

## СИСТЕМА ОЦЕНКИ И ПРОГНОЗИРОВАНИЯ БИОПРОДУКТИВНОСТИ ЭКОСИСТЕМ ОЗЕРНОГО ТИПА<sup>1</sup>

© 2020 г. В. В. Бульон\*

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: vboulion@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2019 г.

После доработки 24.09.2019 г.

Принята к публикации 12.11.2019 г.

Разработана система диагностики биологической продуктивности озерных экосистем с входными параметрами: географическая широта, удельный водосбор, среднегодовая температура воздуха, годовая сумма осадков, средняя и максимальная глубина водоема, время пребывания воды в нем, средние за вегетационный сезон значения цветности воды и суточного ассимиляционного числа хлорофилла “а” фитопланктона. На примере некоторых озер и водохранилищ РФ, расположенных в разных географических зонах (от Северо-запада до Дальнего Востока), прогнозируется годовая продукция наземной растительности на водосборной площади и ключевых групп гидробионтов: первичных продуцентов, бактериопланктона и консументов, включая рыб.

*Ключевые слова:* диагностика водоемов, продукция гидробионтов, рыбопродуктивность, факторы внешней среды, фактор эвтрофирования.

**DOI:** 10.31857/S0321059620030037

### ВВЕДЕНИЕ

В условиях дефицита сведений об экологическом состоянии внутренних водоемов разрабатываются все более новые способы их диагностики [15, 20, 22, 23, 40, 47, 50]. Диагностика водоемов, функционирующих в природных условиях или находящихся под антропогенным воздействием, основывается на системе наблюдений, оценки и прогноза ряда гидробиологических показателей. Система диагностики (СД) часто совмещается с моделированием [15, 23], позволяющим реконструировать по имеющимся материалам недостающие биолого-продукционные характеристики водных объектов. Система базируется на знании закономерных связей между биотическими и абиотическими элементами водной среды. Она представляет собой сжатую форму балансовой модели, имитирующей биотический поток энергии в экосистеме, с той лишь разницей, что модель описывает все этапы трансформации вещества и энергии в этом потоке, а в СД на первом плане – входные и целевые характеристики эко-

системы, а связывающая их промежуточная информация дана в “спрессованном” виде.

Цель данной работы – на примере некоторых озер и водохранилищ РФ, находящихся в разных климатических зонах, продемонстрировать процедуру диагностики биологической продуктивности водных экосистем, индикаторы которой – годовая продукция ключевых групп гидробионтов: первичных продуцентов, редуцентов и консументов разного порядка, включая рыб.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Система диагностики биологической продуктивности экосистем озерного типа (рис. 1) основана на балансовой модели биотического потока энергии в водном объекте, находящемся под воздействием окружающей среды – суши и атмосферы [4]. Взаимоотношения между организмами разных трофических уровней представлены в СД связывающими эти уровни переходными коэффициентами и комбинированными уравнениями. Исходные параметры, требуемые для диагностики, легко определяемы либо доступны из справочных источников. В число исходных параметров СД не включено содержание общего фосфора *TP* в воде, так как его определение технологически трудоемко и затратно. Поток фосфора в

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках государственного задания “Исследования динамики трофических связей, биологического разнообразия и закономерностей круговорота биогенных элементов в экосистемах континентальных водоемов, вызванной антропогенным воздействием и колебаниями климата” (проект № АААА-А17-117021310121-0).



положено на территории Красноярского края и Иркутской области в зоне тайги юго-западной части Средне-Сибирского плоскогорья. Из-за большой удаленности от морей и океанов климат здесь резко континентальный. Зимы холодные, малооблачные, безветренные; лето — в среднем теплое, но короткое. Все водохранилища Ангарского каскада — объекты рыбного хозяйства [28, 29].

**Зейское водохранилище** заполнялось с 1974 по 1985 г. Оно строилось с целью не только получения электроэнергии, но и для уменьшения ущерба от наводнений, которые часто происходили в пойме рек Зеи и Амура. Водоохранилище расположено на территории в границах Амурской области в верхнем течении р. Зеи. Площадь зеркала — 2419, водосборного бассейна — 83800 км<sup>2</sup>. Зейское водохранилище по величине — на третьем месте в России и на четвертом в мире (после Красноярского, Братского и Асуанского). Климат в районе водохранилища резко континентальный. Зима продолжительная и морозная. Среднегодовая температура воздуха отрицательная. Водоохранилище расположено в зоне вечной мерзлоты [10].

**Бурейское водохранилище** (Амурское море) на р. Бурее (левый приток Амура) расположено на территории Амурской области и Хабаровского края. Его наполнение началось в апреле 2003 г. и завершилось летом 2009 г. Площадь зеркала — 750 км<sup>2</sup> при площади водосборного бассейна 70700 км<sup>2</sup>. В зоне водохранилища муссонный климат имеет некоторые черты резко континентального климата. Зимы здесь суровые, мало-снежные. Только июль можно назвать летним месяцем [9].

