

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ХЕРСОНЕССКОГО ОЗЕРА (КРЫМ) И ЕГО СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

А.В. Празукин

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского НАН Украины
г. Севастополь, пр. Нахимова, 2
E-mail: prazukin@mail.ru

В условиях эксперимента определена величина входного потока карбонатного углерода единицы поверхности растительного покрова (РП, $\mu_{s(РП)} = 23.33 \text{ мкгС/см}^2/\text{ч}$), формируемого преимущественно многоклеточной водорослью *Cladophora vadorum*. Показано, что основная доля углерода (71%), фиксируемого в процессе фотосинтеза РП толщиной в 10 см приходится на относительно тонкий (2.4 см) плавучий мат ($\mu_{s(A)} = 16.64 \text{ мкгС/см}^2/\text{ч}$), где сосредоточено 64% всей массы растений.

Характерной особенностью гиперсолевых водоемов Крымского полуострова и в частности озера на мысе Херсонес является формирование растительного покрова, создаваемого преимущественно кладофорой вместе с нитчатыми цианобактериями и одноклеточными водорослями либо биопленками [1 – 4]. Как показывают исследования

Херсонесского озера, в вертикальной структуре его растительного покрова выделяются «плавучий» и «донный» маты, каждый из которых имеет характерную морфологическую и биохимическую структуру и плотность заполнения обитаемого пространства [3, 4].

С точки зрения биогеохимии растительный покров (РП) является частным случаем биокосной фитосистемы (рисунок 1), куда по определению В.И. Вернадского [5] входит живое (растения) и косное (компоненты окружающей среды обитаемого пространства) вещество [6 – 14]. Функциональные характеристики растительного покрова и в частности параметры фотосинтеза во многом определяются его вертикальной структурой – распределением по вертикальному профилю биоорганической и косной компонент. А это значит, что любые функциональные параметры, определяемые у растений, составляющие растительный покров вне его структуры не являются его характеристиками. Другими словами, определяемые величины параметров фотосинтеза у растений, препарированных (извлеченных) из структуры растительного покрова, не отражают реальной картины и не могут быть использованы в оценке фотосинтетической активности отдельно взятого участка растительного покрова.

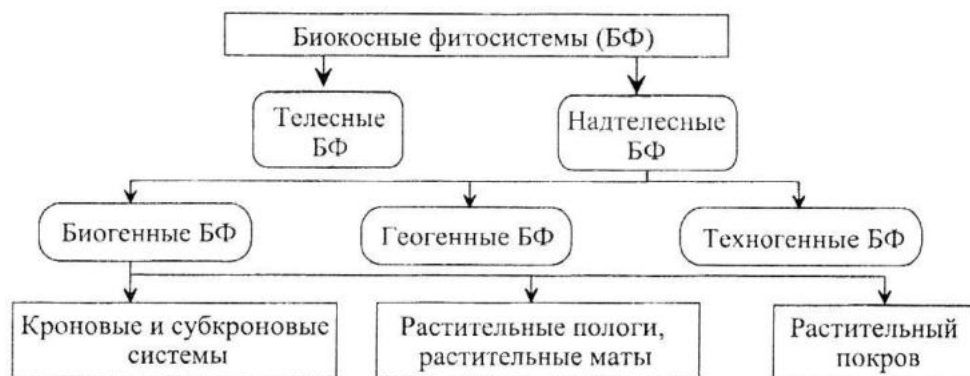


Рисунок 1 – Условное деление биокосных фитосистем в соответствии с их происхождением и уровнем организации

Цель работы – в лабораторных условиях смоделировать участок растительного покрова (РП), подобный структуре естественного РП Херсонесского озера вблизи берега на глубинах 10 – 15 см и определить радиоуглеродным методом его фотосинтетическую активность. Струк-

турно-функциональная организация растительного покрова является одним из аспектов обсуждения полученных результатов.

