

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

М.И. Гладышев




«01» июля 2020 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

06.03.01 – Биология

Валовая первичная продукция макрофитов Абаканской протоки р. Енисей

Руководитель



подпись, дата

профессор, д.б.н.

должность, ученая степень

Е.А. Иванова

инициалы, фамилия

Выпускник



подпись, дата

Е.С. Бухталко

инициалы, фамилия

Красноярск 2020

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа по теме «Валовая первичная продукция макрофитов Абаканской протоки р. Енисей» содержит 57 страниц текстового документа и 6 страниц использованных источников.

ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ВАЛОВАЯ ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ, ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ, АБАКАНСКАЯ ПРОТОКА РЕКИ ЕНИСЕ, ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ, РАМ ФЛУОРИМЕТР, СПЕКТРОФОТОМЕТРИЯ.

Объект исследования - макрофиты Абаканской протоки.

Цель работы: определить фотосинтетические характеристики и потенциальную валовую первичную продукцию высших водных растений в Абаканской протоке реки Енисей.

Выпускная квалификационная работа содержит три главы. В первой главе собран обзор литературы по данной теме, во второй главе описаны методы и район исследования, а в третьей главе приведены результаты исследования.

По итогу были получены результаты валовой первичной продукции Абаканской протоки реки Енисей, изучен видовой состав высших водных растений и произведена оценка фотосинтетических и продукционных характеристик отдельных видов высших водных растений..

СОДЕРЖАНИЕ

СОДЕРЖАНИЕ	2
ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	6
1.1 Экологическая характеристика высших водных растений.....	6
1.2 Определение фотосинтеза, продуктивности растений и единицы измерения.....	9
1.3 Первичная продукция высшей водной растительности в различных водоемах.....	20
1.4 Влияние аквакультуры на макрофиты	22
ГЛАВА 2 РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	29
2.1 Метод отбора проб макрофитов и определение первичной продукции по биомассе	29
2.2 Определение потенциальной валовой первичной продукции макрофитов РАМ флуоресценцией.....	30
2.3 Спектрофотометрический анализ хлорофилла.....	33
2.4 Характеристика исследуемого водоема	35
ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	43
3.1 Видовой состав и биомасса высших водных растений	43
3.2 Фотосинтетические пигменты	46
3.3 Результаты расчета ВПП методом РАМ флуоресценции	50
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	57
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	59

ВВЕДЕНИЕ

Формирование биологической продуктивности водных экосистем и оценка качества природной среды остаются актуальными на протяжении последних десятилетий. Количественная оценка преобразования вещества, потоков энергии и информации лежит в основе современной теории биологической продуктивности водоемов. Вместе с продукционной гидробиологией развивается важная для прогресса науки теория функционирования водных экосистем (Алимов, 1979).

Высшие водные растения представляют начальное звено в круговороте веществ и энергии, они играют огромную роль в поддержании сложившегося естественного равновесия в водоемах и в природных ландшафтах в целом. Определение первичной продукции высшей водной растительности – одна из приоритетных задач изучения водоемов современной гидробиологии.

В гидробиологии и гидрботанике традиционно используют основной метод определения валовой первичной продукции (ВПП) по максимальной биомассе высшей водной растительности (макрофитов) (Катанская, 1981). Этот метод занимает значительное количество времени, так как включает укусы и разбор макрофитов, высушивание и взвешивание и, имеет недостатки, связанные с потерей биомассы в вегетационный период. В современную гидробиологию вошли более быстрые методы определения валовой первичной продукции, основанные на флуоресценции хлорофилла и, они успешно используются для продукции фитопланктона и фитоперифитона. В работе был использован метод РАМ-флуоресценции. Объектом исследования были макрофиты Абаканской протоки.

Цель работы: определить фотосинтетические характеристики и потенциальную валовую первичную продукцию высших водных растений в Абаканской протоке реки Енисей.

Для решения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить видовой состав высших водных растений;
2. Определить ВПП макрофитов на основе биомассы;
3. Оценить фотосинтетические и продукционные характеристики макрофитов методом регистрации флуоресценции хлорофилла на флуориметре РАМ.

Автор благодарен за консультации по работе с РАМ - флуориметром, д.б.н. профессору Н.А. Гаевскому, а также сотрудникам Аналитической лаборатории ИБФ СО РАН за предоставленные гидрохимические данные по водотоку.

Глава 1 Обзор литературы

1.1 Экологическая характеристика высших водных растений

Высшие водные растения или макрофиты – это растения, обитающие в водной или около водной среде и включающие, высшие споровые растения (мхи, плауны, хвощи, папоротники) и покрытосеменные растения. Наиболее распространенными являются представители трех экологических групп цветковых растений: воздушно-водные - тростник, рогоз, камыш, манник погруженные – рдест, уруть, элодея, роголистник; с плавающими листьями – кувшинка, водокрас, рясковые (Садчиков, Кудряшов, 2005).

Для водных растений отмечают характерные приспособления к водной среде обитания (Кокин, 1982):

1. Низкая температура воды вызывает угнетение половых процессов, поэтому преобладает вегетативное размножение.
2. Усиленный рост по сравнению с наземными растениями, так как в течение сравнительно короткого вегетационного периода, растение должно развиваться, дать семена или зимующие почки и запасти питательные вещества в подземных органах на зимний период.
3. Недоразвитие или отсутствие древесины в сосудистых пучках, связанное с тем, что растение, поддерживаемое водой, не нуждается в такой мере в опорных элементах, как наземное. Механические элементы у ряда видов, обеспечивающие гибкость стеблей и листьев при сильном течении или волнении, расположены, в отличие от растений суши ближе к центру стебля и по центральной оси листа.
4. Редукция корневой системы или изменение ее функции. Так, корень или корневидные образования рясок — прежде всего орган равновесия. Хорошо развитые корневые системы нимфейных служат как для прикрепления их к грунту, так и для запасания питательных веществ.

5. Большое развитие поверхности тела по отношению к массе, что выражается в наличии перистых, рассеченных листьев, тонких, длинных стеблей или же широких, но очень тонких листьев. Газообмен наземных растений обеспечивается листьями через устьица, сообщающиеся с системой межклетных ходов, лакун. Эти ходы занимают до 25% всего объема растения. Листья погруженных водных растений лишены устьиц, зато их поверхность проницаема для газов и весь газообмен идет через нее. У водных растений с плавающими листьями устьица имеются, и расположены они на верхней стороне листа. Количество устьиц по сравнению с наземными видами увеличено. Так, у белой кувшинки их до 400 на 1 мм², у рогоза — до 1300 на 1 мм². Поверхность плавающих листьев бывает покрыта восковым налетом, что не позволяет ей смачиваться, у некоторых видов края листовой пластинки загибаются вверх, образуя подобие блюдца.

6. В связи с тем, что количество света в воде по сравнению с сушей меньше, у подводных растений наблюдается частичное или полное отсутствие дифференцировки ткани паренхимы листа на губчатую и палисадную. Хлорофилл часто встречается уже в клетках эпидермиса, что способствует лучшей утилизации световой энергии. У некоторых видов среди клеток эпидермиса есть и другие, называемые гидропотами, обладающие большей проницаемостью для воды.

7. Гетерофилия, разнолистность, представляет собой явление, когда на одном растении развиваются как типично подводные листья, так и типично воздушные с рядом переходов (жеруха, стрелолист, поручейник). Погруженные листья могут сменяться плавающими, совершенно отличными от первых (виды сем. нимфейных, плавающий рдест).

8. Выделение слизи особыми железками препятствует выщелачиванию из растений питательных веществ, а также является защитой при временном пересыхании водоемов.

9. Подавляющее большинство высших водных растений - многолетники. Для перезимовывания часть видов целиком опускается на дно водоема, большинство зимует в виде корневищ, клубней или зимующих почек (турионов). Турионы морфологически представляют собой видоизмененные побеги, запасующие к осени питательные вещества, прежде всего крахмал, и погружающиеся на дно водоема. Весной зимующие почки прорастают и всплывают на поверхность (Кокин, 1982).

Макрофиты важная компонента любой водной экосистемы, обладая высокой продуктивностью они способны к аккумуляции из воды и донных отложений различных веществ, в том числе и загрязняющих, что и определило их широкое использование в качестве биоиндикаторов при оценки состояния водной среды, так как они представляют собой средообразующий и первично продуцирующий компонент экосистемы.

Существует множество основных классификаций прибрежно-водных растений, так В. Г. Папченков (1985) в понятии «гидрофиты водоемов» включает не только травянистые, но и древесные растения, способные нормально расти и развиваться в условиях воды. Автор строит классификацию, исходя из морфологических и биологических особенностей растения.

Тип 1. Гидрофиты, или настоящие водные растения: представители этого типа образуют фитоценозы в пределах глубин от 0,5 до 2,5 м.

Группа 1 – гидрофиты, свободно плавающие в толще воды.

Группа 2 – погруженные и укореняющиеся гидрофиты.

Группа 3 – гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды.

Группа 4 – укореняющиеся гидрофиты с плавающими листьями.

Тип 2. Гелиофиты, или воздушно-водные растения: сообщество с доминированием гелофита располагаются преимущественно у берегов до глубины 1,0-1,2 м. наиболее глубоко приникают высокотравные гелофиты. Низкотравные воздушно-водные растения предпочитают глубину до 0,5 м. приземные гелофиты занимают прибрежные отмели.

Группа 5 – высокотравные гелофиты, средняя высота побегов 180-250 см.

Группа 6 – низкотравные гелофиты, средняя высота побегов 60-100 см.

Группа 7 – приземные гелофиты, высота побегов менее 10 см.

Тип 3. Околоводные растения.

Группа 8 – гигрогелофиты, растения этой группы типичны для низких уровней береговой зоны затопления, часто встречаются на прибрежных отмелях при глубине 20-40 см.

Группа 9 – травянистые гигрофиты, занимают средние уровни береговой зоны и часто встречаются в небольших количествах в воде у низких топких берегов.

Воздушно-водные и погруженные растения могут произрастать при больших динамических нагрузках, когда максимальная придонная скорость не в состоянии перемещать грунт. Растения с плавающими листьями способны образовывать фитоценозы на участках, где придонные максимальные скорости течения не превышают 0,2 м/с. Водная растительность лучше развивается на глинистом, хуже – на песчаном дне. Глубина при этом колеблется от менее чем 0,3 до 2 – 3 м. Скорости течения также изменяются от 0,3 – 0,4 до 0,6 – 0,7 м/с. Скорости, выше приведенных, лимитируют развитие водной растительности (Садчиков, Кудряшов, 2005).

1.2 Определение фотосинтеза, продуктивности растений и единицы измерения

Фотосинтез — один из наиболее мощных процессов преобразования солнечной энергии (т. е. энергии термоядерных процессов, протекающих на Солнце), которая высвобождается в результате превращения водорода в гелий (Медведев, 2004):



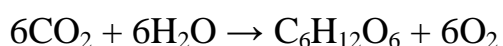
Его можно определить как процесс преобразования электромагнитной энергии в энергию химических связей, сопровождающийся увеличением энергетического потенциала системы. В химическом отношении накопление энергии в процессе фотосинтеза связано с перестройкой химических связей.

