

УДК [581.526.325:2:577]

Ю. С. Шелюк

ФОРМИРОВАНИЕ ПОТОКОВ ЭНЕРГИИ В МАЛЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Определено влияние природных и антропогенных факторов на формирование потоков энергии в малых водохранилищах с разным уровнем трофности. Установлено, что функционирование экосистем водохранилищ со сравнительно большими глубинами имеет гетеротрофный характер. Автотрофная направленность свойственна более мелким водоемам из-за интенсивного прогрева их водной толщи и особенностей оптической глубины — они являются полностью эвфотными. В течение продолжительного времени отмечено отсутствие направленных изменений первичной продукции планктона малых водохранилищ, что свидетельствует о стабильном функционировании их экосистем. Этому способствуют перестройки водорослевых сообществ на уровне структуры фитопланктона.

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

До настоящего времени исследователи не уделяли должное внимание изучению продукции планктона малых водохранилищ, несмотря на важность этих водоемов как компонента природной среды как источника водных и биологических ресурсов. Такие данные были получены для отдельных водохранилищ разных стран [1, 6, 16, 18—20, 23]. При этом актуальность исследования малых водохранилищ и во флористическом отношении, и с точки зрения продукционных возможностей обусловлена не только их малой изученностью, но и необходимостью установления основных закономерностей формирования потоков энергии, создающих энергетическую основу функционирования и развития лентических экосистем.

Цель работы — определить основные закономерности формирования потоков энергии малых равнинных водохранилищ.

Материал и методика исследований. В основу работы положены материалы натурных исследований, полученных в 2005—2017 гг. в экспедиционных и стационарных наблюдениях на Житомирском, Денишовском (р. Тетерев), Бердичевском (р. Гнилопять) и Новоград-Волынском (р. Случь) водохранилищах (бассейн Днепра), различающихся морфометрическими и гидрохимическими характеристиками (табл. 1). Согласно критериев Водной ра-

© Ю. С. Шелюк, 2018

мочной директивы ЕС 2000/60/ЕС [15], исследованные водоемы могут быть отнесены к сильно измененным.

Интенсивность фотосинтеза (A) и деструкцию органического вещества (R) определяли кислородной модификацией скляночного метода в соответствии с общепринятыми методиками [7]. Склянки экспонировали на горизонтах 0,05, 0,5 и 1 м. Интегральную продукцию (ΣA) получали умножением интенсивности фотосинтеза на глубине максимума (A_{\max}) и прозрачности воды [8], интегральную деструкцию (ΣR) — умножением среднего значения R на среднюю глубину водоема.

Одновременно проводили отбор альгологических проб и определяли рН, содержание растворенного в воде кислорода, перманганатную окисляемость, содержание фосфатов, азота (аммонийного, нитритного и нитратного), измеряли температуру воды, ее цветность и относительную прозрачность по диску Секки [7].

Данные по суммарной солнечной радиации, поступающей на водную поверхность исследованных водохранилищ, взяты из таблиц актинометрических наблюдений станции Борисполь, полученных в архиве Центральной геофизической обсерватории. Индекс зрелости экосистемы θ рассчитывали согласно [2] с учетом интерпретации этого показателя Н. М. Минеевой $\theta = \lg \Sigma / \Sigma A$ [8]. Статистическую обработку массива данных осуществляли с использованием программ Statistica 6,0, Microsoft Excel с учетом [4]. В работе рассматриваются только значимые корреляции ($p < 0,05$).

Результаты исследований и их обсуждение

Результаты анализа гидрофизических и гидрохимических показателей исследованных водохранилищ свидетельствуют, что согласно эколого-санитарной классификации качества вод суши [7] по большинству параметров эти водоемы принадлежат к II—III классам, что со-

1. Основные характеристики исследованных водохранилищ [3]*

Водохранилище	Год введения в эксплуатацию	Длина плотины, м	Высота плотины, м	Площадь водного зеркала, га	Полный объем млн. м ³	Полезный объем, млн. м ³	Водообмен
Денишовское	1978	440	28	255	12,95	2,16	0,17
Житомирское	1964	145	22	390	13,00	3,83	0,29
Бердичевское	1948	×	×	95	1,40	1,20	×
Новоград-Вольнское	×	90	4	96	1,80	1,70	×

* В таблице приведены проектные характеристики. «×» — данные в доступной литературе отсутствуют.

2. Гидрофизические и гидрохимические показатели малых водохранилищ (2010—2017 гг.)

Показатели	Водохранилища			
	Новотрад-Вольнское	Житомирское	Денишовское	Бердичевское
Цветность, °	43—78 47	24—46 38	13—68 40	33—44 37
Прозрачность, м	0,75—1,20 1,00	0,80—1,40 1,25	0,90—1,50 1,30	0,80—1,35 1,00
pH	5,50—6,54 6,27	6,00—8,50 7,76	6,90—9,67 7,97	6,00—8,89 8,15
Содержание растворенного в воде кислорода, мг O ₂ /дм ³	6,04—16,11 10,83	6,50—7,20 6,85	9,30—16,00 12,00	8,30—16,00 9,70
Окисляемость перманганатная, мг O/дм ³	11,6—14,0 12,9	8,0—15,4 11,6	5,8—22,7 10,0	6,70—14,00 9,98
Щелочность общая, ммоль/дм ³	0,8—1,2 0,90	3,0—3,8 3,40	0,6—4,6 3,16	6,24—6,78 6,52
Жесткость общая, ммоль/дм ³	1,1—6,0 4,03	3,6—5,7 4,60	0,8—5,8 4,12	5,69—6,00 5,90
Железо общее, мг/дм ³	0,08—0,12 0,10	0,09—0,60 0,31	0,16—0,85 0,45	0,32—0,40 0,36
Хлориды, мг/дм ³	13,8—33,0 26,3	16,0—33,0 24,1	9,0—52,0 24,1	32,0—53,6 44,7
Фосфор фосфатов, мг P/дм ³	0,01—0,25 0,05	0,01—0,03 0,02	×	0,01—0,02 0,01

