

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 574.4(470.22)

СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В ОНЕЖСКОМ ОЗЕРЕ

© 2008 г. М. Т. Сярки, Е. В. Теканова

Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН,

185003 Петрозаводск, просп. А. Невского, 50

E-mail: Syarki@nwp.krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 21.03.2007 г.

На основе экспериментальных данных методом аппроксимации заданной функцией построена среднесезонная динамическая кривая сезонного хода первичной продукции фитопланктона пелагиали Онежского озера. Определены среднесезонные величины первичной продукции на каждые сутки вегетационного периода, рассчитаны интегральные и среднесуточные величины для разных периодов вегетации. Проведен анализ межгодовой изменчивости сезонного процесса первичного продуцирования и предложены ее количественные оценки. Рассмотрено влияние на сезонную динамику первичной продукции основных факторов среды.

Первичная продукция (РР) – одна из основ функционирования водной экосистемы, во многом определяющая ее биопродуктивность, является одним из главных критериев эвтрофирования. В связи с этим наблюдения за РР в Онежском озере имели целью выявление начальных этапов эвтрофирования водоема, отдельные участки которого испытывают значительное антропогенное воздействие. В условиях расширения в последние десятилетия площади водоема, затронутой эвтрофированием, очевидна необходимость долгосрочного мониторинга экосистемы озера и тенденций ее изменения. Критерии контроля требуют количественных оценок межгодовых колебаний параметра, для чего необходимо иметь представление о среднесезонном, минимальном и максимальном уровне РР, т.е. о ее сезонном цикле и факторах, влияющих на ее изменчивость. Как известно, в крупных глубоководных озерах, таких как Онежское, основная часть автохтонного органического вещества образуется в пелагиали фитопланктоном. Но по различным причинам невозможно осуществлять регулярные сезонные съемки в основной глубоководной части озера, поэтому данные для этого района весьма неполные. Потребность в повышении надежности прогнозов состояния экосистем и требований к точности описания внутриводоемных процессов в условиях недостатка информации привела к необходимости количественных формализаций оценки внутрigoдовых и межгодовых колебаний и применению новых подходов, в частности динамического, для анализа данных.

Целью настоящей работы являлось описание особенностей динамического процесса первичного продуцирования фитопланктона в пелагиали Онежского озера и оценка его межгодовой изменчивости.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Онежское озеро – крупный глубоководный и холодноводный димиктический водоем ($S = 9890 \text{ км}^2$, $V = 280 \text{ км}^3$, средняя глубина 30 м, максимальная – 120 м), сохранивший в целом природный олиготрофный статус (Онежское озеро ..., 1999). В работе использованы данные 45 измерений РР, биомассы фитопланктона и температуры воды на 5 постоянных точках в пелагической части Онежского озера с глубинами от 50 до 100 м, полученные в период с 31 мая по 5 октября в ходе многолетних комплексных гидробиологических съемок 1989–2006 гг. (рис. 1). Цветность воды в этом районе озера составляет 15–25 градусов по платиново-кобальтовой шкале, концентрация общего фосфора – 8–15 мкг/л, мало меняясь по сезонам (Сабылина, 1999). Прозрачность воды изменяется в 2 раза: от 3.3 до 7.0 (4.6 ± 0.1) м с максимальными величинами в весенний, минимальными в летний сезон. Фотический слой достигает глубины 2.5 прозрачностей воды (Тимакова, Теканова, 1999).