Физический смысл фотосинтеза состоит в том, что в этом процессе происходит электронная перестройка молекул. В целом фотосинтез — окислительно-восстановительный процесс, в ходе которого электроны от воды переносятся к пиридин нуклеотидам, где электроны находятся на более высоком энергетическом уровне. Перенос электрона идет против термодинамического потенциала и требует энергии (Ермакова, 2005).

Энергию зеленые растения получают, окисляя углеводы и другие органические вещества в процессе дыхания. Растения сами создают органические вещества из неорганических с помощью световой энергии. Образование органов у растения, их рост тесно связаны с синтезом органических веществ. В период наиболее активного роста суточные приросты сухого вещества на 1 га достигает 100-500 кг. Для этого растения должны ассимилировать от 200 до 500 кг CO₂; 1-2 кг азота; 0,25-0,5 кг фосфора; 2-4 кг калия; 2-4 кг других элементов и испарить до 1000 л воды (Кузнецов, Дмитриева, 2006).

Главное значение фотосинтеза состоит в генерации электронов с высоким энергетическим и восстановительным потенциалом. Фотосинтез находится в центре энергетического и конструктивного обмена и тесно связан со всеми физиологическими функциями растительного организма.

Общее уравнение фотосинтеза (Гольд, Гаевский и др., 2008):



В приведенном уравнении остается неясным, какого происхождения выделяющийся кислород (из CO₂ или из H₂O), во второй половине 19 века и в

начале 20 века считалось, что при фотосинтезе происходит фоторазложение CO_2 с восстановлением углерода с участием воды.

В 1893 г. биохимик А. Н. Бах высказал мысль о том, что ассимиляция CO_2 при фотосинтезе связана с сопряженным окислительно-восстановительным процессом, происходящим за счет водорода и гидроксида воды. Голландский микробиолог К. Б. Ниль также пришел к заключению о первичной фотохимической реакции фотосинтеза. Прямые экспериментальные доказательства того, что кислород при фотосинтезе освобождается именно из воды, были получены в 1941г. в СССР и в США А.П. Виноградовым и Р. В. Тейсом с помощью масс-спектрометра показали, что $^{18}\text{O}:^{16}\text{O}$ в кислороде, выделяющемся при фотосинтезе, соответствует соотношению этих изотопов в воде (Полевой, 1989)

В 1914 г. А. А. Рихтером в России и в 1932 г. Р. Эмерсоном и У. Арнольдом в США была изучена зависимость фотосинтеза от соотношения светового и темнового периодов. Для того чтобы свет мог оказывать влияние на растительный организм и, в частности, быть использованным в процессе фотосинтеза, необходимо его поглощение фоторецепторами-пигментами. Пигменты - это окрашенные вещества, поглощающие свет определенной длины волны. Непоглощенные участки солнечного спектра отражаются, что и обуславливает окраску пигментов. Так, зеленый пигмент хлорофилл поглощает красные и синие лучи, тогда как зеленые лучи в основном отражаются. Видимая часть солнечного спектра включает длины волн от 400 до 700 нм. Вещества, поглощающие весь видимый участок спектра, кажутся черными. Состав пигментов зависит от систематического положения группы организмов. У фотосинтезирующих бактерий и водорослей пигментный состав очень разнообразен (хлорофиллы, бактериохлорофиллы, бактериородопсин, каротиноиды). Их набор и соотношение специфичны для различных групп и во многом зависят от среды обитания организмов. Пигменты фотосинтеза у высших растений значительно менее разнообразны. Они сконцентрированы в

пластидах, можно разделить на три группы: хлорофиллы, ксантофиллы каротиноиды (Якушкина, Бахтенко, 2004).

Основные принципиальные моменты, важные для понимания влияния физических факторов на фотосинтез, можно изобразить в виде схемы (рис 1).

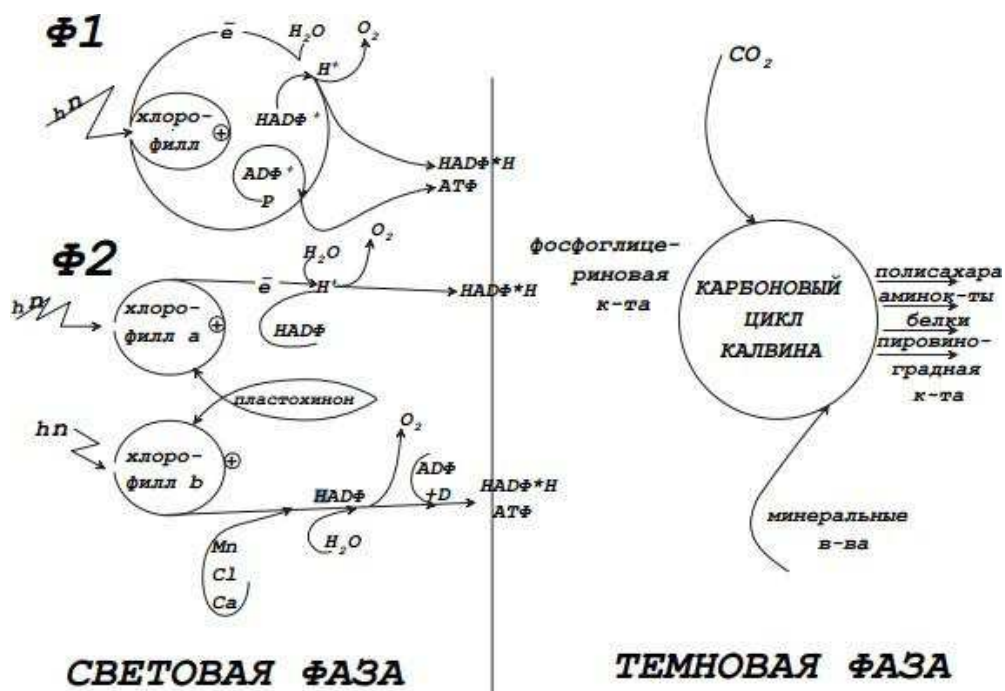
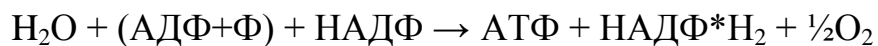


Рисунок 1 - Схема световой и темновой стадии фотосинтеза. Цикл Кальвина (Шеин, 2016)

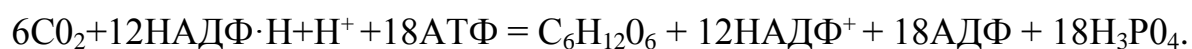
В световую фазу происходит лишь улавливание солнечной энергии хлорофилльными комплексами, запасание ее в АТФ, использование энергии на восстановление НАДФ до НАДФ*Н₂. Поток энергии от возбужденного светом хлорофилла обеспечивается электронами, передающимися по электрон-транспортной цепи ферментов, встроенных в мембраны тилакоидов.

Водород для НАДФ берется из воды, которая под действием солнечного света разлагается на атомы кислорода, протоны водорода и электроны. Этот процесс называется фотолизом. Атомы кислорода из двух молекул воды соединяются с образованием молекулярного кислорода. Уравнение реакции световой фазы фотосинтеза кратко выглядит так:



Таким образом, выделение кислорода происходит в световую фазу фотосинтеза. Количество молекул АТФ, синтезированных из АДФ и фосфорной кислоты, приходящихся на фотолиз одной молекулы воды, может быть различным: одна или две (Лукина, Смирнова 1988).

На второй стадии фотосинтеза, – темновой, – происходит синтез сложных органических веществ (углеводов, белков и др.) из фосфоглицериновой кислоты, минеральных веществ, поступающих из почвы, и CO_2 атмосферы, – так называемый карбоновый цикл Кальвина (рис. 1). Энергия для этого белкового синтеза – это энергия, запасенная в молекулах АТФ и НАДФ·Н, образовавшихся на световой стадии, которые способствуют восстановлению CO_2 до углевода. Подсчитано, что для такого рода восстановления необходимо 3 молекулы АТФ и 2 молекулы НАДФ·Н. Цикл Кальвина, в котором образуются первые трехуглеродные продукты (фосфоглицериновая кислота и др.) - сложный многоступенчатый процесс, который можно выразить общим уравнением:



Из приведенного уравнения видно, что для синтеза одной молекулы глюкозы необходимо окислить 12 молекул НАДФ·Н+Н⁺ (служит источником атомов водорода) и расщепить 18 молекул АТФ (служит источником энергии для синтеза глюкозы). Таким образом, в темновой фазе фотосинтеза энергия макроэргических связей АТФ преобразуется в энергию химических связей органических веществ (Медведев, 2004).

Практическое значение приобрела флуоресценция хлорофилла. Она нашла широкое применение в различных прикладных биологических и биомедицинских исследованиях. Это физическое явление, суть которого

заключается в кратковременном поглощении кванта веществом, способным флуоресцировать с последующей быстрой эмиссией другого кванта, который имеет свойства, отличные от исходного.

Первые эксперименты по изучению флуоресценции хлорофилла связаны с именем Д. Брестера, еще в 1833 г. наблюдавшего красное свечение листьев лавра под воздействием синего света. Термин «флуоресценция» был предложен в 1852 г. Стоксом, чьи исследования положили начало интенсивному изучению этого феномена. В истории изучения феномена флуоресценции хлорофилла исключительно важное значение имели наблюдения Мюллера, показавшего в 1874 г., что интенсивность флуоресценции хлорофилла, входящего в состав живого листа, значительно ниже по своей величине, чем флуоресценция раствора хлорофилла соответствующей концентрации. В дальнейшем эти наблюдения легли в основу понимания явления фотохимического тушения флуоресценции, когда возбужденная молекула, переходя к основному, невозбужденному состоянию, отдает часть своей энергии для осуществления фотосинтетических процессов (Лысенко и др., 2013).

В современном обобщённом представлении последовательная работа фотосистем (ФС) I и II в составе электротранспортной цепи тилакоидов ЭТЦТ обеспечивает линейный (нециклический) перенос электрона от молекул H_2O к НАДФ⁺, в результате чего образуется кислород, НАДФН и создается протонный градиент (ΔpH), необходимый для синтеза АТФ. В свою очередь, АТФ и НАДФН используются далее в темновой фазе фотосинтеза (C_3 путь или цикл Кальвина) для восстановительного синтеза углеводов из CO_2 (Baker, 2008).

Процесс фотосинтеза начинается с первичных фотохимических реакций, которые являются исходным звеном в цепи превращения энергии света. На слабом свете в оптимальных условиях первичные процессы протекают с высокой интенсивностью. Они включают в себя несколько стадий: поглощение энергии света пигментами, миграцию энергии к реакционным центрам

фотосистем, разделение зарядов, после чего активизируется процесс переноса электронов по ЭТЦТ. Для эффективного поглощения и миграции энергии света молекулы пигментов собраны в антенны и находятся в виде пигмент-белковых комплексов. В результате взаимодействия с белками хлорофилл меняет свои оптические свойства, что позволяет получить в составе антенны набор его спектральных форм, спектры поглощения которых перекрывают друг друга. Пигменты реакционных центров функционально тесно связаны с акцептором и донором электронов, что обеспечивает непрерывный отток электронов по ЭТЦ и восстановление пигмента реакционного центра (Рубин, 2003). Донором электронов в этом процессе служит вода, окисляемая до O_2 ферментативным комплексом, локализованным в мембране тилакоида сопряжено с ФС II и содержащим четыре атома Mn (Renger, 2006). Путь нециклического электронного транспорта от воды к НАДФ⁺ (Z-схема) наглядно иллюстрируется схемой (рис. 2).

