

EWA PIECZYŃSKA, WANDA SZCZEPAŃSKA i ANDRZEJ SZCZEPAŃSKI  
Katedra Hydrobiologii Uniwersytetu Warszawskiego  
Instytut Ekologii PAN, Warszawa

## Metody badania produkcji pierwotnej w ekosystemach słodkowodnych\*

Badania produkcji pierwotnej w porównaniu z innymi badaniami produkcji mają najbogatszą tradycję. Literatura dostarcza wielu opracowań różnorodnych metod, ich modyfikacji i ocen krytycznych. Dla prac Międzynarodowego Programu Biologicznego najistotniejszym momentem w zakresie metod badań jest sprawa ich ujednoczenia.

Zagadnienia metodyki badania produkcji pierwotnej dyskutowano na sympozjum w Pallanza<sup>1</sup> w 1965 roku. Wygłoszono szereg referatów omawiających najnowsze osiągnięcia w badaniach nad produkcją pierwotną. Na sympozjum dyskutowano również plan podręcznika, który ukaże się w 1967 roku i będzie zawierał omówienie podstawowych metod badawczych.

Na terenie kraju niektóre zagadnienia produkcji pierwotnej, głównie planktonu, omówione były na zorganizowanym przez Polskie Towarzystwo Hydrobiologiczne sympozjum poświęconym produktywności ekosystemów słodkowodnych<sup>2</sup>.

W niniejszym referacie przedstawiona zostanie dyskusja wybranych metod badania produkcji pierwotnej ze szczególnym uwzględnieniem tych metod, które zdaniem autorów są najbardziej przydatne w pracach Międzynarodowego Programu Biologicznego w Polsce. Wybrane z tego punktu widzenia metody muszą spełniać szereg warunków. Przede wszystkim powinny: 1) dawać informacje o wielkości produkcji pierwotnej naturalnych środowisk wodnych, 2) dawać wyniki w jednostkach porównywalnych, pozwalających na przeliczenia na jednostki biomasy, 3) nadawać się do stosowania na szeroką skalę. Referat nie pretenduje do wyczerpującego omówienia światowej literatury z dziedziny metod badania produkcji pierwotnej, dlatego też załączony wykaz literatury zawiera jedynie niewielki fragment piśmiennictwa z tego zakresu, wybrany dla ilustracji niektórych zagadnień.

---

\* Referat został przedstawiony jako wprowadzenie do dyskusji na naradzie w sprawie koordynacji prac nad produktywnością ekosystemów wodnych (Olsztyn, 3—4 V 1966 r.).

<sup>1</sup> Referaty wygłoszone na sympozjum opublikowano w Mem. Ist. ital. Idrobiol. Suppl. 18, 1965.

<sup>2</sup> Referaty z sympozjum opublikowano w Zeszytach Problemowych Kosmosu, 13, 1966.

Do oceny produkcji pierwotnej w środowisku wodnym stosuje się kilka grup metod:

1) Analiza przyrostów biomasy producentów i wyliczenia rzeczywistej produkcji w oparciu o znane lub zakładane charakterystyki zespołu producentów.

a) Wyliczanie produkcji z biomasy i turnover.

b) Wyliczanie produkcji z pomiarów przyrostu biomasy w czasie. (Szczególnym przypadkiem tej grupy metod jest obliczanie produkcji makrofitów na podstawie znajomości ich maksymalnej rocznej biomasy).

2) Analiza zmian środowiska zachodzących pod wpływem procesów fotosyntezy i wyliczanie na tej podstawie wielkości fotosyntezy.

a) Pomiarzy zmian ilości tlenu w środowisku.

b) Pomiarzy zmian ilości dwutlenku węgla (analizy bezpośrednio metodami chemicznymi lub fizycznymi oraz pośrednie analizy zmian ilości dwutlenku węgla odzwierciedlające się w zmianach pH lub przewodnictwa).

c) Pomiarzy zmian ilości niektórych biogenów.

3) Analiza ilości węgla przyswojonego przez rośliny w procesie fotosyntezy (metoda obliczania produkcji pierwotnej przy użyciu  $^{14}\text{C}$ ).

4) Analiza wskaźników biomasy producentów i wyliczanie ich produkcji w oparciu o znajomość czynników produkcję tę limitujących (np. wyliczanie produkcji na podstawie znajomości ilości chlorofilu i ilości energii świetlnej przypadającej na jednostkę powierzchni zbiornika).

Wymienionych wyżej metod nie można traktować równorzędnie. Niektóre z nich dają informacje wyłącznie o produkcji brutto (całkowita ilość wytworzonej w procesie asymilacji materii organicznej), nazywanej również produkcją globalną, ogólną fotosyntezą lub ogólną asymilacją; inne — o produkcji netto (całkowita ilość wytworzonej materii organicznej pomniejszona o tę ilość materii, która równocześnie została zużyta na przemiany energetyczne), nazywanej również produkcją czystą, asymilacją czystą lub fotosyntezą uchwytą. Poza tym metody te charakteryzują się różnym stopniem dokładności i część z nich daje się zastosować jedynie do niektórych grup producentów.

## A. Pomiarzy produkcji pierwotnej różnych zespołów producentów

### 1. Plankton

Do analizy produkcji pierwotnej planktonu można stosować wszystkie wymienione na wstępie grupy metod.

Metody oceny produkcji pierwotnej oparte o analizę zmian biomasy producentów polegają najczęściej na badaniu zmian liczebności i biomasy komórek glonów izolowanych w różnych naczyniach w jednostce czasu. W wyniku tych pomiarów otrzymujemy informację o produkcji netto. Ze względu na znaczne trudności metodyczne badania takie oparte są najczęściej o eksperymenty laboratoryjne. W ostatnich latach nasilają się również tego typu badania produkcji pierwotnej planktonu w środowiskach naturalnych (K o Ź o v a 1964, T e n 1964, V o t i n c e v i P o p o v s k a j a 1965). Opierają się one na analizie przyrostu biomasy glo-

nów w naczyniach izolujących badany fitoplankton przez określony czas ekspozycji. Najczęściej stosuje się cylindry zamknięte gazą młyńską lub filtrami membranowymi umożliwiającymi wymianę wody w czasie ekspozycji. Na szerszą skalę w środowiskach naturalnych metody te dają się stosować jedynie w tych sytuacjach, gdy występują zespoły fitoplanktonu o małym zróżnicowaniu gatunkowym, ponieważ trudno jest ocenić przyrost biomasy zespołów zróżnicowanych, w skład których wchodzi gatunki o różnej długości cykli życiowych. Dużą trudność w tych badaniach sprawia również konieczność uwzględnienia wyżerania fitoplanktonu przez zwierzęta w okresie pomiaru produkcji, jak również analiza zmian liczebności i biomasy nanoplanktonu, często dominującego w produkcji.

Również inne metody wyliczania produkcji ze zmian biomasy opierające się, ogólnie rzecz biorąc, na takich samych zasadach jak wyliczanie produkcji wtórnej<sup>3</sup>, nie są w chwili obecnej opracowane na tyle, aby dało się je stosować na szerszą skalę. Główną przeszkodą jest brak danych o biologii wielu gatunków (długość cyklu życiowego, tempo rozwoju, sposób rozmnażania itp.) i trudności oceny biomasy glonów. Ewentualne stosowanie na szerszą skalę tego typu analiz do badania produkcji naturalnych zespołów fitoplanktonu poprzedzone musi być jeszcze wieloma pracami metodycznymi. Wszelkie tego rodzaju prace są godne poparcia, przede wszystkim z tego względu, że przy użyciu omówionych wyżej metod uzyskujemy dane o produkcji netto, a informacja ta (często trudno osiągalna innymi metodami) jest konieczna do całościowej analizy produkcji zbiorników wodnych.