**Озеро Ханка** расположено на границе Приморского края (Россия) и провинции Хэйлуцзян (Китай). Это самый крупный пресноводный водоем на Дальнем Востоке. Площадь его зеркала 3030, водосбора 18400 км<sup>2</sup>. В озеро впадают 24 реки, вытекает р. Сунгача — приток Уссури (бассейн Амура). На озере организован российско-китайский Ханкайский заповедник. Дно озера устлано лёссовым грунтом, что в условиях мелководности озера и частых ветров является причиной высокой мутности воды. Климат здесь имеет ярко выраженный муссонный характер. Зимы холодные, бесснежные, солнечные. Летом ветер с востока и юго-востока приносит влажный воздух и обильные дожди [32].

**Онежское** — второе по величине (после Ладожского) озеро Европы. В него впадают 52 реки длиной >10 км и порядка тысячи малых речек и ручьев. Главные притоки — Водла, Шуя и Суна. Вытекает из озера р. Свирь, впадающая в Ладожское озеро. Площадь зеркала Онежского озера 9720 км<sup>2</sup>. Регион, где находится озеро, относится к атлантико-арктической зоне умеренного пояса. Кли-

мат характеризуется как переходный от морского к континентальному [27, 36, 43].

**Ладожское озеро** — крупнейшее в Европе, расположено в Республике Карелии и Ленинградской области. Водосборная площадь Ладожского озера включает в себя озера Онежское, Ильмень и Сайму. Сток воды происходит через р. Неву, соединяющую озеро с Невской губой Финского залива. Площадь зеркала Ладожского озера 17870 км<sup>2</sup>. Климат, как и в районе Онежского озера, колеблется от морского до континентального [31].

**Рыбинское водохранилище** образовано в конце 1930-х—начале 1940-х гг. и охватывает части территорий Тверской и Вологодской областей. Площадь зеркала водохранилища 4580 км<sup>2</sup>. По размерам оно второе среди водохранилищ на Волге (после Куйбышевского) [38, 54].

Основные географические, морфометрические и гидрохимические показатели озер приведены в табл. 1.

Для диагностики биологической продуктивности перечисленных водоемов используются следующие входные параметры — независимые переменные (табл. 1): Lat — географическая широта, °с.ш.; SDA — удельный водосбор; Tem — среднегодовая температура воздуха, °С; Pre — годовая сумма осадков, мм/год;  $D_{mean}$  и  $D_{max}$  — средняя и максимальная глубины водоема, м;  $T_w$  — время пребывания воды в водоеме, годы; Pt — цветность воды в водоеме, град.; DAN — суточное ассимиляционное число хлорофилла *a* фитопланктона;  $F_{eu}$  — фактор эвтрофирования водоема, при отсутствии антропогенной нагрузки  $F_{eu} = 1$ .

Промежуточные параметры — следующие ниже зависимые переменные.

$P_{ter} = 4 (3000 / (1 + \text{EXP}(1.315 - 0.119 \text{ Tem})))$  — продукция наземной растительности на водосборе, ккал/(м<sup>2</sup> год) [21, 46]. Параметр  $P_{ter}$  используется как промежуточный для расчета  $TP$ , но он также целевой, характеризующий продуктивность системы водосбор—озеро.

$FF = 3D_{mean}/D_{max}$  — фактор формы котловины водоема.

$GS = 8.71 \text{ Tem} + 164$  — длительность вегетационного сезона, дни (рис. 2).

$TP = 1000 ((\text{SDA} \times 0.1 \times 0.002 \times 0.02 P_{ter} \times 2^{(\text{Tem}-12)/10} \times F_{eu} + 0.00003 \text{ Pre}) (1 - R) T_w) / D_{mean}$  — содержание общего фосфора в воде, мкг/л. Коэффициенты: 0.1 — отношение массы органического углерода к ее калорийности; 0.002 — соотношение P : C в растительном материале [41]; 0.02 — средняя для планеты доля фосфора, выносимого в водоемы из наземных экосистем с природным ландшафтом [18]; 0.00003 — среднее содержание  $TP$  в атмосфере-

**Таблица 1.** Средние значения входных, промежуточных и целевых параметров для прогнозирования биологической продуктивности некоторых озер и водохранилищ РФ

Параметры	Богучанское вдхр	Зейское вдхр	Бурейское вдхр	оз. Ханка	Рыбинское вдхр	Онежское озеро	Ладожское озеро
<b>Входные</b>							
Lat, °с.ш.	58.4	54.5	50.3	45	58.4	61.5	60.6
SDA	357	35	94	6.1	33	5.82	14.5
Tem, °C	-3.5	-3.1	-3.5	2	4	3	3.7
Pre, мм/год	425	525	690	565	625	630	610
$D_{mean}$ , м	25	38	14.5	2.5	5.6	30	47
$D_{max}$ , м	75	97	58	6.5	28	127	230
$T_w$ , годы	0.55	4	0.38	10	0.61	15.6	11.7
Pt, град.	30	75	75	40	50	20	23
DAN, мкг С/(мг сут)	40	40	40	70	40	30	40
$F_{eu}$	1.5	2	2	3.5	2	1	1.5
<b>Промежуточные</b>							
GS, дни	134	137	134	181	199	190	196
FF, отн. величина	1	1.2	0.75	1.2	0.6	0.71	0.61
Lit, %	17	9.5	34	20	54	30	18
$M_{cov}$ , %	1.8	2.7	7.8	6.6	6	2.6	1.2
TP, мкг/л	26	14	11	27	40	9	21
Chl, мкг/л	7	3.1	2.3	7.6	12	1.7	5.3
Sec, м	2	1.9	2	0.29	1.4	3.3	2.3
<b>Целевые, ккал/(м<sup>2</sup> год)</b>							
$P_{ter}$	1805	1879	1805	3049	3621	3327	3531
$P_{php}$	586	248	199	224	1097	253	762
$P_{mac}$	13	28	115	131	46	13	6
$P_{epi}$	2	4.4	18	21	7.3	2.1	1
$P_{phb}$	32	7.3	21	14	190	24	44
PP	633	288	354	389	1340	293	812
$P_{bcp}$	186	318	140	57	258	129	298
$P_{zpl}$	39	39	20	11	58	21	56
$P_{zbe}$	6.5	4.4	16	21	38	4.8	6.6
$P_{plf}$	3.1	3.1	1.6	0.87	4.7	1.7	4.5
FP	2.1	2	1.7	1.5	4.5	1.2	2.9
FY	0.7	0.67	0.57	0.5	1.5	0.4	1

