

УДК 574.55:574.524

## СООТНОШЕНИЕ ВЕЛИЧИН ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ОЗЕРНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2020 г. В. В. Бульон\*

Представлено академиком РАН О.Н. Пугачевым

Поступило 10.03.2020 г.

После доработки 17.03.2020 г.

Принято к публикации 19.03.2020 г.

На низких широтах Земли первичная продукция озерных экосистем близка по своим значениям к продукции растительности на водосборной площади, но в направлении высоких широт она отстает от первичной продукции суши приблизительно на два порядка величин. Обсуждается причина различающейся реакции обеих экосистем на внешние факторы, связанные географической зональностью. Вычислительные эксперименты показывают, что на высоких широтах в условиях низких температур и повышенной влажности разложение продукции растительности на водосборной площади озер протекает, согласно правилу Вант-Гоффа, с меньшей скоростью, чем на низких широтах, что замедляет процесс высвобождения и вынос в воду биогенных веществ, ответственных за продуцирование органического вещества водными автотрофами.

*Ключевые слова:* первичная продукция, наземные и водные экосистемы, географическая зональность, факторы среды

**DOI:** 10.31857/S268673892004006X

Абиотические факторы, влияющие на первичную продукцию озер и окружающей их суши, тесно связаны с географической зональностью — широтной, меридиональной и высотной поясностью. Анализ величин первичной продукции континентальных водоемов в зависимости от географической широты впервые был произведен Брылинским и Манном (Brylinsky and Mann) по материалам Международной биологической программы [1]. Обобщив данные для 43 озер и 12 водохранилищ, авторы пришли к заключению, что годовая первичная продукция возрастает от высоких широт (74° с.ш., оз. Чар, Канада) к низким (10–12° с.ш., озера и водохранилища Индии) от 35 до 12000 ккал/м<sup>2</sup>. Однако, несмотря на большой размах величин первичной продукции, они слабо коррелирует с географической широтой ( $R^2 = 0.56$ ).

На основании более обширных данных, охватывающих водоемы от 2° с.ш. (оз. Джордж, Уганда) до 81° с.ш. (озеро на о-ве Хейса, Земля Франца-Иосифа), было получено, что географическая широта ( $Lat$ ) объясняет 60% изменчивости первичной продукции планктона ( $P_{php}$ ) [2]. Анализ

тех же данных показал [2], что связь между  $P_{php}$ , ккал/(м<sup>2</sup> год), и  $Lat$ , ° с.ш., становится более тесной, если в качестве аргумента использовать значения  $Lat$  в видоизмененной форме (рис. 1):

$$\log P_{php} = -1.86(90/(90 - Lat))^{0.5} + 5.81$$

или после потенцирования

$$P_{php} = 647461 \exp(-4.29(90/(90 - Lat))^{0.5}) \quad (1)$$

$$n = 63, \quad R^2 = 0.74$$

При такой форме представления эмпирических данных находим, что 74% изменчивости  $P_{php}$  объясняется широтной поясностью. Важно подчеркнуть, что обсуждаемая зависимость практически не уступает по прогностической силе широко известным моделям, где в качестве  $x$ -переменной используется общий фосфор [3, 4].

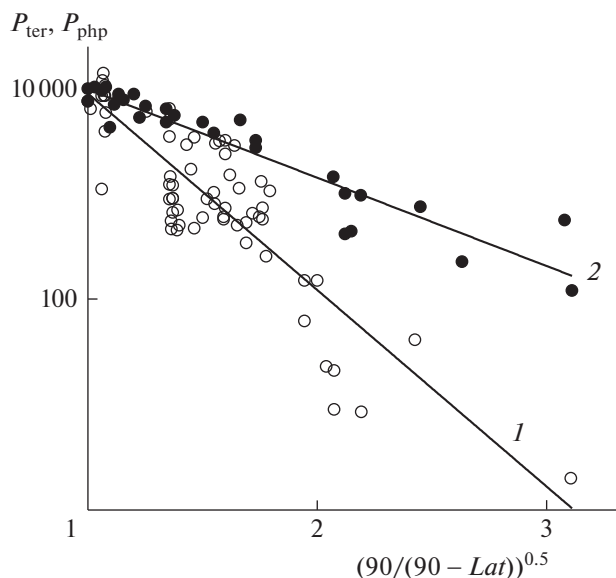
Аналогичный уравнению (1) тип связи наблюдается также между чистой первичной продукцией наземных экосистем ( $P_{ter}$ ) и  $Lat$  (рис. 1). Используя данные из разных источников [5–8], автор аппроксимировал связь между этими переменными уравнением:

$$P_{ter} = 66732 \exp(-1.927(90/(90 - Lat))^{0.5}) \quad (2)$$

$$n = 31, \quad R^2 = 0.898$$

Зоологический институт Российской академии наук,  
Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: vboulion@mail.ru



**Рис. 1.** Зависимость продукции озерного фитопланктона  $P_{\text{php}}$  (1) и чистой первичной продукции наземных экосистем  $P_{\text{ter}}$  (2), ккал/(м<sup>2</sup> год), от географической широты  $Lat$ , °с.ш.