Metody badania produkcji pierwotnej oparte o pomiary ilości chlorofilu i intensywności światła stosowane są głównie w badaniach oceanicznych. Dają one jedynie orientacyjne informacje o wielkości produkcji pierwotnej i z tych względów nie będziemy ich omawiać szczegółowo.

Do oceny produkcji pierwotnej planktonu stosuje się najczęściej obliczanie produkcji na podstawie stwierdzonych zmian w środowisku. Większość tych metod opiera się na badaniu zmian środowiska zachodzących pod wpływem procesów fotosyntezy w naczyniu izolującym plankton przez określony czas ekspozycji. Najmniej rozpowszechnione (i na obecnym etapie rozwoju metodyki mało dokładne) są metody oceny produkcji na podstawie analizy zmian ilości CO<sub>2</sub>, pH, przewodnictwa oraz ilości biogenów.

Znacznie dokładniejszą w tej grupie jest metoda badania produkcji pierwotnej na podstawie analizy zmian ilości tlenu. Jest ona czulsza dziesięciokrotnie od metody dwutlenkowej i jej pochodnych. Ze względu na to, że metoda tlenowa (przy zastosowaniu jasnych i ciemnych butelek) jest w chwili obecnej najbardziej rozpowszechniona i spełnia warunki umożliwiające szerokie jej stosowanie, omówimy ją dokładniej.

Dla uzyskania informacji o produkcji izolujemy wodę ze zbiornika z zawartym w niej planktonem równolegle w przezroczystym i zaciemnionym naczyniu i następnie analizujemy zmiany koncentracji tlenu. Zmiany ilości tlenu w jasnym naczyniu po okresie ekspozycji są jedynie wypadkową działania procesów fotosyntezy i oddychania. Nie można na ich podstawie sądzić o natężeniu samej fotosyntezy. Do uzyskania tej wielkości niezbędna jest znajomość intensywności oddychania badanego ze-

<sup>3</sup> Patrz referaty Hillbricht-Ilkowskiej i Patalasa oraz Kajaka.

społu. Informację tę otrzymujemy przez analizę zmian ilości tlenu w zaciemnionym naczyniu. W oparciu o te dwie wartości można obliczyć produkcję pierwotną brutto.

W przypadku gdy badany zespół planktonu nie będzie zawierał organizmów zwierzęcych (sytuacja taka w warunkach naturalnych spotykana jest wyjątkowo rzadko), różnica między końcową i wyjściową ilością tlenu w butelce będzie miarą produkcji pierwotnej netto fitoplanktonu. W przypadku gdy zespół planktonu, jak to zwykle bywa, zawiera zarówno organizmy roślinne jak i zwierzęce, różnica między wyjściową i końcową ilością tlenu w butelce nie jest miarą produkcji pierwotnej netto, a może być traktowana jedynie jako bilans między produkcją pierwotną a jej zużyciem przez zespół organizmów roślinnych i zwierzęcych.

Przeciwko metodzie tlenowej wysuwano szereg zastrzeżeń, które ograniczają zakres jej stosowania. W piśmiennictwie limnologicznym znaleźć można wiele prac poświęconych tym wątpliwościom. Często okazywało się jednak, że zastrzeżenia dotyczyły sytuacji ekstremalnych, bądź że powstające w tych przypadkach błędy można wyeliminować drogą odpowiedniego postępowania. Ogromna większość wątpliwości związana jest z faktem izolacji badanego zespołu w naczyniu eksperymentalnym. Stąd też zastrzeżenia te odnoszą się również do wszystkich innych metod, których zasadą jest analizowanie produkcji przez izolację badanego zespołu. Poważniejsze wątpliwości zestawiamy poniżej jako przykładowe informacje o możliwych źródłach błędów.

1) W jasnych i ciemnych butelkach może nastąpić różny rozwój populacji; 2) Na ściankach naczyń eksperymentalnych rozwijają się masowo bakterie zużywające tlen — różnie w ciemności i na świetle (V a c c a r o i R y t h e r 1954); na skutek hamującego wpływu światła w jasnych butelkach ich rozwój może być słabszy (S t e e m a n n N i e l s e n 1954); 3) Nagromadzające się w zamkniętym naczyniu metabolity fotosyntetyzującego fitoplanktonu działają hamująco na jego rozwój (S t e e m a n n N i e l s e n 1958); 4) Na skutek izolacji próby następuje zanik turbulencji i wytwarzają się mikrostratyfikacje wokół organizmów. Organizmy znajdują się w zmienionym, nie odnawianym środowisku (O h l e 1958); 5) W ciemnych butelkach następuje wzrost temperatury i zmiana natężenia metabolizmu (R i l e y 1938); 6) W jasnych butelkach może nastąpić wyczerpanie dwutlenku węgla i wzrost pH (T a l l i n g 1960); 7) W czasie ekspozycji następuje wyługowanie szkła z naczynia eksperymentalnego zmieniające środowisko (O h l e 1958); 8) W butelkach może następować nieoddechowe zużycie tlenu (H u l l 1962).

Jak z tego niepełnego zresztą zestawienia widać, zastrzeżenia są bardzo różnego rodzaju. Nietkóre z nich można wyeliminować stosunkowo prosto, jak np. pkt 7 — przez ługowanie szkła. Inne źródła błędów dotyczą wyjątkowych przypadków, np. pkt 5 — wzrost temperatury w zaciemnionej butelce umieszczonej w jeziorze jest minimalny i w istotny sposób na produkcję nie może wpłynąć. Szeregu błędów można uniknąć dobierając odpowiednie warunki eksperymentów. Z wielu względów, takich jak wyczerpywanie zasobów środowiska, nagromadzenie metabolitów, rozwój bakterii itp. czas ekspozycji należy ograniczyć (niedopuszczalna jest wielodniowa ekspozycja). Inne zastrzeżenia zmuszają do ostrożnej interpretacji wyników. Obowiązuje też zasada, że pomiar jednostkowy, obarczony wieloma błędami przypadkowymi, niekierunkowymi, winien być zastąpiony przez wielokrotne powtórzenia.

Omawiając zakres stosowalności metody oceny produkcji pierwotnej na podstawie analizy zmian ilości tlenu należy ponadto zwrócić uwagę na fakt, że czułość tej metody, mimo, iż jest większa niż szeregu wymienionych poprzednio metod, jest nie wystarczająca do badania produkcji pierwotnej w środowiskach o bardzo małej produkcji.

Za najczulszą metodę badania produkcji pierwotnej uważa się wprowadzoną w ubiegłym dziesięcioleciu metodę izotopową<sup>4</sup> opartą na stosowaniu węgla promieniotwórczego  $^{14}\text{C}$ . Metoda ta jednak po okresie bardzo żywiłowego rozwoju, na skutek narastających wątpliwości, zostaje coraz częściej przesuwana do grupy metod pomocniczych. Główną wątpliwością dotyczącą tej metody jest trudność interpretacji uzyskanych wyników. Przy jej użyciu otrzymujemy bowiem informację o produkcji, będącą wielkością pośrednią między produkcją brutto i netto, przy czym nie jest rozstrzygnięte, do której wielkości wartość ta jest bardziej zbliżona (jest to zależne od tempa rozwoju, od stadium wiekowego osobników badanych populacji itp.). Niezależnie jednak od tych zastrzeżeń, ze względu na dużą czułość tej metody jest ona bardzo przydatna w badaniach środowisk oligotroficznycych. Metodę izotopową, podobnie jak tlenową, stosuje się przy użyciu jasnych i ciemnych butelek. Z tego względu przy jej stosowaniu należy również zwrócić uwagę na omówione poprzednio wątpliwości metodyczne wynikające z faktu izolacji badanych zespołów.

