19,2 ± 2,4	21,3 ± 1,9
Путятинка	1,14 ± 0,15	55,0 ± 1,0	0,17 ± 0,02	20,0 ± 0,6	16,4 ± 1,4
Зеленая	2,71 ± 0,10	73,9 ± 3,4	0,60 ± 0,07	14,7 ± 0,2	39,2 ± 4,6
Бобровка	3,08 ± 0,04	51,1 ± 0,8	0,61 ± 0,07	20,1 ± 0,2	39,8 ± 3,9
Крошенка	2,47 ± 0,41	75,7 ± 5,1	0,26 ± 0,04	12,0 ± 1,9	20,0 ± 1,0

декса A/R фиксировали в реках Бересток, Икопоть, Корчик и Коднянка (табл. 5).

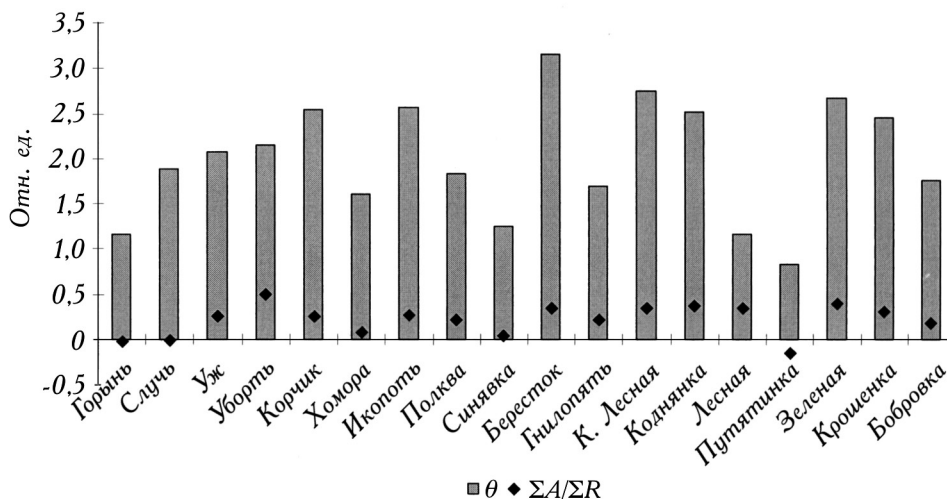
Пределы колебаний $\Sigma A/\Sigma R$ составляли 0,03—8,69. Средние за вегетационный сезон величины $\Sigma A/\Sigma R$ для всех водотоков, за исключением р. Путятинки, превышали 1, что свидетельствует о положительной направленности баланса органического вещества, свойственной водным экосистемам с высокой продуктивностью. Преобладание гетеротрофной фазы в р. Путятинке, вероятно, является реакцией ее экосистемы на антропогенное влияние, поскольку река частично канализирована, а ее берега бетонированы. Возможно, именно за счет аллохтонных поступлений поддерживается гетеротрофная активность речной экосистемы Путятинки.

Проведенный корреляционный анализ указывает на отсутствие достоверной связи соотношений A/R , $\Sigma A/\Sigma R$ с биомассой фитопланктона.

5. A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ -коэффициенты в реках бассейна Припяти и Тетерева (по данным исследований 2010—2017 гг.)

