

А.П. Мусатов

# ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ ЭКОСИСТЕМ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ



НАУЧНЫЙ МИР

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ИНСТИТУТ ВОДНЫХ ПРОБЛЕМ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
INSTITUTE OF WATER PROBLEMS

**A.P. Musatov**

**EVALUATION  
OF AQUATIC ECOSYSTEMS  
IN INLAND WATER BODIES**

MOSCOW  
SCIENTIFIC WORLD  
2001

**А.П. Мусатов**

**ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ  
ЭКОСИСТЕМ  
ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ**

МОСКВА  
НАУЧНЫЙ МИР  
2001

УДК 581.526 + 556.55.62 +577.472. 28 +574.4

ББК 26.222

М91

*Musatov A.II.*

**М91** Оценка параметров экосистем внутренних водоемов. – М.: Научный мир, 2001. – 192 с.

ISBN 5-89176-151-3

Рассматриваются возможности расчетных оценок структурных и функциональных показателей водных экосистем по взаимосвязям отдельных параметров между собой, с показателями среды и индикаторами трофического статуса внутренних водоемов. На данных по озерам и водохранилищам Российской Федерации, бывшего СССР, а также озер Европы и мира и по шкалам трофических типов водоемов сравниваются фактические и расчетные показатели содержания органического вещества в воде и потоков энергии через отдельные трофические звенья. Обсуждаются оценки стабильности водных экосистем по различным показателям.

УДК 581.526 + 556.55.62 +577.472. 28 +574.4

ББК 26.222

Ответственный редактор:

член-корр. РАН *Т.И. Моисеевко*

Рецензенты:

проф. *В.Н. Максимов*, к.т.-м.л. *А.Г. Кочарян*

*Musatov A.P.*

**Evaluation of aquatic ecosystems in inland water bodies.** – Moscow: Scientific World, 2001. – 192 p.

The estimations of structural and functional parameters of inland water bodies ecosystems based on various indices of trophic status and interrelations of separate parameters among themselves and with the environment are discussed. On material for lakes and reservoirs, mainly of Russian Federation, former USSR, and also lakes of Europe and the world the real and the calculated characteristics of organic substances in water and the parameters of energy flow through separate trophic parts of ecosystem and through the ecosystem as a whole are compared. The estimations of inland water bodies ecosystems stability on various parameters are discussed.

ISBN 5-89176-151-3

© Musatov A.II., 2001

© Научный мир, 2001

*"Nature is full of infinite causes that  
have never occurred in experience"*

*Leonardo da Vinci*

## ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия двадцатого века окончательно угасли и ушли в историю науки споры о целесообразности подхода к проблеме биологической продуктивности как к круговороту вещества и потоку энергии в экосистеме; доводы противников такой концепции в наши дни могут вызвать в лучшем случае лишь улыбку. Этот принцип победно утвердился в многочисленных гидробиологических исследованиях, выполненных в нашей стране и за рубежом, в том числе и по международным проектам, осуществлявшимся в рамках Международной биологической программы, программы "Человек и биосфера" и других.

Школе Г.Г. Винберга и его продолжателям принадлежит основной вклад в формирование отечественной продукционной гидробиологии. Термин "биологическая продуктивность водоемов" в наши дни уступил место более точному "биологическая продуктивность водных экосистем". Возникает представление о необходимости рассмотрения не только потоков энергии, но и вообще потоков информации в экосистеме.

Растущее антропогенное воздействие на водоемы часто требует описания структуры и функционирования экосистем в изменившихся условиях. Для оценки трофического статуса водоемов используется широкий ряд лимнологических индикаторов трофности, характеристики потока энергии через отдельные трофические звенья, показатели численности и биомассы отдельных видов и сообществ.

За период существования гидробиологии как науки накоплены необъятные массивы материалов по множеству водоемов мира. Для оценок трофности водоемов по разным трофическим индикаторам предложено большое количество простых регрессионных двухпараметрических зависимостей, многие из которых хорошо описывают явление либо в определенном диапазоне трофности, либо в конкретной совокупности водоемов. Многообразие окружающего мира затрудняет описание его универсальными на все случаи жизни формулами, поскольку избыток абстракции влечет эффект, определяемый хорошо известным в редакторском мире выражением: “столб – это хорошо отредактированное дерево”. Тем не менее использование обобщенных зависимостей является основной путеводной нитью.

Настоящая работа представляет попытку сравнительной оценки ряда существующих современных расчетных подходов к определению параметров водных экосистем (расчетной экометрии) в зависимости от трофности водоема. Термин “экометрический” был употреблен Хаккансоном в 1981 г. Нами под экометрией понимается численное описание параметров отдельных уровней и экосистемы в целом в результате определения, измерения, расчетов. Из множества описаний взаимосвязей различных индикаторов трофического статуса между собой и со структурно-функциональными показателями экосистемы мы остановились на имеющих наибольшую универсальность и использовали ряд взаимопересчитываемых уравнений и согласующихся шкал трофических типов водоемов, дающих достаточно идентичные результаты при использовании разных индикаторов трофности, что является определенным шагом к унификации расчетов.

В подавляющем большинстве случаев статистические оценки использованных уравнений нами не приводятся, поскольку в основном они взяты из литературных источников.

Для суждения о соответствии расчетных величин реальной картине использованы фактические данные по озерам и водохранилищам бывшего СССР, Российской Федерации (РФ) и зарубежным водоемам – в первую очередь изучавшимся по Международной биологической программе, в рамках которой разносторонне рассматривались все трофические звенья экосистем – биопродукционные характеристики, показатели численности сообществ и видов. Для обсуждения нами также привлечены наиболее применяемые для оценок трофического статуса водоемов интегральные индикаторы трофности – прозрачность, хлорофилл, общий фосфор, взвешенное органическое вещество, БПК и т.д.

В работе рассчитанные по наиболее оправдавшим себя в биологии двухпараметрическим уравнениям связи оценки параметров – индикаторов трофического статуса, биомасс и продукции отдельных трофических звеньев (с единицы площади и в единице объема, за сутки, сезон, год) – сравниваются как с фактическими величинами по реальным водоемам так и со шкалами разных авторов для разных трофических типов водоемов.

Все показатели потока энергии отдельных трофических звеньев выражены преимущественно в ккал (1 ккал = 4,1868 Дж) и реже – в сырой массе.

Конечное звено экосистемы (ихтиоцен) в работе не рассматривается, так как эта тема исследована в монографиях С.П. Китаева (1984, 1994); не обсуждаются в связи с этим и промежуточные типы трофности, выделение которых важно для оценок ихтиоцена. Не затронуты нами механизмы и общие аспекты функционирования экосистем, поскольку этим проблемам посвящена монография А.Ф. Алимova (2000), подводящая итоги исследований последних десятилетий и оценивающая современное состояние проблемы.