Материал и методы. Для исследования и экспериментального моделирования выбран участок растительного покрова в мел-

ководной (10 – 15 см) части Херсонесского озера (Крым, м. Херсонес). РП формируется преимущественно кладофорой (*Cladophora vadorum* (Aresch.) Kütz.), на которой поселяются микроорганизмы и делится на две зоны: верхнюю – «плавучий мат» (А) и нижнюю (В) (рисунок 2). Плавучий

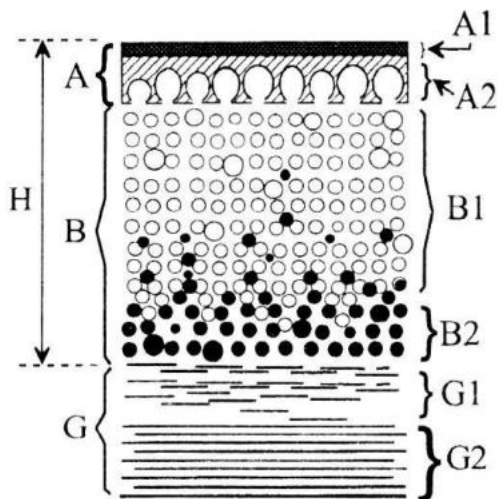


Рисунок 2 – Вертикальная структура растительного покрова (РП) в прибрежной части озера при глубинах 10 – 15 см. Н – толщина РП. Остальные обозначения в тексте

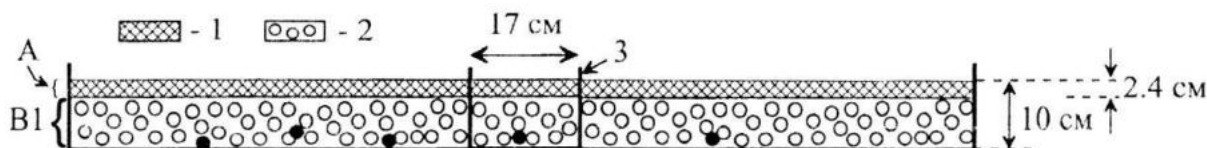


Рисунок 3 – Схема постановки эксперимента моделирующего растительный покров озера (рис. 2). 1 – плавучий мат (А). 2 – верхний слой (В1) нижней зоны растительного покрова. 3 – боковая стенка вегетационного сосуда

В эксперименте моделировали РП (толщиной 10 см), состоящий из плавучего мата (А, 2.4 см) и водорослей, формирующих верхний слой нижней зоны (В1, 7.6 см, рисунок 3). Растения и воду (69.83 ‰) отбирали из озера в день (9 августа 2007 г.) постановки опыта. В воде в стеклянном вегетационном сосуде диаметром 17 см растворяли меченый по углероду бикарбонат натрия ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, 63.32 мкКи/л). В вегетационном сосуде с радиоизотопом и в большом кристаллизаторе, куда в центре помещался вегетационный сосуд, задавали концентрацию биомассы водорослей, наблюдаемую в озере на момент постановки опыта (рисунок 4 а). Перед погружением водорослей в воду с бикарбонатом натрия у водорослей удаляли сопутствующую (наруж-

мат, в свою очередь, делится на два слоя: верхний (А1, 0.5 – 0.7 см) – плотная масса водорослей светло-желтого цвета и нижний (А2, 1.6 – 2 см) – слой водорослей темно-зеленого цвета с большим количеством разноразмерных каверн. Нижняя зона растительного покрова охватывает пространство от нижней границы плавучего мата и до дна и делится на верхний (В1) и нижний (В2) слои. Верхний слой формируют свободно парящие в воде «шарики» кладофоры зеленого цвета. В нижнем слое располагаются слоевища водорослей с признаками разрушения и окрашенные в зеленый, чёрный и пурпурно-розовый цвет. Ниже зоны «В» располагается «жидкий» слой донных отложений биогенного происхождения (G1, 2 – 5 см) – минерало-органический комплекс, формируемый в результате разложения останков растений и животных, образовавшийся за непродолжительный промежуток времени, например за весенне-летний сезон, а ниже толстый – «твердый» (G2, до 40 см), накопившийся за период существования озера.