Ocenę produkcji pierwotnej planktonu naturalnych środowisk wodnych można uzyskać jedynie eksponując butelki w naturalnych warunkach świetlnych, bezpośrednio w zbiorniku. Dla uzyskania niezbędnej do oceny produkcji zbiornika informacji o produkcji pierwotnej planktonu przypadającej na jednostkę powierzchni zbiornika, konieczne jest eksponowanie prób na różnych głębokościach. Zagęszczenie prób w pionie winno się uzależnić od zróżnicowania rozmieszczenia producentów i zmienności warunków świetlnych.

W różnych badaniach produkcji pierwotnej stosuje się również pomiary fotosyntezy w standartowych warunkach świetlnych, zarówno przy użyciu metody jasnych i ciemnych butelek (naświetlanie prób w laboratorium), jak również innych metod (np. użycie respirometru Warburga). Metody te mogą służyć do oceny zdolności wytwórczej zespołów lub określonych gatunków producentów. W oparciu o te dane porównać można możliwości produkcyjne dwóch lub więcej zbiorników. Nie można jednak uzyskać tą drogą informacji o rzeczywistej produkcji w tych zbiornikach. Metody pomiarów produkcji w warunkach laboratoryjnych dają natomiast większe możliwości eksperymentalnego badania np. czynników warunkujących produkcję. Pamiętać jednak należy, że w miarę „oddalania się” od warunków naturalnych, uzyskane wyniki w coraz mniejszym stopniu informują o rzeczywistej produkcji zachodzącej w środowisku, a w coraz większym — o fizjologicznych właściwościach producentów.

Większość prac nad produkcją pierwotną planktonu dotyczy pelagialu. W środowiskach litoralnych do badań planktonu można stosować bez większych modyfikacji wyżej omówione metody. Jedynie ze względu na znaczną mozaikowość środowiska należy zwiększyć liczbę powtórzeń dla wyeliminowania przypadkowości.

<sup>4</sup> Omówienie metody tlenowej i izotopowej oraz ocenę zakresu ich stosowalności podaje Oporowska (1966).

## 2. Perifiton

Do badań produkcji pierwotnej perifitonu stosuje się adaptacje metod używanych do badań planktonu. W związku z tym dochodzą do głosu wyżej omówione problemy metodyczne, uwypuklone jeszcze przez znaczne zróżnicowanie rozmieszczenia perifitonu w zbiorniku. Dodatkowym problemem jest trudność analizowania perifitonu na różnorodnych podłożach i konieczność oceny ilości podłoża dostępnego dla perifitonu w badanym zbiorniku.

Na ominięcie trudności metodycznych związanych z podłożem, na którym rozwija się perifiton pozwala metoda płytek szklanych, stosowana szeroko w różnych typach badań. Polega ona na analizowaniu perifitonu porastającego podłoże eksperymentalne (najczęściej szkiełka mikroskopowe) wprowadzane do zbiornika na wybrany okres czasu. Niestety metoda ta nie zawsze daje prawidłowe informacje o produkcji naturalnych zespołów perifitonu, gdyż nie wszystkie gatunki glonów występujące w danym środowisku osiedlają się na wprowadzonych do zbiornika podłożach z równą intensywnością. Z tego względu metoda płytek szklanych do oceny wielkości produkcji zbiorników wodnych może być traktowana jedynie jako pomocnicza, informująca o względnych różnicach badanych środowisk. Jest ona natomiast bardzo przydatna w pracach eksperymentalnych.

Na badanie produkcji perifitonu w warunkach najbardziej zbliżonych do naturalnych pozwalają metody analizowania perifitonu in situ bez oddzielania go od podłoża. Przykładem takich możliwości badawczych jest modyfikacja metody jasnych i ciemnych butelek stosowana przez Assman (1953). Polega ona na izolowaniu perifitonu wraz z zasiedlanym przez niego podłożem w przezroczystych i zaciemnionych rurach szklanych i oznaczaniu zmian ilości tlenu po okresie ekspozycji w zbior-

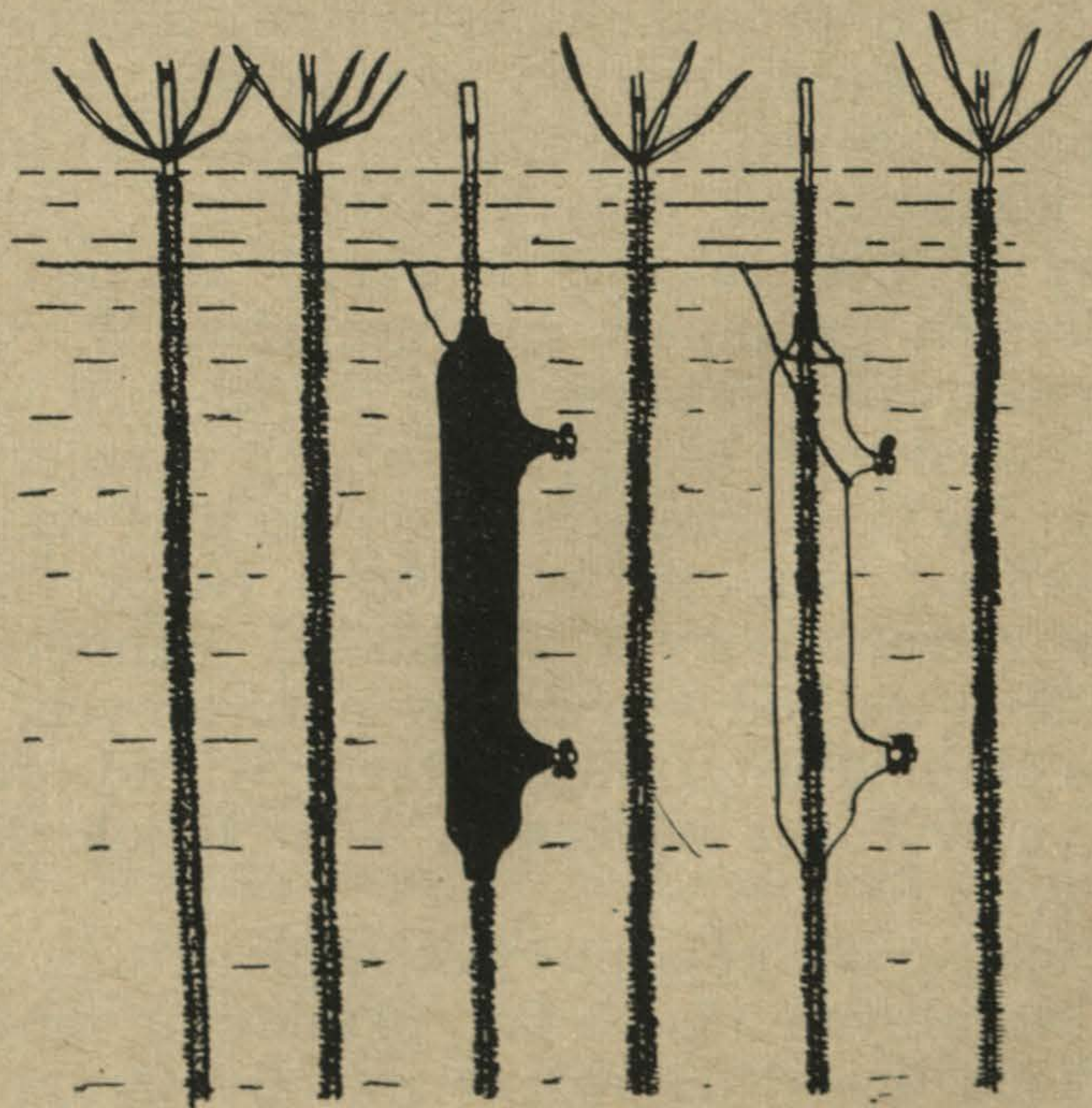


Fig. 1. Części zewnętrzne chłodnicy Liebiga stosowanej do badań produkcji pierwotnej perifitonu przez Assman (wg Assman 1953).