Продолжение табл. 2

Показатели	Водохранилища			
	Новоград-Вольнское	Житомирское	Денишовское	Бердичевское
Азот аммонийный, мг N/дм ³	0,80—1,60 1,48	0,08—1,58 0,59	0,08—1,07 0,371	0,01—0,81 0,46
Азот нитритов, мг N/дм ³	0,010—0,010 0,010	0,003—0,030 0,014	0,001—0,046 0,025	< 0,01—0,02 0,009
Азот нитратов, мг N/дм ³	2,00—3,00 2,48	0,55—3,56 2,04	0,08—9,24 1,65	0,77—1,00 0,87
Медь, мг/дм ³	0,001—0,001 0,001	0,004—0,005 0,005	×	0,002—0,003 0,003
Цинк, мг/дм ³	0,013—0,016 0,015	0,005—0,036 0,015	×	0,063—0,080 0,072
Свинец, мг/дм ³	0,001—0,001 0,001	0,001—0,050 0,027	×	0,001—0,001 0,001
Марганец, мг/дм ³	0,020—0,021 0,021	0,005—0,800 0,275	0,005—0,700 0,217	0,043—0,063 0,050
Кадмий, мг/дм ³	< 0,0001—0,0001 0,0001	< 0,0001—0,005 0,0020	×	< 0,0001—0,0001 < 0,0001

Примечание. Здесь и в табл. 3—5: над чертой приведены пределы колебаний, под чертой — средние значения, «х» — измерения не проводились.

3. Структурно-функциональные показатели фитопланктона малых водохранилищ (за вегетационные сезоны 2010—2017 гг.)

Показатели	I тип Новоград-Вольнское	II тип Денишовское	III тип Житомирское	IV тип Бердичевское
Количество видов	1—26 54(55)	9—41 98(111)	2—47 109(115)	16—27 110(117)
Численность, млн. кл/дм ³	0,029—13,36 1,930 ± 0,10	0,001—218,770 0,130 ± 0,09	0,001—218,770 88,871 ± 0,24	0,228—187,913 31,628 ± 0,90
Биомасса, г/м ³	0,019—6,301 0,578 ± 0,11	0,100—2,640 0,610 ± 0,13	0,059—16,999 3,449 ± 0,50	0,023—11,630 4,254 ± 0,67
Индекс сапробности	0,87—2,10 1,42 ± 0,03	0,86—1,98 1,88 ± 0,04	1,29—2,19 1,74 ± 0,02	1,66—2,75 1,94 ± 0,05
Индекс Шеннона (H _B), бит/г	0,13—3,30 1,56 ± 0,10	0,10—3,89 1,77 ± 0,006	0,27—3,07 1,81 ± 0,24	0,25—3,36 1,56 ± 0,14

ответствует хорошему — удовлетворительному экологическому состоянию (табл. 2).

Структурно-функциональные показатели фитопланктона исследованных водохранилищ приведены в таблице 3. По показателям валовой первичной продукции фитопланктона за вегетационные сезоны водохранилища ранжировали на четыре типа: I — евтрофные (Новоград-Вольнское), II — ев-политрофные (Денишовское), III — политрофные (Житомирское) и IV — гипертрофные (Бердичевское) [7]. Трофический статус водоемов определяли по интенсивности фотосинтеза, поскольку это наиболее объективный показатель реализованной продукции.

Исследованные водохранилища на современном этапе обладают достаточно высокой интенсивностью фотосинтеза (табл. 4). На протяжении вегетационных сезонов самые низкие показатели A_{max} и ΣA отмечены в Новоград-Вольнском водохранилище, самые высокие — в Бердичевском. В целом первичная продукция фитопланктона изменялась от 0,16 до 15,66 мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$. По частоте встречаемости A_{max} в евтрофных водохранилищах преобладают показатели 1—5 мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$, в политрофном и гипертрофном значения A_{max} с наибольшей встречаемостью возрастают до 5—10 мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$.

Для установления закономерностей формирования потоков энергии важно проследить многолетние изменения первичной продукции, с этой целью были использованы результаты исследований по Денишовскому и Жито-

мирскому водохранилищам на протяжении 12 лет (табл. 5). Данные за более ранний период о первичной продукции водохранилищ на реках бассейнов Припяти и Тетерева в литературе отсутствуют.

Свидетельством стабильного функционирования экосистем является отсутствие направленных изменений первичной продукции планктона в течение длительного периода [8, 12]. Этому способствуют перестройки водорослевых сообществ на уровне таксономической структуры, доминантных комплексов, отмеченные нами ранее [22].

Так, за последние 12 лет в водоемах отмечен рост видового богатства зеленых, евгеновых и золотистых, в евтрофном Денишовском водохранилище практически не изменились доля и количество видов *Suastroragynota*, при этом их роль в гипертрофном Житомирском уменьшилась. Отмечены незначительные перестройки структуры фитопланктона на уровне классов и более заметные — на уровне порядков, семейств, родов. За почти десятилетний период снизилась видовая насыщенность родов *Navicula* Borg (в Денишовском водохранилище — еще и *Closterium* Nitzsch ex Ralfs), возросло видовое богатство рода *Chlamydomonas* Ehrenb, в евтрофном Денишовском водохранилище также отмечено усиление флористического участия родов *Kephyrion* Pascher, *Pseudokephyrion* Pascher, *Dictyosphaerium* Nageli, а в гипертрофном Житомирском — *Euglena* Ehr., *Cyclotella* Kütz., *Peridinium* Ehr.). В исследованных малых водохранилищах незначительно возросла насыщенность родов видами и видов внутривидовыми таксонами, в то же время исследователи больших водохранилищ Днепра и Волги отмечали тенденцию к упро-

4. Первичная продукция фитопланктона и деструкция органического вещества, P/B -, $A_{\max}/\Sigma A$, A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ -коэффициенты малых водохранилищ (2010—2017 гг.)