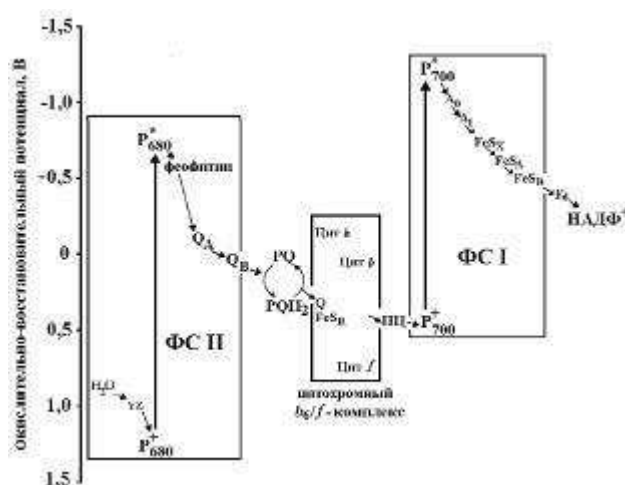


Рисунок 2 - Нециклический транспорт электрона в мембране тилакоидов (Лысенко, 2013)

Процессом дезактивации возбужденных состояний пигментов является флуоресценция хлорофилла а. Схема первичных процессов фотосинтеза в ФС I

и II (рис. 2) говорит о том, что существует обратное соотношение между уровнем флуоресценции и интенсивностью фотохимических реакций (Лысенко, 2013).

Исходный (фоновый) уровень флуоресценции (F_0) определяется флуоресценцией хлорофилла в условиях, когда все РЦ находятся в «открытом» рабочем состоянии и способны тушить флуоресценцию антенны, Исходному уровню соответствует минимальный квантовый выход флуоресценции (FF_0). К величине, равной разнице между общей максимальной флуоресценцией и ее исходным (фоновым) уровнем применяют термин «вариабельная флуоресценция»:

$$(F_v = F_m - F_0).$$

Соотношение F_v/F_m нашло широкое распространение в качестве показателя функционального состояния фотосинтетической системы интактных зелёных тканей растений (Duysens, 1961).

Основной вклад во флуоресценцию хлорофилла при комнатной температуре (как F_m , так и F_0) вносит фотосистема II. F_0 представляет собой компонент, генерируемый при слабом актиничном освещении или же генерируемый в качестве быстрой реакции на любое актиничное освещение, развивающейся до того, как запускаются первичные фотохимические процессы (Лысенко и др. 2013).

Исследование процесса фотосинтеза у высших водных растений в лабораторных условиях манометрическим методом с помощью аппарата Варбурга показало, что его интенсивность у разных видов растений в зависимости от их биологических особенностей различна (табл. 1)

Таблица 1 - Интенсивность фотосинтеза высших водных растений (Медведев, 2004)

Растение	Фотосинтез, мл O ₂ /г сырой массы * ч
Гелофиты	
Тростник обыкновенный	1,47 – 1,62
Рогоз узколистный	1,35 – 1,48
Плейстофиты	
Многокоренник обыкновенный	1,17 – 1,23
Водокрас обыкновенный	1,00 – 1,19
Гидатофиты	
Рдест пронзеннолистный	0,90 – 1,07
Элодея канадская	0,53 – 0,72
Роголистник погруженный	0,48 – 0,54
Уруть колосистая	0,62 – 0,75

У гидатофитов она ниже, чем у гело- и плейстофитов. Вместе с тем, абсолютная величина интенсивности этого процессе колеблется в широких пределах и зависит от ряда внутренних и внешних факторов — возраста ассимилирующего органа и растения в целом, времени суток или вегетационного сезона, условий освещения, водоснабжения, минерального питания, концентрации CO₂, pH, температуры. Поскольку фотосинтез у высших водных растений осуществляется и в воздушной, и в водной средах, то комплекс основных факторов, лимитирующих или регулирующих этот процесс у гелофитов, плейстофитов и гидрофитов, «специфичен» (Лукина, Смирнова 1988).

Фотосинтез является основным процессом дающим первичную продукцию и биомассу растений в экосистеме. Первичная продукция (primary production) — количество органического вещества, вносимого автотрофами в биогеоценоз на определённой площади за определённый отрезок времени (Распопов, 2005). Другими словами это скорость, с которой оно создается, в том числе – скорость, с которой продуценты усваивают энергию солнца в процессе фотосинтеза или создают органические вещества в процессах

хемосинтеза. Новообразованное органическое вещество (первичная продукция) в водных экосистемах в дальнейшем трансформируется в биотических процессах (Алимов 1989).

Говоря о первичной продукции, нужно выделять валовую первичную продукцию (ВПП) и чистую первичную продукцию (ЧПП). Валовая первичная продукция – общая скорость фотосинтеза, все создание органического вещества, в том числе и того, которое используется самими растениями на поддержание их существования (на обмен, на дыхание). Чистая первичная продуктивность - скорость накопления органического вещества в растительных тканях за вычетом того - органического вещества, которое использовалось при дыхании растений за изучаемый период. Эту величину называют также «наблюдаемым фотосинтезом» или «чистой ассимиляцией». На практике, чтобы оценить валовую - продукцию, данные по дыханию складывают с данными, полученными, при измерении «наблюдаемого» фотосинтеза. Чистая продуктивность сообщества - скорость накопления органического вещества, не потребленного гетеротрофами (т. е. чистая первичная продукция минус потребление гетеротрофами) за учетный период, обычно за вегетационный период или за год (Одум, 1986).

Прирост массы консументов называют вторичной продукцией, но ее источник – первичная продукция (Зилов, 2008). Известно, что передача вещества и энергии от первичных продуцентов к организмам с более высоким трофическим уровнем является одним из ключевых пунктов экологических исследований.

Первичную продукцию макрофитов можно оценить по биомассе растений. Биомасса растений (W - сухой вес, г) в данный момент времени живых наземных и подземных частей растений, приходящийся на единицу площади поверхности почвы. Продукция макрофитов - это биомасса или вес органического вещества, ассимилированного сообществом или одним видом на единицу площади земли в единицу времени (Катанская, 1981). Максимальная

биомасса макрофитов в водоемах умеренной зоны непосредственно связана с их кумулятивной продукцией за вегетационный сезон, а также за год. Продукция макрофитов за вегетационный сезон или год обычно принимается равной их максимальной биомассе, соответствующей фитомассе в период плодоношения.

Продукция макрофитов может быть определена по скорости фотосинтеза. Фотосинтез макрофитов исследуется только в лабораторных экспериментах. В темные и светлые сосуды помещаются отдельные растения или их части и, так же как в случае планктона, определяется скорость их фотосинтеза с применением кислородной или радиоуглеродной модификаций. Однако следует помнить, что в замкнутых сосудах, в которые помещаются в экспериментах макрофиты, на скорость их фотосинтеза, в отличие от фитопланктона, влияют такие факторы, как диффузия кислорода или диоксида углерода из воздуха и межклеточных пространств, а также движение воды. Скорость фотосинтеза у макрофитов в значительной степени зависит от скорости циркуляции воды и турбулентности. Поэтому было предложено учитывать влияние этих факторов на скорость фотосинтеза (N_s), используя равенство:

$$N_s = (k \sqrt{v}) + N_o,$$

где v — линейная скорость движения воды, N_o — специфическая скорость фотосинтеза при $v = 0$, k — коэффициент (Алимов, 1989).

Большинство выполненных измерений фотосинтеза у макрофитов в условиях эксперимента показало, что максимальная скорость их фотосинтеза составляет от 6 до 40 мгО/г сухой массы за 1 ч. Эти значения следует рассматривать, скорее всего, как низкие. В удобренных водах в течение периода быстрого роста растений средняя скорость чистого фотосинтеза обычно находится в пределах от 2 до 10 г сырой массы органического вещества на 1 м² за сутки, или от 3 до 15 гО₂/(м²*сут.) в расчете на зону водоема,

занимаемую макрофитами. Годовая продукция макрофитов для умеренной зоны обычно рассчитывается из максимальной за сезон биомассы и средней скорости фотосинтеза и, чаще всего, составляет примерно $1300 \text{ гО}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$, причем не превышает даже в теплых водах $2000 \text{ гО}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$ (Алимов, 1989).

Продукция фотосинтезирующих организмов, то есть первичная продукция, может быть выражена двумя способами (Робертс и др., 1989). Истинная первичная продукция P_g - это общее количество, а P_n - общее количество ассимилированного органического вещества за вычетом потерь на дыхание (R):

$$P_n = P_g - R,$$

то есть общая продукция, которая доступна для использования в качестве пищи на других уровнях ценоза или остается в виде запасенной химической энергии (Робертс и др., 1989).

Продукция измеряется в единицах массы на единицу площади почвы в единицу времени. В системе SI время должно быть выражено в секундах, но использование таких единиц, как сутки и год, в данном контексте более уместно. Площадь обычно выражают в квадратных метрах (м^2), но для сельскохозяйственных оценок расчет на гектар (равный 10^4 м^2):

$$1 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1} = 10 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1} = 0,01 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$$

Биомассу, которую измеряют как массу на единицу площади, выражают аналогично в граммах на квадратный метр ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$), килограммах на гектар ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$) или тоннах на гектар ($\text{т} \cdot \text{га}^{-1}$) (Алимов, 1979).

1.3 Первичная продукция высшей водной растительности в различных водоемах

Изучение первичной продукции высших водных растений актуально и им занимаются в различных частях нашей страны. Стоит рассказать о некоторых, например, в озере Минзелинское, находящемся на юге Западной Сибири, наибольшее значение валовой первичной продукции отмечалось у тростника обыкновенного, осоки носиковой и рогоза широколиственного достигавшего значения 1392 г/м^2 в год у всех трех видов, наименьшее - у гидриллы мутовчатой - 144 г/м^2 в год. В расположенном рядом озере Иткуль, можно проследить уменьшение продуктивности растений в ряде тростник обыкновенный ($864 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$) - рдест гребенчатый ($28,8 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$) - рдест пронзённолистный ($19,2 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$) (Зарубина, 2013).