Реки	A/R			$\Sigma A/\Sigma R$		
	пределы	$X \pm m_x$	C_v	пределы	$X \pm m_x$	C_v
Бассейн Припяти						
Горынь	1,02— 5,20	1,91 \pm 0,30	73	0,88— 7,67	1,15 \pm 0,76	63
Случь	0,10— 6,22	2,12 \pm 0,29	92	0,03— 6,22	1,88 \pm 0,50	101
Уж	1,34— 5,17	2,88 \pm 0,43	63	0,75— 4,13	2,07 \pm 0,29	61
Уборть	1,12— 4,18	1,78 \pm 0,36	50	0,94— 5,14	2,15 \pm 0,17	62
Корчик	0,10— 4,00	2,54 \pm 0,31	48	0,10— 2,84	2,55 \pm 0,27	69
Хомора	0,74— 4,47	2,18 \pm 0,21	116	0,74— 1,62	1,60 \pm 0,39	95
Икопоть	0,12— 5,85	2,72 \pm 0,26	95	0,15— 6,11	2,57 \pm 0,38	65
Полква	0,22— 5,39	2,17 \pm 0,31	36	0,13— 4,59	1,84 \pm 0,28	38
Синявка	0,65— 2,81	1,78 \pm 0,41	66	0,19— 4,67	1,24 \pm 0,32	63
Бересток	0,24— 8,45	3,45 \pm 0,45	107	0,85— 7,24	3,16 \pm 0,28	94
Бассейн Тетерева						
Гнилопять	1,27— 2,82	1,86 \pm 0,23	31	1,15— 2,57	1,69 \pm 0,22	31
Каменка Лесная	1,03— 3,20	2,06 \pm 0,14	43	0,85— 6,86	2,75 \pm 0,18	87
Коднянка	1,17— 4,01	2,53 \pm 0,24	38	1,00— 4,03	2,52 \pm 0,29	33
Лесная	0,02— 4,34	1,84 \pm 0,30	108	0,14— 2,76	1,16 \pm 0,14	69
Путятинка	0,60— 3,60	1,71 \pm 0,20	82	0,49— 1,64	0,82 \pm 0,08	32
Зеленая	1,25— 5,65	2,39 \pm 0,18	49	0,30— 5,65	2,66 \pm 0,18	37
Бобровка	0,71— 4,78	2,18 \pm 0,34	66	0,57— 5,12	1,75 \pm 0,15	39
Крошенка	1,29— 5,06	2,41 \pm 0,37	58	0,53— 8,89	2,47 \pm 0,37	64

П р и м е ч а н и е. A/R приведены для горизонта максимального фотосинтеза.



5. Средние за вегетационный сезон величины $\Sigma A / \Sigma R$ и индексы зрелости для рек бассейнов Припяти и Тетерева.

Из абиотических факторов, которые могут влиять на соотношение продукционно-деструкционных процессов, анализировали температуру, глубину и прозрачность. Корреляция между $\Sigma A / \Sigma R$ и каждым из упомянутых факторов практически отсутствует (соответственно $r = -0,09, 0,12, 0,07; n = 148$). Это касается и связи A/R с температурой, глубиной и прозрачностью (соответственно $r = 0,08, 0,10, -0,03; n = 148$).

В сезонном цикле в большинстве притоков Припяти и Тетерева прослеживается автотрофная фаза, которая совпадает с весенне-летне-осенними максимумами. Гетеротрофная фаза наблюдалась в периоды сезонной депрессии, а также ранней весной и поздней осенью.

В исследованных водотоках преобладает положительный баланс органического вещества, что указывает на автотрофное функционирование речных экосистем, несмотря на типичную для речного континуума отрицательную направленность баланса органического вещества [27]. Преобладание автотрофных процессов над гетеротрофными связано с небольшими глубинами водотоков бассейнов Припяти и Тетерева, поскольку мелководные зоны являются полностью эвфотическими (согласно классификации С. П. Китаева [6] — оптически глубокими, в отличие от оптически мелководной пелагиали больших водохранилищ и озер). При прозрачности воды в 1,0 м граница фотического слоя, как правило, достигает глубины 3,0—3,5 м, а суммарная деструкция ограничена дном. Противоположная ситуация наблюдается на глубоких участках: в них слой, в котором происходят окислительные процессы, преобладает над фотическим, и соотношение $\Sigma A / \Sigma R$ становится меньше 1 (негативный баланс) [10], что и наблюдали исследователи в водохранилищах, созданных на больших реках — Днепре [13, 18] и Волге [10].