ную) им воду путем их механического обжатия. После погружения в воду, водоросли восстанавливали свою прежнюю структуру. Боковые поверхности и «дно» большого кристаллизатора и «дно» вегетационного сосуда с внутренней стороны покрывались плотной черной матовой бумагой. Освещенность над поверхностью растительного покрова колебалась в пределах 9 – 14 клк (переменная облачность). За время опыта температура воды внутри РП постоянно увеличивалась (рисунок 5 а), что характерно для естественного РП в мелководной части озера в первой половине дня (рис. 5 б). Одновременно в течение опыта постоянно сохранялась разница между температурой внутри плавучего мата и температурой в нижнем слое РП, что также свойст-

венно для естественного РП. Однако температура воды в естественных условиях была на 1 – 1.9°C выше, чем в эксперименте (рис. 5 а). После окончания восьмидесятиминутной экспозиции (с 12²⁰ до 13⁴⁰ ч), отмытые от радиоактивного раствора (вначале морской, а затем дистиллированной водой, вода подкислялась) растения разделяли на три группы: растения верхнего (А1) и нижнего (А2) слоев плавучего мата и растения верхнего слоя нижней зоны РП (В1). Далее высушивали (105°C) до постоянного веса и радиометрировали.

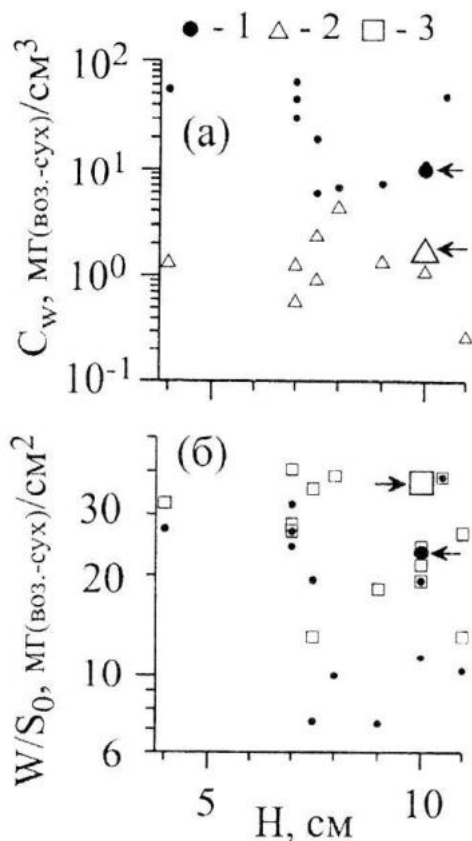


Рисунок 4 – Количество воздушно-сухой массы, рассчитанное на единицу объема (C_w) и на единицу поверхности (W/S_0) в верхней (1) и нижней (2) зонах РП и для всего растительного покрова (3) на разных участках прибрежной зоны озера при глубинах 4 – 11 см. Стрелками показаны значения параметров РП задаваемых в эксперименте (рис. 3)

Результаты и обсуждение. На рис. 6 представлены данные по вертикальному распределению интенсивности фотосинтеза (μ_w) в растительном покрове в условиях эксперимента. Средние величины интенсивности в верхнем слое плавучего мата (0.67), в его нижнем слое (0.74) и в верхнем

слое нижней зоны РП (0,49 мкгС/мг/ч) мало различаются друг от друга, тогда как их крайние значения в пределах каждого слоя и между слоями отличаются в разы. Большой разброс значений μ_w в верхнем слое нижней зоны РП объясняются условиями отбора проб, растения отбирались с разной глубины из выше названного слоя, тогда как на графике значения интенсивности фотосинтеза приведены к одной глубине (6.5 см).