## СПИСОК УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

У	— ультраолиготрофные водоемы
О	— олиготрофные водоемы
М	— мезотрофные водоемы
Е	— евтрофные водоемы
Г	— гипертрофные (гиперевтрофные) водоемы
$\chi$	— удельная электропроводность
$\Sigma$	— сумма ионов или минерализация
$\text{Ca}^{2+}, \text{Mg}^{2+}, \text{K}^{1+}, \text{Na}^{1+}$	— соответственно ионы кальция, магния, калия и натрия
$\text{HCO}_3^-$	— гидрокарбонатный ион
$P_{\text{tot}}$	— общий фосфор
$P_{\text{взв}}$	— взвешенный фосфор
$N_{\text{tot}}$	— общий азот
ОВ	— органическое вещество
$C_{\text{орг}}$	— общий органический углерод
РОВ	— растворенное органическое вещество
ВОВ	— взвешенное органическое вещество
ЛОВ	— лабильное органическое вещество
ПО	— перманганатная окисляемость
БО	— бихроматная окисляемость
БПК <sub>5</sub>	— биохимическое потребление кислорода за 5 суток в единице объема

$\text{БПК}_5/\text{м}^2$	— то же, в расчете с единицы площади
$\text{БПК}_n$	— полное биохимическое потребление кислорода (в единице объема)
$\text{O}_2_{\text{гип}}$	— содержание кислорода в гипolimнионе в конце летней стагнации
$D_{\text{гип}}$	— гипolimниальный дефицит кислорода в конце летней стагнации
S	— прозрачность по диску Секки
$k_{\text{ext}}$	— коэффициент экстинкции
$k'$	— коэффициент удельной экстинкции
chl	— хлорофилл <i>a</i>
chl*	— общее содержание пигментов
$E_s$	— эффективность утилизации солнечной энергии хлорофиллом
k	— константа биохимического окисления ОВ
$E_{\text{эф}}$	— эффективность работы трофического уровня экосистемы ( $P_n/P_{n-1}$ )
PP	— первичная продукция за год
$PP_{150}$	— она же, за сезон в 150 суток
$PP_5$	— она же, за 5 суток
$PP_p$	— продукция фитопланктона
$P_m$	— продукция макрофитов
$\Sigma A$	— суточная первичная продукция
$A_{\text{opt}}$	— максимальная суточная первичная продукция на глубине оптимальных световых условий
$A_{\text{eu}}$	— суточная первичная продукция в фотической (евфотной) зоне
$A_{\text{эф}}$	— суточная эффективная (или чистая) первичная продукция
n	— число суток, часов, в главе 8 — число видов
N	— численность организмов

$V_p, V_{bac}$	– биомассы соответственно
$V_z, V_b, V_c$	– фитопланктона, бактерий, зоопланктона, зообентоса, экосистемы
$P_{bac}, P_z, P_b$	– продукция, для тех же сообществ
$P_e$	– продукция экосистемы
$V_{max}$	– максимальная биомасса
$V_{min}$	– минимальная биомасса
$\Delta V$	– разница этих величин
$V_{подлед}$	– биомасса за подледный период
$V_{безлед}$	– биомасса за безледный период
$V_{год}$	– среднегодовая биомасса
$P/V$	– удельная продукция, удельная скорость роста биомассы, скорость оборота биомассы
$K_2$	– коэффициент чистой эффективности роста (здесь для сообществ или экосистемы)
$A_{bac}, A_z$	– ассимиляция (обмен + продукция) бактерий, зоопланктона и т.д.
$R_{bac}, R_z, R_e$	– обмен (дыхание) бактерий, зоопланктона, экосистемы в целом
$BA$	– биоактивность экосистемы в целом как сумма первичной продукции и обмена
$w$	– средняя масса особи в сообществе
$S_t$	– соотношение минимальной и максимальной за год биомасс сообществ
$\Delta S_t$	– разница максимальных и минимальных величин $S_t$ за период
$S'_t$	– соотношение биомасс за подледный и безледный периоды
$A_s$	– соотношение максимальной и минимальной величин $S_t$ за период
$H$	– индекс разнообразия Шеннона (энтропия)

$\Delta H$	– разница максимальных и минимальных за период значений $H$
$H_m$	– максимальная энтропия
$R$	– в главе 8 – относительная организация сообщества, в главе 9 – коэффициент удержания общего фосфора
$Q$	– абсолютная организация сообщества
$T_2$	– время изменения величины показателя вдвое
$\sigma$	– коэффициент осаждения фосфора
$L$	– нагрузка общего фосфора
$z$	– средняя глубина
$\Delta z$	– изменение средней глубины от бытового уровня
$Z_{max}$	– максимальная глубина
$Z_{eu}$	– глубина евфотной или фотической зоны
$Mo$	– модуль стока
$\rho$	– показатель условного водообмена
$\tau_w$	– время условного водообмена
$q_s$	– водная нагрузка
$K_o$	– коэффициент открытости водоема
$E$	– емкость водоема
$S_{об}$	– площадь водоема
$V$	– объем водоема
$\Delta F$	– удельный водосбор
$G$	– процент зарастаемости площади водоема макрофитами

## Глава 1

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО  
В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ1.1. Оценка трофического статуса водных  
экосистем по индикаторам трофности

Наиболее часто используемые в лимнологии индикаторы трофности водоема – содержание растворенного (РОВ) и взвешенного (ВОВ) органического вещества в воде, общего фосфора ( $P_{tot}$ ) и общего азота ( $N_{tot}$ ), прозрачность по Секки (S), содержание хлорофилла  $a$  (Chl), а также биомасса и продукция отдельных трофических звеньев водных экосистем. Литература по этому вопросу чрезвычайно обширна. Предлагались различные шкалы трофических типов водоемов, основанные на взаимосвязях этих параметров. Границы их могут различаться как при сравнении шкал разных авторов по одному индикатору трофности, так и при сравнении разных показателей при одинаковой трофности. Расхождения шкал определяются различиями рассмотренных авторами совокупностей водоемов (в том числе по цветности и разной доле аллохтонного бесхлорофильного органического вещества, а также минеральных взвесей).

Наиболее общие шкалы по разным литературным источникам сведены в таблицах 2–5. Эти шкалы дополнены нашими

расчетами по обобщенным взаимосвязям ряда трофических индикаторов, по которым можно получать достаточно реальные оценки и производить пересчет уравнений взаимосвязей. Такая унификация расчетов по взаимопересчитываемым уравнениям позволяет получать сходные результаты по разным показателям. В таблицах данной работы отдельные трофические типы водоемов на шкале трофности именуется далее “типы водоемов” и обозначены как У – ультраолиготрофные, О – олиготрофные, М – мезотрофные, Е – евтрофные, Г – гипертрофные. После обсуждения шкал трофических индикаторов далее в таблицах гипертрофные водоемы, по определению имеющие продуктивность выше верхнего порога евтрофных, не упоминаются, поскольку в большинстве таблиц приведены значения верхнего порога каждого трофического типа У–Е.

В данной работе для оценки связи прозрачность–хлорофилл  $a$  использована обобщенная зависимость из работы В.В. Бульона (1983)

$$S = 6,46 \text{ Chl}^{-0,46}, \quad (1)$$

или

$$\text{Chl} = 57,3 S^{-2,17}. \quad (2)$$

В пользу уравнения (1) говорит то, что оно очень близко к серии других уравнений (табл.1). Не включенное в таблицу уравнение для озера Вашингтон и озер штата Нью-Йорк (Oglesby, Schaffner, 1978)  $S=9,14\text{Chl}^{-0,606}$  тоже дает сходные оценки для мезо- и евтрофных водоемов.

Связь прозрачность – взвешенное органическое вещество описана нами уравнением из той же работы Бульона

$$S = 3,9 \text{ ВОВ}^{-0,7}. \quad (3)$$

Таблица 1

Параметры  $a$ ,  $b$  уравнений связи  $S = a \text{ Chl}^b$  (прозрачность  $S$ , м, хлорофилл  $a$ ,  $\text{Chl}$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) в отдельных группах водоемов

№№ уравнений	Параметры		Авторы, водоемы
	$a$	$b$	
1	6,46	-0,46	Бульон, 1983
2	6,41	-0,549	Jones, Bachman, 1978 (50 озер Айовы)
3	6,945	-0,5	Милиус, 1982 (малые озера Эстонии)
4	6,353	-0,473	Jones et al., 1979 (озера Европы и Северной Америки)
5	7,05	-0,56	Иконников, 1979 (водоемы Белоруссии)
6	7,08	-0,57	Forsberg et al., 1980 (30 озер Швеции)

Связь хлорофилл – общий фосфор характеризуется уравнением Диллона и Риглера (Dillon, Rigler, 1976) для 46 озер мира, хлорофилл среднелетний,  $P_{\text{tot}}$  весенний

$$\text{Chl} = 0,073 P_{\text{tot}}^{1,45} \quad (4)$$

Это уравнение близко к уравнению Джонса и Бахмана (Jones, Bachman, 1976)

$$\text{Chl} = 0,08 P_{\text{tot}}^{1,46} \quad (5)$$

где хлорофилл и фосфор среднелетние.