Баренцево море справедливо считается самым продуктивным среди шельфовых морей Арктики. Суммарная первичная продукция Баренцева моря, вычисленная по спутниковым наблюдениям и средним величинам первичной продукции для выделенных диапазонов содержания хлорофилла в поверхностных водах арктических морей (для периода апрель-сентябрь), равна $38.4 \text{ млн тС}_{\text{орг}}/\text{год}$. Результаты расчетов, произведенных для всех экологических групп первичных продуцентов, показали, что альгоценозы прибрежной части Баренцева моря, состоящие в основном из крупных зеленых и бурых водорослей, которые тоже относятся к макрофитам, продуцируют $9.25 \text{ млн тС}_{\text{орг}} \cdot \text{год}$. В пелагиали в основном продуцирует фитопланктон – $60.4 \text{ млн тС}_{\text{орг}} \cdot \text{год}$, а подо льдом – $10.7 \text{ млн тС}_{\text{орг}} \cdot \text{год}$. Всего же суммарная годовая продукция Баренцева моря составляет чуть более $80 \text{ млн тС}_{\text{орг}} \cdot \text{год}$ (Макаревич, 2012).

В Новосибирском водохранилище, имеющем относительно большую площадь акватории (1089 км^2), более 30% которой составляют мелководья с глубинами до 5 м, высшая водная растительность массово развивается лишь в заливах и на заостровных участках Крутихинского и Ирменского мелководий.

Продукция рдеста блестящего в 2007-2008 гг. составила 96-220,8 г/м²·год (в органическом веществе 81,6-187,7 г/м²·год). В 2011 г. произошла смена доминантов и вместо сообществ рдеста блестящего на мелководье доминировали рдесты пронзеннолистный и гребенчатый, продукция которых составила 363,2 и 182,4 г/м²·год (в органическом веществе 308,8 и 155 г/м²·год соответственно) (Зарубина, Киприянова, 2013).

В оз. Ойское высокие значения ВПП установлены для осоки вздутой (1046,7 ± 385,45 г/м²) и ежеголовника северного (523,7 ± 63,98 г/м²). Продукция этих видов, выраженная в углеродных единицах (446,8 ± 164,54 гС/м² и 2186,8 ± 267,18 гС/м²). Для рдеста пронзеннолистного значение органического вещества в форме углерода 27,6 ± 11,34 гС/м² (Иванова и др., 2014).

Бессточное озеро Большие Тороки в Каргатском районе Новосибирской области относится к олиготрофному типу водоемов. Для этого озера характерен массивно-зарослевый тип зарастания, где растительность занимала до 75% акватории. В прибрежной зоне доминировали воздушно-водные растения такие как, тростник (*Ph. australis*) рогоз широколистный (*T. latifolia*), различные виды осок, на акватории - уруть сибирская (*Myriophyllum sibiricum* Ком.), рдест гребенчатый (*P. pectinatus*). Величина органического вещества, создаваемого макрофитами на озере, составляла для погруженных сообществах 32,6 - 391,7 г·м⁻² год⁻¹, для гелофитов – 1519,1 г·м⁻² год⁻¹ (Зарубина, 2013).

Таким образом, установлено, что виды разных растений продуцируют разную ВПП, поэтому необходимо изучать не только ВПП у разных видов, но и связь их с окружающей средой.

1.4 Влияние аквакультуры на макрофиты

Растительные организмы существуют в постоянном взаимодействии с окружающей средой. При сравнительно стабильном объеме производства промышленного рыболовства с конца 1980-х годов на аквакультуру пришелся весь впечатляющий прирост поставок рыбы для употребления в пищу людьми

(рис. 3). Если в 1974 году аквакультура дала лишь 7 % рыбы для употребления в пищу людьми, то в 1994 году эта доля выросла до 26 %, а в 2014 – до 39 %. Основная роль в обеспечении этого прироста принадлежит Китаю, на который приходится более 60 % мирового объема производства аквакультуры.



Рисунок 3 - Мировой объем продукции промышленного рыболовства и аквакультуры (<http://www.fao.org/3/a-i5555r.pdf>)



Рисунок 4 - Мировое использование и предложение рыб (<http://www.fao.org/3/a-i5555r.pdf>)

Однако и в остальной части мира (за исключением Китая) доля аквакультуры в общем объеме поставок рыбы для употребления в пищу людьми после 1995 года выросла более чем в два раза. Темпы роста мировых поставок рыбы для употребления в пищу людьми опережали темпы прироста численности населения за последние пять десятилетий – в среднем они ежегодно росли на 3,2 % за 1961–2013 годы, вдвое быстрее, чем рост населения, что привело к росту среднедушевого потребления (рис. 4) (ФАО, 2016).

Видимое потребление рыбы на душу населения в мире выросло с 9,9 кг в среднем в 1960-е годы до 14,4 кг в 1990-е годы и 19,7 кг в 2013 году. Предварительные оценки за 2014 и 2015 годы говорят о том, что эта цифра превысит 20 кг. Помимо роста производства, увеличению потребления способствовали такие факторы, как сокращение отходов, более эффективное использование, улучшение каналов сбыта и растущий спрос, связанный с ростом народонаселения, доходов и урбанизации. Международная торговля также сыграла здесь важную роль, обеспечив более широкий выбор для потребителей (ФАО, 2016).

По данным ФАО, в 2002 г. общий мировой вылов всех водных организмов, включая аквакультуру, составил 146 млн. тонн, в том числе промысел - 94,6 млн. тонн и аквакультура – 51,4 млн. тонн. Если объем промысла сохраняется в последние годы практически на одном уровне, то по сравнению с 1990 года объем продукции аквакультуры увеличился на 35 млн. тонн (ФАО, 2016).

Важным преимуществом рыбоводства перед другими отраслями сельского хозяйства является высокая плодовитость рыб. Если плодовитость крупных сельскохозяйственных животных исчисляется единицами, а мелких (птицы) десятками или сотнями единиц, то количество икры, ежегодно продуцируемой разными видами рыб, составляет от нескольких тысяч (форель) до нескольких сотен тысяч и даже миллионов штук (карповые). Так, от одной самки карпа получают 500-600 тыс. и более икринок, из которых уже на

следующий год можно получить не менее 60 т. товарной рыбы (Bannister et al., 2016).

Аквакультура имеет два основных направления. Первое – товарная аквакультура, у нас это товарное пресноводное рыбоводство. И второе – искусственное воспроизводство ценных видов рыб и выпуск молоди в природную среду обитания (Поляков и др., 2016).

Садковые рыбные хозяйства могут становиться одним из факторов формирования гидрохимического и гидробиологического режимов водоемов-охладителей. Тем не менее, сельскохозяйственные отходы в виде избыточного корма для рыб и экскрементов рыб, богатых органическими веществами, попадают в толщу воды с последующим накоплением в донных отложениях. Органические вещества из рыбных кормов богаты такими веществами, как азот и фосфор, которые выделяются в виде частиц и растворенных форм и экскременты рыбы, в то время как растворенные отходы поступают из экскрементов рыбы (Egessa et al., 2018).

Кроме того, химические отходы также попадают в водную среду через компоненты в корме, из строительных материалов, противообрастающих агентов, дезинфицирующих средств и химиотерапевтических средств. Обнаружено, что аквакультура влияет на бентическую среду в большей степени, чем на толщу воды, что вызвано накоплением твердых частиц. Основными факторами изменений продукционно-деструкционных процессов в водоемах-охладителях при функционировании садковых рыбных хозяйств являются повышенные температуры воды в районах расположения садков и внос с отходами рыбоводства аллохтонного органического вещества. Кроме того, происходящие в таких отложениях процессы, в частности потребление ими кислорода, могут значительно ухудшать условия выращивания рыбы в садках, так как при низком содержании кислорода в воде наблюдаются повышенные заболеваемость и отход рыбы, а также и ухудшение ее роста (Bannister et al., 2016).

Накопление органического вещества в отложениях увеличивает поглощение осадка кислородом за счет увеличения метаболизма отложений аэробными бактериями, вызывающими аноксические условия в отложениях. Изменения в отложениях химия из-за органической нагрузки вызывает изменения в структуре бентического сообщества. Кроме того, изменения в естественных сезонных циклах пополнения и гибели макрофауны влияют на численность и биомассу видов, которые должны учитываться для воздействия органического обогащения на бентическую фауну. Воздействие, оказываемое на донную фауну, варьируется в зависимости от особенностей участка, включая гидрографические условия, топографию дна и географию рассматриваемого района.

В ненарушенных местообитаниях наблюдается высокое видовое разнообразие с небольшим количеством доминирующих видов и относительно небольшим числом особей, представляющих каждый вид. Однако органическая нагрузка на осадок приводит к уменьшению видового разнообразия и увеличению численности условно-патогенных видов. Если уровень органического загрязнения станет очень сильным, исчезнут даже условно-патогенные виды, так что в экстремальных условиях не будет присутствовать и макроорганизмы. Растворенные отходы (то есть неорганические питательные вещества) способствуют первичной продукции, увеличению биомассы фитопланктона и снижению прозрачности воды, что негативно влияет на бентосную растительность. Ожидается, что это воздействие на окружающую среду будет меньше на морских участках из-за большего рассеивания отходов и меньшего взаимодействия с прибрежной флорой и фауной (Maar et al., 2018).

В связи с вышеупомянутыми вероятными последствиями, полученными от разведения рыбы в садках для донной фауны, важно, чтобы проекты интенсивной садковой аквакультуры не наносили вреда окружающей среде. Аквакультурная деятельность включает в себя разнообразные ресурсы включая навоз, удобрения, отходы, корм и комбинацию всего этого. В течение

определенного периода в экосистеме теряется большое количество питательных веществ. Большинство питательных веществ из этих потерь распределяются в воде. Растворенные отходы (то есть неорганические питательные вещества) способствуют, как указывалось выше, интенсивному развитию фитопланктона (Brigolin et al., 2014).

Быстрое расширение аквакультуры вызвало общую озабоченность по поводу увеличения количества твердых и растворенных питательных веществ, выделяемых в водную среду. Рыбоводство выпускает отходы углерода (C), азота (N) и фосфора (P). Растворенные неорганические N (DIN - dissolved inorganic N) (то есть NH_3^+) и P (DIP - dissolved inorganic P) (то есть PO_4^{3-}) высвобождаются в результате выделения, а неорганический C в виде CO_2 выделяется при дыхании. Растворенные органические C (DOC - dissolved organic C), N (DON - dissolved organic N) и P (DOP - dissolved organic P) соответственно, образуются в результате растворения частиц органических фракций. Неорганические питательные вещества, такие как растворенный неорганический N (DIN) и растворенный неорганический P (DIP) (рис.5), легко доступны для фитопланктона и макроводорослей, но может пройти несколько дней, прежде чем биомасса фитопланктона ответит на это увеличением. Крупные фекальные частицы и не съеденный корм быстро оседают, накапливаются в отложениях дна, где могут потребляться животными, поедающими детрит. Мелкие частицы отходов могут оставаться во взвешенном состоянии и затем потребляться зоопланктоном. DON (органические частицы N) и DOP (органические частицы P) растворяются из частиц корма и фекалий и могут представлять собой небольшие N- и P-содержащие молекулярные частицы, такие как, например, аминокислоты и нуклеотиды, но в основном содержат сложные растворенные химические соединения (Wang et al., 2012).