ных осадках, г/л [33];  $R = 5/(5 + D_{mean}/T_w)$  – коэффициент седиментации фосфора [45].

$Sec = 10^{(1.26 - 0.31 \times \text{LOG}_{10}(Pt) - 0.36 \times \text{LOG}_{10}(TP))}$  – прозрачность воды в водоеме, м [48].

$Lit = (1 - ((D_{max} - 2 Sec)/(D_{max} + 2 Sec \times \text{EXP}(3 - FF^{1.5})))^{0.5/FF})100$  – отношение площади литоральной зоны к площади водоема, % [45].

$M_{cov} = \text{IF} (Lat < 55) \text{ THEN } (56.5 (Sec/D_{mean})) \text{ ELSE } (23.6 (Sec/D_{mean}))$  – степень зарастания водоема макрофитами, % [5]. В этом логическом уравнении зафиксировано допущение, что на высоких широтах степень зарастания ниже, чем на низких широтах, из-за смены мягких грунтов на каменистые субстраты.

$Chl = 0.103 \times TP^{1.29}$  – содержание хлорофилла *a* в планктоне, мкг/л [6].

Целевые параметры – следующие ниже зависящие переменные.

$P_{php} = 0.8 (IF (2 Sec > D_{mean}) THEN (DAN \times Chl \times D_{mean} (1 - D_{mean}/(4 Sec))GS/100) ELSE (DAN \times Chl \times Sec \times GS/100))$  – продукция фитопланктона. Это логическое уравнение учитывает тот факт, что в отдельных водоемах потенциальная глубина фотического слоя может превышать среднюю глубину [45].

$P_{mac} = 10^{(2.21 + 1.08 \text{ LOG}_{10} (M_{cov}) - 0.49 \times (90/(90 - Lat)))}$  – продукция макрофитов, ккал/(м<sup>2</sup> год) [5].

$P_{epi} = 0.16 P_{mac}$  – продукция эпифитов, ккал/(м<sup>2</sup> год) [5].

$P_{phb} = (0.32 P_{php} \times Lit)/100$  – продукция микрофитобентоса, ккал/(м<sup>2</sup> год) [5].

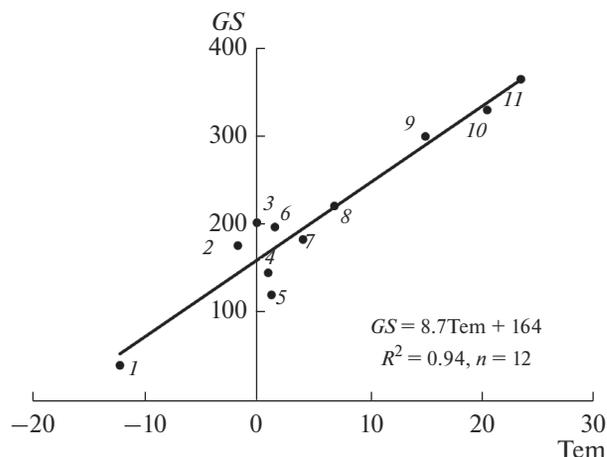
$PP = P_{mac} + P_{epi} + P_{phb} + P_{php}$  – суммарная первичная продукция, ккал/(м<sup>2</sup> год).

$P_{bcp} = 0.2 P_{php} + 10 (Pt/12) 0.0025 \times 0.33 D_{mean} \times GS$  – продукция бактериопланктона с учетом потребленного им аллохтонного РОВ, ккал/(м<sup>2</sup> год). Коэффициент 0.2 означает, что ≈20% продукции фитопланктона трансформируется в бактериальную продукцию; 10 – калорийность органического углерода, ккал/г; Pt / 12 – концентрация аллохтонного РОВ, мг С/л; 0.0025 – константа скорости утилизации аллохтонного РОВ бактериопланктоном, сут<sup>-1</sup> [3]; 0.33 – эффективность роста бактериопланктона [14].