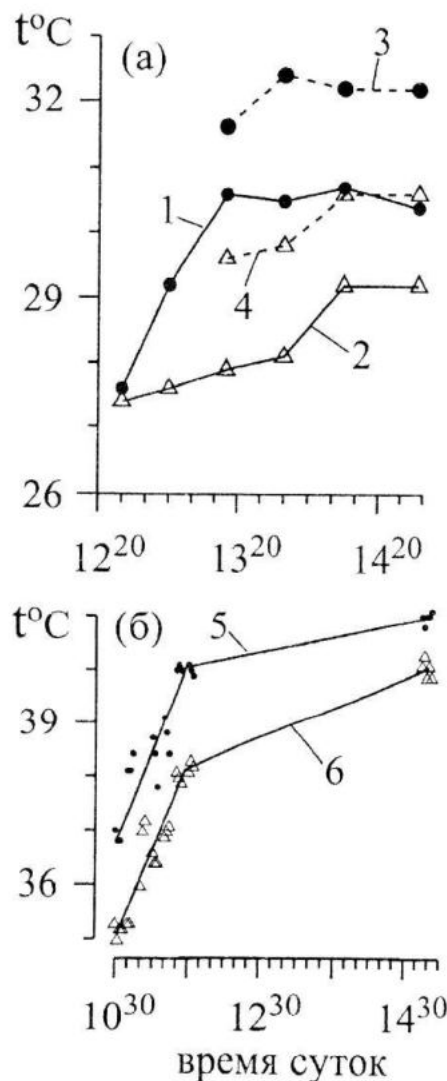


Рисунок 5 (а) – Изменение температуры воды в РП (1, 3 – плавучий мат; 2, 4 – верхний слой нижней зоны РП) в эксперименте (1, 2) и в озере (3, 4)

(б) – Изменение температуры воды в РП озера на расстоянии 1 (5) и 7.5 (6) см от его верхней границы в августе 2005 г.

В эксперименте и в природных условиях в верхнем слое мата наблюдалось активное образование пузырьков газа, показатель

активного фотосинтеза. Поскольку по условию эксперимента не учитывается поступление углерода из воздушной среды непосредственно в тело растения, то возможно, что наблюдаемые в эксперименте значения интенсивности фотосинтеза в верхнем слое плавучего мата занижены (рисунок 6).

Обратим внимание на относительно низкие значения μ_w на всех вертикальных участках растительного покрова, основную массу которого составляет *C. Vadorum*. Для сравнения, по данным разных авторов, для свободно живущей (вне структуры растительного покрова) кладофоры шелковистой (*Cladophora sericea*) свойственна высокая интенсивность фотосинтеза (30 мкгС/мг/ч [9], 4.5 мкгС/мг/ч, данные автора).

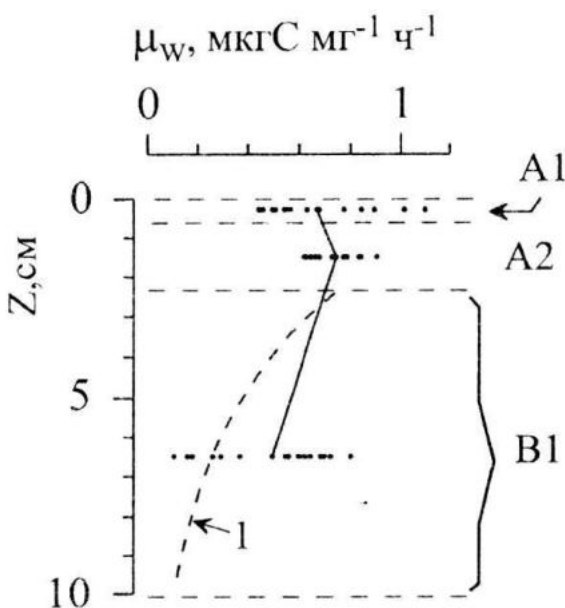


Рисунок 6 – Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза (μ_w , мкгС/мг/ч) в растительном покрове в условиях эксперимента. Z – расстояние от верхней границы РП. 1 – линия построена по уравнению $\mu_w = 1.37e^{-0.257Z}$