External casings of Liebig cooling tubes used by Assman in investigations of primary production of periphyton (after Assman 1953)

niku. Autor zakładał części zewnętrzne chłodnicy Liebiga na rosnący pęd *Equisetum* (fig. 1). Stosując tego typu metodę wyliczamy produkcję pierwotną odnosząc ilość wyprodukowanego tlenu do perifitonu porastającego określoną powierzchnię podłoża.

Innym przykładem tego typu metod jest stosowana przez Wetzela (1964) metoda polegająca na analizie produkcji perifitonu przy zastosowaniu jasnych i zaciemnionych cylindrów ze szkła organicznego umieszczanych w litoralu jeziornym, izolujących fragment środowiska (leżące na dnie drobne kamienie zasiedlane przez perifiton) (fig. 2). Produkcję pierwotną badano przy zastosowaniu metody izotopowej ( $^{14}\text{C}$ ).

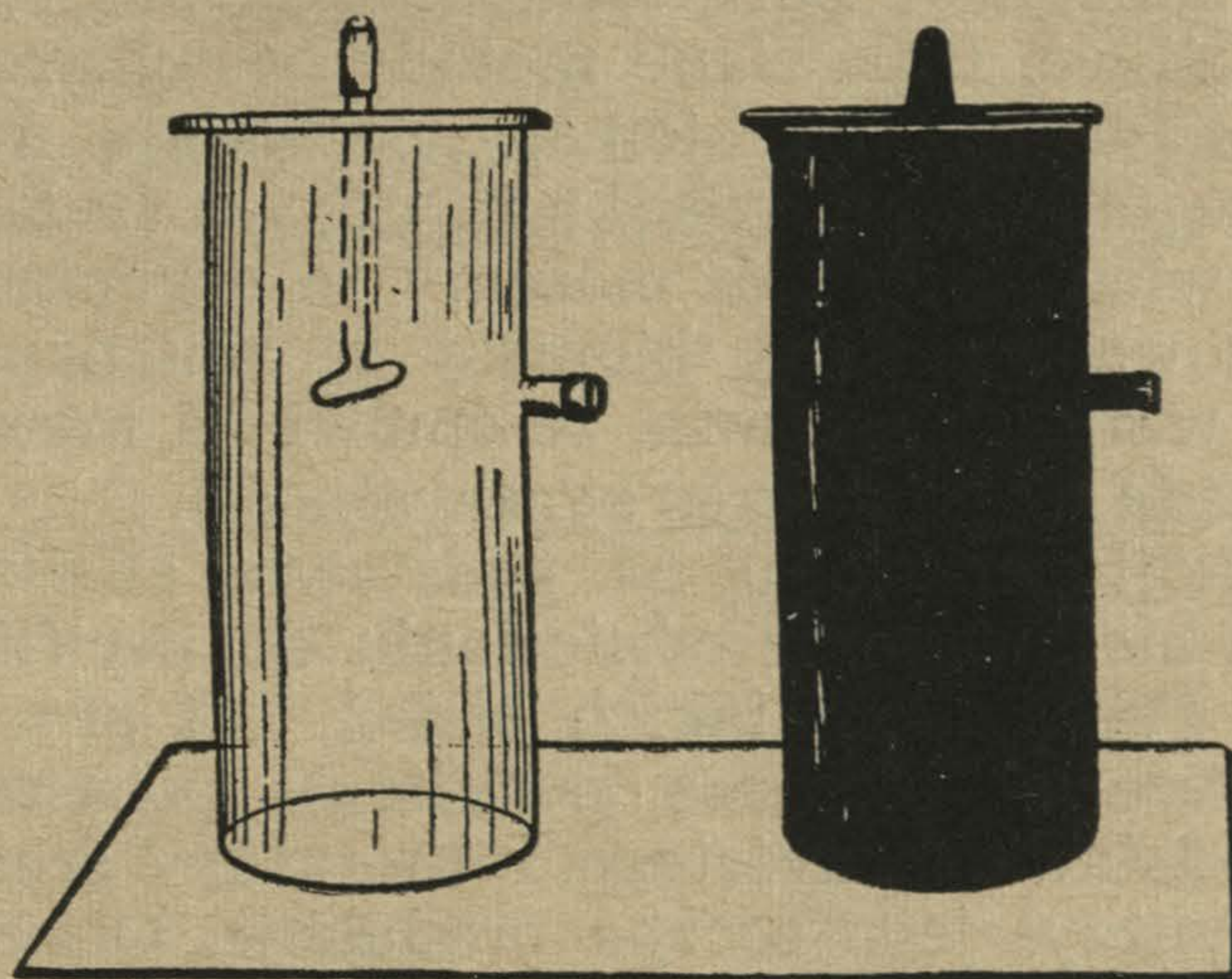


Fig. 2. Komory eksperymentalne ze szkła organicznego stosowane do badań produkcji makrofitów i perifitonu przez Wetzela (wg. Wetzela 1964)

Experimental Plexiglas chambers used by Wetzel for determining productivity of macrophytes and periphyton (after Wetzel 1964)

Wyżej omówione metody mają z reguły ograniczony zakres stosowalności i nie dają się użyć do badań perifitonu porastającego podłoża o zróżnicowanym kształcie, na większych głębokościach itp.

Inną modyfikacją metody jasnych i ciemnych butelek w badaniach perifitonu jest analizowanie przebiegu procesu fotosyntezy perifitonu umieszczonego w butelkach — oddzielonego ze znanej powierzchni naturalnego podłoża bądź nie oddzielonego od podłoża (płytki szklane). Przeprowadzone w związku z tą metodą eksperymenty (Pieczyńska, materiały nie publikowane) wskazują, że badanie perifitonu oddzielonego od naturalnego podłoża daje lepsze informacje o rzeczywistej produkcji zachodzącej w zbiorniku niż badanie perifitonu porastającego podłoża eksperymentalne (mimo, że to ostatnie umożliwia badanie perifitonu bez izolacji od podłoża).

Stosując metodę jasnych i ciemnych butelek do badań perifitonu pamiętać należy, że w wodzie wypełniającej butelkę z perifitonem znajduje się również produkujący fitoplankton. W związku z tym uzyskane wyniki pomiarów produkcji pierwotnej perifitonu należy pomniejszyć o wielkość zachodzącej jednocześnie produkcji planktonu. Usuwanie planktonu z tej wody jest mniej wskazane, gdyż manipulacje z tym związane zniekształcają środowisko i otrzymane wyniki mogą znacznie odbiegać od rzeczywistej produkcji. Analogicznie jak w przypadku badania produkcji planktonu, jedynie ekspozycja w naturalnych warunkach informuje o produkcji w zbiorniku.