Измерения РР выполнены скляночным методом в радиоуглеродной модификации (Романенко, Кузнецов, 1974; Кузнецов, Дубинина, 1989). До 1993 г. суточная интенсивность фотосинтеза определялась *in situ* в слое воды 0.25, 0.5, 1 м и далее через метр до глубины, соответствующей одной прозрачности воды по диску Секки, затем на уровне двух и трех прозрачностей воды. Суточная РР в мг углерода под м^2 фотического слоя (ΣA , $\text{мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$) рассчитывалась как средневзвешенная величина. С 1994 г. пробы отбирались в поверхностном слое воды (0.5 м) и в течение суток экспонировались в палубном инкубаторе, температура воды в котором поддерживалась на уровне заборной. Суточная РР в мг углерода под м^2 фотического слоя рассчитывалась по формуле,

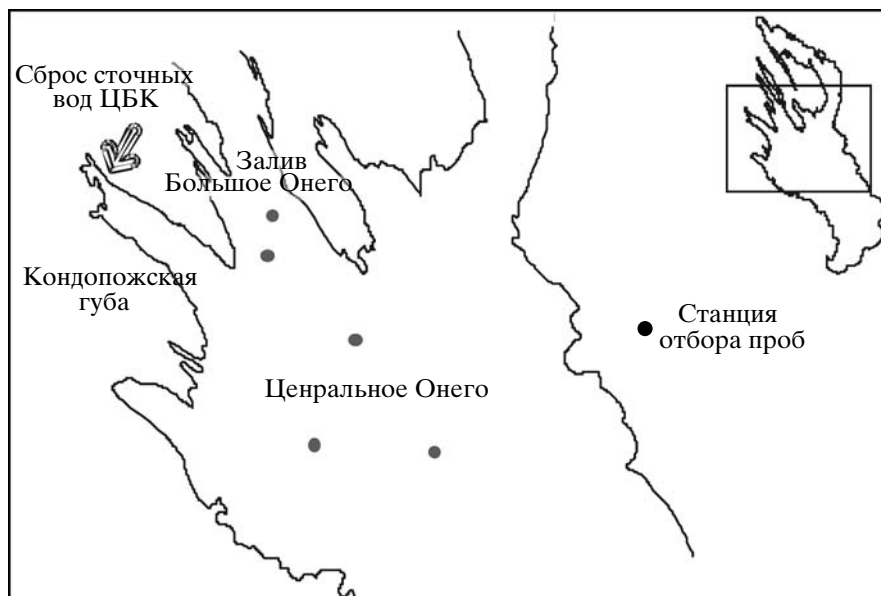


Рис. 1. Район исследования и схема расположения станций.

предложенной Романенко и Кузнецовым (1974), с использованием коэффициента изменения фотосинтеза в толще воды (K_{ϕ}), полученного для Онежского озера экспериментальным способом и равного 0.29 (Тимакова, Теканова, 1999). В каждой пробе проводились два параллельных измерения и контроль на поглощение CO_2 фитопланктоном в процессах, не связанных с фотосинтезом. Погрешность измерения составила менее 4.5%.

Сезонная динамика РР в пелагическом районе Онежского озера имеет один максимум (Умнова, 1982; Тимакова, Теканова, 1999) и представляет собой несимметричную колоколообразную кривую. Для ее описания была выбрана экспоненциальная функция $F(t)$, которая успешно применяется для описания сезонной динамики температуры воды (Efremova, Petrov, 1999; Толстикова и др., 2004; Пальшин, Ефремова, 2005) и сезонной динамики планктона (Сярки, Шаров, 2005; Сярки, 2006):

$$F(t) = k_1 + k_2 \left[\left(1 - \frac{(1 - \exp(k_3(t - k_4)))}{1 + \exp(k_3(t - k_4))} \right) \times \left(1 + \frac{(1 - \exp(k_5(t - k_6)))}{1 + \exp(k_5(t - k_6))} \right) \right],$$

где t – число сут с начала года, k_1 и k_2 – коэффициенты с размерностью РР ($\text{мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$), k_3 – k_6 – безразмерные коэффициенты, определяющие форму кривой.