Водохранилище	A_{\max} , мг $O_2/(AM^3\cdotсут)$	ΣA , г $O_2/(M^2\cdotсут)$	P/B -коэффици- циент	R , мг $O_2/(AM^3\cdotсут)$	ΣR , г $O_2/(M^2\cdotсут)$	$A_{\max}/\Sigma A$	A/R	$\Sigma A/\Sigma R$
I тип, Ново- град-Вольнское	0,16—3,14 $1,65 \pm 0,35$	0,46—2,14 $1,46 \pm 0,25$	0,02—2,23 $0,95 \pm 0,06$	0,22—2,28 $1,25 \pm 0,18$	0,24—2,28 $1,01 \pm 0,08$	0,15—1,95 $1,14 \pm 0,08$	0,10—6,22 $1,93 \pm 0,45$	0,28—3,18 $1,93 \pm 0,30$
II тип, Дени- шовское	0,42—6,91 $3,16 \pm 0,11$	0,37—7,10 $3,38 \pm 0,22$	0,18—1,20 $0,72 \pm 0,08$	0,46—5,66 $2,84 \pm 0,30$	0,78—6,24 $4,07 \pm 0,22$	0,24—1,40 $0,84 \pm 0,02$	0,65—1,86 $1,34 \pm 0,12$	0,22—1,57 $0,85 \pm 0,08$
III тип, Жито- мирское	0,59—11,37 $5,22 \pm 0,14$	0,30—6,49 $3,43 \pm 0,40$	0,06—0,67 $0,30 \pm 0,05$	0,32—6,49 $3,66 \pm 0,39$	0,45—8,21 $4,03 \pm 0,32$	1,11—2,50 $1,64 \pm 0,16$	0,23—2,56 $1,59 \pm 0,19$	0,13—1,51 $0,87 \pm 0,11$
IV тип, Берди- чевское	2,29—15,66 $7,90 \pm 0,53$	2,29—12,58 $6,58 \pm 0,68$	0,15—1,88 $0,56 \pm 0,03$	0,81—10,29 $4,62 \pm 0,46$	1,05—10,29 $5,13 \pm 0,40$	1,00—1,43 $1,15 \pm 0,07$	1,27—2,18 $1,89 \pm 0,24$	0,86—2,17 $1,42 \pm 0,21$

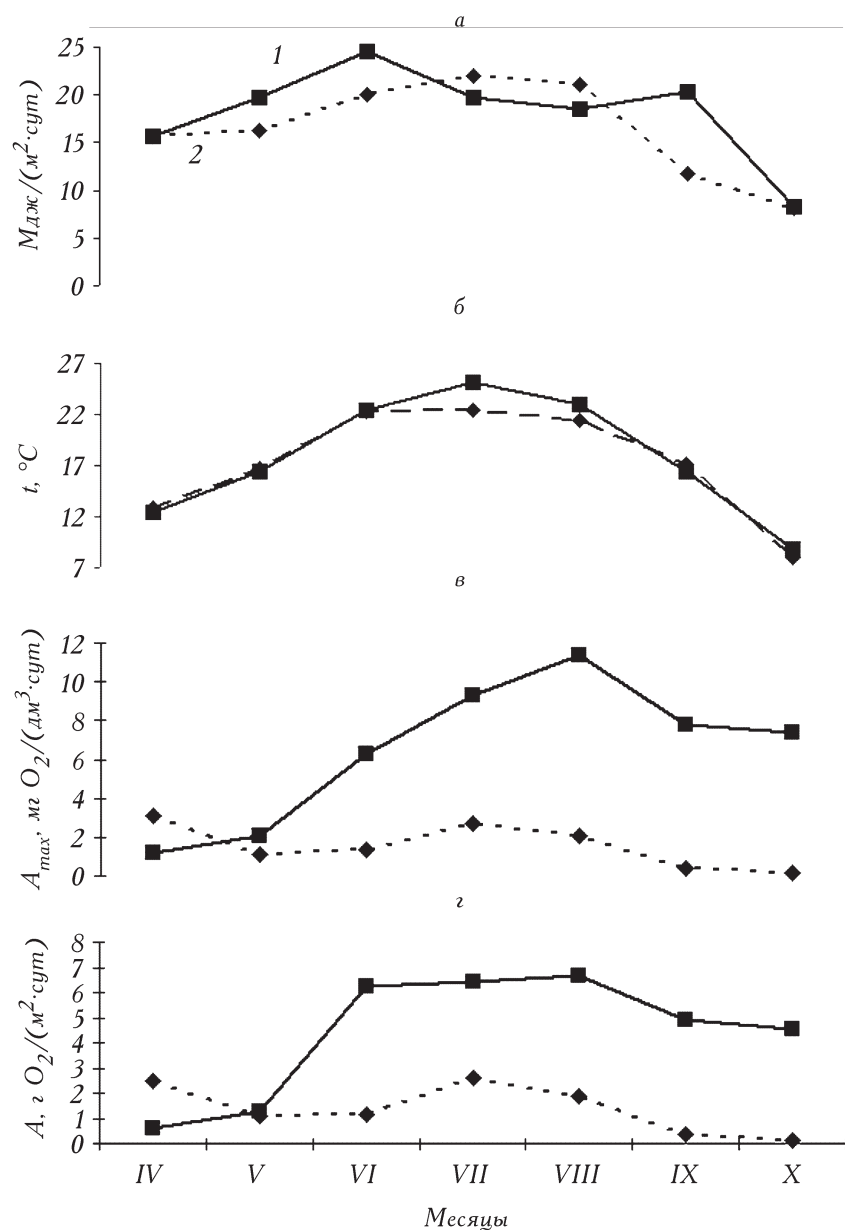
5. Многолетняя динамика первичной продукции планктона малых водохранилищ