Metody obliczania produkcji perifitonu na podstawie zmian biomasy są często stosowane (Newcombe 1950, Castenholz 1961, Sladeček i Sladečková 1964, King i Ball 1966 i inni). Wymienieni autorzy jako produkcję pierwotną netto perifitonu traktują przyrost biomasy (wyrażony w suchej masie lub materii organicznej) na podłożach eksperymentalnych umieszczonych w zbiorniku na określony czas ekspozycji. Niektórzy z nich (Newcombe 1950, King i Ball 1966) podają metody wyliczeniowe lub eksperymentalne pozwalające na określenie, jaka część biomasy powstała na podłożach w wyniku produkcji, a jaka — w wyniku zasiedlania i sedymentacji. Wydaje się jednak, że ze względu na dużą zmienność perifitonu odróżnienie tych dwu procesów nie zawsze jest możliwe. Omawiane metody oceny produkcji pierwotnej perifitonu na podstawie zmian biomasy pozwalają na ocenę produkcji tylko w tych szczególnych przypadkach, gdy w badanym zespole brak jest organizmów zwierzęcych lub możemy te organizmy usunąć, a tym samym gdy analizowane zmiany biomasy są zmianami biomasy producentów. Powyższy warunek sprawia, że omówiona metoda badań produkcji pierwotnej posiada wąski zakres stosowalności.

Badanie produkcji perifitonu na podstawie analizy zmian biomasy jest bardzo rzadko stosowane w odniesieniu do perifitonu porastającego podłoża naturalne. Przykładem takich badań jest praca Straškraby (1963). Autor analizował biomasę perifitonu porastającego makrofity w stawach i na podstawie przyjętego z literatury średniego tempa rozwoju perifitonu wyliczył jego roczną produkcję. Oczywiście ze względu na zmienne tempo rozwoju w różnych środowiskach postępowanie takie daje jedynie przybliżoną informację o wielkości produkcji perifitonu.

Istotnym problemem metodycznym w badaniu produkcji pierwotnej perifitonu jest ocena ilości podłoża zasiedlanego przez perifiton. Ocena taka w strefie litoralu porośniętego roślinnością wynurzona (podłoże o regularnych kształtach dające się łatwo sprowadzić w obliczeniach do prostych brył geometrycznych) jest stosunkowo prosta, aczkolwiek bardzo pracochłonna. Znaczne trudności sprawia natomiast ocena ilości podłoża zajętego przez perifiton porastający roślinność zanurzoną. Literatura dostarcza kilku opracowań metod pomiaru powierzchni roślinności zanurzonej. Wymienić tu można pracę Harrolda i Halla (1962) proponujących stosowanie do tych celów detergentów. Wiele trudności sprawia również ocena ilości innych rodzajów podłoża (kamienie, patyki itp.).

Trudności metodyczne związane z oceną ilości podłoża dostępnego dla perifitonu sprawiają, że ogromna większość badań nad produkcją pierwotną perifitonu ogranicza się do odniesienia produkcji jedynie do jednostki badanego podłoża, a nie powierzchni zbiornika, uniemożliwiając tym samym ocenę roli perifitonu w zbiorniku i porównanie produkcji perifitonu z produkcją innych zespołów.

### 3. Makrofity

W wielu przypadkach do badań produkcji pierwotnej makrofitów nie dają się stosować metody używane do analizy produkcji planktonu i perifitonu. Glony pobierają w procesie fotosyntezy dwutlenek węgla z wody i do niej wydzielają tlen, które to procesy są przez nas mierzone. Makrofity zachowują się pod tym względem różnie. Rośliny zanurzone korzystają z gazów rozpuszczonych w wodzie, natomiast rośliny wy-



nurzone wykorzystują głównie atmosferę. W przypadku roślin zanurzonych możliwe jest stosowanie metod pomiarów produkcji, będących różnymi modyfikacjami metody jasnych i ciemnych butelek. Jako przykład tej grupy wymienić można kolby szklane stosowane przez Potapova (1955) do analizy fotosyntezy roślin zanurzonych, znajdujących się w różnych warunkach świetlnych. Kolby z umieszczonymi w nich roślinami eksponowano na różnych głębokościach, dokonując równocześnie pomiarów intensywności światła. Przy użyciu większości tego typu metod analizuje się produkcję rośliny odciętej od podłoża. Często bada się produkcję fragmentów rośliny, co może być źródłem wielu błędów.

Przykładem metody umożliwiającej badanie fotosyntezy roślin zanurzonych bez oddzielania ich od dna jest metoda zaproponowana przez Wetzel (1964). Autor analizuje fotosyntezę mikrofitów (metodą tlenową i izotopową —  $^{14}\text{C}$ ) stosując omówione już przy metodach badania

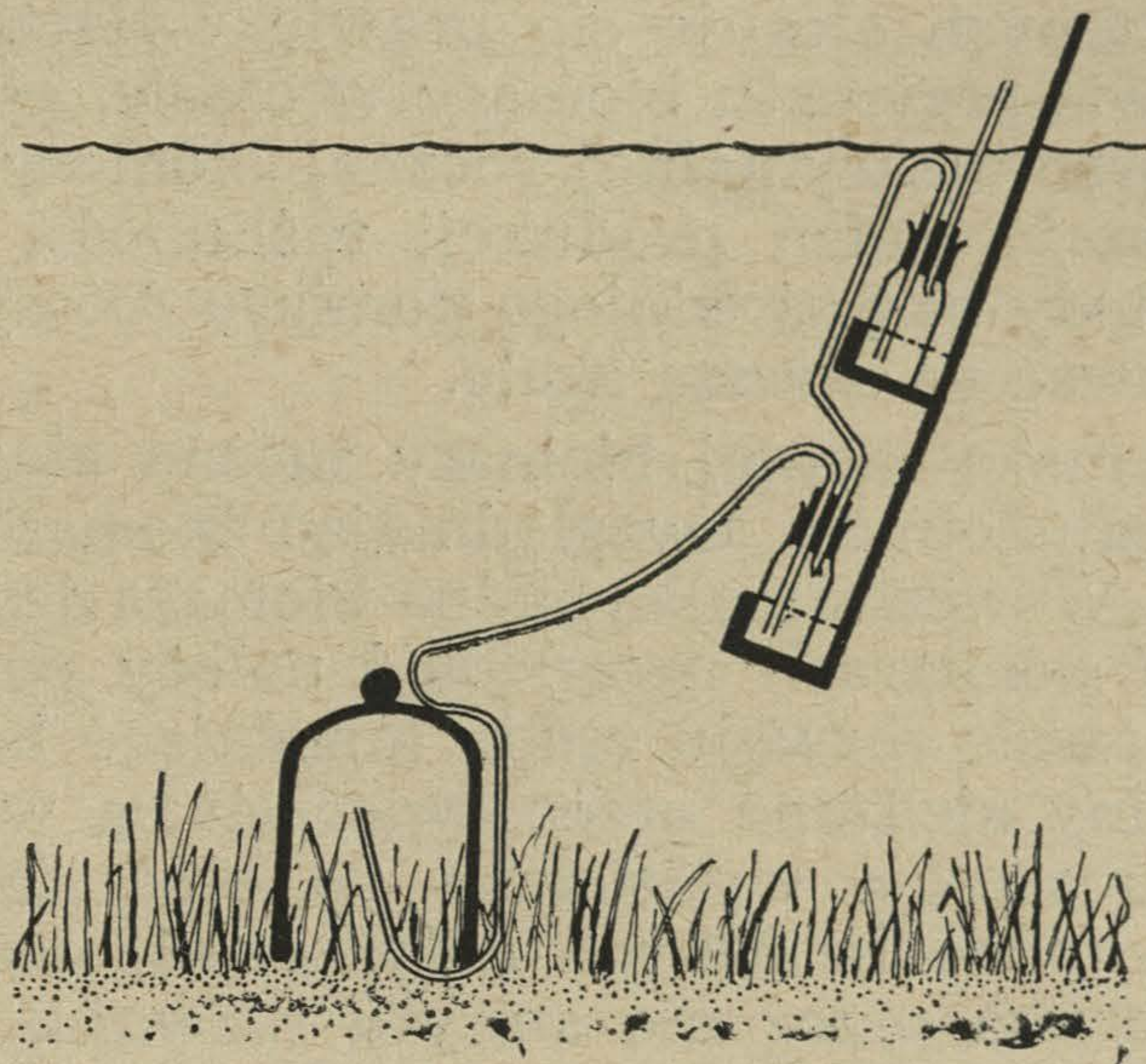


Fig. 3. Słoje do badań produkcji naturalnych wycinków środowiska stosowane przez Oduma (wg Oduma 1957)

Bel jar used by Odum for investigations of the production of natural sections of the habitat (after Odum 1957)

perifitonu cylindry ze szkła organicznego, nakładane na rosnące pędy roślin (fig. 2). Badania takie umożliwiają również stosowane przez Odum (1957) klosze szklane izolujące fragment litoralu (fig. 3) oraz kolby szklane nakładane na rosnące pędy roślin proponowane przez Kowalczevskiego (1966) do badań produkcji pierwotnej wycinków litoralu.