Формализация сезонной динамики исследуемых параметров производилась методом аппроксимации заданной функцией. Коэффициенты функции и форма кривой находились регрессион-

ным методом Ньютона с минимизацией остатков. Остатком считалось расстояние между точкой и ее проекцией на кривую функции. Появление в остатках составляющей времени оправдано наличием постоянной временной изменчивости процесса в разные годы и наличием дисперсии как по абсциссе, так и по ординате. Межгодовая изменчивость сезонного процесса первичного продуцирования оценивалась по дисперсии остатков, мерой которой служила величина стандартного отклонения (SD). Точки, находящиеся на расстоянии от кривой более чем на 1.98 SD , считались выскрывающимися. В течение всей работы производилась экспертная оценка результатов и их гидро-биологическая интерпретация.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

За начало вегетационного периода были приняты 135-е сут (15 мая), когда в открытом плесе озера происходит разрушение льда (Петров, 1990). За окончание вегетации приняли 30 октября или 300-е сут, когда РР достигает минимальных отмеченных значений. Таким образом, длина вегетационного периода равна в среднем 165 сут. Начальные величины для функции (k_1) были заданы на основании минимальных зарегистрированных значений $\Sigma\text{А}$. Многолетняя амплитуда ее колебаний в течение вегетационного периода достигала 22 раз – от 7.3 до 164 $\text{мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ (рис. 2).

С начала вегетации и вплоть до середины июня величины $\Sigma\text{А}$ в зависимости от температурного режима года и прогрева воды достигают в районе Центральное Онего 7.3–29.5 (среднее 16.4 ± 4) $\text{мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, в глубоководном заливе Боль-

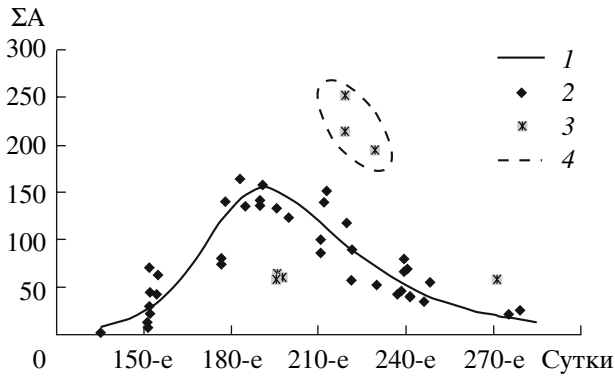


Рис. 2. Сезонная динамика величин ΣA ($\text{мг C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$): 1 – кривая аппроксимации, 2 – натурные данные, 3 – выскакивающие точки, 4 – точки, отклоняющиеся вследствие антропогенного воздействия.

шое Онега $42\text{--}70$ (среднее 52.4 ± 5.7) $\text{мг C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. Во второй половине июня начинается быстрый подъем РР. В июле в течение 35 сут (28 июня–4 августа) наблюдается период максимальных значений, когда ΣA достигает пределов $101\text{--}164$ (среднее 138.5 ± 5.1) $\text{мг C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. Среднеголетний максимум функции характеризуется схожей величиной – 154 ± 2.3 $\text{мг C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. Затем начинается снижение РР от 87.6 ± 12.1 $\text{мг C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в начале августа до 44 ± 5.6 $\text{мг C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в первой декаде сентября. В дальнейшем темп понижения РР замедляется, однако ее медленное уменьшение происходит вплоть до естественного исчезновения. В октябре ΣA не превышает $22\text{--}58$ (среднее 35 ± 11.5) $\text{мг C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. В более поздний период наблюдения не проводились.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Несмотря на нерегулярность данных, нам удалось отразить общие закономерности сезонной динамики РР в глубоководных олиготрофных районах Онежского озера.