$P_{zpl} = 0.59 \times 0.16 (P_{php} (1 - 0.2/0.33 - 0.1/(0.3D_{mean})) + P_{bcp})$  – продукция зоопланктона, ккал/(м<sup>2</sup> год); коэффициент 0.59 – отношение продукции планктонного сообщества к продукции нехищного зоопланктона; 0.16 – эффективность роста нехищного зоопланктона [12]; 0.2 – доля чистой продукции фитопланктона, трансформированная в бактериальную продукцию; 0.33 – эффективность роста бактериопланктона; 0.1 – скорость седиментации фитопланктона, м/сут [11]; 0.3 – скорость оборота биомассы фитопланктона, сут<sup>-1</sup> [17].

$P_{zbe} = 0.16(0.6P_{mac} + 0.73P_{epi} + 0.73P_{phb} + 0.1P_{php}/(0.3D_{mean}))$  – продукция зообентоса, ккал/(м<sup>2</sup> год), где коэффициенты 0.16 – эффективность роста зообентоса [1]; 0.6 и 0.73 – доля продукции макрофитов, эпифитов и микрофитобентоса, потребленная зообентосом, с поправкой на ассимиляцию продукции этих автотрофов бактериобентосом; 0.1 – скорость седиментации фитопланктона, м/сут; 0.3 – скорость оборота биомассы фитопланктона, сут<sup>-1</sup>. Формула рассчитана на основе модельного алгоритма [4].

$P_{plf} = 0.08P_{zpl}$  – продукция планктоноядных рыб, ккал/(м<sup>2</sup> год) [4].



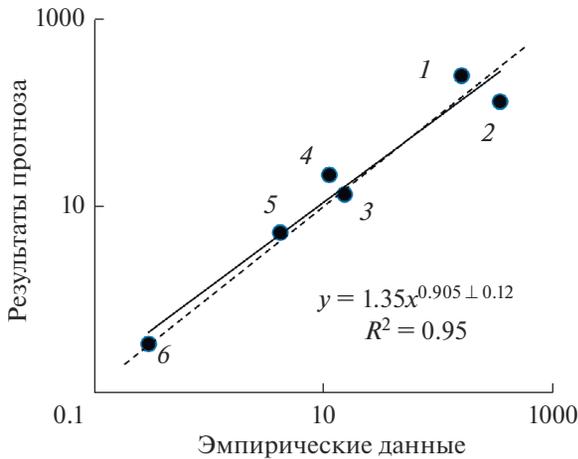
**Рис. 2.** Зависимость длительности вегетационного сезона (GS, дни) от среднегодовой температуры воздуха (Tem, °C). Озеро на о. Хейса в архипелаге Земля Франца-Иосифа (1), Зейское (2) и Бурейское (3) водохранилища, озера Кривое в Северной Карелии (4) и Зеленецкое на Кольском п-ве (5), Богучанское водохранилище (6), озера Красное на Карельском перешейке (7), Нарочь в Беларуси (8), Инкити в Грузии (9), Киннерет в Израиле (10), Джордж в Уганде и Кодаи в Индии (11). По [9, 10, 25, 26, 51, 53].

$FP = 0.16 (0.5 P_{plf} + 0.5 \times 0.08 P_{zbe}) + 0.5 P_{plf} + 0.5 \times 0.08 P_{zbe}$  – продукция рыбного сообщества, ккал/(м<sup>2</sup> год), где коэффициенты 0.16 – эффективность роста хищных рыб [42]; 0.5 – доля продукции планктоноядных и бентосоядных рыб, потребленная хищными рыбами, а также утраченная в результате вылова или естественной смертности; 0.08 – эффективность роса бентосоядных рыб [42].

$FY = FP/3$  – вылов рыб без ущерба популяции, ккал/(м<sup>2</sup> год) [4].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Значения входных параметров и спрогнозированных на их основе промежуточных и целевых параметров биологической продуктивности водоемов представлены в табл. 1. Для расчета годовой величины продукции фитопланктона важно знать продолжительность вегетационного сезона GS. Ранее предлагалось рассматривать GS как функцию географической широты Lat [44, 45]. Однако эту функцию нельзя считать универсальной для всех географических зон, так как она игнорирует подчиненность GS меридиональной зональности. Проанализировав данные некоторых сайтов и литературных источников, автор пришел к выводу, что значения GS тесно связаны со среднегодовой температурой воздуха Tem (рис. 2).

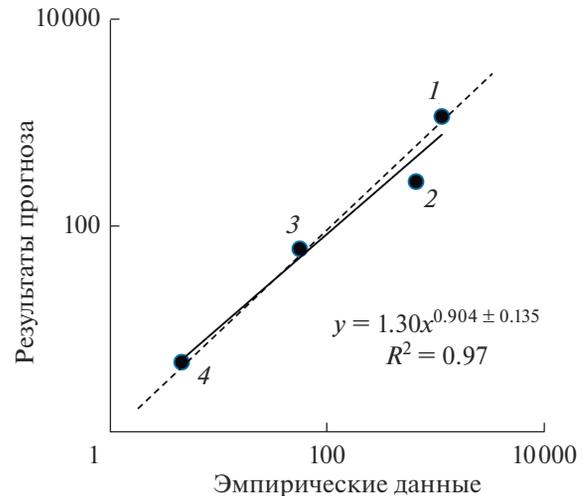


**Рис. 3.** Сравнение результатов прогноза с эмпирическими данными [27, 30, 35, 37] для Онежского озера: 1 — продукция фитопланктона; 2 — бактериопланктона; 3 — макрофитов; 4 — зоопланктона; 5 — зообентоса; 6 — вылов рыбы, ккал/(м<sup>2</sup> год). Сплошная линия — линия регрессии, пунктирная — линия симметрии ( $x = y$ ).