Низкая интенсивность фотосинтеза, наблюдаемая в нижних слоях РП, возможно, объясняется недостатком фотосинтетически активной радиации (ФАР) как падающей на поверхность РП на момент эксперимента, так и проникающей в его нижние слои. Плавучий мат может быть существенной преградой для прохождения солнечного света в ниже лежащие слои РП. Плотность биомассы (C_w) в плавучем мате в условиях эксперимента достигала 9.812 мг(воз-сух)/см³, в естественных условиях – 5.9 –

63.9 мг(воз-сух)/см³ (рис. 4 а), а в верхнем слое нижней зоны РП она была значительно ниже (в условиях эксперимента 1.78, в естественных условиях – 0.27 – 4.41 мг(воз-сух)/см³ (рис. 4 а). Для сравнения, в естественных зарослях цистозеры в отсутствии эпифитов на разных расстояниях по высоте полого C_w варьирует от 0.2 до 5 мг(сух)/см³ [14], а в кронах слоевищ бриопсиса гипнообразного (*Bryopsis hypnoides*) – 1.2 – 3 мг(сух)/см³ [15]. Обратим внимание на существенную отличительную особенность в вертикальном распределении объёмной концентрации фитомассы в растительном покрове озера с одной стороны, а с другой – в зарослях популяции цистозеры и в кроне слоевища бриопсиса. В растительном покрове верхний, тонкий слой (плавучий мат) в сравнении с нижележащими слоями имеет наибольшую объёмную плотность, тогда как в пологе популяции цистозеры и в кроне бриопсиса верхние граничные участки занимаемого ими объема заполнены мало, максимум концентрации биомассы приходится на среднюю [14] либо на центральную [15] части обитаемого пространства. Другими словами, в зарослях цистозеры и в объеме кронового пространства бриопсиса солнечная радиация без значительных потерь глубоко проникает в обитаемый объем, что не наблюдается в РП.

Даже при существующем большом разбросе данных (рис. 6) можно считать, что в плавучем мате наблюдаются более высокие значения интенсивности фотосинтеза, чем нижележащем слое РП. Так разница между крайними максимальными и минимальными значениями μ_w этих участков РП составляет порядок величин (рис. 6). Аналогичная ситуация имеет место и в кроновых системах многоклеточной водоросли *B. hypnoides*, с продвижением в глубь кронового пространства интенсивность фотосинтеза снижается экспоненциально, а крайние значения различаются на порядок величин [16].

На рис. 6 линией 1 моделируется экспоненциальное снижение μ_w в верхнем слое нижней зоны РП. Возможно, ниже этого слоя фотосинтез практически не возможен из-за недостатка ФАР. В слое «B2» идут преимущественно процессы разложения, талломы кладофоры большей частью окрашены в черный и пурпурно-розовый цвета. Таким образом, в вертикальной структуре

растительного покрова (рис. 2) выделяется зона, где преимущественно идет процесс фотосинтеза (А, В1) и зона – разложения (В2) и вместе эти два процесса в границах РП образуют цикл веществ («малый цикл», определяющий структурно-функциональную целостность системы. Можно предположить следующий сценарий. Взвешенное органическое вещество из зоны синтеза (А, В1) погружается в зону разложения (В2) и разлагается на неорганические соединения. В свою очередь, неорганические вещества углерода, азота, фосфора в соответствии с градиентом их концентраций в нижней части РП и у его поверхности диффундируют из зоны окисления в зону синтеза, а кислород в противоположном направлении. Не всё органическое вещество минерализуется, одна его часть в виде растворенных органических веществ (РОВ) возвращается в зону синтеза и потребляется водорослями, а другая - поступает на дно озера и накапливается в виде донных отложений (G, рис. 2). В первом случае можно предположить, что включение РОВ в метаболизм водорослей,

органотрофия [17 – 19] играет не последнюю, а может ведущую роль в поддержании высокой биомассы водорослей при недостатке ФАР внутри РП. Во втором случае, химические элементы и в первую очередь углерод выводятся из круговорота. Потеря углерода отчасти компенсируется его поступлением из атмосферы в период активного фотосинтеза РП. Так как не все органическое вещество окисляется, остается «невостребованный» кислород, который поступает в атмосферу.