Для оценки сукцессионного состояния экосистемы рассчитывали индекс зрелости экосистемы θ . Средние за вегетационные сезоны индексы зрелости характеризуют сообщества рек Уж, Уборть, Корчик, Икопоть, Полква, Бересток, Гнилопять, Каменка Лесная, Коднянка, Лесная, Зеленая, Крошенка как «развитые». В реках Горынь, Случь, Хомора, Синявка, Бобровка, Путьтинка сообщества поддерживаются на более раннем этапе функционирования — «равновесное». Однако эти состояния изменчивы: в летний период при высоком обилии фитопланктона показатели зрелости преимущественно отвечают «развитому» состоянию, а в мае и октябре при его снижении поддерживаются более ранние стадии — «равновесное» — «молодое» (рис. 5).

Рассчитанные индексы зрелости свидетельствуют о том, что речные экосистемы не достигают «зрелого» состояния. Поддержанию более «молодых» состояний водных экосистем способствуют проточность, энергетические субсидии в виде дополнительных поступлений биогенных элементов, особенно со сточными водами, а также взмучивание седиментов и лизис клеток при высоком количественном развитии водорослей [10].

Заключение

Результаты исследований первичной продукции планктона в притоках Припяти и Тетерева позволили выявить ряд закономерностей продуцирования энергии в речных экосистемах, различающихся морфометрическими показателями, гидрохимическим режимом, трофической принадлежностью.

Притоки больших равнинных рек Припяти и Тетерева существенно отличаются по интенсивности первичной продукции (в среднем $0,68 \pm 0,03$ — $5,69 \pm 0,54$ мг O_2 /дм³·сут), которая определяется биомассой фитопланктона ($r = 0,58$), содержанием общего азота ($r = 0,53$) и фосфора фосфатов ($r = 0,52$), а также влиянием таких абиотических факторов, как солнечная радиация ($r = 0,58$) и температура воды ($r = 0,41$).

Установлена прямая достоверная связь между интенсивностью фотосинтеза и прозрачностью ($r = 0,58$), содержанием растворенного в воде кислорода ($r = 0,46$), а также обратная — с цветностью ($r = -0,51$), это свидетельствует о том, что продукционные процессы в водотоках бассейнов Припяти и Тетерева заметно влияют на условия среды, выполняют средообразующую роль.

При переходе от мезотрофных вод к евтрофным наблюдается смещение максимумов первичной продукции от середины лета к началу осени, несмотря на снижение суммарной солнечной радиации, поступающей на водную поверхность, и температуры воды.

В среднем в водотоках за вегетационный сезон почти 45% суточной продукции в единице объема подвергается биологическому окислению. Автотрофная направленность функционирования большинства исследованных речных экосистем объясняется преобладанием мелководных зон, являющихся полностью эвфотическими, в отличие от пелагиали глубоких рек, больших водохранилищ и крупных озер.

**

Вперше досліджено формування первинної продукції планктону річок басейнів Прип'яті і Тетерева, що відрізняються морфологією, гідрохімічним режимом, трофічним статусом. Виявлено закономірності процесу первинного продукування, який створює енергетичну основу розвитку і функціонування річкових екосистем. Установлено вплив природних і антропогенних чинників на інтенсивність і направленість у них речовини та енергії. Проаналізовано сезонну динаміку первинної продукції і деструкції органічної речовини.

**

The paper studies plankton primary production in the rivers of Pripjat and Teteriv catchment areas, differing by their morphometry, hydrochemical regime, trophic status. The primary production patterns, creating the energy basis for river ecosystems' development and functioning, have been revealed. The paper describes the effect of natural and human factors upon the intensity and direction of energy and matter circulation and seasonal dynamics of primary production and organic matter destruction.