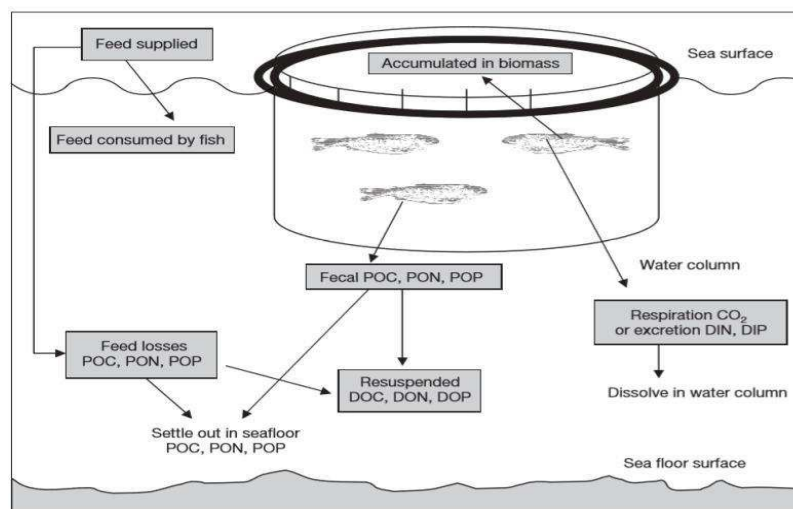


Рисунок 5 – Поток и судьба питательных компонентов из садковой системы лосося. Растворенный неорганический азот и фосфор (DIN и DIP соответственно) выделяются при выделении, а неорганический углерод (CO₂) - при дыхании. Органические частицы С, N и Р (POC, PON и POP соответственно) выделяются при дефекации и потере корма. Растворенные органические С, N и Р (DOC, DON и DOP, соответственно) ресуспендируют от фекалий и частиц корма (Wang et al., 2012)

Эти различные питательные компоненты могут оказывать влияние на различные части водной экосистемы. Крупные фекальные частицы и не съеденный корм быстро оседают и могут накапливаться в отложениях на дне, где они могут потребляться животными, поедающими детрит. В последнее время садковые рыбные хозяйства становятся одним из факторов формирования гидрохимического и гидробиологического режимов водоемов-охладителей. Особенно неясно как будут изменяться экосистемы олиготрофной реки, например, реки Енисей, под влиянием садковой аквакультуры. В частности, планируется проследить изменения продуктивности макрофитов на разных участках протоки реки.

Глава 2 Район и методы исследования

2.1 Метод отбора проб макрофитов и определение первичной продукции по биомассе

Гидробиологический анализ считается одним из важных элементов контроля загрязнения вод и донных отложений. Позволяет оценить: качество поверхностных вод как среды обитания, определить трофические свойства воды, установить изменение водных биоценозов в условиях загрязнения природной среды и многое другое (Методы гидробиологического анализа..., 1983).

Макрофиты - растения сравнительно больших размеров, главным образом, высшие водные растения. Определение фитомассы производили на учетных площадках с помощью рамки площадью 30*30 см. Учетная площадка, отграниченная рамой, закладывается в фитоценозе. С нее срезаются у поверхности грунта все растения, в трех повторностях. Собранную фитомассу промывали в проточной воде, упаковывали в полиэтиленовые мешки и привозили в лабораторию, где растения сортировали по видам (Белявская, 1975; Катанская, 1981).

Перед взвешиванием растения очищали от оставшейся грязи и посторонних примесей. После разборки укос в целом, составляющие его группы и виды растений, взвешивали в сыром виде с точностью до 0,05 г. Массу укоса и дату взвешивания записывали в журнал. После этого растения сушили в сушильном шкафу WOF-50 при температуре 105°C. Взвешивание сухой массы проводили после полного высыхания растений с точностью 0,01 г на весах Mettler Toledo.

Для расчета первичной продукции надземных органов отдельных видов макрофитов (P_1 , г/м²; кг/м²) по их максимальной надземной абсолютно-сухой фитомассе использовали следующие формулы (Куянцева и др., 2008):

$$P_1 = K_p V_{вс},$$

где K_p - поправочные коэффициенты для расчета органического вещества, учитывающие особенности экологических групп водных и прибрежно-водных макрофитов: для высокотравных гелофитов он равен 1,2; погруженных гидрофит – 2,5; ($V_{вс}$, г) – надземная абсолютно сухая фитомасса макрофитов.

Биомасса водной растительности выражается в единицах веса на единицу площади ($г/м^2$, $кг/м^2$, $ц/га$). Зная площади отдельных ассоциаций и их биомассу, можно рассчитать запас растительной массы на весь водоем. Для получения сопоставимых результатов биомассу растений переводят в единицы органического вещества или углерода с тем, чтобы можно было перейти к выражению ее в энергетических величинах (в международной системе СИ 1 кал=4.19 Дж, а 1 Дж=0.24кал). Один грамм сухого вещества соответствует примерно 0.4 г углерода (С). Калорийность водных растений, вычисленная по углероду, составляет 4.3-4.8 ккал/г С (Алимов, 1989).

2.2 Определение потенциальной валовой первичной продукции макрофитов РАМ флуоресценцией

Флуоресценцию хлорофилла и валовую первичную продукцию произведенную за час макрофитами определяли методом РАМ (pulse amplitude modulation), на флуориметре JUNIOR-PAM (WALZ, Германия) позволяющем определить основные физиологические характеристики. При этом центр ФС2 играет важную роль в регуляции выхода флуоресценции хлорофилла а, фотохимические процессы это единственные регуляторы флуоресценции.

Наиболее информативными являются методы, основанные на регистрации светоиндуцированных изменений (переходов) флуоресценции.

РАМ флуориметр – это устройство которое воспринимает флуоресценцию хлорофилла от модулированного синего возбуждающего света предельно низкой интенсивности (менее 0,1 Вт/м²). Дополнительный мощный

импульс света (~ 1 с), действующий самостоятельно или в сочетании с фотосинтетически активным светом различной интенсивности, вызывают изменение модулированной флуоресценции через состояние первичного акцептора Q_a и трансмембранный градиент протонов. Собственная флуоресценция от насыщающего импульса и от актиничного света не регистрируются (Современные аппаратура и методы исследования..., 2012).

Параметры, необходимые для расчета валовой первичной продукции, определяли по световой кривой «rapid light curve» фотосинтетического транспорта электронов (ETR) (Genty, 1989). Световая кривая содержала 12 точек (возбуждающий свет от 0 до 700 мкмоль квантов \times м $^{-2}\times$ с $^{-1}$, время действия каждой интенсивности – 30 с). ETR (мкмоль $\bar{e}\times$ м $^{-2}\times$ с $^{-1}$) рассчитывали по формуле:

$$ETR = Y(II) \times I_{PAR} \times ETR_{factor} \times 0,5 ,$$

где $Y(II)$ – квантовая эффективность реакционного центра ФС2, определяемая как $Y(II) = (F'_m - F') / F'_m$ (20); F'_m - максимальный уровень флуоресценции в момент действия насыщающего светового импульса; F' - уровень флуоресценции в момент, предшествующий световому импульсу; I_{PAR} – плотность светового потока в области ФАР, выраженная в мкмоль квантов \times м $^{-2}\times$ с $^{-1}$; ETR_{factor} – определяет долю квантов возбуждающего света, поглощенную пигментами листа (или водорослей) ; 0,5 – множитель, определяет часть поглощенных листом (или водорослями) квантов света, участвующих в возбуждении реакционного центра ФС2; ETR_{factor} определяли на основе концентрации хлорофиллов a и b (мг \times м $^{-2}$) в листьях макрофитов (или в клетках водорослей) и удельного показателя поглощения (k_{680}) хлорофиллов a и b в клетках в области красного максимума хлорофилла a ($k_{680}a=0,0065$ м $^{-2}\times$ мг, $k_{680}b=0,0009$ м $^{-2}\times$ мг).

Экспериментальную световую кривую аппроксимировали на основе уравнения, предложенного в работе (Platt, 1980), которое учитывает возможный эффект фотоингибирования:

$$ETR = ETR_{mPot} \times \left(1 - \exp\left(-\frac{\alpha \cdot I_{PAR}}{ETR_{mPot}}\right)\right) \times \exp\left(-\frac{\beta \cdot I_{PAR}}{ETR_{mPot}}\right),$$

где α - угол наклона световой кривой на участке от 0 до 20 мкмоль квантов \times м⁻² \times с⁻¹; β - угол наклона световой кривой на начальном участке спада, характеризующий фотоингибирование; ETR_{mPot} – потенциальная максимальная скорость транспорта электронов; I_{PAR} - плотность светового потока в области ФАР. Регрессионный анализ проводили только в отношении световых кривых транспорта электронов, у которых отличный от нуля фотосинтез проявлялся, по крайней мере, при четырех уровнях действующего света.

Критериями достигнутого в ходе регрессионного анализа соответствия между экспериментальной (ETR_{ex}) и модельной световой (ETR_{mod}) кривой были: коэффициент линейной регрессии $k=1,00\pm 0,01$ ($ETR_{ex}=k\times ETR_{mod}$) и корреляционное отношение $r^2 > 0,9$.

Максимальную скорость фотосинтетического транспорта электронов (ETR_{max}) определяли по модельной световой кривой (рис.6) нижний предел насыщающей радиации (I_k , мкмоль квантов \times м⁻² \times с⁻¹) определяли как

$$I_k = ETR_{max}/\alpha;$$

коэффициент фотоингибирования (King) – как $King = ETR_{mPot} / ETR_{max}$.

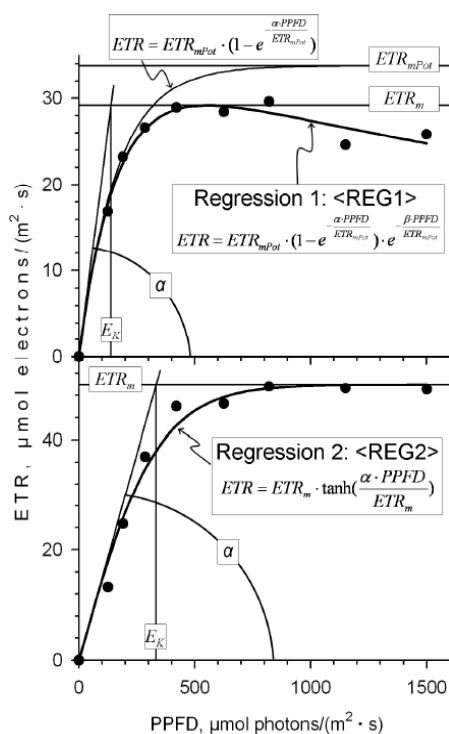


Рисунок 6 – Модель световой кривой (Современные аппаратура и методы исследования биологических систем, 2011)

Далее рассчитывали потенциальную валовую первичную продукцию (ПВП) каждого вида растений с учетом их ETR_{max} :

$$ВПП = ETR_{max} \times (3600/4) \times 32 \times 10^{-3}, \text{ гO}_2/\text{час м}^2,$$

где коэффициенты: 3600 – это час, выраженный в секундах, 4- фотоны, необходимые для образования 1 моля кислорода, 32 – молекулярная масса кислорода (Platt, 1980).