В масштабах всего водоема процессы активного синтеза и процессы активного разложения разобщены во времени. В «жизни» РП существует годичный цикл («большой цикл», рисунок 7), который начинается с синтеза органического вещества (с создания большой фитомассы в озере) и заканчивается его разложением. Отметим, что аналогичные циклы наблюдаются и в индивидуальном развитии отдельно взятого растения [13, 20].

Как правило, в зимние месяцы кладочные маты сохраняются небольшими

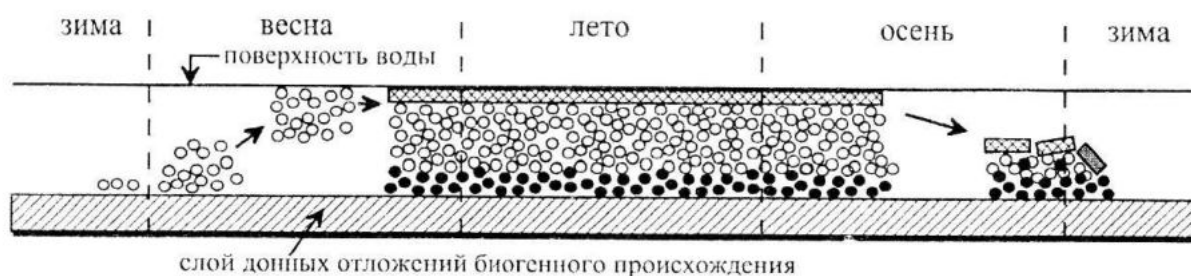


Рисунок 7 – Схема годового цикла растительного покрова Херсонесского озера

узкими, прерывистыми полосками в прибрежной части озера. Однако дважды, за период наблюдения (2003 – 2009 гг.) в зимнее время отмечалось полное отсутствие кладочной флоры в озере. В середине марта на дне озера небольшими «пятнами» появляется кладочная флора в виде скопления небольших «шариков», количество которых постоянно растет. С усилением фотосинтетической активности в скоплениях растений образуются пузырьки газа, вследствие чего возникает подъемная сила, заставляющая растения подняться к поверхности воды. К концу весны и на протяжении всего лета формируется и функционирует многоярусный РП, занимающий в разные годы 65 – 100% поверхности озера. Структура и параметры РП меняются во времени и в пространстве

озера [4]. На протяжении двух месяцев (июль – август, 2005 г.) в озере площадью 0.014 км² поддерживалось постоянное количество растительной массы – 31 т сырой массы (или 10.23 т сухой массы). В осенние месяцы происходит разрушение РП, плавучий мат теряет способность удерживаться на плаву и погружается на дно озера, идут активные деструкционные процессы. Неокисленное органическое вещество поступает на дно озера, увеличивая тем самым количества донных отложений биогенного происхождения. К середине зимы вся прежняя масса растений разрушается и запускается новый цикл – появляются на дне озера новые проростки растений.

Вернемся к результатам радиоуглеродного эксперимента. Расчет интенсивности

фотосинтеза на единицу поверхности РП ($\mu_{\text{сРП}} = 23.33 \text{ мкгС/см}^2/\text{ч}$) показал, что основная доля углерода (71%), фиксируемого в процессе фотосинтеза РП толщиной в 10 см приходится на относительно тонкий (2.4 см) плавучий мат ($\mu_{\text{сА}} = 16.64 \text{ мкгС/см}^2/\text{ч}$) и здесь же сосредоточено 64% всей массы растений (рис. 4 б). Однако отметим, что в более глубоководных участках озера (> 15 см), в летние месяцы, основная роль в формировании массы РП ($W_{\text{РП}}$) принадлежит

растениям нижней зоны «В» ($W_{\text{В}}/W_{\text{А}} = 1.1 - 5.5$, [4]. Плавучий мат на этих участках озера тонкий (до 1 см) и разной плотности ($4.6 - 85 \text{ мг(воз-сух)/см}^3$) и большей частью имеет ажурную структуру и не образует сплошного покрова, вследствие этого он не является существенной преградой для ФАР. Таким образом, основная роль в продукции органического вещества в открытой части озера принадлежит растениям верхнего слоя нижней зоны РП.