При сравнении линий регрессий (1) и (2) находим, что на низких широтах, близких к экватору, первичная продукция суши сопоставима с продукцией фитопланктона в озерах, составляя 8850–9470 ккал/(м<sup>2</sup> год). Однако в направлении высоких широт (0° до 80° с.ш.) градиенты продукций двух экосистем сильно различаются: величина  $P_{\text{ter}}$  снижается в приблизительно в 40 раз (от ≈9470 до ≈230 ккал/(м<sup>2</sup> год)), величина  $P_{\text{php}}$  — в 4400 раз (от ≈8850 до ≈2 ккал/(м<sup>2</sup> год)). Отношение  $P_{\text{php}}/P_{\text{ter}}$  снижается с широтой от 0.95 до 0.01 (рис. 2).

Цель данной работы — выяснить причину различающейся реакции наземных и водных экосистем на внешние факторы, связанные с географической зональностью, и найти точку контактирования процессов первичного продуцирования двух экосистем.

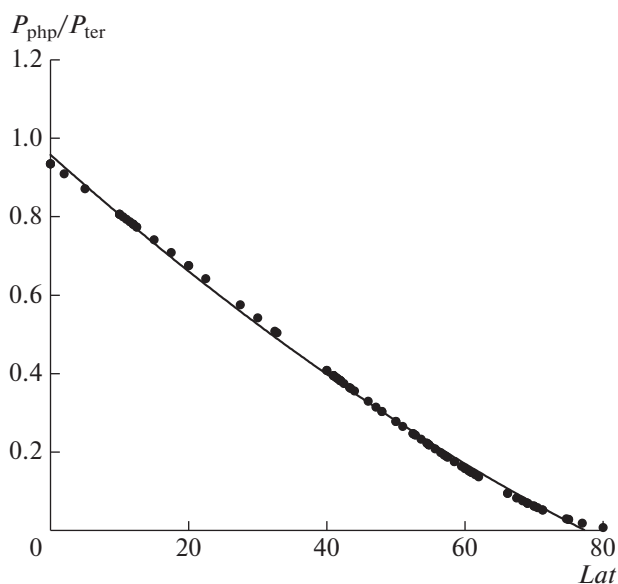
Тесная связь первичной продукции суши с климатом была выявлена Н.И. Базилевич с соавторами [9]. Согласно [10], зависимость чистой продукции наземной растительности, (г/м<sup>2</sup> сухого вещества за год), от среднегодовой температуры воздуха ( $Tem$ , °С) может быть описана уравнениями асимтоты:

$$P_{\text{ter}} = 3000 / (1 + \exp(1.315 - 0.119Tem)) \quad (3)$$

И.С. Коплан-Дикс с соавторами [11] показали, что в среднем для планеты вынос фосфора в водоемы из наземных экосистем с природным ландшафтом составляет около 2% содержания фосфора в первичной продукции суши. Доля выноса фосфора зависит от скорости разложения наземной растительности, следовательно, от темпера-

туры среды. Учитывая температуру воздуха на разных широтах [12] и применяя температурный коэффициент Вант-Гоффа  $Q_{10} = 2$  для описания процесса разложения растительных остатков на водосборе, автор приходит к выводу, что коэффициент экспорта фосфора в озеро ( $E$ ), г P/(м<sup>2</sup> год), может быть оценен по уравнению:

$$E = P_{\text{ter}} \cdot 0.1 \cdot 0.002 \cdot 0.02 \cdot Q_{10}^{(Tem-12)/10}, \quad (4)$$



**Рис. 2.** Соотношение между величинами первичной продукцией озерных и наземных экосистем в зависимости от географической широты.

**Таблица 1.** Расчетные значения чистой продукции наземной растительности ( $P_{\text{тер}}$ ), среднегодовой температуры воздуха ( $Тем$ ), коэффициента экспорта фосфора из озера ( $E$ ) и доли выноса фосфора в воду ( $E/P_{\text{тер}}$ )

Lat, °с.ш.	Тем, °С	$P_{\text{тер}}$		$E$ , г Р/(м <sup>2</sup> год)	$E/P_{\text{тер}}$
		ккал/(м <sup>2</sup> год)	г Р/(м <sup>2</sup> год)		
0	27	9475	1.90	0.11	0.057
10	28	8463	1.69	0.1	0.061
20	27	7384	1.48	0.084	0.057
30	23	6234	1.25	0.053	0.043
40	16	5014	1	0.026	0.026
50	7	3733	0.75	0.011	0.014
60	-2	2423	0.48	0.0037	0.008
70	-10	1173	0.23	0.0010	0.004
80	-17	228	0.05	0.00012	0.003

где  $P_{\text{тер}}$  в ккал/м<sup>2</sup> год. Коэффициенты: 0.1 – отношение массы органического углерода к ее калорийности, г/ккал; 0.002 – отношение фосфора к углероду в растительном материале, 0.02 – средняя для всего северного полушария доля выноса фосфора в водоемы из наземных экосистем. Принято, что средняя для северного полушария температура близка к 12°С [13].