Содержание кислорода,  $\text{мг О}_2/\text{л}$ , в гипolimнионе в конце летней стагнации характеризуется уравнением Лота (Loth, 1988)

$$O_{2\text{гип}} = 10,5963 - 2,0212 \ln \text{Chl}, \quad (6)$$

где хлорофилл летний.

Зависимость БПК<sub>5</sub> – первичная продукция РР описана уравнением (Алимов, 1994, 2000)

$$\text{БПК}_5/\text{м}^2 = 0,126 \text{РР}^{0,795}, \quad (7)$$

где БПК<sub>5</sub> в расчете с единицы площади,  $\text{ккал/м}^2$ , РР в  $\text{ккал/м}^2\cdot\text{год}$ .  
Использована также зависимость

$$D_{\text{гип}} = 2,238 S^{-1,35}$$

(Хендерсон-Селлерс, 1987; Uchmanski, Szeliqiewicz, 1989; Walker, 1979).

Шкала трофических типов водоемов по хлорофиллу  $a$   $\text{Chl}$  (табл.2) в оценках разных авторов имеет большой разброс – верхняя граница олиготрофных водоемов оценивается в 1–3  $\text{мг/м}^3$   $\text{Chl}$ , тяготея к 2  $\text{мг}$ , верхний порог мезотрофных – в диапазоне оценок от 1 до 15  $\text{мг}$ , чаще тяготея к 7–10, а верхний порог евтрофности имеет три группы оценок: 10–24, 35–50 и 100–140.

В данной работе мы пользуемся градацией В.В. Бульона, при этом верхний порог содержания хлорофилла по типам водоемов принят за 0,26–1–10–100  $\text{мг/м}^3$ . В таблице 2 шкалы составлены

Таблица 2

Шкалы трофических типов водоемов (У–Г) по содержанию хлорофилла  $a$  ( $\text{Chl}$ ,  $\text{мг/м}^3$ )

Источники данных	Типы водоемов				
	У	О	М	Е	Г
1	<0,26	0,26–1,18	1,18–5,3	5,3–24	>24
2	–	<1	1–10	10–100	>100
3	–	0,1–1	1–10	>10	–
4	–	<1,5	1,5–10	10–30	>30
5	<1,5	1,5–3	3–12	12–48	>48
6	–	<4	4–8	8–32	>32
7	–	0,3–2,5	1–15	5–140	>140
8	–	<2,5	2,5–5	5–15	>15
9	–	<2	2–8	6–35	>35
10	–	<3	3–7	7–40	>40
11	–	<4	4–10	10–100	>100
12	<0,26	0,26–1	1–10	10–100	>100

по следующим источникам: строка 1 рассчитана из величин прозрачности (Хендерсон-Селлерс, 1987); строки 2, 5–8 – из С.П. Китаева (1984): 2 – по Винбергу, 5 – по Китаеву, 6 – по Милиус, 7 – по Сакомото, 8 – по Добсону; строки 3 – (Бульон, 1983); 4 – (Трифенова, 1990); 9 – (Häckanson, 1991); 10 – (Forsberg et al., 1980); 11 – (Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990); 12 – шкала, используемая нами в данной работе.

Для прозрачности по диску Секки S (табл.3) шкалы трофности оценивают гипотетическую прозрачность, обуславливаемую только развитием фитопланктона – у разных авторов эти оценки достаточно близки. Верхний порог прозрачности для ультраолиготрофных водоемов оценивается в 12–10 м, олиготрофных 6,5–4, тяготея к 6 м, мезотрофных – 3–2,25 м, а евтрофных – в диапазоне 2,5–0,8 м. Мы пользуемся градацией прозрачности 12–6–2,25–0,8 м, соответствующей принятым в работе расчетным концентрациям хлорофилла по В.В. Бульону. Таблица 3 составлена по следующим источникам: 1 – (Häckanson, 1991); 2 – (Хендерсон-Селлерс, 1987); 3 – (Vollenweider, 1979); 4 – (Jones, Lee, 1982); 5 – (Романенко, 1985); 6 – рассчитано по хлорофиллу как  $S=6,46Chl^{0,46}$  (Бульон, 1983); 7 – (OECD..., 1982); 8 – согласно уравнения  $S=5,7Chl^{0,44}$ , (Изметьева и др., 1990); 9 – градация, принятая нами в работе.

Таблица 3

Шкалы трофических типов водоемов (У–Г) по прозрачности (S, м)

Источники данных	Типы водоемов				
	У	О	М	Е	Г
1	–	>6	6–3	4–1	<1–0,2
2	>12	12–6	6–3	3–1,5	<1,5
3	>10	10–4,2	4,2–2,5	<2,5	–
4	–	>4,6	4,6–2,4	<2,4	–
5	>12	12–6	6–3	3–1,5	<1,5
6	>12	12–6,5	6,5–2,25	2,25–0,8	<0,8
7	>12	12–6	6–3	3–1,5	<1,5
8	>10,3	10,3–5,7	5,7–2,07	2,07–0,75	<0,75
9	>12	12–6	6–2,25	2,25–0,8	<0,8

Особо следует подчеркнуть, что в данной работе использованы взаимосвязи прозрачности с другими индикаторами трофности главным образом для светловодных водоемов с малой цветностью, характеризующие гипотетические значения прозрачности, обуславливаемые только развитием фитопланктона. Высокая цветность – показатель аллохтонной органики гумусного происхождения (Скопинцев и др., 1986); с ростом цветности прозрачность снижается. При значительной цветности, а также большой доле неорганической взвеси характер связей с прозрачностью меняется и для оценок трофности надежнее использовать не прозрачность, а другие индикаторы трофического статуса – хлорофилл, взвешенное органическое вещество, общий фосфор, БПК.

Обратимся к шкалам по первичной продукции PP, у разных авторов имеющих расхождения в отдельных трофических типах (табл.4).

Менее всего различаются эти шкалы в ультра- и олиготрофном типах водоемов – верхняя граница для ультраолиготрофных оценивается как 100–125 ккал/м<sup>2</sup>·год, а верхняя для олиготрофных – в большинстве классификаций в пределах 250–300.

Наибольший разброс имеют оценки верхней границы мезотрофности – в связи с различиями совокупностей рассмат-

Таблица 4

Шкалы трофических типов водоемов (У–Г) по первичной продукции (PP, ккал/м<sup>2</sup>·год)

Источники данных	Типы водоемов				
	У	О	М	Е	Г
1	20–100	100–300	300–2000	1000–3000	>3000
2	–	<400	400–800	750–3500	>3500
3	–	<100	100–700	700–4000	>4000
4	<100	100–300	300–700	700–4000	>4000
5	–	<1000	1000–2000	>2000	–
6	–	<300	300–1000	1000–3500	>3500
7	<125	125–250	250–1000	1000–4000	>4000
8	<100	100–260	260–1000	1000–4200	>4200

ривавшихся авторами водоемов: у Роде это величины 700–800 ккал/м<sup>2</sup>. Г.Г. Винберг даже доводит верхнюю границу до 2000; В.В. Бульон и С.П. Китаев оценивают в 1000. По В.В. Бульону, размах колебаний продуктивности мезотрофных водоемов в разные годы может существенно перекрывать верхние и нижние границы.

Нижняя граница евтрофности у Винберга принимается в 1000 ккал/м<sup>2</sup>, а вслед за ним эту границу принимают Бульон и Китаев, у Роде это величины 700–750, у Фолленвейдера – 2000. Верхний порог евтрофности оценивается Винбергом в 3000, а рядом авторов (табл.4) оценивается в 3500–4000 ккал/м<sup>2</sup> и выше. Используемая нами в данной работе шкала исходит из величин хлорофилла и имеет градации РР по типам водоемов соответственно 100–260–1000–4200 ккал/м<sup>2</sup>-сезон, что более подробно обсуждается в главе 2.