Период исследований	Денишовское		Житомирское	
	A_{\max} , мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$	ΣA , г $O_2/(дм^3 \cdot сут)$	A_{\max} , мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$	ΣA , г $O_2/(дм^3 \cdot сут)$
2005—2007	0,42—5,84	0,40—5,76	0,50—10,41	0,28—6,12
	$3,10 \pm 0,18$	$3,11 \pm 0,24$	$4,98 \pm 0,20$	$3,33 \pm 0,17$
2010—2012	0,45—6,00	0,37—6,12	0,59—10,02	0,41—6,49
	$3,20 \pm 0,21$	$3,05 \pm 0,16$	$5,30 \pm 0,36$	$3,48 \pm 0,24$
2015—2017	0,40—6,91	0,44—7,10	0,62—11,37	0,80—6,42
	$3,15 \pm 0,14$	$3,46 \pm 0,17$	$5,07 \pm 0,34$	$3,45 \pm 0,16$

щению таксономической структуры фитопланктона с их возрастом [5, 9, 11]. За десятилетний период в Денишовском водохранилище отмечено снижение численности и биомассы фитопланктона при высокой интенсивности новообразования органического вещества. В Житомирском водохранилище биомасса фитопланктона не изменилась, а численность незначительно уменьшилась. В Денишовском максимумы численности и биомассы во все периоды исследований приходились на летний период, в Житомирском максимум биомассы сместился от лета к осени. Также отмечены различия временной динамики информационного разнообразия: в гипертрофном Житомирском водохранилище выравненность фитопланктона снизилась, в евтрофном Денишовском — заметных изменений в значениях индекса Шеннона не было. В последнем отмечено лишь увеличение выравненности фитопланктона по биомассе в летний период в сравнении с данными 2005—2007 гг., что, очевидно, обусловлено снижением степени доминирования *Aphanizomenon flos-aquae* (Lyngb.) Breb.

Сезонные изменения первичной продукции планктона в исследованных водоемах выражены достаточно четко: в Житомирском и Бердичевском водохранилищах валовая и интегральная первичная продукция возрастают от весны до начала осени с дальнейшим снижением (самые высокие показатели регистрировали в августе, самые низкие — весной), в Денишовском и Новоград-Волыньском отмечали несколько подъемов первичной продукции: в конце апреля — мае и в июле — августе, а самые низкие A_{\max} приходились на осень (рис. 1). То есть, по мере возрастания степени трофности происходит смещение максимумов интенсивности фотосинтеза от весны — лета до конца лета — начала осени.

Сезонные изменения первичной продукции в значительной мере определяются разнообразием фитопланктона и некоторыми гидроклиматическими условиями. Также найдена тесная связь между биомассой фитопланктона и валовой первичной продукцией ($r = 0,75$, $p = 0,002$, $n = 188$). Коэффициенты корреляции (r) свидетельствуют о прямой зависимости первичной продукции от температуры воды и солнечной радиации. С последним показателем эта связь сильнее в водохранилищах с высоким уровнем трофности.



1. Сезонная динамика солнечной радиации (а), температуры воды (б), валовой (в) и интегральной (г) первичной продукции в Житомирском (1) и Новоград-Волыньском (2) водохранилищах (2016 г.).

В целом корреляционный анализ показал тесную связь первичной продукции фитопланктона водохранилищ с содержанием растворенного в воде кислорода, рН, прозрачностью, которая указывает на средообразующую роль первичной продукции, изменяющей условия среды, световой и газовый режимы водоемов (табл. 6). Продукционные процессы способствуют увеличению содержания растворенного в воде кислорода, снижению про-

6. Связь между первичной продукцией и факторами среды в малых водохранилищах

Показатели	A_{\max}				ΣA			
	r	F	P	n	r	F	P	n
Солнечная радиация	0,31	48,3	< 0,0001	84	0,43	29,1	< 0,0001	84
Температура воды	0,56	1,5	< 0,0001	94	0,44	1,2	< 0,0001	94
Прозрачность	-0,51	220,6	0,0005	94	-0,38	270,6	0,0040	94
Цветность	0,58	2,3	< 0,0001	48	0,36	1,4	< 0,0001	48
Содержание растворенного в воде кислорода	0,68	1,8	< 0,0001	48	0,56	1,1	0,0001	48
pH	0,57	48,7	0,0100	48	0,36	375,7	0,0039	48
Общий азот	0,61	12,1	<0,0001	48	0,48	20,1	0,0002	48