Bezpośrednie badanie procesu fotosyntezy ma w przypadku makrofitów tę zaletę, że ze względu na możliwość łatwego usunięcia osiedlających się na makrofitach organizmów pozwala na dokonanie pomiaru zarówno produkcji netto jak i brutto. Jest to bardzo istotny moment metodyczny, gdyż jak już wspomniano poprzednio, w badaniu produkcji pierwotnej najczęściej mamy możliwość oceny tylko jednej z tych wielkości.

Warto podkreślić, że wyliczenie produkcji brutto na podstawie oszacowanej produkcji netto (lub odwrotnie), oparte na założeniach i danych z piśmiennictwa, wprawdzie często konieczne, może być obarczone du-

zym błędem. Stosunek produkcji netto do produkcji brutto jest zmienny nawet w odniesieniu do tego samego gatunku i tego samego środowiska. I tak np. Ikusima (1966) podaje, że stosunek produkcji netto do brutto u gatunku *Vallisneria denseserrulata* waha się w sezonie wegetacyjnym w granicach od 22 do 49%.

Użycie metod bezpośrednich pomiarów fotosyntezy do roślin wynurzonych napotyka tak znaczne trudności, że w praktyce stosuje się je jedynie w eksperymentalnych pracach fizjologicznych i to z wieloma ograniczeniami. Dopiero ostatnio opracowano metodę obliczania ilości CO<sub>2</sub> pobranego przez zespół roślin wynurzonych *in situ*. Metoda ta, zwana aerodynamiczną, pozwala na określenie składowej pionowej przemieszczania się CO<sub>2</sub> nad powierzchnią zajęta przez roślinność. Stosowanie jej wymaga jednak dobrej znajomości dynamiki mas powietrznych i dość precyzyjnych pomiarów meteorologicznych. Szczegółową informację można znaleźć w pracy Šestáka i Čatský'ego (1966).

Do roślin wynurzonych stosuje się prawie wyłącznie metodę oceny produkcji na podstawie przyrostu biomasy w czasie, głównie jej wariant polegający na pomiarze maksymalnej rocznej biomasy. Na tej metodzie opiera się też większość badań produkcji roślinności zanurzonej, gdyż wyżej omówione metody bezpośredniego pomiaru fotosyntezy tych roślin rzadko dają się stosować na szerszą skalę.

Metodę pomiaru maksymalnej biomasy można stosować w zasadzie jedynie do roślin jednoletnich, uwzględniając biomase części nadziemnych i podziemnych. Wówczas maksymalna biomasa jest miarą produkcji netto tych roślin. W pomiarach uwzględnić należy ponadto ubytki biomasy zachodzące w czasie rozwoju roślin (opadające liście, obumierające korzenie, części rośliny zjedzone przez zwierzęta, a w niektórych przypadkach również substancje wydzielane do otaczającego środowiska). Literatura dostarcza niewielu danych dotyczących oceny strat biomasy roślin przed osiągnięciem przez nie szczytu rozwoju. Przykładowo wymienić można pracę Boruckij'ego (1949). Autor podaje dla niżej wymienionych gatunków makrofitów ubytki biomasy do czasu wytworzenia kwiatostanów (w procentach maksymalnej biomasy, dane przybliżone): *Acorus calamus* — 8, *Scirpus lacustris* — 7, *Typha latifolia* — 3, 7, *Phragmites communis* — 2, *Potamogeton crispus* — 4,5, *P. perfoliatus* — 1,1, *P. pectinatus* — 0,9. W wielu przypadkach można się spodziewać znacznie większych strat biomasy roślin (ponad 10%). Przykłady takie podaje Westlake (1965). Głównym czynnikiem powodującym straty biomasy roślin w okresie ich rozwoju jest falowanie.

W większości prac poświęconych produkcji makrofitów nie uwzględnia się części podziemnych. Często brak jest nawet wyobrażeń, jaka część biomasy roślin przypada na korzenie i kłącza. W badaniach produkcji makrofitów jest to jedno z pilniejszych zagadnień do rozwiązania.

Dla ilustracji wielkości biomasy części podziemnych roślin podajemy przykładowe dane zaczerpnięte z prac kilku autorów (tab. I). Uwzględnienie części podziemnych w biomacie makrofitów w niektórych przypadkach może spowodować sztuczne zwiększenie ocenianej produkcji. Wynika to z faktu, że u wielu gatunków roślin części podziemne utrzymują się przez dłuższy okres. Westlake (1965) podaje, że kłącza *Scirpus lacustris* utrzymują się przez okres 3 lat, a nawet dłużej; *Glyceria maxima* — prawie 2 lata; *Phragmites communis* — od 2 do powyżej 3 lat; *Sparganium erectum* — około 18 miesięcy; *Typha latifolia* — pra-

wie 2 lata. Korzenie większości tych roślin żyją krócej niż rok. Oczywiście okres utrzymywania się części podziemnych zależy jest od warunków fizykochemicznych panujących w osadach.

Tabela I

Udział części podziemnych w biomase wybranych gatunków makrofitów

A — świeża masa, B — sucha masa

Share of parts below ground in the biomass of several species of macrophytes

A — fresh weight, B — dry weight

Gatunek Species	Okres zbierania materiałów (miesiące) Time of sampling (months)	Udział biomasy części podziemnych w biomase całej rośliny (%) Contents of underground biomass in the total plant biomass (%)	
		A	B
<i>Catabrosa aquatica</i> <sup>1</sup>	VIII	22	20
<i>Equisetum fluviatile</i> <sup>3</sup>	VII—VIII	83	
<i>Equisetum heleocharis</i> <sup>1</sup>	VIII	40	38
<i>Nuphar luteum</i> <sup>1</sup>	VII	50	
<i>Phragmites communis</i> <sup>2</sup>	IX—X		53—64
<i>Phragmites communis</i> <sup>3</sup>	VII—VIII	83	
<i>Potamogeton natans</i> <sup>1</sup>	VII—VIII	28—40	24—38
<i>Potamogeton perfoliatus</i> <sup>1</sup>	VII—VIII	14—35	
<i>Sagittaria sagittifolia</i> <sup>1</sup>	VIII	7	11
<i>Scirpus lacustris</i> <sup>3</sup>	VII—VIII	90	
<i>Scirpus lacustris</i> <sup>4</sup>	VIII	> 46	
<i>Scirpus lacustris</i> <sup>5</sup>	X	75	75
<i>Typha angustifolia</i> <sup>4</sup>	VIII	> 52	
<i>Typha angustifolia</i> <sup>5</sup>	X	59	57
<i>Typha latifolia</i> <sup>4</sup>	VIII	> 46	
<i>Typha latifolia</i> <sup>3</sup>	VII—VIII	50	

<sup>1</sup> Katanskaja 1960; <sup>2</sup> Isambae v 1964; <sup>3</sup> Aario 1933 cyt. Westlake 1965; <sup>4</sup> Hejny 1960 cyt. Westlake 1965; <sup>5</sup> Westlake 1965.