Верификация показаний СД проводилась по данным гидробиологических исследований Онежского озера (рис. 3) и Рыбинского водохранилища (рис. 4). Установлено сходство прогнозируемых величин продукции гидробионтов с результатами натуральных наблюдений.

Основным маркером трофического статуса водоемов принято считать содержание Chl в планктоне. СД прогнозирует содержание Chl для экосистемы, функционирующей в условиях, близких к природным. Если содержание Chl, установленное эмпирическим путем, превышает прогнозируемую величину, это свидетельствует об эвтрофировании водоема. В этом случае подбирается соответствующая поправка (в виде коэффициента эвтрофирования  $F_{eu}$ ) в уравнение, описывающее зависимость  $TP$  от  $P_{тер}$  и  $P_{ге}$ , чтобы приблизить прогнозируемое значение Chl к эмпирическому. Так как в СД входные, промежуточные и целевые параметры взаимосвязаны, корректировка Chl приведет к изменению всех остальных показателей трофического состояния экосистемы.

СД позволяет ретроспективно прогнозировать трофическое состояние водоема, если бы он находился внутри водосбора с природным ландшафтом и не подвергался бы антропогенной биогенной нагрузке. Приняв  $F_{eu} = 1$ , находим, что продукция фитопланктона в отсутствие эвтрофирования составляла бы в рассматриваемых здесь водоемах (кроме Онежского озера, практически не подвергающегося эвтрофированию) от 90 (оз. Ханка) до 590 ккал/(м<sup>2</sup> год) (Рыбинское водохранилище), что в 1.4–2 раза меньше, чем на те-



**Рис. 4.** Сравнение результатов прогноза с эмпирическими данными [8, 19] для Рыбинского водохранилища: 1 — продукция фитопланктона; 2 — бактериопланктона; 3 — зоопланктона; 4 — планктоноядных рыб, ккал/(м<sup>2</sup> год). Сплошная и пунктирная линии как на рис. 3.

кушем этапе функционирования экосистем (табл. 2).

Исходя из значений  $TP$ ,  $P_t$ ,  $DAN$  и  $GS$ , чистая продукция фитопланктона меняется от  $\approx 200$  в олиготрофном Бурейском водохранилище до 1100 ккал/(м<sup>2</sup> год) в мезотрофном с чертами эвтрофии Рыбинском водохранилище (табл. 1). Фитопланктон — основной продуцент органического вещества в Богучанском, Зейском, Рыбинском водохранилищах и озерах Онежском и Ладожском. На его долю приходится 82–94%  $PP$  суммарной первичной продукции. Вклад фитопланктона в  $PP$  суммарную первичную продукцию значительно меньше в Бурейском водохранилище и оз. Ханка (55–60%), но возрастает роль макрофитов, эпифитов и микрофитобентоса.

Отношение  $P_{bcp}$  к  $P_{php}$  меняется от 23 (в Рыбинском водохранилище) до 70% (в Бурейском водохранилище). В Зейском водохранилище, отличающемся высокой цветностью воды ( $P_t = 75$  град.)  $P_{bcp}$  может даже превышать  $P_{php}$ . Большая величина  $P_{bcp}/P_{php}$  свидетельствует о том, что бактериопланктоном ассимилируется не только автохтонное, но и в значительной мере — аллохтонное РОВ. Вычислительные эксперименты, выполненные с использованием СД, показали, что продукция бактерий за счет ассимиляции аллохтонного РОВ составляет от 15 (Рыбинское водохранилище) до 70 и 85% (Бурейское и Зейское водохранилища) суммарной продукции бактерий (табл. 3).

Продукция зоопланктона  $P_{zpl}$  — это сумма продукций нехищного  $P_{hzo}$  и хищного зоопланктона за вычетом рациона хищного зоопланктона. По

**Таблица 2.** Продукция фитопланктона и суммарная первичная продукция в водоемах озерного типа (ккал/(м<sup>2</sup> год)) на текущем этапе и реконструкция этих показателей в отсутствие процесса эвтрофирования. Коэффициенты эвтрофирования  $F_{eu}$  указаны в табл. 1. Результаты анализа СД

Водоем	Продукция фитопланктона		Суммарная первичная продукция	
	на современном этапе	в отсутствие эвтрофирования	на современном этапе	в отсутствие эвтрофирования
Богучанское вдхр	586	404	633	446
Зейское вдхр	248	140	288	186
Бурейское вдхр	199	109	354	294
оз. Ханка	224	89	389	318
Рыбинское вдхр	1097	593	1340	776
Ладожское озеро	762	546	813	588

**Таблица 3.** Средние значения продукции бактериопланктона за счет ассимиляции аллохтонного РОВ ( $P_{bcp[all]}$ , ккал/(м<sup>2</sup> год)), ее доли в общей продукции бактериопланктона ( $P_{bcp[all]}/P_{bcp}$ ), продукции нехищного зоопланктона за счет потребления фитопланктона ( $P_{hzo[php]}$ , ккал/(м<sup>2</sup> год)) и ее доли в общей продукции нехищного зоопланктона ( $P_{hzo[php]}/P_{hzo}$ )