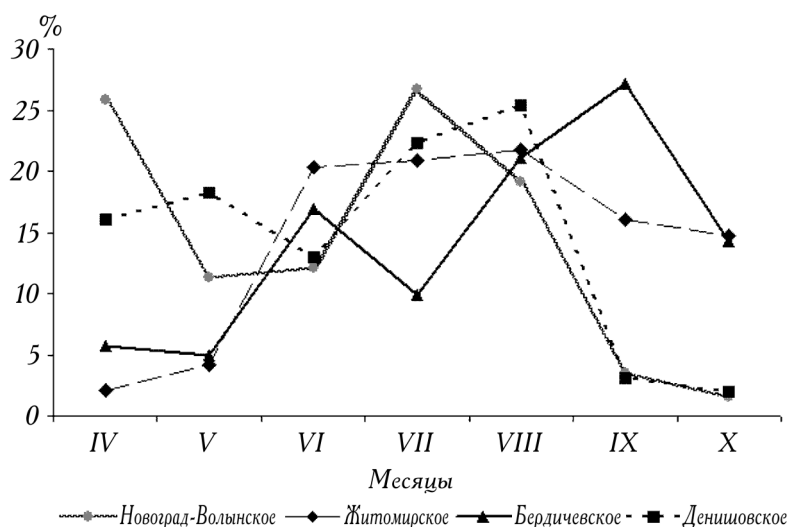
Примечание. Здесь и в табл. 7 и 9: r — коэффициент корреляции, F — критерий Фишера, P — уровень значимости, n — количество вариантов.

зрачности и смещению pH в щелочную сторону. Также подтверждена положительная достоверная зависимость первичной продукции от содержания общего фосфора.

Положительная корреляция между интенсивностью фотосинтеза и цветностью свидетельствует о том, что обуславливающие ее гуминовые соединения, хотя и ухудшающие световой режим и трудно поддающиеся биологическому окислению, могут, подобно гибберелинам, стимулировать развитие водорослей [17]. Также упоминается о наличии достоверной прямой зависимости между цветностью и валовой первичной продукцией в волжских водохранилищах [8].

Суммарная за вегетационный сезон (апрель — октябрь) первичная продукция в Новоград-Волынском водохранилище составляла 91,9 г С/м², в Денишовском — 197,19, в Житомирском — 216,1, а в Бердичевском — 414,3 г С/м². В сезонном цикле основной запас органического вещества в Бердичевском и Житомирском водохранилищах синтезировался летом и осенью, в Новоград-Волынском и Денишовском — летом и весной (рис. 2).

Значения суточных P/V -коэффициентов в водохранилищах изменялись на протяжении вегетационных сезонов, достигая максимальных значений в Житомирском, Денишовском и Новоград-Волынском водохранилищах в июне, в Бердичевском — в апреле и в июне. Функциональная активность водорослей была самой высокой в Денишовском водохранилище (среднее значение P/V -коэффициента $1,11 \pm 0,05$). В Новоград-Волынском этот показатель составил $0,89 \pm 0,08$, Житомирском — $0,84 \pm 0,05$, Бердичевском — $0,67 \pm 0,03$. Таким образом, в высокотрофных водохранилищах уровень



2. Сезонная динамика первичной продукции (% суммарной за апрель — октябрь) в малых водохранилищах (2016 г.).

функциональной активности водорослей снижается. Поскольку эффективность утилизации солнечной энергии фитопланктоном увеличивается с ростом трофии [8], то уменьшение P/B -коэффициентов в ходе эвтрофирования согласуется с закономерностями развития экосистем, которое сопровождается снижением количества энергии, расходуемой на единицу биомассы [6].

Валовая продукция фитопланктона на глубине максимального фотосинтеза (преимущественно это горизонт 0,2 м) в течение вегетационного сезона преобладала над скоростью деструкции (средние значения деструкции органического вещества R достигали 1,25—4,62 мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$). Диапазон показателей R с наибольшей встречаемостью в Денишовском и Новоград-Волыньском водохранилищах составлял 0,5—1,0 мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$, а в Житомирском и Бердичевском — 1—5 мг $O_2/(дм^3 \cdot сут)$. Отмечена прямая зависимость деструкции от показателя рН, который, в свою очередь, определяется процессами синтеза и окисления органического вещества. Зависимость от температуры объясняется собственно механизмом ферментативных дыхательных процессов, зависимость от содержания растворенного в воде кислорода — интенсификацией окислительных процессов (табл. 7).

В исследованных водохранилищах деструкционные процессы теснее связаны с продукционными, чем в реках [10], что свидетельствует о большей скорости включения новообразованного легкоокисляемого органического вещества в биотический круговорот. Математическое выражение связи R с A_{max} (рис. 3) указывает, что в среднем за вегетационный сезон почти 78% суточной продукции фотосинтеза в единице объема подвергается биологическому окислению.

В исследованных водохранилищах зарегистрирована достаточно высокая интегральная деструкция, которая в наиболее глубоких (Житомирском

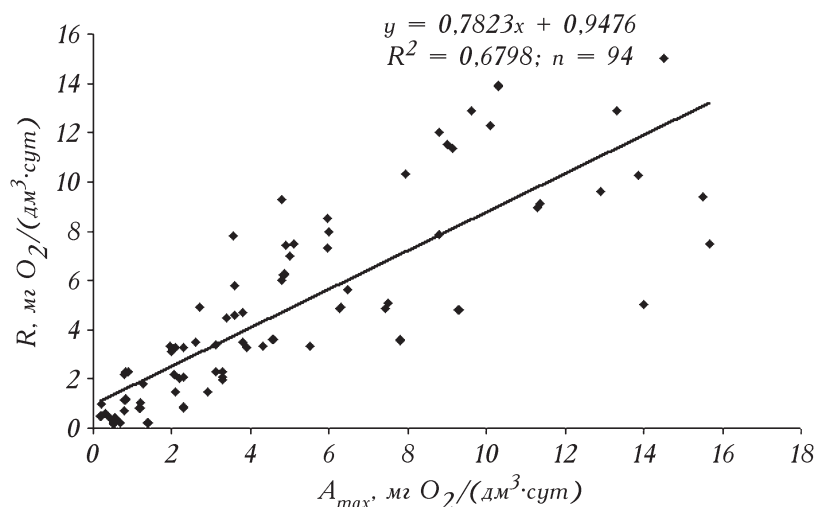
7. Связь между деструкцией органического вещества и биотическими и абиотическими факторами в малых водохранилищах