По данным Мокиевского (1969) онежский лед обладает невысокой светопрозрачностью, поэтому весенний сезон с постепенным нарастанием скорости РР начинается лишь после схода льда. Начиная со второй половины июня, резкое возрастание скорости первичного продуцирования инициируется прогревом поверхностного слоя воды до 4°C и разрушением термобара (Петров, 1990). В этот период (в среднем $173\text{-е} \pm 2$ сут или примерно 23 июня) отмечается максимальная скорость суточного прироста продукции и регистрируется максимальная длина светового дня, т.е. максимальная падающая на водную поверхность радиация (рис. 3). После разрушения термобара начинается вертикальное перемешивание воды. В этот период основными продуцентами фитопланктонного сообщества (98% биомассы)

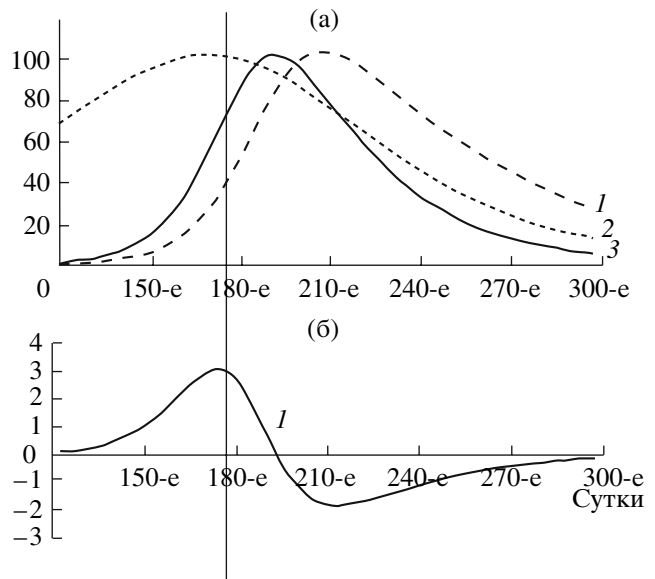


Рис. 3. Синхронность сезонных процессов (а) и скорости изменения РР (б): 1 – длина светового дня, 2 – температура поверхностного слоя воды, 3 – ΣA (все величины нормированы). Вертикальная линия – момент максимальной скорости прироста величины РР.

являются диатомовые водоросли. Высокие скорости роста РР в это время обусловлены их сезонным перемещением из глубинных слоев воды в поверхностные и переходом в активное состояние (Вислянская, 1999; Сярки, Шаров, 2005).

Переход температуры воды через 10°C считается началом биологического лета и происходит в начале июля (примерно 185-е сут). Оптимальное сочетание температурных и световых условий в водоеме в это время обеспечивает скорое наступление среднеголетнего максимума первичного продуцирования ($192\text{-е} \pm 2$ сут), величина которого определяется лимитирующей концентрацией фосфора, после чего тенденция изменения его скорости меняет знак (рис. 3). Сравнение сезонного хода РР и динамики биомасс диатомовых, зеленых, золотистых и синезеленых водорослей (Вислянская, 1999) выявило отсутствие синхронности этих процессов. Доля каждого из участников продукционного процесса меняется со временем, и роль в нем тех или иных групп водорослей будет уточнена в дальнейшем. Снижение РР начинается еще в период максимального прогрева поверхности воды (в первой декаде августа). В этой фазе сезонного цикла РР важным регулирующим фактором является сокращение длины светового дня. К сентябрю начинается постепенное остывание воды, в первой половине ноября проходит осенний термобар (Петров, 1990), что, наряду с сокращением до минимума освещенности, приводит к затуханию процессов первичного продуцирования.

Среднесуточная и месячная первичная продукция

Период	Среднесуточная РР, мг С/(м ² · сут)	Месячная РР, г С/(м ² · мес.)	% от РР за вегетационный период
Май	13.8	0.21	2
Июнь	68.7	2.06	20
Июль	143.4	4.3	41
Август	83.7	2.51	24
Сентябрь	33.6	1.01	10
Октябрь	13.5	0.4	4
Вегетационный период	63.6	10.5	100

На основании кривой динамики среднемноголетнего хода РР были рассчитаны среднесуточные и интегральные величины этого параметра для каждого месяца и их доля в общей продукции за вегетационный период (таблица). Величины РР за май очень зависят от температурных условий года и в случае ранней теплой весны (например, в 1989 г.) их доля может возрасти. В глубоководном районе озера большая часть месячной продукции (более 40%) образуется в июле, т.е. в раннелетний период. Август, самый теплый лет-

ний месяц, обеспечивает всего 25%, т.е. почти в 1.7 раз меньше, чем июль.