Водоем	$P_{bcp[all]}$	$P_{bcp[all]}/P_{bcp}$	$P_{hzo[php]}$	$P_{hzo[php]}/P_{hzo}$
Богучанское вдхр	69	0.37	36	0.55
Зейское вдхр	269	0.85	15	0.23
Бурейское вдхр	100	0.71	12	0.35
оз. Ханка	12	0.19	10	0.51
Рыбинское вдхр	38	0.15	59	0.59
Онежское озеро	78	0.61	15	0.42
Ладожское озеро	146	0.49	47	0.50

результатам СД, вклад фитопланктона в  $P_{hzo}$  варьирует от 23 (Зейское водохранилище) до 59% (Рыбинское водохранилище), вклад бактериопланктона – от 41 до 77% (табл. 3).

$P_{zpl}$  составляет 5–15%  $P_{php}$ . Повышенные значения  $P_{zpl}/P_{php}$  указывают на присутствие аллохтонной компоненты в потоке вещества и энергии в трофической цепи. В среднем для всех анализируемых водоемов  $P_{zpl}$  составляет  $8.4 \pm 3.6\%$  при медиане 7.3%.

Главный фактор, определяющий площадь литоральной зоны и, следовательно, вклад литоральных сообществ (макрофитов, эпифитов, фитобентоса, зообентоса и бентосоядных рыб) в общую биологическую продуктивность водоема озерного типа, – форма его котловины. По форме котловины все рассматриваемые озера и водохранилища (кроме Зейского) приближаются к водоемам равнинного типа, их литоральная зона занимает от 17 (Богучанское) до 54% (Рыбинское водохранилище) их акваторий. Ложе Зейского водохранилища ближе к каньонному типу, его литоральная зона занимает лишь 9.5% акватории. Отношение  $P_{zbc}/PP$  меняется от 0.8 (Ладожское озеро) до 5.4% (оз. Ханка). Малая величина  $P_{zbc}/PP$

свидетельствует о доминировании в экосистеме потока энергии через планктонное сообщество, большая величина – о доминировании роли бентосного сообщества. Отношение продукции рыбного сообщества к продукции зообентоса меняется от 7% в оз. Ханка до 45% в Зейском водохранилище и Ладожском озере, что означает превалирование в рыбном сообществе в первом случае – бентосоядных рыб, во втором – планктоноядных рыб.

Наиболее сложный и поэтому заслуживающий пристального внимания прогноз касается биологической продуктивности мелководного и огромного по площади лессового оз. Ханка с большим содержанием взвешенных минеральных веществ. Озеро находится на территории с умеренным муссонным климатом, продолжительность вегетационного периода – от 168 до 192 дней [52], что хорошо согласуется с данными СД – 180 дней.

По эмпирически установленному содержанию Chl, равному 7.3 мкг/л [2], легко реконструировать с помощью СД содержание в воде  $TP$  (27 мкг/л), а по  $TP$  и результатам натурных наблюдений за прозрачностью воды ( $Sec - 0.15 - 0.35$  м) восстановить среднее значение  $Pt$ , отра-

жающее содержание в воде аллохтонного РОВ. По [2],  $P_{\text{php}} \approx 200$  ккал/(м<sup>2</sup> год). Такая величина  $P_{\text{php}}$  возможна при условии, если среднее за сезон DAN  $\approx 70$  мг С/мг. По [24], для оз. Ханка DAN  $\approx 100$  мг С/мг. Такая величина DAN сильно завышена, но, как следует из СД, снижение DAN до приемлемой величины сопряжено с удлинением вегетационного сезона. Вполне вероятно, что в оз. Ханка, где фотосинтез протекает и в зимнее время, благодаря отсутствию снежного покрова и прозрачности льда значение  $GS$  может быть выше рассчитанного по Тем.

По [2], общий запас рыб в оз. Ханка составляет от 4.25 до 14.5 тыс. т (при площади озера 4070 км<sup>2</sup>), или 1–3.6 ккал/м<sup>2</sup>. Принимая годовой  $P/B$ -коэффициент для рыб, равный 0.5, получаем, что  $FP$  варьирует от 0.5 до 1.8 ккал/(м<sup>2</sup> год), что согласуется с результатом СД – 1.5 ккал/(м<sup>2</sup> год) (табл. 1). Следовательно, допустимый вылов рыб (без подрыва популяции) может быть оценена величиной  $\approx 0.5$  ккал/(м<sup>2</sup> год), или  $\approx 5$  кг/га. Совпадение эмпирических и спрогнозированных величин  $FP$  гарантирует надежность оценки продукции других ключевых групп гидробионтов.

Рыбопродуктивность водоемов ( $FP$  и  $FY$ ) находится в прямой зависимости от  $P_{\text{php}}$ , так как они связаны между собой потоком энергии через зоопланктон, зообентос и бактериопланктон. Эта взаимосвязь имеет большое практическое значение и издавна обсуждается в гидробиологической литературе [7, 13, 39, 49, 51]. В  $FP$  трансформируется 0.36–0.87%  $P_{\text{php}}$  и 0.33–0.7%  $PP$ .