Показатели	R				ΣR			
	r	F	P	n	r	F	P	n
ΣA	0,72	3,9	0,0003	188	0,63	4,1	0,0025	188
A _{max}	0,82	2,4	0,0356	188	0,58	2,4	0,0170	188
Солнечная радиация	0,14	116,4	< 0,0001	84	0,30	118,1	< 0,0001	84
Температура воды	0,52	3,5	< 0,0001	94	0,48	3,5	< 0,0001	94
Глубина станции	0,25	91,5	0,0026	94	0,30	90,3	< 0,0001	94
Прозрачность	0,06	67,7	0,0028	94	0,10	66,8	< 0,0001	94
Цветность	0,49	5,6	< 0,0001	48	0,49	5,7	< 0,0001	48
Содержание растворенного кислорода	0,76	4,2	< 0,0001	48	0,75	4,3	< 0,0001	48
pH	0,51	20,2	< 0,0001	48	0,59	19,9	< 0,0001	48
Общий азот	0,45	1,5	0,0007	48	0,29	4,9	0,0001	48
Мутность	0,74	1,5	0,0001	48	0,77	1,5	0,0008	48

и Денишовском) превышала интегральную продукцию. Самые высокие средние показатели валовой и интегральной деструкции отмечены в Бердичевском и Житомирском водохранилищах. Интенсивное окисление органического вещества на фоне повышенной интенсивности процессов первичного продуцирования планктона этих водоемов можно объяснить ростом гетеротрофной активности не только бактерий, но и планктонных водорослей. Расчеты показали, что на собственный обмен водорослей тратится от 12 до 25% интегральной первичной продукции. В виде доступной следующим трофическим уровням чистой продукции в эвфотной зоне остается от 61 до 86% валовой. Дыхательные потери фитопланктона составляют в среднем от 14 до 35% (табл. 8).

Индекс самоочищения/самозагрязнения (A/R) в течение вегетационного сезона изменялся от 0,10 до 6,22. Наиболее заметно превышение скорости фотосинтеза над скоростью деструкции в сравнительно мелких Новоград-Волыньском и Бердичевском водохранилищах ($\Sigma A/\Sigma R > 1$), что, вероятно, обусловлено интенсивным прогревом водной толщи, а также особенностями оптической глубины — они являются полностью эвфотными. В более глубоких Житомирском и Денишовском водохранилищах $\Sigma A/\Sigma R < 1$ (см. табл. 1).

Отрицательный баланс органического вещества характерен для больших водоемов, искусственно созданных в результате зарегулирования рек [8, 11,



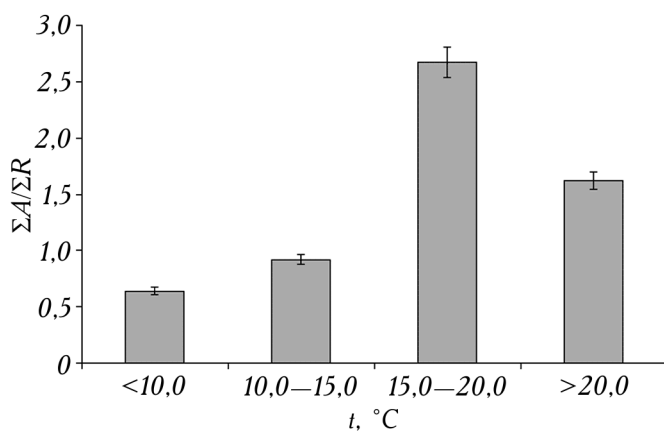
3. Зависимость деструкции органического вещества от первичной продукции планктона малых водохранилищ.

8. Дыхательные потери фитопланктона в малых водохранилищах

Водохранилища	Чистая продукция		Дыхание фитопланктона		
	мг O ₂ /(дм ³ ·сут)	% A	г O ₂ /(дм ³ ·сут)	% ΣA	% ΣR
Житомир-ское	3,19 ± 0,16	75,3 ± 1,2	0,52 ± 0,07	16,4 ± 0,9	13,5 ± 0,1
Денишов-ское	2,67 ± 0,25	85,6 ± 0,8	0,27 ± 0,09	12,0 ± 0,8	30,6 ± 1,6
Бердичев-ское	5,44 ± 0,56	64,6 ± 0,7	0,79 ± 0,16	11,5 ± 0,3	15,8 ± 0,2
Новоград-Волынское	0,89 ± 0,17	61,3 ± 2,2	0,22 ± 0,07	25,0 ± 0,1	35,3 ± 0,1

19]. Значение $\Sigma A/\Sigma R < 1$ как результат низкой доступности света [14] свидетельствует о преобладании аллохтонного органического вещества над автохтонным и гетеротрофной направленности функционирования экосистемы [13]. Отношение $\Sigma A/\Sigma R$ может изменяться в ходе сезонной и многолетней сукцессии. Вариабельность этого показателя во времени и пространстве отображает особенности транспорта вещества и энергии по трофическим цепям [14]. Максимальное значение $\Sigma A/\Sigma R$ отмечено при температуре 20°C (рис. 4).