Таким образом, весенний сезон (май–июнь) обеспечивает в среднем 22% (2.3 г С/(м² · сезон)), летний (июль–август) – 65% (6.8 г С/(м² · сезон)), осенний (сентябрь–октябрь) – до 14% (1.4 г С/(м² · сезон)) РР за вегетационный период. Величины среднесуточной сезонной РР могут быть использованы для оценочных расчетов РР в разные годы.

Анализ межгодовой изменчивости сезонного хода РР проводился по распределению величин остатков или расстоянию от точки до кривой функции. Так как характер их распределения был близок к нормальному, были применены стандартные статистические методы и оценки. Так, величина стандартного отклонения для массива остатков ($\sigma = 5.7$ по ординате и 9% от максимума по абсциссе) позволяет определить вокруг функции вероятностный коридор ($\pm 1.98\sigma$), в котором теоретически находится 95% данных (рис. 4). Доверительный интервал для среднемноголетних суточных значений (или динамической средней) был равен по ординате 1.7 сут, по абсциссе – 2 мг С/(м² · сут) (или 1.3% от максимума функции). Низкие, по сравнению с другими районами Онежского озера, показатели изменчивости свидетельствуют о достаточной стабильности первично-продукционного процесса в пелагиали озера.

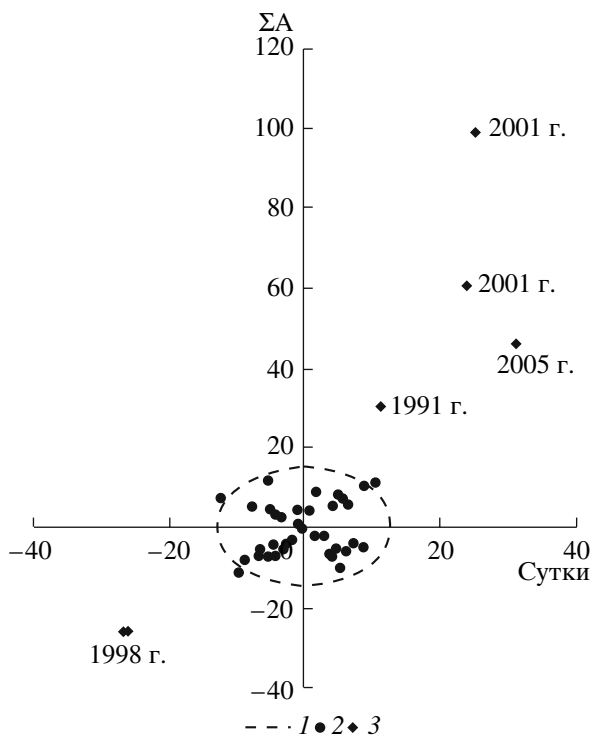


Рис. 4. Распределение остатков ΣA (мг С/м² · сут): 1 – область $\pm 2\sigma$ вокруг функции, 2 – точки внутри области $\pm 2\sigma$, 3 – выскакивающие точки.