Подставляя в уравнение (4) разные значения  $P_{\text{тер}}$ , находим, что в направлении от тропиков к арктическому поясу значения  $E$  изменяются от 0.1 до 0.00012 при медиане 0.026 г Р/(м<sup>2</sup> год), эффективность выноса фосфора в озера с водосборной площади снижается от 6 до 0.3% (табл. 1).

Таким образом, наземные экосистемы поддерживают биологическую продуктивность озерных экосистем тем, что поставляют в них биогенные элементы, высвобождающиеся при разложении растительных остатков на водосборной площади. В гумидной зоне умеренных и высоких широт при избытке влаги и большом дефиците тепла часть продукция наземной растительности слабо подвергается деструкции, что ведет к образованию торфа, консервации в нем биогенных веществ и, как следствие, снижению выноса биогенных веществ в воду. Снижение доли выноса биогенных веществ из наземных экосистем в водные экосистемы вдоль градиента географической зональности (от экватора до арктического пояса) – одна из главных причин более выраженного снижения величин  $P_{\text{фит}}$  по сравнению с величинами  $P_{\text{тер}}$ .

Несмотря на то, что к настоящему времени накоплено достаточно много работ по первичной продукции наземных и водных экосистем [2, 8], процессы продуцирования в обеих экосистемах рассматриваются изолировано друг от друга. Данное исследование – первый шаг к описанию на количественном уровне зависимости биологиче-

ской продуктивности озер от продукции фитомассы на водосборной площади.

### ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при поддержке Гос. задания номер № АААА-А19-119020690091-0 “Исследования биологического разнообразия и механизмов воздействия антропогенных и естественных факторов на структурно-функциональную организацию экосистем континентальных водоемов. Систематизация биоразнообразия солёных озер и неполносолёных внутренних морей в зоне критической солёности, изучение роли солоноватоводных видов в экосистемах”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Brylinsky M., Mann K.H.* An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs // *Limnol. Oceanogr.* 1973. V. 18. № 1. P. 411–453.
2. *Häkanson L., Boulion V.V.* The lake foodweb – modeling predation and abiotic/biotic interactions. Leiden: Backhuys Publishers, 2002. 344 p.
3. *Dillon P.J., Rigler F.H.* The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1974. V. 19. № 5. P. 767–773.
4. *Jones J.R., Bachmann R.W.* Prediction of phosphorus and chlorophyll levels in lakes // *J. Water Poll. Control Fed.* 1976. V. 48. № 9. P. 2176–2182.
5. *DataGraf.Net.* <http://www.sci.aha.ru/cgi-bin/mapdat>
6. *Friend A.D.* Terrestrial plant production and climate change // *Journal of Experimental Botany.* 2010. V. 61. № 5. P. 1293–1309.
7. *Naumov A.* New relationship in carbon cycle // *Law Carbon Economy.* 2012. V. 3. № 3. P. 111–114.
8. *Zaks D.P.M., Ramankutty N., Barford C., Foley J.A.* From Miami to Madison: Investigating the relationship between climate and terrestrial net primary production // *Global Biogeochemical Cycles.* 2007. V. 21. GB3004.
9. *Базилевич Н.И., Родион Л.Е., Розов Н.Н.* Географические аспекты изучения биологической продуктивности // *Материалы V съезда Географического общества Союза ССР.* Л.: ГО СССР, 1970. 28 с.
10. *Лит Х.* Моделирование первичной продуктивности Земного шара // *Экология.* 1974. № 2. С. 13–23.
11. *Коплан-Дикс И.С., Назаров Г.В., Кузнецов В.К.* Роль минеральных удобрений в эвтрофировании вод суши. Л.: Наука, 1985. 182 с.
12. *Straškraba M.* The effects of physical variables on freshwater production: analyses based on models // *The functioning of freshwater ecosystems.* Cambridge: Univ. Press, 1980. P. 13–84.
13. *World Lake Database.* <http://www.ilec.or.jp//database>

## THE RATIO OF PRIMARY PRODUCTION IN LAKE AND TERRESTRIAL ECOSYSTEMS

**V. V. Boulion<sup>#</sup>**

*Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russian Federation*

*<sup>#</sup>e-mail: vboulion@mail.ru*

Presented by Academician of the RAS O.N. Pugachev

At low latitudes (in the equatorial zone), the primary production of lake ecosystems is comparable to the production of vegetation in the catchment area, but in the direction of high latitudes it lags by two orders of magnitude from the primary terrestrial production. The reason for such a reaction of two ecosystems to external factors due to geographical zoning is discussed. It is assumed that, due to low temperatures and high humidity at high latitudes, the decomposition of vegetation production on the catchment area of lakes proceeds, according to the Van Goff rule, at a lower rate than low latitudes, which prevents the deliverance and drainage into water of nutrients responsible for the production of water autotrophs.

*Keywords:* primary production, terrestrial and aquatic ecosystems, geographical zoning, environmental factors