2.3 Спектрофотометрический анализ хлорофилла

Спектрофотометрия – это метод исследования и анализа веществ, основанный на измерении спектров поглощения в оптической области электромагнитного излучения (Lichtenthaler, 1983).

Спектрофотометр «Спекол-3000» представляет из себя прибор, предназначенный для измерения отношений двух потоков оптического излучения, один из которых- поток, падающий на исследуемый образец, другой- поток, испытавший то или иное взаимодействие с образцом.

Для проведения анализа необходимо заполнить контрольную кювету спиртом, а три последующие, заранее приготовленным спиртовым экстрактом хлорофилла. Спектрофотометрический детектор обеспечивает измерение оптической плотности раствора, вытекающего из колонки и проходящего через проточную фотометрическую кювету, при длинах волн света равных 470, 649, 666 и 720 нм.

Для получения экстракта хлорофилла из листьев макрофитов берется образец листа определенной площади и растирается в фарфоровой ступке при помощи пестика с добавлением толченого стекла до получения единой массы, затем добавляется 5-8 мл 96% спирта. Пробы хлорофилла выдерживаются 20 минут в водяной бане с температурой 60°C для лучшей экстракции пигментов, а затем в холодильнике при температуре 4°C около суток, для полной экстракции. Затем экстракты измеряются на спектрофотометре. Расчеты содержания хлорофиллов и каротиноидов проводят по следующим формулам (Lichtenthaler, 1983):

$$C(\text{хлА}) = 13,7 * (D(665\text{нм}) - D(720\text{нм})) - 5,76 * D(649\text{нм}) - D(720\text{нм})$$

$$C(\text{хлБ}) = 25,8 * (D(649\text{нм}) - D(720\text{нм})) - 7,6 * (D(665\text{нм}) - D(720\text{нм}))$$

$$C(\text{кар}) = (D(470\text{нм}) - D(720\text{нм})) - 0,001666 * (\text{хлА} - 0,03315 * \text{хлБ}) / 0,21$$

В пересчете на площадь листа использовались следующие формулы:

$$\text{хлА} = C(\text{хлА}) * V_{\text{мл}} / 1000 / S_{\text{дм}^2} * 100, \text{ мкг/дм}^2$$

$$\text{хлБ} = C(\text{хлБ}) * V_{\text{мл}} / 1000 / S_{\text{дм}^2} * 100, \text{ мкг/дм}^2$$

$$\text{кар} = C(\text{кар}) * V_{\text{мл}} / 1000 / S_{\text{дм}^2} * 100, \text{ мкг/дм}^2$$

где V-объем экстракта, мл; S- используемая площадь листа, дм^2 .

Статистическая обработка данных выполнялась с использованием программы Microsoft Excel 2013 для Windows, рассчитаны среднее арифметическое и его ошибка. Для определения статистически значимых различий между средними для двух независимых групп использовался t-критерий Стьюдента, уровень достоверности $<0,05$.

2.4 Характеристика исследуемого водоема

Река Енисей – одна из великих рек мира и крупнейшая водная артерия Сибири, на которой построены высоконапорные плотины и крупные водохранилища, при этом в районе г. Красноярска река характеризуется высокой скоростью течения (до 2 м/с), наличием открытой воды в реке в течение всего года, низкими температурами (2-14 °С) и олиготрофностью. На реке много островов, самый крупный в черте города - остров Отдыха, через него проходит мост, соединяющий левый и правый берег реки. Между правым берегом и островом Отдыха располагается Абаканская протока, служащая местом рекреации для горожан. Верхняя часть протоки перекрыта дамбой, обеспечивающей частичный пропуск воды через гидротехнические сооружения; в саму протоку отведен выпуск теплых вод от ТЭЦ-2. В августе 2016 года участок акватории Абаканской протоки был арендован под садковое хозяйство, где содержится взрослая рыба на продажу (рис.7).

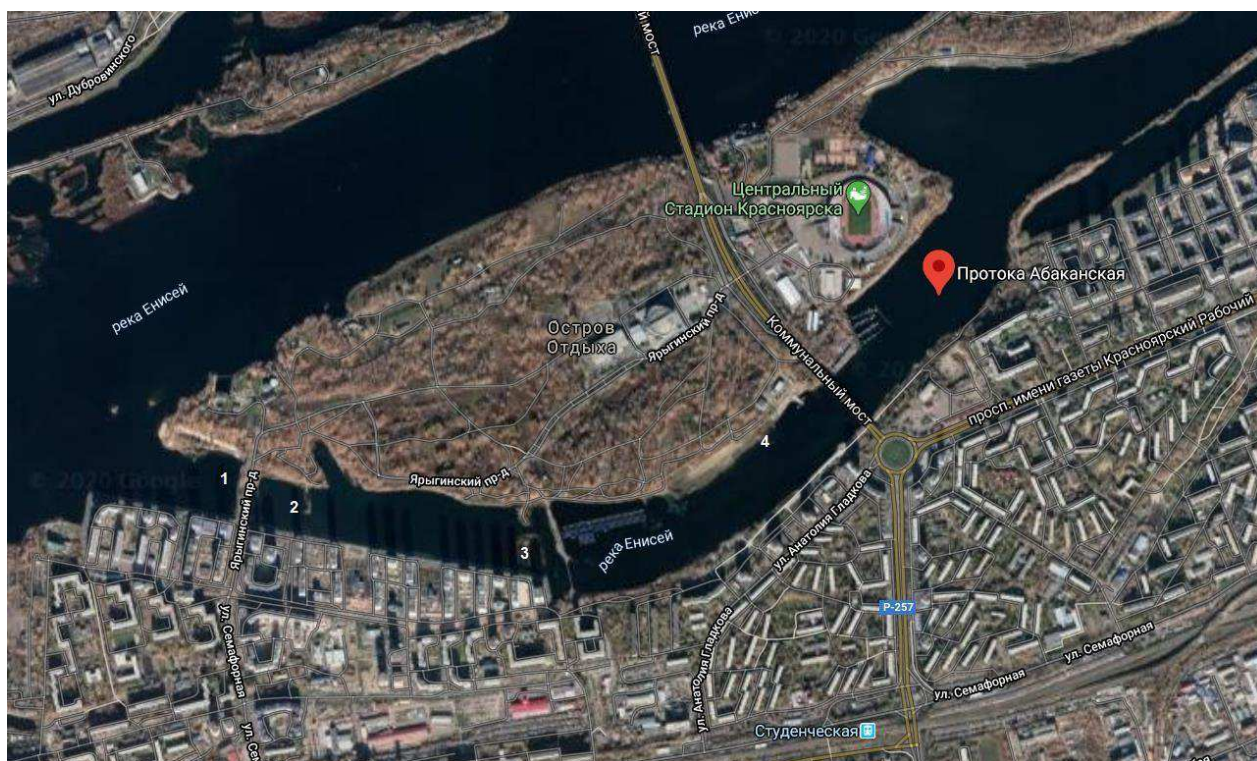


Рисунок 7 – Карта участка Абаканской протоки (широта: 55.989 долгота: 92.910)

Отбор проб макрофитов и воды реки Енисей (участок Абаканской протоки) проводили с 4 станций:

станция 1 - вход или условно фоновая станция, располагается на реке Енисей в начале Абаканской протоки, – 50 м выше дамбы, перекрывшей протоку, высшей водной растительности практически нет;

станция 2 – расположена на 200 м ниже по течению за дамбой, где расположена искусственная насыпь, защищающая проходящие по дну дюкеры, и отражает изменения, происходящие в экосистеме при зарегулировании стока, макрофиты распалагаются на глубине и не всплывают;

станция 3 – расположена по течению ниже станции 2 в районе выброса теплых вод с ТЭЦ 2, также имеющая искусственную насыпь, с другой стороны которой расположено садковое хозяйство, макрофиты присутствуют;

станция 4 - выход или экспериментальный участок, расположена дальше по течению, около 500 м ниже садкового хозяйства, в районе городского пляжа, сообщества макрофитов развиты хорошо.

В течение двух лет (2018-2019 гг.), были собраны различные данные об исследуемом водоеме. Основные характеристики, такие как температура, рН и кислород значительно изменялись в течение двух вегетационных периодов (табл. 2). Пределы колебаний температуры воды в 2019 году отмечены несколько выше, чем в 2018, так, к примеру, в июле 2018 года температура по станциям варьирует от 10-19,4°C, а в 2019 от 12,9-22,3°C. Немаловажным является и то, что максимальная температура за оба периода зафиксирована на 3 и 4 станции.

Таблица 2 – Основные гидрофизические и гидрохимические характеристики Абаканской протоки, май-август 2018-2019гг.

Дата отбора проб	Станция	Температура, °С		рН		Кислород, O ₂ мг/л	
		2018	2019	2018	2019	2018	2019
31.05.2018 28.05.2019	1	11	9,5	7,85	8,4		11,4
	2	19,1	9,5	7,86	8,5		9,3
	3	20,9	21,8	7,86	8,2		10,2
	4	18,4	19	8,99	9		10,9
28.06.2018/ 27.06.2019	1	15,7	15,6	7,92	8,42	10,9	11,1
	2	15,9	17,7	7,96	8,3	10,3	10,4
	3	21,7	25	8,04	8,27	10,1	9,8
	4	23,2	26,1	8,46	8,7	6,8	12,1
23.07.2018/ 23.07.2019	1	10,7	12,9	8,11	8,26	10,7	11,1
	2	18,2	14,7	8,33	8,02	9,8	8,7
	3	19,4	21,1	8,35	8,47	9,8	9,4
	4	19,2	22,3	8,22	8,65	12,7	10,3
27.08.2018/ 27.08.2019	1	14,7	16,1	8,09	8,18	10,7	10,0
	2	17,9	15,2	8,21	7,76	10,1	7,6
	3	20,3	24,8	8,09	7,96	9,6	7,6
	4	20,4	24,5	8,61	7,95	12,8	9,4

Содержание кислорода за вегетационный период варьировало, в 2018 году этот показатель резко возрастает на станции 4 с 6,8 до 12,8 мг/л, а на станциях 1-3 значения растворенного кислорода изменяются незначительно в

пределах от 9,2 до 10,9 мг/л. Небольшой скачок O₂ на станции 4 наблюдается и в 2019г. с 10,9 до 12,1 мг/л, далее эта величина уменьшается, и в августе она составляет 9,4 мг/л.

Гидрохимический состав воды Абаканской протоки представлен в таблицах 3 и 4. За период исследования 2018г. наибольшее содержание ионов аммония отмечено в пробах воды на станции 3 в июне (1,3 мг/л), а в 2019г. в этом же месяца на станции 4 (0,140 мг/л). В естественных природных водах концентрации этих ионов отмечаются в небольших количествах, которые накапливаются при растворении в воде аммиака (NH₃), и появляются, в первую очередь, вследствие разложения живых организмов и их продуктов жизнедеятельности. В основном, аммоний поступает в водные объекты со сточными водами животноводческих ферм, хозяйственно-бытовыми стоками, поверхностными стоками с полей, обработанными азотными удобрениями.