Таблица 1. Интенсивность входного потока карбонатного углерода ($\mu_{\text{с}}$) фитосистем разного уровня организации

№	Фитосистемы разного уровня организации	$\mu_{\text{с}}$, мкгС/см ² /ч	Источник
1	Полог цистозиры коематой (<i>Cystosera crinita</i>)	238 - 533	[21]
2	Растительный покров с <i>Cladophora vadorum</i> с микроорганизмами (Херсонесское озеро)	23.33	Наши исследования
3	Плавучий мат с <i>Cladophora vadorum</i> с микроорганизмами (Херсонесское озеро)	16.64	Наши исследования
4	Плавучий мат с <i>Cladophora</i> sp. и нитчатыми цианобактериями*	1.81	[2]
5	Плотный донный мат <i>Oscillatoria</i> , <i>Spirulina</i> с одноклеточными эукариотами*	1.19	[2]
6	Донная коричневая пленка на иле с <i>Microcystis</i> и <i>Oscillatoriaceae</i> *	11.35	[2]
7	Тонкая зеленая пленка с <i>Microcystis</i> *	35.32	[2]
8	Осевые структуры <i>C. crinita</i> первого - четвертого порядка	10 - 32	[21]
9	Крона бриопсеиса (<i>Bryopsis hypnoides</i>)	8.5 - 17	[16]

* водоёмы Бакальской косы

В таблице приведены величины интенсивности поступления карбонатного углерода на единицу поверхности фитосистем разного уровня организации. В ней в основном представлены надтелесные системы и преимущественно с пластинчатой структурой (№№ 1 - 7). Кроновые системы бриопсеиса имеют полусферическую форму, а осевые структуры цистозиры (телесные системы) - цилиндрическую. Из представленного в списке объектов, полог цистозиры имеет наибольшие значения $\mu_{\text{с}}$ (235 - 533 мкгС/см²/ч), остальные - на один, два порядка меньше. Обратим внимание, что тонкая пленка с *Microcystis* и осевые структуры цистозиры диаметром 0.3 - 1 мм [9] по $\mu_{\text{с}}$ превосходят 1.5 раза растительный покров с *C. vadorum* толщиной 10 см и в 2 - 30 раз растительные маты разной толщины, и только уступают (в 7 - 15 раз) пологу цистозиры.

Выводы: 1. В условиях эксперимента определена величина входного потока карбонатного углерода единицы поверхности растительного покрова (РП, $\mu_{\text{сРП}} = 23.33$

мкгС/см²/ч), формируемого преимущественно многоклеточной водорослью *Cladophora vadorum*. Показано, что основная доля углерода (71%), фиксируемого в процессе фотосинтеза РП толщиной в 10 см приходится на относительно тонкий (2.4 см) плавучий мат ($\mu_{\text{сА}} = 16.64 \text{ мкгС/см}^2/\text{ч}$), где сосредоточено 64% всей массы растений.

2. Растительный покров имеет сложную вертикальную структуру. Выделяется зона фотосинтеза органического вещества и зона его деструкции. Между этими зонами осуществляется постоянный обмен веществ, определяющий структурно-функциональную целостность системы.

3. В масштабах всего озера макрофиты, и в частности кладофора (*C. vadorum*), играют основную роль в круговороте веществ. Цикл разомкнут, в результате недоокисления части органического вещества идет накопления биоорганических веществ на дне озера и выделение кислорода в атмосферу.