Metoda analizy maksymalnej biomasy wymaga śledzenia fenologii badanych roślin, które po okresie osiągnięcia maksimum rozwoju, przypadającego zazwyczaj w czasie wytwarzania kwiatostanów, obumierają i rozkładają się. Niektóre rośliny mają dwa cykle życiowe w ciągu jednego sezonu wegetacyjnego. Jest to trudność do pokonania, wymaga jedynie większego nakładu pracy.

Stosunkowo najwięcej trudności metodycznych w pracach nad produkcją makrofitów nastroczają badania roślin wchodzących w skład pleuston. Produkcja tych roślin korzystających w znacznym stopniu z gazowych zapasów atmosfery, charakteryzujących się krótkim cyklem życiowym i wieloma pokoleniami w ciągu roku, nie daje się ocenić metodami opartymi na zasadzie jasnych i ciemnych butelek, jak również metodą pomiaru maksymalnej biomasy. Nie są też opracowane dostatecznie metody analizy przyrostów biomasy. Ze względu na to, że w wielu środowiskach zespół ten jest dominującym producentem, a w niektórych nawet jedynym, sprawa ta wymaga jak najszybszego rozwiązania.

## B. Pomiary produkcji pierwotnej naturalnych wycinków środowisk wodnych

Poza wyżej omówionymi pomiarami produkcji pierwotnej poszczególnych zespołów producentów, prowadzone są również, choć na znacznie mniejszą skalę, analizy produkcji całych naturalnych wycinków środowisk. Analizy tego typu są bardzo istotne, zwłaszcza w przybrzeżnych strefach zbiorników, gdzie z reguły występuje obok siebie kilka zespołów producentów i badanie ich w izolacji może być jednym ze źródeł błędów.

Jak dotąd piśmiennictwo dostarcza niewielkiej liczby prac z tego zakresu. Ponadto metody proponowane w tego typu badaniach mają najczęściej wąski zakres stosowalności. Klasycznym przykładem analizy produkcji pierwotnej naturalnych wycinków środowiska jest zaproponowana przez O d u m a (1957) metoda kloszy szklanych (fig. 3). Metoda ta polega na analizie koncentracji tlenu w jasnych i ciemnych kloszach izolujących nienaruszony wycinek środowiska. Wyliczenie produkcji oparte jest w tym przypadku na takich samych zasadach, jak przy stosowaniu metody jasnych i ciemnych butelek. Stosowanie proponowanych przez O d u m a kloszy w badaniach litoralu jeziornego jest bardzo utrudnione, zwłaszcza w środowiskach o twardym dnie i intensywnym falowaniu. Modyfikację tej metody przystosowaną do pracy w takich warunkach opracował K o w a l c z e w s k i (1966). Autor proponuje stosowanie dużych kolb szklanych, które po założeniu na rosnące pędy roślin izolują nie zmieniony fragment środowiska. Autor proponuje stosowanie tej metody w kilku wariantach, umożliwiających zarówno ocenę produkcji pierwotnej całego wycinka litoralu jak i ocenę udziału w produkcji poszczególnych zespołów (np. usuwanie z kolby planktonu lub perifitonu).

Omówione wyżej metody dają się zastosować jedynie do strefy litoralu porośniętej roślinnością zanurzoną. Brak jest jak dotąd metod pozwalających na tego typu prace w strefie roślinności wynurzonej. Mimo, że obecny stan opracowania tej grupy metod pozwala na stosowanie ich tylko w nielicznych środowiskach, to jednak duże możliwości eksperymentowania przy ich użyciu pozwalają rokować im znaczny rozwój w przyszłości.

Oddzielną grupę metod informujących o produkcji pierwotnej zbiorników wodnych stanowią metody oparte o analizę dobowych zmian ilości tlenu rozpuszczonego w wodzie. Przy ich użyciu uzyskujemy informacje o produkcji pierwotnej brutto. Literatura dostarcza wielu sposobów oceny produkcji na tej drodze. Dla przykładu podajemy metodę opracowaną przez B r u e v i c h a (1936) do badań pelagialu Morza Kaspijskiego, którą można ująć w postaci wzoru:

$$pO_2 = \Delta O_2^n \frac{24}{24 - d} + \Delta O_2^{24},$$

gdzie  $pO_2$  — produkcja fotosyntetyczna,  $\Delta O_2^n$  — zużycie tlenu w okresie od zachodu do wschodu słońca,  $\Delta O_2^{24}$  — różnica w ilości tlenu po 24 godzinach,  $d$  — czas od wschodu do zachodu słońca w godzinach.

Metoda ta była wielokrotnie modyfikowana w badaniach jezior. Obszerną dyskusję tego typu metod stosowanych w zbiornikach wodnych podaje V i n b e r g (1960).

Oceny produkcji na podstawie dobowych zmian koncentracji tlenu stosuje się również w badaniach wód płynących. Są to najczęściej różne modyfikacje metody opracowanej przez O d u m a (1956).

Przy stosowaniu wszystkich modyfikacji wyżej omówionych metod należy uwzględnić ilość tlenu dyfundującego ze zbiornika do atmosfery i ilość tlenu atmosferycznego rozpuszczającego się w wodzie w okresie badań. Uwzględnienie tych procesów umożliwia poprawka do bilansu wprowadzona w badaniach wód płynących przez E d w a r d s a (1962). O w n e s (1965) nadaje jej wartości liczbowe i uzależnia ją od szybkości przepływu i głębokości rzeki. Dla 20°C wynosi ona:

$$f(20^{\circ}C) = 27,5 v^{0,67} H^{-0,85},$$

gdzie:  $v$  — szybkość przepływu w stopach/sek.,  $H$  — średnia głębokość w stopach.

Metody oceny produkcji pierwotnej na podstawie dobowych różnic koncentracji tlenu w wodzie dają najbardziej ogólne wyobrażenie o produkcji danych środowisk i pozwalają na badania jej w całkowicie naturalnych warunkach. Są jednak obarczone wieloma błędami ograniczającymi ich stosowania. Na obecnym etapie opracowania, metodę tę można polecić jedynie jako orientacyjną. Godne poparcia będą jednak wszelkie prace metodyczne z tego zakresu.

Istotnym problemem bezpośrednio związanym z badaniami produkcji pierwotnej jest zagadnienie bilansu między produkcją a jej zużyciem przez całe naturalne zespoły organizmów (np. plankton, perifiton) lub fragmenty środowisk wodnych (litoral, pelagial). Wnioskowanie w zakresie tych zagadnień może być oparte na wielu poprzednio omówionych metodach. I tak, jak wspomniano przy omawianiu planktonu, zmiany ilości tlenu w butelkach naświetlanych w stosunku do wyjściowej ilości tlenu świadczą o bilansie między produkcją pierwotną a jej zużyciem przez zespół organizmów roślinnych i zwierzęcych, a więc w pewnym sensie o „produkcji netto” badanego zespołu. W przypadku planktonu pelagicznego jest to również informacja o tak rozumianej „produkcji netto” pelagialu. Analogicznie analizujemy „produkcję netto” litoralu, porównując zmiany ilości tlenu w jasnych naczyniach izolujących fragment środowiska w stosunku do wyjściowej ilości tlenu w środowisku.

Jak wynika z powyższego przeglądu, metody oceny produkcji pierwotnej wymagają jeszcze wielu badań. Można mieć nadzieję, że intensyfikacja prac nad produkcją ekosystemów w ramach Międzynarodowego Programu Biologicznego przyczyni się do szybkiego rozwoju tych badań.