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Система диагностики биопродуктивности вод озерного типа создана с учетом накопленных знаний о трофических взаимоотношениях между ключевыми группами гидробионтов и о воздействии окружающей среды на функционирование водных экосистем. Она учитывает фундаментальный закон сохранения вещества и энергии и обладает определенным прогностическим потенциалом, который со временем может быть реализован в гидробиологической и рыбохозяйственной практике.

При исследовании озер и, в особенности, водохранилищ обнаруживается большое значение гетеротрофных бактерий как первоисточника энергии для организмов верхних трофических уровней. Бактериопланктон, утилизирующий аллохтонное РОВ, – дополнительный источник энергии для зоопланктона, который, в свою очередь, служит пищевым объектом для планктоноядных рыб. Следовательно, для прогнозирования общей биологической продуктивности и продукции рыбного сообщества следует учитывать продукцию не только автотрофного планктона, но и

той части гетеротрофного бактериопланктона, которая специализируется на утилизации РОВ, поступающего в водоем извне. СД-анализ показал, что в продукцию рыбного сообщества трансформируется 0.32–0.62% (в среднем 0.43%) продукции первопищи (понятие “первопища” подразумевает сумму продукции фитопланктона и бактериопланктона за счет ассимиляции им аллохтонного РОВ [34]).

Важный фактор, определяющий продуктивность литоральных сообществ (макрофитов, эпифитов, фитобентоса, зообентоса и бентосоядных рыб), следовательно, экосистемы в целом, – форма котловины водоемов (соотношение средней и максимальной глубин) и глубина фотической зоны.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР (Обзор) // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18. № 2. С. 7–18.
2. Барабанщиков Е.И. Зоопланктон озера Ханка. Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2004. 23 с.
3. Бульон В.В. Аллохтонное и автохтонное органическое вещество в трофической цепи озерных экосистем // Тр. ЗИН РАН. 2017. Т. 321. № 2. С. 115–128.
4. Бульон В.В. Биотический поток вещества и энергии в системе “озеро и его водосбор” // Успехи современной биологии. 2018. Т. 138. № 5. С. 503–513.
5. Бульон В.В. Вклад основных групп автотрофных организмов в первичную продукцию водоемов // Вод. ресурсы. 2004. Т. 31. № 1. С. 98–108.
6. Бульон В.В. Новый взгляд на парадигму фосфорного контроля в лимнологии // Успехи современной биологии. 2016. Т. 136. № 3. С. 311–318.
7. Винберг Г.Г., Ляхнович В.П. Удобрение прудов. М.: Легкая пром-ть, 1965. 271 с.
8. Герасимов Ю.В. Популяционная динамика рыб Рыбинского водохранилища за период его существования: роль естественных и антропогенных факторов // Тр. ВНИРО. 2015. Т. 156. С. 67–90.
9. Гидроэкологический мониторинг зоны влияния Бурейского гидроузла / Под ред. С.Е. Сиротского Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2007. 273 с.
10. Гидроэкологический мониторинг зоны влияния Зейского гидроузла / Под ред. С.Е. Сиротского Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2010. 354 с.
11. Даценко Ю.С., Пуклаков В.В., Эдельштейн К.К. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище // Тр. Кар. НЦ РАН. 2017. № 10. С. 73–85.
12. Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. 222 с.
13. Ивлев В.С. Интенсивность фотосинтеза и рыбная продукция прудов // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1939. Т. 48 (1). С. 29–34.