Литература

1. Шадрин Н.В. Гиперсолёные озера Крыма: общие особенности / Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования – Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2008. – С. 85 – 93.
2. Шадрин Н.В., Миходюк О.С., Найданова О.Г., Волошко Л.Н., Герасименко Л. М. Донные цианобактерии гиперсолёных озёр Крыма / Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования – Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2008. – С. 100 – 112.
3. Празукин А.В., Бобкова А.Н., Сеничева М.И., Евстигнеева И.К., Танковская И.Н., Шадрин Н.В. Структурная динамика биокосных фитосистем гиперсолёного морского озера мыса Херсонес (Крым) // Наукові записки Тернопільського державного педа. ун-ту ім. Володімира Гнатюка. Сер. Біологія. – 2005. – Спец. вип. Гідроекологія, № 4 (27) – С. 191 – 193.
4. Празукин А. В., Бобкова А.Н., Евстигнеева И.К., Танковская И.Н., Шадрин Н. В. Структура и сезонная динамика фитокомпоненты биокосной системы морского гиперсолёного озера на мысе Херсонес (Крым) // Морск. экол. жур. – 2008. – Т.7, № 1. – С. 61 – 79.
5. Вернадский В. И. Избранные сочинения. – М.: Наука, 1988. – 328 с.
6. Хайлов К.М. Биогеоморфологические ряды в биосфере Земли // Успехи сврем. биол. – 2000. – 120, № 5. – С. 425 – 432.
7. Хайлов К. М. Что такое жизнь на земле – Одесса: "Друк", 2001. – 237 с.
8. Хайлов К.М. Биогеоморфологические ряды в биосфере Земли // Успехи сврем. биол. – 2000. – 120, № 5. – С. 425 – 432.
9. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1992. – 280 с.
10. Хайлов К.М., Юрченко Ю.Ю., Снигирёв С.М. От Растения к Биосфере: Антиучебник – Одесса: Друк, 2005. – 272 с.
11. Празукин А.В. Водные биокосные фитосистемы и их пространственная иерархия // Наукові записки Тернопільського державного педа. ун-ту ім. Володімира Гнатюка. Сер. Біологія. – 2005. – Спец. вип. Гідроекологія, № 4 (27) – С. 189 – 191.
12. Празукин А.В. Биокосные фитосистемы в метрике фитогидросферы // Системы контроля окружающей среды: Сб. науч. тр. / НАН Украины. МГИ: – Севастополь, 2005. – С. 288 – 292.
13. Хайлов К.М., Празукин А.В., Смоленев Д.М., Юрченко Ю.Ю. Школа биогеоэкологии. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – 325 с.
14. Празукин А.В. Иерархическое членение обитаемого пространства и его заполнение биоорганическим веществом на примере черноморской водоросли цистозеры (*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory) // Морской экологический журнал. – 2005. – 4, № 3. – С. 15 – 36.
15. Празукин А.В. Различные приемы описания фитосистем разного уровня организации на примере зеленой водоросли бриопсис (*Bryopsis Lamouroux*) Черного моря. // Морской экологический журнал. – 2007. – Т.6, № 1. – С. 66 – 87.
16. Празукин А.В. Функциональность архитектоники кроны зеленой водоросли бриопсис (*Bryopsis hypnoides* Lamour) Черное море. / Системы контроля окружающей среды: Сб. науч. тр. / НАН Украины. МГИ: – Севастополь, 2007. – С. 342 – 346.
17. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. – Киев: Наук. думка, 1971. – 252 с.
18. Биохимическая трофодинамика в морских прибрежных экосистемах / Под ред. К.М. Хайлова – Киев: Наук. думка, 1974. – 176 с.
19. Празукин А.В. Включение растворенных органических метаболитов в питание водорослей и их регулирующие воздействие на фотосинтез. // Биология моря. – 1978. – Вып. 44. – С. 35 – 45.
20. Празукин А.В. Морфофункциональные образы растения (на примере многоклеточных водорослей) // Вестник Тверского государственного университета серия «Биология и экология» – 2008. – Вып. 9. – С. 206 – 218.
21. Празукин А. В. Структурные и функциональные изменения *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory на разных уровнях её организации в условиях хронического антропогенного эвтрофирования: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1989. – 25.