## Piśmiennictwo

- A s s m a n, A. V. 1953 — Rol' vodoroslevykh obrastanij v obrazovanii organičeskogo veščestva v Glubokom ozere — Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč. 5: 138—158.
- B o r u c k i j, E. V. 1949 — Izmenenie zaroslej makrofitov v Belom ozere z Kosine s 1888 po 1938 g — Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč. 1: 44—56.
- B r u e v i c h, C. V. 1936 — Opredelenie produkcii organičeskogo veščestva w more — Sb. Akad. Vernadskomu k 50 letiju nauč. dejat.: 281—300.

- Castenholz, R. W. 1961 — An evaluation of a submerged glass method of estimating production of attached algae — *Verh. int. Vereinig. Limnol.* 14: 155—159.
- Edwards, R. W. 1962 — Some effects of plants and animals on the conditions in freshwater streams with particular reference to their oxygen balance — *Int. J. Air Wat. Pollut.* 6: 505—520.
- Harrod, J. J., Hall, R. E. 1962 — A method for determining the surface areas of various aquatic plants — *Hydrobiol.* 20: 173—184.
- Hull, C. H. J. 1962 — Photosynthetic oxygenation of a polluted estuary — *Rep. 13 Low-Flow. Argumentation Proj. Johns Hopkins Univ. Baltimore*, 30 str.
- Ikusima, I. 1966 — Ecological Studies on the Productivity of Aquatic Plant Communities II. Seasonal Changes in Standing Crop and Productivity of a Natural Submerged Community of *Vallisneria denseserrulata* — *Bot. Mag., Tokyo*, 79: 7—19.
- Isambaeu, A. J. 1964 — Podzemnye pobegi trostnika obyknovennogo v različnyh ekologičeskich uslovijach — *Trudy Inst. Bot. Akad. Nauk Kazachskoj SSR* 19: 185—201.
- Katanskaja, V. M. 1960 — Produktivnost' rastitelnogo pokrova nekotorych ozer Karelskogo perešejka — *Trudy Lab. Ozerov.* 11: 151—178.
- King, D. L., Ball, R. C. 1966 — A qualitative and quantitative measure of Aufwuchs production — *Trans. Amer. micr. Soc.* 85: 223—240.
- Kowalczewski, A. 1966 — Modyfikacja metody pomiarów produkcji pierwotnej wycinków litoralu — *Ekol. Pol. B*, 12: 325—330.
- Kožova, O. M. 1964. — Fitoplankton Irkutskogo Vodochranilišča — *Trudy Limnol. Inst.* 11: 41—114.
- Newcombe, C. L. 1950 — A quantitative study of attachment materials in Sodon Lake, Michigan — *Ecology* 31: 204—215.
- Odum, H. T. 1956 — Primary production in flowing waters — *Limnol. Oceanogr.* 1: 102—117.
- Odum, H. T. 1957 — Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida — *Ecol. Monogr.* 27: 55—112.
- Ohle, W. 1958 — Measurements of primary production. Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes — *Rapp. Cons. Explor. Mer* 144: 129—131.
- Oporowska, K. 1966 — Produkcja pierwotna i problemy jej pomiaru — *Zesz. probl. Kosmosu* 13: 135—140.
- Owens, M. 1965 — Some factors involved in the use of dissolved-oxygen distributions in streams to determine productivity — *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 18, Suppl.: 209—224.
- Potapov, A. A. 1955 — K. voprosu o zarastanii vodochranilišč pogruzennymi gidrofitami — *Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč.* 6: 205—210.
- Riley, G. A. 1938 — The measurement of phytoplankton — *Inst. Rev. Hydrobiol.* 36: 371—373.
- Sládeček, V., Sládečková, A. 1964 — Determination of the periphyton production by means of the glass slide method — *Hydrobiol.* 23: 125—158.
- Steemann Nielsen, E. 1954 — On organic production in the oceans — *J. Cons. int. Explor. Mer* 19: 309—328.
- Steemann Nielsen, E. 1958 — Experimental methods for measuring organic production in the sea — *Rapp. Cons. Explor. Mer* 144: 38—46.
- Straškraba, M. 1963 — Share of the littoral region in the productivity of two fish ponds in southern Bohemia — *Rozpr. čsl. Akad. Ved.* 73: 1—63.
- Šestak, Z. Čatsky, J. 1966 — Metody studia fotosyntheticke produkce rostlin — *Praha*, 394 str.

- Talling, J. F. 1960 — Comparative laboratory and field studies of photosynthesis by a marine planktonic diatom — *Limnol. Oceanogr.* 5: 62—77.
- Ten, V. S. 1964 — Metod razčeta produkcii fitoplanktona — *Trudy sevastop. biol. Stanc.* 15: 26—38.
- Vaccaro, R. F., Ryther, J. W. 1954 — The bacterial effects of sunlight in relation to „light” and „dark” bottle photosynthesis experiments — *J. Cons. int. Explor. Mer* 20: 18—25.
- Vinberg, G. G. 1960 — Pervičnaja produkcija vodoemov — Minsk, 330 str.
- Votincev, K. K., Popovskaja, G. J. 1965 — Produkcija Melosiry v ozere Bajkal — *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 163: 1491—1494.
- Westlake, D. F. 1965 — Some basis data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes — *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 18, Suppl.: 229—248.
- Wetzel, R. G. 1964 — A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake — *Int. Rev. Hydrobiol.* 49: 1—61.

## Methods of investigating primary production in freshwater ecosystems

### Summary

A discussion is given different methods of examining the primary production of associations in inland waters, taking into consideration plankton, periphyton, macrophytes and mixed associations. The following groups of methods were distinguished:

1) Analysis of increases in the biomass of producers and calculation of actual production based on known or assumed characteristics of the association of producers.

a) calculation of production from biomass and turnover;

b) calculation of production from measurements of increase in biomass in time (one particular case in this group of methods is calculation of the production of macrophytes on the basis of maximum yearly biomass).

2) Analysis of environmental changes taking place under the influence of photosynthesis processes and calculation on this basis of the photosynthesis value.

a) measurements of variations in the amount of oxygen in an environment;

b) measurements of variations in the amount of carbon dioxide (direct analyses by chemical or physical methods and indirect analyses of variations in the amount of CO<sub>2</sub> reflected in variations in pH or conductivity);

c) measurements of variations in the amounts of certain biogens.

3) Analysis of the amount of carbon assimilated by plants during the process of photosynthesis (method of calculation of primary production using <sup>14</sup>C).

4) Analysis in indices of producers biomass and calculation of their production on the basis of a knowledge of factors limiting this production (e.g. calculation of production on the basis of information of the amount of chlorophyll and amount of solar energy per unit of surface of the water body).

The paper discusses in greater detail several methods chosen from the point of view of the possibility of their application on a wider scale in the investigations carried out in Poland under the International Biological Programme.

For mass comparative studies in eutrophic environments the application of the oxygen method of light and dark bottles for plankton and periphyton was proposed (in the case periphyton the necessity of analysing the amount of

substrate suitable for colonisation was emphasised) and methods of investigating production on the basis of estimation of maximum biomass in the case of macrophytes.

In discussing the oxygen method attention was drawn to the possible sources of error limiting the range of its application and stress laid on the necessity for a large number of repeats to eliminate non-directional deviations (accidental deviations) caused by the lack of uniformity of the material.

In relation to examinations of macrophytes the authors emphasise the necessity for taking into consideration losses in biomass before the period of maximum development by plants and the share of underground parts in plant biomass as an important methodological problem.

Other methods of examining primary production were discussed from the point of view of their application in detailed investigations.