14. *Инкина Г.А.* Скорость потребления кислорода бактериопланктоном // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. С. 103–120.
15. *Калинкина Н.М., Коросов А.В., Сярки М.Т.* К созданию экспертной системы Онежского озера: оптимизация мониторинга состояния экосистемы по показателям зоопланктона // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 117–132.
16. *Калинкина И.М., Сярки М.Т., Теканова Е.В., Чекрыжева Т.А., Тимакова Т.М., Полякова Т.Н., Рябинкина А.В.* Особенности формирования кормовой базы рыб Онежского озера // Органическое вещество и биогеенные элементы во внутренних водоемах и морских водах. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2012. С. 252–256.
17. *Китаев С.П.* Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
18. *Коплан-Дикс И.С., Назаров Г.В., Кузнецов В.К.* Роль минеральных удобрений в эвтрофировании вод суши. Л.: Наука, 1985. 182 с.
19. *Копылов А.И., Косолапов Д.Б.* Микробная “петля” в планктонных сообществах. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.
20. *Костина Н.В.* Информационная система REGION: 25 лет работы и практического применения // Изв. Самарского НЦ РАН. 2015. Т. 17. № 4. С. 15–24.
21. *Лит Х.* Моделирование первичной продуктивности Земного шара // Экология. 1974. № 2. С. 13–23.
22. *Менишуткин В.В., Руховец Л.А., Филатов Н.Н.* Моделирование экосистем пресноводных озер (обзор). 2. Модели экосистем пресноводных озер // Вод. ресурсы. 2014. Т. 41. № 1. С. 24–38.
23. *Менишуткин В.В., Филатов Н.Н.* Разработка экспертной системы “озера Карелии” // Водная среда: комплексный подход к изучению, охране и использованию. Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2008. С. 18–26.
24. *Минеева Н.М., Шур Л.А., Бондаренко Н.А.* Функционирование фитопланктона крупных пресноводных систем при разной обеспеченности ресурсами // Гидробиол. журн. 2012. Т. 48. № 3. С. 21–33.
25. Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования / Под ред. И.С. Трифионовой. СПб.: ЛЕМА, 2008. 246 с.
26. *Мосеев Д.С., Сергиенко Л.А., Кузьмина Е.Ю.* Новые виды мхов (Bryophyta) для Земли Франца-Иосифа (Российская Арктика) // Новости систематики низших растений. 2018. Т. 52. № 1. С. 195–203.
27. Онежское озеро. Экологические проблемы / Под ред. Н.Н. Филатова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. 259 с.
28. Оценка воздействия на окружающую среду Богучанской ГЭС на реке Ангаре. Предварительный вариант материала для ознакомления общественности. Красноярск: ЗАО “Богучанская ГЭС”, 2008. 454 с.
29. Прогноз качества воды в водохранилище и нижнем бьефе Богучанского водохранилища. Красноярск; Хабаровск: ИЛ СО РАН, 2009. 187 с.
30. *Распопов И.М.* Высшая водная растительность литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука, 1975. С. 103–123.
31. *Румянцев В.А., Кудерский Л.А.* Ладожское озеро: общая характеристика, экологическое состояние // Общество. Среда. Развитие (Terra Humana). 2010. № 1. С. 171–182.
32. Рыбохозяйственный атлас озера Ханка. Владивосток: ТИНРО – Центр, 2014. 205 с.
33. *Савенко В.С.* Фосфор в атмосферных осадках // Вод. ресурсы. 1996. Т. 23. № 2. С. 189–199.
34. *Сорокин Ю.И.* Первичная продукция морей и океанов // Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т. 1. М.: Наука, 1973. С. 7–46.
35. *Теканова Е.В.* Первичная продукция Онежского озера в современных условиях. Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ИВП КарНЦ РАН, 2004. 23 с.
36. *Тимакова Т.М., Сабылина А.В., Полякова Т.Н., Сярки М.Т., Теканова Е.В., Чекрыжева Т.А.* Современное состояние экосистемы Онежского озера и тенденция ее изменения за последние десятилетия // Тр. КарНЦ РАН. 2011. № 4. С. 42–49.
37. *Филатов Н.Н., Кухарев В.И., Регеранд Т.И., Лифшиц В.Х.* Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 538 с.
38. *Фортунатов М.А.* Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. 1974. Вып. 12. С. 5–30.
39. *Цискаришвили Л.П.* Взаимотношение первичной продукции фитопланктона и рыбопродуктивности в олиготрофных и эвтрофных водоемах Грузии // Тр. Международ. симпоз. по проблемам математического моделирования процессов взаимодействия человеческой активности и окружающей среды. 1979. Т. 1. С. 122–128.
40. *Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В.* Нейросетевые методы оценки качества вод по гидробиологическим показателям // Изв. Самарского НЦ РАН. 2002. Т. 4. № 2. С. 280–289.
41. Эволюция круговорота фосфора и эвтрофирование природных вод / Под ред. К.Я. Кондратьева, И.С. Коплан-Дикса. Л.: Наука, 1988. 204 с.
42. Экологическая система Нарочанских озер. Экологическая система Нарочанских озер. Минск: Изд-во “Университетское”, 1985. 303 с.
43. Экологическая система Онежского озера и тенденции ее изменения / Под ред. З.С. Кауфмана. Л.: Наука, 1990. 264 с.
44. *Håkanson L., Boulion V.V.* A practical approach to predict the duration of the growing season for European lakes // Ecol. Modelling. 2001. V. 140. P. 243–245.
45. *Håkanson L., Boulion V.V.* The Lake Foodweb – modelling predation and abiotic/biotic interactions. Leiden: Backhuys Publ., 2002. 344 p.
46. *Lieth H.* Primary production terrestrial ecosystems // Human Ecol. 1972. V. 1. P. 303–332.

47. *Mooij W.M., Trolle D., Jeppesen E. et al.* Challenges and opportunities for integrating lake ecosystem modelling approaches // *Aquat. Ecol.* 2010. V. 44. P. 633–667.
48. *Nürnberg G.K., Shaw H.* Productivity of clear and humic lakes: nutrients, phytoplankton-379 ton, bacteria // *Hydrobiologia.* 1998. V. 382. № 1–3. P. 97–112.
49. *Oglesby R.T.* Relationships of fish yield to lake phytoplankton standing crop, production, and morphoedaphic factors // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1977. V. 34. № 12. P. 2271–2279.
50. *Olden J.D., Jackson D.A.* Illuminating the “black box”: a randomization approach for understanding variable contributions in artificial neural networks // *Ecol. Modelling.* 2002. V. 154. P. 135–150.
51. *The functioning of freshwater ecosystems /Ed. Z. Kajak, A. Hillbricht-Ilkowska.* Cambridge: Univ. Press, 1980. 918 p.
52. [www.khanka-lake.ru](http://www.khanka-lake.ru)
53. [www.pogodaiklimat.ru](http://www.pogodaiklimat.ru)
54. [www.water-rf.ru/Рыбинское водохранилище](http://www.water-rf.ru/Рыбинское_водохранилище)