В таблице 4 шкалы составлены по следующим источникам: 1 – Винберг (1960); 2–7 – из Китаева, в том числе: 2 – по (Роде, 1967), 3 – он же (1969), 4 – по Хюбелю, 5 – по Фолленвейдеру, 6 – по Бульону, 7 – по Китаеву; 8 – наша градация.

Шкалы, базирующиеся на оценках общего фосфора Р (табл.5), у разных авторов имеют наибольшее сходство. В данной работе мы пользуемся шкалой, основанной на оценках Р по хлорофиллу, исходящих из уравнения связи Chl–Р Дилона и Риглера. Для

Шкалы трофических типов водоемов (У–Г)  
по содержанию общего фосфора (Р<sub>об</sub>, мг/м<sup>3</sup>)

Источники данных	Типы водоемов				
	У	О	М	Е	Г
1	–	<5	5–20	20–100	>100
2	<2,5	2,5–8	8–25	25–80	>80
3	–	<8	8–39	–	–
4	–	<8	8–27	27–84	>84
5	–	<15	15–25	25–100	>100
6	<2	2–6	6–30	30–146	>146

Таблица 5

таблицы 5 источники составления следующие: 1 – (Håkanson, 1991); 2 – градуировка (OECD..., 1982); 3 – (Jones, Lee, 1992); 4 – (Vollenweider, 1980); 5 – (Forsberg et al., 1980); 6 – рассчитано из хлорофилла по уравнению  $Chl=0,073P_{tot}^{1,45}$  (Dillon, Rigler, 1974).

## 1.2. Окисляемость органического вещества и соотношения ПО–БО–С<sub>он</sub>

Обычно 1 мг О<sub>2</sub> перманганатной окисляемости ПО принимается равным 1 мг С(C<sub>он</sub>). Приводимый Хатчинсоном (1969) для озер Висконсина график С<sub>он</sub>–ПО (где ПО в пределах 4–18 мг О/л) можно описать уравнением

$$C_{on} = 0,52 PO^{1,28}, \quad (n = 16, r = 0,98). \quad (8)$$

С.П. Китаев (1984) для водоемов бассейнов Балтийского и Баренцова морей для оценки содержания органического вещества (ОВ) величину ПО до 15 мг О<sub>2</sub>/л умножал на 2,1, а свыше 15 мг на 1,9, что давало разницу в 2–5% по сравнению с другими методами оценок. Для дельты Волги М.Н. Тарасов и Э.И. Бессчетнова (1987) принимают ОВ=2,1ПО. Для южноуральских озер В.Г. Драбкова (1981) приводит соотношение ОВ/ПО 2,28(2–2,4), то есть С<sub>он</sub>/ПО около 1,14.

Принято считать, что сжигание органического вещества бихроматом калия, оцениваемое бихроматной окисляемостью БО, полностью окисляет органическое вещество, а 1 мг БО соответствует 0,375 мг С<sub>он</sub>. В свою очередь, перманганат калия, дающий величины ПО, окисляет главным образом лабильное (легко разложимое) органическое вещество (ЛОВ). По оценке В. Лейте (1975), Ю.Ю. Лурье (1984) соотношение С<sub>он</sub>/ХПК=ПО/БО составляет для белков – 0,357, углеводов – 0,375 и гу-

миновых веществ – 0,385, возрастая до 0,833 в бытовых сточных водах и характеризуя различия в характере органического вещества (ОВ).

Для расчетов в природных водах (Скопинцев, Гончарова, 1987; Остапеня, 1987) чаще всего принимается усредненное соотношение ПО/БО, равное 0,375, но практически оно может иметь определенные колебания вокруг этой величины от 0,22 до 0,6 в зависимости от различий в характере органического вещества, которое оказывается способен окислить перманганат калия. Из соотношения ПО/БО можно оценить ПО/С<sub>орг</sub> (Скопинцев, Бикбулатова, 1986), как 2,67 (ПО/БО), откуда крайние колебания ПО/С<sub>орг</sub> вокруг единицы могут иметь размах от 0,6 до 1,6. В малых озерах Северной Европы и европейской территории бывшего СССР по С.П. Китаеву (1984) соотношение ПО/БО составляло: в зоне тундры 0,45, в северной и средней зонах тайги 0,4, в зоне смешанных лесов 0,35. Сходное снижение ПО/БО наблюдается в системе Волги и ее водохранилищ по мере продвижения вниз по течению (Волга..., 1978). Если в верхнем участке бассейна величина ПО/БО составляла 0,4–0,44, то в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах 0,2–0,3. В днепровских водохранилищах (Современные проблемы..., 1976) тенденция аналогична: если в самом верхнем Киевском водохранилище отмечалось соотношение ПО/БО 0,4–0,35, то в нижнем Каховском 0,25. В.И. Жукинский с соавторами (1981) для расчетов принимают среднее соотношение ПО/БО равным 0,3.

### 1.3. Взвешенное органическое вещество, ВОВ (сестон)

Содержание сестона или взвешенного органического вещества (ВОВ) обычно приводится в сухом весе, мг/л, а доля угле-

рода в сухом веществе при этом принимается за 0,5. Метод бихроматной окисляемости дает величины ВОВ в мг О/л. С учетом недоокисляемости бихроматом ОВ (около 28%) Р.З. Ковалевская (1971) вводила поправку на величины БО взвеси, выраженные в кислороде. Для перевода БО взвеси в углерод А.П. Остапеня (1985) умножал величины кислорода на 0,375 (то есть сухой вес = 0,75 О), а В.В. Бульон (1983) получал сухой вес как 0,67 О (то есть углерод = 0,335 О). Сестон на 60–85% представлен детритом, остальное составляет живое вещество. В Нарочанских озерах оно на 6–15% сухой массы сестона состоит из фитопланктона, на 1,5–5% – из бактериопланктона и столько же из зоопланктона. По В.В. Бульону (1983, 1985) относительное содержание хлорофилла в ВОВ в направлении от олиготрофных к евтрофным водоемам увеличивается в 20 раз от 0,05–0,1 до 1–2% в противоположность доле детрита, что видно из уравнения

$$\text{Chl/ВОВ} = 8,21 S^{-0,74}$$

Для оценки ВОВ полезны взаимосвязи с основными индикаторами трофности водоемов – прозрачностью, концентрацией хлорофилла *a*. В.В. Бульон (1983) полагает, что связи ВОВ с прозрачностью более тесны, чем между *S* и хлорофиллом, поскольку на последнюю зависимость влияет аллохтонная бесхлорофильная детритная взвесь.

Некоторые обобщенные зависимости ВОВ–*S* представлены в таблице 6. Различия параметров уравнений в таблице невелики.

Наиболее обобщенные зависимости ВОВ от прозрачности (Бульон, 1994):

$$\text{ВОВ} = 6,98 S^{1,498}, \quad (9)$$

а также

Таблица 6

Параметры  $a$  и  $b$  уравнений связи  $ВОВ = a S^b$   
(взвешенное органическое вещество  $ВОВ$ , мг/л, – прозрачность  $S$ , м)

Водоёмы, количество	Параметры		Авторы
	$a$	$b$	
Водоёмы СССР, $n=38$	6,82	-1,462	Бульон, 1985
Озера Забайкалья	6,32	-1,242	Бульон, 1994
Озеро Севан	7,24	-1,48	Иммиграционное..., 1987
Озера Белоруссии	9,8	-1,492	Иконников, 1979
Озера штата Колорадо, $n=7$	9,8	-1,54	Реппак, 1949
Обобщенное уравнение	6,98	-1,428	Бульон, 1994

$$ВОВ = 7 S^{-1,43} \quad (10)$$

Для озер Белоруссии зависимость из таблицы 6 имеет вид

$$ВОВ = 9,8 S^{-1,492} \quad (10a)$$

Большой информационный интерес представляют зависимости  $ВОВ-Сhl$ .