В исследованных водохранилищах в диапазоне биомассы фитопланктона 1—3 г/м³ значение $\Sigma A/\Sigma R$ приближается к 1, а при большей и меньшей биомассе этот показатель возрастает (рис. 5). Корреляционный анализ указывает на отсутствие достоверной связи A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ с биомассой фито-

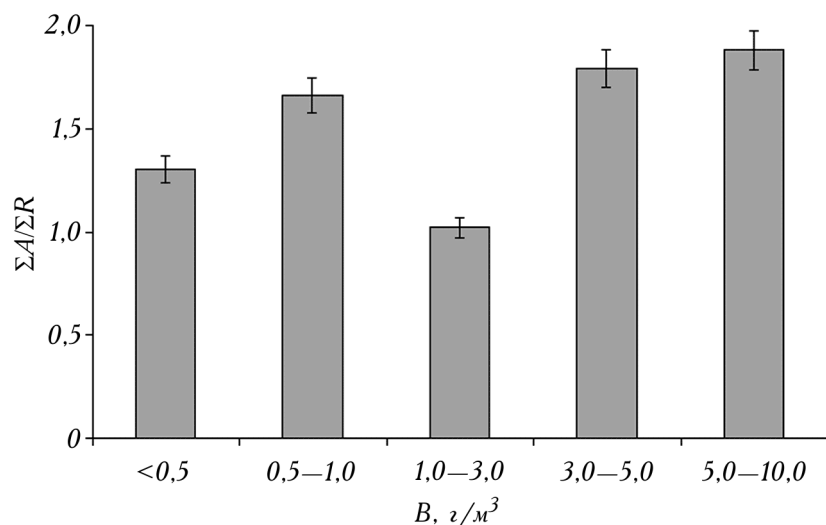


4. Значение $\Sigma A/\Sigma R$ при разной температуре воды.

планктона (соответственно $r = 0,20$ и $r = 0,24$, $p = 0,11$ и $p = 0,01$). Из абиотических факторов заметное влияние на соотношение продукционно-деструкционных процессов имеет глубина водоема, солнечная радиация, определяющая температуру воды, и содержание общего азота (табл. 9).

Средние за вегетационные сезоны индексы зрелости характеризуют сообщества водохранилищ как «равновесные» ($\theta = -0,13—0,13$). Однако эти состояния изменчивы: в течение вегетационного сезона в Новоград-Волынском и Бердичевском водохранилищах они изменяются с «равновесного» весной через «развитое» летом, которое периодически чередуется с «равновесным», к «равновесному» осенью. В Новоград-Волынском в сентябре отмечено «молодое» состояние. В Житомирском и Денишовском водохранилищах преобладали сравнительно более молодые состояния: «равновесное» и «молодое». При этом «равновесным» начинается весеннее развитие, им заканчивалось и осеннее.

В целом рассчитанные индексы зрелости свидетельствуют, что в водохранилищах преобладают более «молодые» состояния, чем в речных экосистемах. Вероятно, причиной их поддержания являются достаточно высокое



5. Динамика $\Sigma A/\Sigma R$ в зависимости от биомассы фитопланктона.

9. Связь значений A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ и факторами среды в малых водохранилищах

Показатели	A/R				$\Sigma A/\Sigma R$			
	r	F	P	n	r	F	P	n
Солнечная радиация	0,43	589,4	< 0,0001	84	0,36	1015,3	< 0,0001	84
Температура воды	0,35	17,6	< 0,0001	94	0,38	30,4	< 0,0001	94
Глубина станции	-0,33	18,1	0,0330	94	-0,43	10,49	< 0,0001	94
Прозрачность	-0,04	13,3	0,0370	94	-0,06	7,8	0,0003	94
Общий азот	0,37	1,1	0,3300	48	0,20	1,5	0,0090	48

содержание биогенных веществ и относительно короткий период существования этих водоемов.

Заключение

Результаты исследования первичной продукции фитопланктона позволили установить основные закономерности формирования потоков энергии в малых равнинных водохранилищах бассейнов Припяти и Тетерева, различающихся морфометрическими характеристиками, гидрохимическим режимом и трофическим статусом.

Исследованные малые водохранилища характеризуются достаточно высокой интенсивностью фотосинтеза (в среднем $1,65 \pm 0,35$ — $7,90 \pm 0,53$ мг O_2 /(дм³·сут). Отсутствие направленных изменений первичной продукции планктона в течение продолжительного периода свидетельствует о стабильном функционировании их экосистем. Этому способствуют перестройки водорослевых сообществ. В сезонном аспекте с ростом трофии наблюдается тенденция к смещению максимальных уровней первичного продуцирования планктона от весны — середины лета к концу лета — началу осени, что объясняется большим обилием в этот период высокопродуктивных форм водорослей. Основной запас органического вещества в поли- и гипертрофном водохранилищах синтезируется летом и осенью, а в евтрофных — летом и весной. При этом с увеличением степени трофности водоемов отмечалось снижение уровня функциональной активности водорослей, что согласуется с известными закономерностями развития экосистем, которое сопровождается снижением количества энергии, расходуемой на единицу биомассы.

Сезонные изменения первичной продукции в значительной мере определяются биомассой фитопланктона ($r = 0,75$, $p = 0,002$) и гидроклиматическими условиями: температурой воды и солнечной радиацией ($r = 0,56$, $r = 0,31$, $p = 0$, < 0001). Достоверная связь первичной продукции планктона водохранилищ с содержанием растворенного в воде кислорода ($r = 0,68$, $p = 0,00001$), рН ($r = 0,57$, $p = 0,01$) и с прозрачностью ($r = -0,51$, $p = 0,0005$) указывает на сре-

дообразующую роль первичной продукции, изменяющей условия среды, световой и газовой режимы водоемов.