Таблица 3 – Гидрохимический состав воды Абаканской протоки, май-август 2018-2019гг.

Дата отбора проб	Станции	NH ₄ , мг/л		NO ₂ , мг/л		NO ₃ , мг/л		P общ, мг/л	
		2018	2019	2018	2019	2018	2019	2018	2019
31.05.2018 28.05.2019	1	0,030	0,040	0,007	0,003	0,146	0,077	0,016	0,014
	2	0,070	0,020	0,007	0,005	0,188	0,195	0,010	0,003
	3	0,030	0,055	0,007	0,004	0,176	0,226	0,016	0,056
	4	0,060	0,040	0,015	0,023	0,177	0,212	0,011	0,015
28.06.2018 27.06.2019	1	0,050	0,040	0,003	0,009	0,102	0,561	0,011	0,010
	2	0,030	0,040	0,004	0,007	0,119	0,623	0,010	0,008
	3	1,300	0,055	0,048	0,008	0,183	0,502	0,009	0,011
	4	0,050	0,140	0,027	0,064	0,136	0,438	0,018	0,013
23.07.2018 23.07.2019	1	0,050	0,090	0,001	0,006	0,074	0,190	0,007	0,005
	2	0,050	0,065	0,006	0,003	0,098	0,340	0,006	0,003
	3	0,090	0,065	0,007	0,112	0,112	0,300	0,006	0,008
	4	0,080	0,075	0,015	0,070	0,112	0,250	0,005	0,009
27.08.2018 27.08.2019	1	0,070	0,064	0,006	0,004	0,074	0,281	0,010	0,006
	2	0,080	0,051	0,008	0,005	0,079	0,080	0,009	0,001
	3	0,090	0,060	0,006	0,014	0,089	0,056	0,010	0,007
	4	0,100	0,077	0,029	0,092	0,099	0,104	0,008	0,020

Таблица 4 – Содержание макро- и микроэлементов в воде Абаканской протоки, июль- август 2018г. (мг/л).

Дата	Станция	Ca	Cr	Cu	Fe	K	Mg	Mn	Mo	Na	P	S	Zn
23.07.2018	1	26,533	0,000	0,002	0,051	0,643	4,593	0,010	0,001	2,480	0,014	2,934	0,001
	2	35,148	0,000	0,004	0,048	0,787	5,154	0,012	0,001	4,143	0,023	3,826	0,001
	3	30,744	0,000	0,006	0,076	0,767	4,755	0,009	0,001	5,229	0,015	3,605	0,003
	4	32,027	0,001	0,006	0,073	0,939	5,366	0,013	0,001	5,952	0,029	3,902	0,003
27.08.2018	1	24,270	0,001	0,002	0,033	0,514	3,993	0,004	0,001	2,240	0,010	2,720	0,001
	2	30,755	0,000	0,002	0,024	0,667	4,823	0,007	0,001	3,290	0,007	3,083	0,000
	3	25,816	0,000	0,003	0,021	0,585	4,037	0,003	0,001	3,729	0,010	3,297	0,001
	4	26,937	0,000	0,003	0,034	0,629	4,269	0,007	0,001	4,964	0,016	4,152	0,000

Таблица 5 – Содержание макро- и микроэлементов в воде Абаканской протоки, июль- август 2019г. (мг/л).

Дата	Станция	Ca	Cr	Cu	Fe	K	Mg	Mn	Mo	Na	P	S	Zn
28.05.2019	1	25,664	0,001	0,003	0,139	0,659	4,472	0,012	0,005	2,231	0,012	2,716	0,003
	2	30,532	0,000	0,002	0,033	0,716	5,168	0,020	0,001	2,810	0,013	3,073	0,001
	3	24,644	0,000	0,005	0,114	0,688	4,340	0,010	0,001	2,483	0,012	2,909	0,002
	4	25,331	0,000	0,004	0,051	0,728	4,569	0,003	0,000	2,907	0,011	3,395	0,001
27.06.2019	1	25,290	0,000	0,003	0,063	0,649	4,218	0,011	0,000	2,333	0,013	2,891	0,002
	2	31,219	0,000	0,002	0,034	0,857	5,349	0,016	0,003	3,535	0,004	3,367	0,001
	3	24,270	0,000	0,005	0,075	0,740	4,004	0,011	0,010	3,716	0,007	3,021	0,006
	4	25,644	0,000	0,004	0,040	1,032	4,265	0,006	0,003	4,072	0,013	3,466	0,005
23.07.19	1	23,876	0,000	0,001	0,074	0,521	4,068	0,009	0,001	2,366	0,012	2,376	0,001
	2	27,694	0,000	0,000	0,050	0,590	4,644	0,019	0,002	2,772	0,010	2,553	0,000
	3	24,674	0,000	0,003	0,113	0,609	4,019	0,011	0,001	7,085	0,015	4,071	0,004
	4	26,078	0,000	0,002	0,042	0,637	4,425	0,005	0,002	2,947	0,017	2,911	0,001
27.08.19	1	21,816	0,001	0,001	0,252	0,472	3,742	0,012	0,000	2,123	0,018	1,107	0,014
	2	28,007	0,000	0,001	0,048	0,582	4,522	0,022	0,000	2,634	0,009	1,190	0,001
	3	25,311	0,001	0,004	0,137	0,564	4,229	0,013	0,000	2,960	0,015	1,791	0,003
	4	27,906	0,000	0,003	0,041	0,642	4,713	0,005	0,001	3,712	0,018	2,680	0,002

Повышенное содержание нитритов указывает на усиление процессов разложения органических веществ в условиях медленного окисления NO_2^- в NO_3^- , что указывает на органическое загрязнение водоема. Исходя из концентраций ионов нитритов в период с мая по август 2018г. минимальное значение зафиксировано на станции 1 в июле (0,001 мг/л). В мае и июле на станциях 1 и 2 эти концентрации уже составили 0,003 мг/л.

Нитраты - это соли азотной кислоты, наличие которых, как правило, вызвано поступлением в источник водоснабжения хозяйственно-бытовых и промышленных стоков, а также стоков с сельскохозяйственных угодий, обрабатываемых азотсодержащими удобрениями. Их наибольшее содержание зарегистрировано в мае 2018г. на станциях 2, 3 и 4 (до 0,188 мг/л), а в 2019г. эти показатели в целом выросли и достигали пиков в период с июня по июль до 0,623 мг/л на станции 2.

Природные соединения органического фосфора поступают в природные воды в результате процессов жизнедеятельности и посмертного распада водных организмов, обмена с донными отложениями. Так наибольшее содержание фосфора за 2018г. выявлено на станциях 1 и 4, где самая высокая концентрация была в июне - 0,018 мг/л. В августе 2019 года концентрация общего фосфора превысило значение 0,20 мг/л на станции 4.

В воде Абаканской протоки в 2018г. были обнаружены практически все значимые для живых организмов макроэлементы (К, Са, Mg, Na, S, P) и микроэлементы (Fe, Zn, Mo, Mn, Cu, Cr) (табл.4). Величины и тех, и других химических элементов варьируют в широких пределах на разных станциях в течение вегетационного периода. Так содержание К изменяется от 0,585 до 0,787 мг/л, концентрация Mg варьирует от 3,993 до 5,366 мг/л, концентрация Na - от 2,240 до 5,952 мг/л, содержание Са - от 24,27 до 35,148 мг/л.

Содержание неметаллов, таких как, S варьировало от 2,720 до 4,152 мг/л, а P - от 0,007 до 0,029 мг/л.

Концентрации наиболее значимых микроэлементов также были подвержены значительным вариациям в течение вегетационного периода: концентрация Fe колебалась в пределах 0,021 - 0,076 мг/л, Zn - от 0 до 0,003 мг/л, Mo имеет одинаковое значение 0,001 мг/л, Mn - от 0,003 до 0,013 мг/л, Cu - от 0,002 до 0,006 мг/л и Cr - от 0,0002 до 0,001 мг/л (см. табл. 4).

По отношению к 2019 году показатели макро и микроэлементов не имеют особых различий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных исследований высших водных растений Абаканской протоки реки Енисей получили следующие выводы.

1. В Абаканской протоке выявлено 4 истинно водных и массово распространенных видов высших водных растений, пространственное распределение которых имело определенную закономерность: на станции 1 – сформированных растительных сообществ не обнаружено, изредка встречалась элодея канадская; на станции 2 отмечены хорошо выраженные сообщества макрофитов с доминированием урути сибирской; на станции 3 преобладали сообщества роголистника погруженного, урути сибирской и элодеи канадской; на станции 4 в сообщество макрофитов входили все выявленные виды с добавлением рдеста пронзеннолистного. К концу лета в нижней части протоки формировался, плавающий посреди водоема, мат из макрофитов, что резко ухудшало рекреационные возможности протоки.

2. Высокий уровень развития биомассы в течение всего вегетационного периода выявлен для станции 3, так как там происходит выброс подогретой воды с ТЭЦ 2. Наиболее высокие значения фитомассы отмечены в июне 2018 года и составили $268,7 \pm 62,3$ г/м² сухой массы. На станции 4 степень развития высших водных растений была аналогична на станции 3, самые высокие значения биомассы зарегистрированы в июле 2019 - $169,7 \pm 23,0$ г/м² сухой массы. В остальной период вегетации значения биомассы по всей протоке были на порядок меньше.

3. Валовая первичная продукция (ВПП) макрофитов, рассчитанной на основе биомассы, имела неравномерное пространственно-временное распределение: высокие значения ВПП в июле 2018-2019 гг. выявлены в нижней части протоки и варьировали от 191,30 до 671,85 г/м²месяц. В другие месяцы вегетационного периода величины ВПП были ниже.

4. Наиболее высокие концентрации хлорофиллов А и В показаны для роголистника погруженного и урути сибирской, а низкие – для элодеи

канадской. Соотношение хлорофиллов было типично для водных растений, которых относят к тенелюбивым и изменялось в пределах от 1,25 - 2,82.

5. Такие фотосинтетические показатели как величины угла наклона световой кривой (α) у рдеста пронзеннолистного, роголистника погруженного и урути сибирской были значительными (0,130 - 0,253), а высокие значения нижнего предела насыщающей радиации (E_k) у этих растений (134,31 - 495,27) свидетельствовали об интенсивном использовании ФАР при низких интенсивностях света и, что они относятся к теневыносливым растениям.

6. Методом РАМ-флуоресценции установлены пределы потенциальной валовой первичной продукции высших водных растений: для элодеи канадской средние пределы колебаний составили от 76,22 до 201,23 гС/час*м²; для урути сибирской 190,29 – 869,12 гС/час*м²; для роголистника погруженного 218,83-449,87 гС/час*м²; для рдеста пронзеннолистного 317, 22– 1159,24 гС/час*м².