Наиболее обобщенная зависимость для хлорофилла (Бульон, 1985) имеет вид

$$ВОВ = 0,485 Chl^{0,658}, \quad (11)$$

из той же работы для 17 водоемов имеем

$$ВОВ = 0,55 Chl^{0,576}. \quad (12)$$

Для озер Белоруссии из уравнений В.Ф. Иконникова (1979) следует

$$ВОВ = 0,533 Chl^{0,833}. \quad (13)$$

Сравнительные расчетные оценки содержания  $ВОВ$  в сухом весе, мг/л, приведены в таблице 7, здесь: 1 – по уравнению 10; 2 – по уравнению 11; 3 – по уравнению 12; 4 – по уравнению 10a; 5 – по уравнению 13; 6 – по данным Аизаки, озера Японии, из Андрониковой (1981); 7 – по (Harris, 1986).

Таблица 7

Прозрачность  $S$ , м, содержание хлорофилла  $Chl$ , мг/м<sup>3</sup>, расчетные оценки взвешенного органического вещества  $ВОВ$ , мг/л применительно к верхнему порогу разных трофических типов водоемов ( $У-E$ )

Типы водоемов	$S$	$Chl$	$ВОВ$						
			1	2	3	4	5	6	7
У	12	0,26	0,2	0,2	0,25	0,24	0,17	0,09	0,06
О	6	1	0,54	0,485	0,55	0,676	0,533	0,32	0,228
М	2,25	10	2,2	2,2	2,07	2,92	3,6	2,9	2,28
Е	0,8	100	9,6	10	7,8	13,67	24,7	25	22,8

Расхождение оценок в таблице 7 существенно лишь в области евтрофности и возрастает к ее верхнему порогу; графы 5–6 свидетельствуют о возможности более высоких величин  $ВОВ$  при оценке по хлорофиллу в евтрофных озерах Белоруссии и Японии. В графе 7 расчетные величины получены нами из соотношения взвешенный углерод/хлорофилл = 114 (Harris, 1986) в фитопланктоне, что в области евтрофности для  $ВОВ$  в целом может завышать оценку на треть и более. Величины верхнего порога евтрофности по  $ВОВ$  в графах 1–4 могут пониматься как минимальные. Далее в работе при оценках  $ВОВ$  используются уравнения 10 и 11. Используя принятые нами для расчетов взаимосвязи отдельных индикаторов трофического статуса экосистемы, можно получить ряд расчетных уравнений для оценки  $ВОВ$  при разной трофности по этим индикаторам (табл.8).

Таблица 8

Параметры  $a$  и  $b$  уравнений для оценки  $y$  (взвешенного органического вещества  $ВОВ$ , мг/л) по индикаторам трофности ( $X$ )

Уравнения, параметр $X$ , размерность	$a$	$b$
зависимости $y = aX^b$		
$S$ , м	7,0	-1,43
$Chl$ , мг/м <sup>3</sup>	0,485	0,658
$P_{tot}$ , мг/м <sup>3</sup>	0,1	0,9
$PP$ , ккал/м <sup>2</sup> ·год	0,00144	1,064
$БПК_5$ /м <sup>2</sup> , г $O_2$ /м <sup>2</sup>	0,1235	1,3387
$D_{lim}$ , г $O_2$ /м <sup>2</sup> ·сут	3	1,06
уравнение $y = a \exp bX$		
$O_{2\text{ min}}$ , мг/л	15,433	-0,3266

### 1.4. Растворенный, взвешенный и общий органический углерод

Оценки содержания общего органического углерода  $C_{\text{ог}}$  (суммы растворенного и взвешенного) представлены в таблице 9. Здесь показатели трофности: S, м, БО, мг О/л, ВОВ, мг С/л (переведено в углерод из сухого веса, рассчитанного согласно уравнения  $S=3,9\text{ВОВ}^{-0,7}$  или  $\text{ВОВ}=7S^{-1,143}$ ). БО приведено по шкале Жукинского с соавторами (1981). Графы 1–6 в таблице: 1 –  $C_{\text{ог}}$  как ПО получено из шкалы В.Н. Жукинского с соавторами (1981); в графах 2–5 –  $C_{\text{ог}}$  как ПО рассчитано по значениям БО той же шкалы при соотношениях ПО/БО соответственно 0,25–0,3–0,375–0,43. В графе 6 расчет значений  $C_{\text{ог}}$  для шкалы трофности произведен по уравнению для озер Белоруссии (Романов и др., 1988)

$$\text{ПО} = 10,76 S^{-0,455} \quad (14)$$

Как видно из таблицы 9, уравнения из граф 1–5 дают довольно близкие оценки содержания общего органического углерода  $C_{\text{ог}}$ . Для сравнения можно отметить, что наблюдаемые максимальные величины  $C_{\text{ог}}$  в Киевском, Кременчугском и Каховском водохранилищах составляют соответственно 26–22–20 мг/л.

Таблица 9

Прозрачность S, м, ВОВ, мг С/л, БО, мг О/л, общий органический углерод  $C_{\text{ог}}$ , мг С/л, применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	Показатели трофности			$C_{\text{ог}}$					
	S	ВОВ	БО	1	2	3	4	5	6
У	12	0,1	8	2	2	2,5	3	3,5	3,5
О	6	0,25	12	4	3,3	3,6	4,5	5	4,8
М	2,25	1,1	30	10	7,5	9	11	13	7,4
Е	0,8	4,8	60	20	17	18	22,5	26	(12)

Таблица 10

Общий органический углерод ( $C_{\text{ог}}$ , мг С/л, медиана и диапазон), первичная продукция (РР, г С/м<sup>2</sup>/год), взвешенное органическое вещество (ВОВ, мг С/л) и их соотношения в воде, применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов

Типы водоемов	$C_{\text{ог}}$	РР	РР/ $C_{\text{ог}}$	ВОВ	РР/ВОВ
У	2,75(2–3,5)	10	5–2,9	0,1	100
О	4(3–5)	26	8,7–5,2	0,25	104
М	10(7–13)	100	14–8	1,1	90
Е	21,5(17–26)	420	25–16	4,8	88

Уравнение 6 в области евтрофности к верхнему порогу дает значительное занижение оценок, поскольку отражает данные преимущественно для озер меньшей продуктивности. Далее мы используем сравнительные оценки  $C_{\text{ог}}$  в графах 1–5.

В таблице 10 сравниваются соотношения  $C_{\text{ог}}$  и ВОВ с первичной продукцией РР.

С повышением трофности, как видно из таблицы 10, соотношение РР/ $C_{\text{ог}}$  увеличивается, в то время как соотношение РР/ВОВ изменяется слабо в сторону снижения.

Величины растворенного органического углерода РОВ мг/л, близкие к значениям ПО фильтрованной воды, также можно получить из таблицы 10 при разной трофности как разницу величин  $C_{\text{ог}}$  и ВОВ. При медиане значений  $C_{\text{ог}}$  имеем величины РОВ соответственно 2,65–3,75–8,9–16,7 мг/л.