В исследованных водохранилищах деструкционные процессы теснее связаны с продукционными, чем в реках, что свидетельствует о большей скорости включения новообразованного органического вещества в биотический круговорот. Деструкционные процессы, как и продукционные, определяют формирование кислородного режима и рН. На собственный обмен водорослей тратится от 12 до 25% первичной продукции. От 61 до 86% валовой продукции (в качестве доступной следующим трофическим уровням чистой продукции) остается в эвфотной зоне. В водохранилищах со сравнительно большими глубинами — Денишовском и Житомирском, как правило, отношение интегральных показателей первичной продукции и деструкции органического вещества ниже единицы, что указывает на гетеротрофный характер функционирования их экосистем. Автотрофная направленность свойственна более мелким водохранилищам — Новоград-Волинскому и Бердичевскому. Это объясняется интенсивным прогревом водной толщи и особенностями оптической глубины: они полностью эвфотные.

Рассчитанные средние за вегетационные сезоны индексы зрелости характеризуют сообщества водохранилищ как «равновесные» ($\theta = -0,13—0,13$). Установлено, что в них преобладают более «молодые» состояния в сравнении с речными участками. Причиной их поддержания является не только достаточно высокое содержание биогенных веществ, но и относительно короткий период существования.

**

Досліджено особливості продукування органічної речовини фітопланктоном малих водосховищ басейнів Прип'яті й Тетерева, які відрізняються морфометричними характеристиками, гідрохімічним режимом, трофічним статусом. Установлено прямий вплив природних і антропогенних чинників на формування потоків енергії в антропогенно змінених водоймах. Проаналізована часова й сезонна динаміка первинної продукції і деструкції органічної речовини.

**

The paper deals with plankton primary production in the small reservoirs of Prypiat and Teteriv basins with different morphometry, hydrochemical regime, trophic status. The influence of natural and anthropogenic factors on the energy fluxes in the anthropogenically modified water bodies has been established. The temporal and seasonal dynamics of primary production and destruction of organic matter were analyzed.

**

1. Бондаренко О.В. Первинна продукція фітопланктону та деструкція органічних речовин Тернопільського водосховища // Наук. зап. Тернопіль. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2005. — № 1—2. — С. 96—99.
2. Виноградов М.Е., Шушкіна Э.А. Сукцессия планктонных сообществ // Океанология. — 1983. — Т. 23, вып. 4. — С. 633—637.

3. *Водний фонд України: Штучні водойми — водосховища і ставки: Довідник / За ред. В.К. Хільчевського, В.В. Гребеня.* — К.: Інтерпрес, 2014. — 164 с.
4. *Горкавий В.К., Ярова В.В.* Математична статистика. — К.: Професіонал, 2004. — 384 с.
5. *Корнева Л.Г.* Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 2009. — 47 с.
6. *Кузьмінчук Ю.С.* Продукція і таксономічний склад фітопланктону середньої притоки Дніпра: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2007. — 24 с.
7. *Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенка.* — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
8. *Минева Н.М.* Певичная продукция планктона в водохранилищах Волги. — Ярославль: Принтхаус, 2009. — 279 с.
9. *Охалкин А.Г.* Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 1997. — 48 с.
10. *Шелюк Ю.С.* Закономерности формирования первичной продукции речных экосистем (бассейны рек Припяти и Тетерева, Украина) // Гидробиол. журн. — 2019. — Т. 55, № 2. — С. 39—55.
11. *Щербак В.І.* Структурно-функціональна характеристика дніпровського фітопланктону: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2000. — 32 с.
12. *Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Под ред. В.Н. Паутовой, Г.С. Розенберга.* — Тольяти: Изд-во Самар. НЦ РАН, 1999. — 264 с.
13. *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 // *Aq. Ecol.* — 2002. — Vol. 36, N 3. — P. 355—369.
14. *Caffrey J.M.* Production, respiration and ecosystem metabolism in U. S. estuaries // *Environ. Monit. Assess.* — 2003. — Vol. 81, N 1—3. — P. 207—219.
15. *Directive 2000/60 EC of the European Parliament and of the Council, of 23 October, establishing a framework for Community action in the field of water policy // Off. J. Europ. Com.* — 22.12/200. — L. 327. — P. 1—72.
16. *Gorniak A., Grabowska M., Jekatierynczuk-Rudczyk E. et al.* Long-term variations of phytoplankton primary production in shallow, polyhumic reservoir // *Hydrobiologia.* — 2003. — Vol. 506—509. — P. 305—310.
17. *Joniak T., Goldyn R., Kozak A.* The primary production of phytoplankton in the restored Maltański Reservoir in Poland // *Ibid.* — P. 311—316.
18. *Shcherbak V.I.* Primary production of algae in the Dnieper and Dnieper reservoirs // *Hydrobiol. J.* — 1999. — Vol. 35, N 1. — P. 1—13.
19. *Shcherbak V.I., Kuzminchuk Yu.S.* Spatial and temporal dynamics of phytoplankton primary production in the Teterev River // *Ibid.* — 2008. — Vol. 44, N 1. — P. 3—15.

20. *Scherbak V.I., Shelyuk Yu.S.* Primary production of phytoplankton and its correlation with biomass, chlorophyll a content and algae species richness in a small river reservoir // *Ibid.* — 2008. — Vol. 44, N 6. — P. 3—12.
21. *Shelyuk Yu.S.* Long-term phytoplankton dynamics in the Denishi reservoir (Ukraine) // *Ibid.* — 2016. — Vol. 52, N 4. — P. 42—54.
22. *Shelyuk Yu.S., Shcherbak V.I.* Phytoplankton structural and functional indices in the rivers of the Pripjat' and Teterev basins // *Ibid.* — 2018. — Vol. 54, N 3. — P. 10—23.
23. *Tadonl  k   R., Sime-Ngando T., Amblard C. et al.* Primary productivity in the recently flooded «Sep Reservoir» (Puy-de-D  m, France) // *J. Plankton Res.* — 2000. — Vol. 22, N 7. — P. 1355—1375.

Житомирский государственный университет

Поступила 27.07.19