На основании анализа массива остатков также была выполнена количественная оценка степени отклонения конкретных точек (рис. 4) и проведен анализ его возможных причин. Так, в 1998 г. величины РР на трех станциях оказались значительно ниже среднемноголетних. Причиной этого, вероятно, явилась штормовая погода в период, предшествующий съемке. Сильное волнение нарушило вертикальную структуру вод и уменьшило пространственную неоднородность. Очень теплая осень 1991 г. обусловила высокие сентябрьские показатели не только РР, но так же фито- и зоопланктона (Куликова и др., 1997). Другой характер носят отклонения, отмеченные в 2001 г. и 2005 г. Они были вызваны влиянием эвтрофированных вод, спорадически выносимых из Кондопожской губы в сопредельный залив Большое Онего устойчивыми ветровыми течениями. В те же сроки показатели в центральной части озера были близки к обычным величинам. Экосистема Кондопожской губы уже трансформирована в результате многолетнего воздействия на нее сточных вод целлюлозно-бумажного комбината (ЦБК) и в настоящее время по биологическим и химическим показателям характеризуется как мезотрофная (Онежское озеро ..., 1999).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сезонный цикл РР фитопланктона в пелагиали Онежского озера определяется температурным режимом водоема. Среднегодовое значение РР приходится на период оптимального сочетания в водоеме температурных и световых условий и наблюдается 10–14 июля, в этом же месяце образуется большая часть годовой продукции (41%). Уровень среднегодового максимума РР (154 ± 2.3 мг С/(м² · сут)) поддерживается лимитирующей концентрацией фосфора в воде в течение вегетационного периода и отражает олиготрофный статус пелагиали озера. Сезонная динамика РР достаточно хорошо воспроизводится ежегодно, что указывает на устойчивость функционирования пелагической экосистемы. Экстремальное воздействие природных и антропогенных факторов вызывает достоверные отклонения от среднегодовых величин РР.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 06-05-64403.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вислянская И.Г.* Структура и динамика биомассы фитопланктона // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 146–157.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А.* Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 285 с.
- Куликова Т.П., Кустовлянкина Н.Б., Сярки М.Т.* Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1997. 111 с.
- Мокиевский К.А.* Проникновение лучистой энергии солнца через ледяной покров Онежского озера // Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск: Карелия, 1969. Вып. 4. С. 13–16.
- Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1999. 293 с.
- Пальшин Н.И., Ефремова Т.В.* Стохастическая модель годового хода температуры поверхности воды в озерах // Метеорология и гидрология. 2005. № 3. С. 85–94.
- Петров М.П.* Термический режим // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л.: Наука, 1990. С. 32–37.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И.* Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л.: Наука, 1974. 174 с.
- Сабылина А.В.* Современный гидрохимический режим озера // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 58–109.
- Сярки М.Т.* Среднегодовое значение сезонной динамики пелагического планктона в Онежском озере // Матер. Междунар. конф. “Северная Европа в XXI веке: Природа, культура, экономика”. Петрозаводск, 24–27 октября 2006 г. С. 305–307.
- Сярки М.Т., Шаров А.Н.* Сезонная динамика планктонных сообществ Онежского озера // Сб. матер. IV Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”. Вологда, 5–10 декабря 2005 г. Ч. 2. С. 177–180.
- Тимакова Т.М., Теканова Е.В.* Характеристика процессов первичного продуцирования органического вещества // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 158–174.
- Толстиков А.В., Петров М.П., Филатов Н.Н.* Влияние изменений климата на океанографические характеристики // Климат Карелии: Изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 2004. С. 130–134.
- Умнова Л.П.* Первичная продукция фитопланктона, содержание хлорофилла “а” и сестона в воде залива Большое Онего Онежского озера // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л.: ЗИН АН СССР, 1982. С. 81–93.
- Efremova T.V., Petrov M.P.* Characteristics of thermal regime in Lake Onega // Proc. of Third Inter. lake Ladoga symp. Joensuu, 1999. P. 202–206.

Seasonal Primary Production Cycle in Lake Onega

M. T. Syarki and E. V. Tekanova

Institute of Water Problems of the North, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, pr. Aleksandra Nevskogo 50, Petrozavodsk, 185003 Russia

e-mail: syarki@nwpi.krc.karelia.ru

Abstract—A long-term average curve of seasonal changes in the primary production of phytoplankton in the pelagial zone of Lake Onega has been plotted on the basis of experimental data approximated by a specified function. Long-term average values of primary production for each day of the growing season and its integrated and daily average values for different growing seasons have been calculated. Interannual variation of the seasonal process of primary production has been analyzed, and its quantitative estimations are given. The influence of basic environmental factors on the seasonal dynamics of primary production is discussed.