Представление о затратах кислорода на окисление органики можно получить из величин БО. Для малых мезо-евтрофных озер Эстонии из работы А.Ю. Миллиус (1988) имеем

$$\text{БО} = 45 S^{-0,558} \quad (15)$$

Из той же работы получим

$$\text{БО} = 15,8 \text{chl}^{10,28} \quad (16)$$

Применительно к озерам Белоруссии (Романов и др., 1988)

Таблица 11

Затраты кислорода ( $O_2$ , мг/л), необходимые для полного окисления органического углерода ( $C_{ог}$ , мг С/л) в воде в бихроматная окисляемость (БО, мг/л) применительно к верхнему порогу водоемов разных трофических типов (У–Е)

Типы водоемов	Показатели		БО			
	$C_{ог}$	Затраты $O_2$	1	2	3	4
У	2,75(2–3,5)	7,3(5,3–9,3)	8	(11)	(11)	(16)
О	4(3–5)	13,3(10,7–16)	12	(16)	(16)	(21)
М	10(7–13)	26,7(18,7–35)	30	27	30	30
Е	21,5(17–26)	57(45–69)	60	51	60	43

$$BO = 39,63 S^{-0,352} \quad (17)$$

В таблице 11 применительно к органическому углероду  $C_{ог}$  нами приведены оценки количества кислорода, потребного для химического окисления углерода до  $CO_2$ , принимая, что на 12 мг углерода необходимо 32 мг кислорода. В таблице для  $C_{ог}$  приведены медиана и диапазон оценок из данных таблицы 10. Затраты  $O_2$  оцениваются как  $2,67 C_{ог}$ .

Оценки БО в графах 1–4: 1 – получено из значений, приводимых для шкалы качества вод по В.Н. Жукинскому с соавторами (1981); 2 – рассчитано по уравнению (15); 3 – получено по уравнению (16); 4 – по уравнению (17).

Можно отметить, что оценки потребления кислорода в воде в таблице 11, в особенности для медианы оценок, близки к расчетным величинам бихроматной окисляемости БО в разных типах водоемов. Хорошая сходимость результатов говорит о реальности оценок.

### 1.5. Соотношение РОВ/ВОВ

Изменения соотношения растворенного и взвешенного органического вещества РОВ/ВОВ в зависимости от трофического статуса водоемов рассматривались (Остапеня, 1987; Экологиче-

ская..., 1985), что привело его к выводу об обратной зависимости этого показателя от трофности. Для реки Свислочь им получено

$$POB/BOB = 10 BPK_5^{-0,75} \quad (18)$$

Более обобщенное соотношение РОВ/ВОВ для отдельных трофических типов водоемов можно получить из данных о величинах  $C_{ог}$  и ВОВ из таблиц 9, 10, откуда РОВ/ВОВ может быть оценено как

$$POB/BOB = (C_{ог} / BOB) - 1, \quad (19)$$

и для нашей шкалы трофических типов водоемов с трофностью снижается. Исходя из значений  $C_{ог}$  равных 2,75–4–10–21,5 получим соотношение РОВ/ВОВ соответственно 26,5–15–8–3,5. При величинах ПО равных 2–4–10–20 получим соотношение РОВ/ВОВ соответственно 19–15–8–3,1.

Для озер Белоруссии, описывая РОВ/ВОВ по тому же уравнению, что и выше, при  $ПО=10,76S^{-0,455}$  (Романов и др., 1988) и переведя величины ВОВ, полученные по уравнению  $BOB=7S^{-1,43}$ , в углерод, имеем

$$POB / BOB = 3,08 S^{0,975} - 1, \quad (20)$$

откуда получим соотношение РОВ/ВОВ соответственно 34–16,6–5,8–1. Как видно, описанные приближения приводят к сходным выводам.

Наблюдаются однако отклонения от отмеченной зависимости при сравнении отдельных озер между собой, что иллюстрируется таблице 12.

Здесь в таблице 12: 1–3 – данные для отдельных озер, 4–5 – усредненные величины по группам озер; 1 – Нарочанские озера

Таблица 12

Содержание общего органического углерода ( $C_{ог}$ , мг/л, А) и соотношение растворенного и взвешенного органического вещества (РОВ/ВОВ, Б) в некоторых озерах в их группах (1–5)

Группы озер									
1		2		3		4		5	
А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
5,66	9,1	7,6	15,4	4,165	6	1,45	5	5,3	1,3
9,74	3	9,95	26	5,36	5	5,45	8,15	8	2,8
18	1	10,4	24	14,8	13,7	10,45	10,8	12,3	4,3
		11,7	5,5	14,8	16	15,45	13,5	16,2	2,9
		13	10,8	16,5	16,3	22,45	21,7		
		17	4	17,7	14				
				41,73	16,9				

(Нарочь, Мястро, Баторин), 2 – латвийские отдельные озера, 3 – отдельные озера штата Колорадо, 4 – озера штата Висконсин (группы озер), 5 – озера Белорусского Поозерья, в последнем случае соотношение РОВ/ВОВ рассчитано как (ПО/ВОВ) – 1. Используются данные: (Экологическая..., 1985; Реакция..., 1985; Реппак, 1949; Хатчинсон, 1969; Ковалевская, 1971). Как видно из таблицы 12, на практике обсуждаемая зависимость может размываться, возможно, в связи с высокой долей макрофитов или при большом содержании труднорастворимого гумуса. Если в группах Нарочанских и латвийских озер хорошо выражена обратная связь концентрации общего органического углерода и соотношения РОВ/ВОВ, то в озерах штата Колорадо и в водоемах штата Висконсин зависимость положительна, а в водоемах Белорусского Поозерья имеет слабую тенденцию к положительной.

## 1.6. Лабильное органическое вещество (ЛОВ)

Доля лабильного или легко разложимого органического вещества (ЛОВ) по отношению к  $C_{ог}$  определяет скорость оборота

органического вещества (ОВ), С.И. Кузнецов, а за ним Г.Л. Марголина (1969) использовали как показатель доли ЛОВ в органическом веществе отношение полного БПК (за 20 или за 6 суток) к бихроматной окисляемости БО, то есть  $БПК_н/БО$ . Рядом авторов, в том числе Б.А. Скопинцевым и И.А. Гончаровой (1987) использовался показатель  $БПК_5/БО$ , а Л.А. Лесников (1986) отмечал возможность применения соотношения  $БПК_5/ПО$ . Тем не менее два последних коэффициента на наш взгляд информационно менее достаточны; если они пригодны в качестве сравнительных индексов, то для более точной оценки доли ЛОВ лучше сделать пересчеты на  $БПК_н$  и БО.

При разной скорости биохимического окисления  $k$ , хорошо описываемой уравнением мономолекулярных реакций, соотношение  $БПК_н/БПК_5$  меняется (табл.13).

При этом

$$БПК_5 = БПК_н(1 - 10^{-k}), \quad (21)$$

$$k = -5^{-1} \lg\{1 - (БПК_5 / БПК_н)\}. \quad (21a)$$

Б.А. Скопинцев (1976) и С.М. Драчев (1964) принимали, что  $БПК_5$  составляет 68–70% величины  $БПК_н$  за 20 суток, то есть в качестве наиболее реальной ситуации принималась константа  $k$  равная 0,1.

По В.В. Бульону (1994) в пресных водах величина  $k$  приближается к 0,08, в океане – 0,07, а средняя величина скорее может

Таблица 13

Константа биохимического окисления ОВ  $k$ , сутки, и соотношения величин БПК за разное время

Соотношения показателей	$k$				
	0,1	0,09	0,08	0,076	0,07
$БПК_5/БПК_н$	0,68	0,645	0,6	0,58	0,55
$БПК_5/БПК_6$	1,47	1,55	1,67	1,7	1,82

быть около 0,076, в связи с различиями в составе органического вещества, то есть отношение полного и пятисуточного БПК в последнем случае составит около 1,7.

Таким образом соотношение БПК<sub>n</sub>/БПК<sub>5</sub> может изменяться в 1,25 раза и более.