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Абабуш, Л. Мировой обзор / Л. Абабуш, Дж. Альдер, А. А. Ангануци, У. Барг и др. // Состояние мирового рыболовства и аквакультуры. – Рим, 2016. – Ч. 1. С. 2-5.
2. Алимов, А.Ф. Продукционная гидробиология / А. Ф. Алимов, В. В. Богатов, С. М. Голубков - СПб.: Наука, 2013. - 343 с.
3. Белавская, А. П. Высшая водная растительность // Методика изучения биогеоценозов пресных водоемов / А. П. Белавская - М.: Наука, 1975. - 117—132с.
4. Гладышев, М.И. Содержание металлов в экосистеме и окрестностях рекреационного и рыбоводного пруда Бугач / М.И. Гладышев, И.В. Грибовская, Е.А. Иванова, и др. // Водные ресурсы - Москва: Российская академия наук, 2001. — Т. 28, №3. - С.320-328
5. Гольд, В. М. Физиология растений [Электронный ресурс]: учеб. программа дисциплины / сост.: В. М. Гольд, Н. А. Гаевский, Т. И. Голованова и др.// Красноярск : ИПК СФУ. - 2008. - Режим доступа: http://files.lib.sfu-kras.ru/ebibl/umkd/165/u_program.pdf
6. Дубовская, О.П. Оценка возможных причин не связанной с хищниками смертности рачкового зоопланктона в небольшом сибирском водохранилище// Сибирский экологический журнал. - 2006. - №1. - 36с.
7. Дурникин, Д. А., Биоразнообразие Алтае-Саянского экорегиона [Электронный ресурс] / Д. А. Дурникин. – 2003. – Режим доступа: http://bioaltai-sayan.ru/regnum/species_all.php?right=box-spec-p/ceratophyllum.php&left=go.php&species=ceratophyllum_demersum
8. Ермакова, И. П. Физиология растений: Учебник для студ. вузов / Н.Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В. Ф. Гавриленко и др.; Под ред. И. П. Ермакова. — М.: Издательский центр «Академия», 2005. — 640 с.

9. Зарубина, Е. Ю. Первичная продукция высшей водной растительности Новосибирского водохранилища / Е.Ю. Зарубина, Л.М. Киприянова // Труды Международной научно-практической конференции, посвящённой 125-летию кафедры ботаники. – 2013. – С. 58-60.
10. Зарубина, Е. Ю. Первичная продукция макрофитов трех разнотипных сапропелевых озёр юга Западной Сибири (в пределах Новосибирской области) в 2012 году / Е. Ю. Зарубина // Мир науки, культуры, образования. – 2013. - №5 (42). – С.441-444.
11. Зилов, Е. А. Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем): учебное пособие / Е. А. Зилов. - Иркутск: Иркут. ун-т, 2008. - 138 с.
12. Иванова, Е. А. Содержание металлов в высших водных растениях в небольшом сибирском водохранилище / Е. А. Иванова, О. В. Анищенко, И. В. Грибовская и др., // Сибирский экологический журнал. – 2012. - №4. – С. 485-495.
13. Иванова, Е.А. Вклад разных групп автотрофов в первичную продукцию горного озера Ойское/ Е.А. Иванова, О. В. Анищенко, Л. А. Глущенко, Н. А. Гаевский, В. И. Колмаков // Сибирский экологический журнал. – 2014. - №4. – С.531-546.
14. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров // Т. 1. М., 2002.
15. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров //Т. 2. М., 2003.
16. Катанская, В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР / В. М. Катанская - Л.: Наука, 1981. - 187с.
17. Кокин, К. А. Экология высших водных растений / К.А. Кокин — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. — 160 с.

18. Корсакова, С.П. Сравнение моделей световых кривых фотосинтеза на примере вечнозеленых видов растений / С. П. Корсакова, О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь // Наука юга России. – 2018. – Т.14, №3. – С.88-100.
19. Кузнецов, Вл. В. Физиология растений: Учебник / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. Изд. 2-е, перераб. и доп. – М.: Высш. Шк., 2006. – 742с.
20. Куянцева, Н. Б. Продукционная характеристика растительности водно-болотного урочища Донгузлы (Южный Урал) / Н. Б. Куянцева, Н. А. Исакова // Известия Челябинского научного центра. - 2008. - Вып. 1 (39). - С. 61- 66.
21. Лукина, Л. Ф. Физиология высших водных растений / Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н.; Отв. ред. Мусиенко Н.Н.- АН УССР. Ин-т гидробиологии. — Киев: Наук, думка, 1988. — 128 с.
22. Лысенко, В.С. Флуоресценция хлорофилларастений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода. / В.С. Лысенко, Т. В. Вардуни, В. Г. Соьер, В. П. Краснов // Фундаментальные исследования. - 2013. - №4-1. – С.112-120.
23. Макаревич, П.Р. Первичная продукция Баренцева моря / П. Р. Макаревич // Вестник Мурманского Государственного Технического Университета. – 2012. - №4. – С. 786-793.
24. Медведев, С. С. Физиология растений: учебник / С.С. Медведев — СПб.: БХВ-Петербург, 2012. — 512 с.
25. Методы гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений под ред. В.А. Абакумова (1983)
26. Одум, Ю. Экология: в 3 т. / Пер. с англ. Ю.М. Фролова; под. ред. В. Е. Соколова - Том 1 изд. - М.: Мир, 1986. - 325 с.
27. Поляков, А. В. Гидролого-гидрохимический режим водоема как лимитирующий фактор при выращивании рыбы в садках Вестник АГТУ Сер.: Рыбное хозяйство / А. В. Поляков, С. В. Пономарёв, А. В. Конькова. 2016.

28. Распопов, И.М. Высшая водная растительность и ее роль в экосистемах больших озер: Автореф. Киев, 1986. 43 с.
29. Робертс, М. Дж. Измерение биомассы растений и чистая (нетто) первичная продукция / М. Дж. Робертс, С. П. Лонг, Л. Л. Тисцен, К. Л. Бидл // Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / Пер. с англ. Н. Л. Гудскова [и др.]. – М.: ВО «Агропромиздат», 1989. – 460с.
30. Розина, С.А. Эколого-физиологические реакции высшего водного растения *Ceratophyllum demersum* на действие гипертермии и химических факторов. – Диссертация на соискание ученой степени к.б.н. – Самара, 2018. – 118 с.
31. Рубин, А.Б. Регуляция первичных процессов фотосинтеза / А. Б. Рубин, Т. Е. Кренделева // Успехи биологической химии. – 2003. – Т. 43 – С. 225–266.
32. Садчиков, А. П. Гидрботаника: Прибрежно-водная растительность: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / А.П. Садчиков, М. А. Кудряшков. – М.: Издательский центр "Академия", 2005. – 240 с.
33. Современные аппаратура и методы исследования биологических систем. Большой практикум [Электронный ресурс] : учеб. пособие / Т. Г. Волова, Е. И. Шишацкая, Э. Дж. Сински и др. ; под. ред. : Т. Г. Воловой, Э. Дж. Сински ; разработ. Центр обучающих систем ИнТК СФУ. – Красноярск : Сибирский федеральный университет, 2012. Режим доступа: <http://lib3.sfu-kras.ru/PdfViewer/PdfViewer.ashx?viewid=631CEC88F8A8000C73DD2CA8A8AA2120225C34BFE161AF3C329C69FDABEA8594729E2918FAEAB2BC365DC11FAD23A11C36DCC1DEF43B981022DE01CE207ABCB427DE45C929B838254208481A22618CA0>
34. Турманидзе, Н.М. Результаты изучения динамики содержания пластидных пигментов в листьях чайного растения / Н. М. Турманидзе, К. Г. Доидзе // Фундаментальные исследования. – 2014. – № 9-9. – С. 2009-2012.
35. Шеин, Е.В. Агрофизика / Е. В. Шеин, м. А. Мазиров, С. И. Зинченко [и др.]// Учебное пособие для студентов высших учебных заведений,


- обучающихся по направлению высшего профессионального образования
021900 "Почвоведение" – Владимир, 2016. – Гл. 1. – С. 8–12.
36. Электронный каталог сосудистых растений Азиатской России [Электронный ресурс] – 2013. – Режим доступа: <http://www.nsc.ru/win/elbib/atlas/flora/3963.html>
37. Якушкина, Н. И. Физиология растений: Учеб. пособие для студентов биол. пед. ин-тов. / Н. И. Якушкина - М.: Просвещение, 1980. – 303с.
38. Baker N.R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2008. – Vol. 59. – P. 89–113
39. Bannister, R. J., Johnsen, I. A., Hansen, P. K., Kutti, T., and Asplin, L. Near and far field dispersal modelling of organic waste from Atlantic salmon aquaculture in fjord systems / R. J. Bannister // *ICES Journal of Marine Science.* – 2016. – №73. – 2408–2419.
40. Brigolin D., Meccial V. L., Venier C., Tomassetti P., Salvatore Porrello S., Roberto Pastres R. Modelling biogeochemical fluxes across a Mediterranean fish cage farm / D. Brigolin // *Aquaculture Environment Interactions.* – 2014. - № 5. – 71-88.
41. Duysens L.N.M. Cytochrome oxidation by a second photochemical system in the red alga *Porphyridum cruentum*. – In: *Progress in Photobiology* / ed. by Christensen B.C., Buchmann B. – Elsevier. – Amsterdam, 1961. – P. 135–142.
42. Egessa R., Pabire G. W., Ocaya H. Benthic macroinvertebrate community structure in Napoleon Gulf, Lake Victoria: effects of cage aquaculture in eutrophic lake / R. Egessa // Springer International Publishing AG, part of Springer Nature. – 2018. - № 190.
43. Genty B., Briantais J-M., Baker N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence // *Biochim Biophys Acta*, 1989. V. 990. P. 87–92.

44. Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents// *Biochemical Society Transactions*, 1983. № 11. P. 591 – 592
45. Maar M., Larsen J., Dahl K., Riemann B. Modelling the environmental impacts of future offshore fish farms in the inner Danish waters / M. Maar // *Aquaculture Environment Interactions*. – 2018. - № 10. – 115-133.
46. Platt, T. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton / T. Platt, C. L. Gallegos, W.G. Harrison // *J Mar. Res.*- 1980. V. 38. - P.687-701
47. Renger G. Apparatus and mechanism of photosynthetic oxygen evolution: a personal perspective. – In: *Discoveries in photosynthesis (Advances in Photosynthesis and Respiration, vol 20)* / ed. by Govindjee, Beatty J.T., Gest H., Allen J.F. – Springer. – Dordrecht, 2006. – P. 351–370.
48. Wang X., Olsen L. M., Reitan K. I., Olsen Y. Discharge of nutrient wastes from salmon farms: environmental effects, and potential for integrated multi-trophic aquaculture / X. Wang // *Aquaculture Environment Interactions*. – 2012. - № 2. - 267–283.

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

 М.И. Гладышев


«01» июля 2020 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

06.03.01 – Биология

Валовая первичная продукция макрофитов Абаканской протоки р. Енисей

Руководитель



подпись, дата


профессор, д.б.н.

должность, ученая степень

Е.А. Иванова

инициалы, фамилия

Выпускник



подпись, дата

Е.С. Бухталко

инициалы, фамилия

Красноярск 2020