**

1. Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. — Л.: Наука, 1983. — 150 с.
2. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
3. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Сукцессия планктонных сообществ // Океанология. — 1983. — Т. 23, вып. 4. — С. 633—637.
4. Гольф В.М. Экологическая физиология водорослей. Фотосинтез и дыхание // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. — Ярославль: ЯГТУ, 1996. — С. 129—130.
5. Горкавий В.К., Ярова В.В. Математична статистика. — К.: Професіонал, 2004. — 384 с.
6. Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. — М.: Наука, 1984. — 207 с.
7. Клестов М.А., Щербак В.И., Ковальчук И.П. та ін. Сучасний стан водно-болотних угідь регіонального ландшафтного парку «Прип'ять-Стохід» та їх біорізноманіття / Під ред. В. І. Щербака. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 108 с.
8. Кузьмінчук Ю.С. Продукція і таксономічний склад фітопланктону середньої притоки Дніпра: Автореф. дис. ... канд. біол. наук.— К., 2007. — 24 с.
9. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В. Д. Романенка. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
10. Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. — Ярославль: Принтхаус, 2009. — 279 с.
11. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.
12. Попельницкая И.М. Оценка вклада составляющих планктонной биоты в общую деструкцию органического вещества планктона Красноярского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 2007. — 22 с.

13. *Приймаченко А.Д.* Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1981. — 280 с.
14. *Пырина И.Л.* Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах: Дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. СПб.: Ин-т озераведения РАН, 1995. — 47 с.
15. *Трифоновна И.С.* Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. — Л.: Наука, 1979. — 168 с.
16. *Черегарик М.И.* Особенности формирования первичной продукции фитопланктона горных рек бассейна Днестра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1987. — 20 с.
17. *Шелюк Ю.С., Щербак В.И.* Структурно-функциональные показатели фитопланктона рек бассейнов Припяти и Тетерева // Гидробиол. журн. — 2018. — Т. 54, № 1. — С. 13—26.
18. *Щербак В.И.* Структурно-функціональна характеристика Дніпровського фітопланктону: Автореф. дис. ... докт. біол. наук.— К., 2000. — 32 с.
19. *Щербак В.И.* К расчету первичной продукции фитопланктона под 1 м² // Гидробиологические исследования водоемов юго-западной части СССР. — К.: Наук. думка, 1982. — С. 130—131.
20. *Bukaveckas P.A., Williams J.J., Hendricks S.P.* Factors regulating autotrophy and heterotrophy in the main channel and an embayment of a large river impoundment // Aquatic Ecology. — 2002. — Vol. 36, N 3. — P. 355—369.
21. *Phytoplankton Productivity. Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems / Williams P. J. le B., Thomas D. N., Reynolds C. S.* — Oxford, Malden, Ames et al.: Blackwell Science, 2002. — 386 p.
22. *Reynolds C.S.* The ecology of freshwater phytoplankton. — Cambridge, London, New York et al.: Cambridge University Press, 1984. — 384 p.
23. *Shcherbak V.I.* Primary production of algae in the Dnieper and Dnieper Reservoirs // Hydrobiol. J. — 1999. — Vol. 35, N 1. — P. 1—13.
24. *Shcherbak V.I., Kuzminchuk Yu. S.* Spatial and temporal dynamics of phytoplankton primary production in the Teterev River // Hydrobiol. J. — 2008. — Vol. 44, N 1. — P. 3—15.
25. *Steemann-Nielsen E.* The use of radioactive C-14 for measurement of organic production in the sea // J. Cons. Intern. Explor. Mer. — 1952. — Vol. 18, N 2. — P. 117—140.
26. *Tilzer M.M.* Estimation of phytoplankton loss rates from daily photosynthetic rates and observed biomass changes in Lake Constance // J. Planlton Res. — 1984. — Vol. 6, N 2. — P. 309—324.
27. *Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.* The river continuum concept // Canad. J. Fish. Auqat. Sci., 1980. — Vol. 37, N 1. — P. 130—137.
28. *Westlake D.F., Adams M.S., Bindloss M.E. et al.* Primary production // The functioning of freshwater ecosystems. — Cambridge: Univ. Press, 1980. — P. 141—246.