Имея БПК<sub>n</sub>/БПК<sub>5</sub>=A, и ПО/БО=a, соответственно Aa=A<sub>1</sub>, запишем БПК<sub>n</sub>/БО=A, БПК<sub>5</sub>/ПОa<sup>-1</sup>=A, а БПК<sub>5</sub>/ПО=A<sub>1</sub>БПК<sub>5</sub>/ПО. В результате долю ЛОВ получим как

$$\text{ЛОВ} = A_1 \text{ БПК}_5 / \text{ПО}. \quad (22)$$

Оценки ЛОВ на примере Нарочанских озер представлены в таблице 14. Исходные данные – средние за май–ноябрь (Экологическая..., 1985). Размерности: C<sub>орг</sub>, мг С/л, БО и БПК<sub>n</sub> в мг О/л, ЛОВ = БПК<sub>n</sub>/БО, (ЛОВ в долях от C<sub>орг</sub>). Запас ЛОВ, мг С/л = ЛОВ C<sub>орг</sub> = C<sub>орг</sub> (БПК<sub>n</sub>/БО) = БПК<sub>n</sub> (C<sub>орг</sub>/БО). При C<sub>орг</sub>=ПО и ПО/БО=a, запас ЛОВ в мг С/л может быть оценен как

$$\text{запас ЛОВ} = a \text{ БПК}_n, \quad (23)$$

В различных районах мирового океана Ю.И. Сорокин и Т.И. Мамаева (1987) оценивали запас ЛОВ в мг С/л как

$$\text{запас ЛОВ} = 0,41 \text{ БПК}_n. \quad (24)$$

Таблица 14

Величины C<sub>орг</sub>, БО, БПК<sub>n</sub>, доля лабильного органического вещества (ЛОВ) по отношению к общему органическому углероду C<sub>орг</sub> и запас ЛОВ в Нарочанских озерах

Параметры	Озера		
	Нарочь	Мясро	Баторин
C <sub>орг</sub>	5,6	9,9	17,7
БО	12,86	24,16	42,68
C <sub>орг</sub> /БО = a	0,435	0,41	0,41
БПК <sub>n</sub>	1,47	4,06	8,95
ЛОВ	0,11	0,169	0,214
Запас ЛОВ	0,64	1,665	3,7

Для оценки динамики ЛОВ в водоемах различных трофических типов нами использованы величины БО и БПК<sub>5</sub> из шкалы качества поверхностных вод В.Н. Жукинского с соавторами (1981), которая преобразована нами в шкалу трофических типов вод, исходя из величин биомассы фитопланктона В<sub>p</sub> по Жукинскому с соавторами (1981). Полученная нами из шкалы качества поверхностных вод зависимость БПК<sub>5</sub> и БО, описана как

$$\text{БПК}_5 = 0,0198 \text{ БО}^{0,416}, \quad (25)$$

откуда имеется возможность получить ориентировочную оценку доли ЛОВ по отношению к C<sub>орг</sub> как

$$\text{ЛОВ} = A 0,0198 \text{ БО}^{0,416}, \quad (26)$$

где A – соотношение БПК<sub>n</sub>/БПК<sub>5</sub>. В таблице 15 представлены соответствующие БПК<sub>5</sub> значения БПК<sub>n</sub>, БО, доля ЛОВ.

Здесь: БПК<sub>5</sub>, БПК<sub>n</sub>, БО в мг О/л; БПК<sub>n</sub>=1,7БПК<sub>5</sub>; ЛОВ<sub>1</sub>=БПК<sub>n</sub>/БО, в долях от C<sub>орг</sub>. ЛОВ<sub>2</sub> оценено согласно уравнению (26). Запас ЛОВ, мг/л = C<sub>орг</sub>(БПК<sub>n</sub>/БО).

Таблица 15

Величины БПК<sub>5</sub>, БПК<sub>n</sub>, БО, доля лабильного органического вещества (ЛОВ<sub>1</sub>, ЛОВ<sub>2</sub>), оцененная по показателям таблицы, применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	БПК <sub>5</sub>	БПК <sub>n</sub>	БО	ЛОВ <sub>1</sub>	ЛОВ <sub>2</sub>
У	0,4	0,68	8	0,085	0,08
О	0,7	1,2	12	0,1	0,095
М	2,1	3,6	30	0,12	0,138
Е	7	11,9	60	0,198	0,185

## 1.7. Состав ионов, сумма ионов, их соотношения, удельная электропроводность

Внутренние водоемы и водотоки континентов по О.А. Алейкину (1970) представлены водами гидрокарбонатного, сульфат-

ного и хлорного классов, в которых различаются группы кальция, магния, натрия. Большинство природных вод внутренних водоемов и водотоков различных природных зон бывшего СССР относится к гидрокарбонатному классу и группе кальция. Площадь бассейнов рек этого типа составляет 85% общей площади бассейнов рек (Бессонов, Привезенцев, 1987).

Такие воды характеризуются преобладанием анионов  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ , а также катионов кальция. Содержание этих ионов, связанных с круговоротом углерода, в особенности вне зон значительного антропогенного евтрофирования и загрязнения, при сходных соотношениях углерода к азоту и фосфору неплохо отражает трофность экосистемы. Однако на этот фон могут накладываться имеющие большое значение различия в поступлении биогенных элементов, что делает прогнозирование трофности только по составу и сумме ионов менее надежным, чем по обычным индикаторам трофического статуса. Сказывается также воздействие морфометрии, водного режима и внутриводоемных факторов. Так, три Нарочанских озера – Нарочь, Мястро, Баторин – являются соответственно мезотрофным, евтрофным и высокевтрофным водоемами при небольших различиях в минерализации, содержании гидрокарбонатов и кальция. В Волге минерализация выше, чем в Днепре, но в бассейне последнего поступление азота и фосфора в водоемы более значительно, что и определяет более высокий уровень их продуктивности.

Сумма ионов  $\Sigma\text{и}$  или минерализация, а также связанная с нею электропроводность  $\chi$ , как и МЭИ (морфоздафический индекс в форме  $\Sigma\text{и}/z$ , либо в форме  $\chi/z$ ) давно применяются в лимнологии в качестве информационных показателей, отражающих продуктивные возможности водоемов.

Роде (Rodhe, 1949; Хатчинсон, 1969; Китаев, 1984) для водоемов гидрокарбонатного класса (группы кальция) выразил ионный состав вод в виде таблицы, которая нами описывается

рядом взаимосвязей, позволяющих получить усредненные значения главных гидрохимических характеристик в этой преобладающей по химизму вод группе внутренних водоемов:

1) по удельной электропроводности  $\chi$

$$\text{Ca}_2^+ = 0,1042 \chi^{1,0634}, \quad (27)$$

$$\text{HCO}_3^- \sim 0,5 \chi, \quad (28)$$

$$\text{HCO}_3^- = 0,358 \chi^{1,0634}, \quad (29)$$

$$\Sigma\text{и} = 0,63 \chi^{1,05}; \quad (30)$$

2) по общей минерализации  $\Sigma\text{и}$

$$\text{Ca}_2^+ = 0,166 \Sigma\text{и}^{1,008}, \quad (31)$$

$$\text{Ca}_2^+ \sim 0,166 \Sigma\text{и}, \quad (32)$$

$$\text{HCO}_3^- = 0,594 \Sigma\text{и}, \quad (33)$$

$$\text{HCO}_3^- = 0,775 \Sigma\text{и}^{0,95}, \quad (34)$$

$$\chi = 1,55 \Sigma\text{и}^{0,95}; \quad (35)$$

3) по гидрокарбонатам  $\text{HCO}_3^-$

$$\text{Ca}^{2+} \sim 0,28 \text{HCO}_3^-, \quad (36)$$

$$\text{Ca}^{2+} = 0,208 (\text{HCO}_3^-)^{1,06}, \quad (37)$$

$$\Sigma\text{и} = 1,6835 \text{HCO}_3^-, \quad (38)$$

$$\chi \sim 2 \text{HCO}_3^-, \quad (39)$$

$$\chi = 2,62 (\text{HCO}_3^-)^{0,94}. \quad (40)$$

Здесь  $\chi$  – удельная электропроводность, микроСименсы/см,  $\Sigma\text{и}$  и отдельные ионы – мг/л.

По В.В. Бульону (1994), для широкого круга озер

$$(\text{HCO}_3^- + \text{Ca}_2^+) / \Sigma\text{и} = 0,555, \quad (41)$$

$$\Sigma_{\text{и}} = 0,3 \chi^{1,14} \quad (42)$$

В зависимости от геологических пород, географических зон и испарения соотношения ионов могут меняться, тем не менее рассчитанные выше соотношения могут дать весьма реальные усредненные оценки электропроводности, суммы ионов, содержания кальция и гидрокарбонатов.

Для бассейна Волги, простирающегося более чем на 3500 км, соотношение ионов по мере продвижения на юг постепенно меняется в сторону роста доли сульфатов и хлоридов, растет сумма ионов, в особенности ниже Чебоксарского водохранилища, что видно из таблицы 16, исходные данные для которой

Таблица 16

Соотношение ионов кальция и гидрокарбонатного иона и их отношения к сумме ионов ( $\Sigma_{\text{и}}$ ) в водоемах бассейна Волги

Водохранилища, плессы	Ca / $\Sigma_{\text{и}}$	Ca / HCO <sub>3</sub>	HCO <sub>3</sub> / $\Sigma_{\text{и}}$
Верхняя Волга, Ржев	0,174	0,275	0,63
Верхневолжское водохранилище	0,2	0,335	0,6
Иваньковское водохранилище, плессы:			
Волжский	0,173	0,283	0,61
Шошинский	0,177	0,28	0,63
Иваньковский	0,177	0,287	0,617
Рыбинское водохранилище, плессы:			
Волжский	0,178	0,296	0,6
Моложский	0,182	0,292	0,625
Шекснинский	0,18	0,323	0,556
Главный	0,164	0,28	0,586
Чебоксарское водохранилище	0,176	0,373	0,47
Куйбышевское водохранилище, плессы:			
Волжский	0,16	0,37	0,435
Камский	0,143	0,33	0,435
Центральный	0,156	0,42	0,372
Прилотинный	0,157	0,374	0,42
Волгоградское водохранилище	0,148	0,396	0,375
Волга, вершина дельты	0,173	0,41	0,42
Волга у Астрахани	0,1686	0,415	0,405
Обобщенные соотношения по Роде	0,167	0,28	0,586

взяты из монографии (Волга..., 1978), а также по (Тарасов, Бес-счетовна, 1987).

Возникает вопрос о связанности изменений содержания органического углерода с суммой и составом ионов. Весьма полезными в сравнимых условиях как индикаторы трофности могут оказаться отношения  $C_{\text{орг}}$ , ПО, БО к сумме ионов, содержанию ионов кальция Ca<sup>2+</sup>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> и CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>, а также к CaCO<sub>3</sub>, CaO, связанных с круговоротом углерода.

Эти соотношения могут различаться по разным причинам. Так, отношение БО/Са в мезотрофном озере Нарочь составляет 0,35, в евтрофном озере Мястро – 0,59, в высокоевтрофном озере Баторин – 1,25; в днепровском каскаде водохранилищ меняется от 0,6–0,8 в верхнем Киевском водохранилище до 0,6–0,56 в нижнем Каховском.

Как более частный случай, в волжской системе водохранилищ (в мезотрофных водоемах) величины БО и концентрации Са в мг/л весьма близки, что дает возможность оценки  $C_{\text{орг}}$  (близкой к ПО) как  $C_{\text{орг}} = \text{Са} \cdot K$ , где  $K = \text{ПО}/\text{БО}$ . Несмотря на некоторый сдвиг соотношения ионов по мере продвижения к югу, для оценки иона кальция расчетные уравнения дают весьма реальные оценки. Это иллюстрируется данными таблицы 17, составленной на основе монографии "Волга и ее жизнь" (1978). В таблице 17 Са и  $C_{\text{орг}}$  в мг/л, БО и ПО в мг О<sub>2</sub>/л. Для Ивановского водохранилища в отсутствие измерений БО использовано соотношение  $K = \text{ПО}/\text{Са}$ , для Угличского тоже, по аналогии с впадающими реками.

В таблице 18 приведены различные расчетные оценки  $C_{\text{орг расч}}$  (А и В), исходящие из величин удельной электропроводности  $\chi$  воды волжских водохранилищ в летний период (Литвинов и др., 1977), и оценки Са, ПО, ПО/БО. Са-1 – по данным (Волга..., 1978); Са-2 рассчитан как  $\text{Са} = 0,1042 \chi^{1,0654}$  (усредненное соотношение из данных Роде); ПО/БО – принятые нами усредненные значения; ПО согласно данных (Волга..., 1978), ПО\* – по

Таблица 17

Содержание ионов кальция и характеристика органического вещества (БО, ПО/БО, ПО,  $C_{on}$ ,  $C_{on,расч}$ ) в волжских водохранилищах

Водохранилище, плесы	$Ca^{2+}$	БО	БО/ПО	ПО	$C_{on}$	$C_{on,расч}$
Иваньковское:						
Волжский	36(34-39)	-	0,44	15,8	-	16,2
Шошницкий	36,7 (32,4-42)	-	0,44	16,3	-	16,5
Иваньковский	37(33,2-50)	-	0,53	19,5	-	19,6
Угличское	33-37	-	0,45	14,6	-	15,6
Рыбинское:						
Волжский	30,6 (24,2-38,7)	24,8	0,33	9,7	9	12
Моложский	30,5 (25,8-40,7)	29,2	0,445	13	11,4	13,6
Шекснинский	26(21-31,3)	27,8	0,435	12	10,6	11,35
Главный	27(22-36)	27,2	0,4	11	10,4	10,7
Куйбышевское:						
Волжский	39(29-48)	39	0,275	10,4	-	10,7(8-13,2)
Камский	43,2 (38-47,7)	41	0,225	9	-	9,7 (8,5-10,7)
Центральный	40,6 (32,3-53,3)	38	0,235	8,7	-	9,5 (7,6-12,5)
Прилютишый	41 (37,7-43,3)	37	0,235	8,5	-	9,6 (8,9-10,2)

В.И. Романенко (1985); А и Б – значения  $C_{on,расч}$ , полученные как:  
 А)  $C_{on} = (ПО/БО)(Ca-2)$ ; Б)  $C_{on} = (ПО/БО)(Ca-1)$ .

Как видно из таблицы 18, для бассейна Волги расчетные оценки А и Б дают реальные величины  $C_{on}$ .

Применительно к волжским водохранилищам возможность оценок БО по содержанию ионов  $Ca^{2+}$  позволяет использовать оценки кальция для фоновых расчетов ЛОВ, что иллюстрирует таблица 19 на примере Иваньковского водохранилища. Расчет ЛОВ проведен как по ПО, принимая соотношение ПО/БО за 0,45, так и по содержанию ионов кальция. В обоих случаях результат совпадает. Здесь в таблице 19 исходные данные взяты из моно-

Таблица 18

Электропроводность (% микроСименсы/см), содержание ионов кальция (Са-1, Са-2), показатели органического вещества – ПО (мг О/л), ПО/БО, органического углерода  $C_{орг,расч}$ , мг С/л, (А и Б) в волжском каскаде водохранилищ, лето 1990-1991 гг.

Водохранилище	$\chi$	Са-1	Са-2	ПО/БО	ПО	ПО*	А	Б
Иваньковское	220	36,6	32,2	0,45	16,4	15,1	14,5	16,5
Угличское	220	35	32,2	0,45	14,6	14,6	14,5	15,8
Горьковское	179	30,4	26	0,3	11,5	11,9	11,6	9,1
Горьковское	180	30,4	26	0,3	11,5	11,9	11,6	9,1
Горьковское	185	30,4	27	0,3	11,5	11,9	11,7	9,1
Чебоксарское	222	42	32,6	0,3	-	12,4	9,8	12,6
Чебоксарское	277	42	41,3	0,3	-	12,4	12,4	12,6
Чебоксарское	293	42	43,7	0,3	-	12,4	13,1	12,6
Куйбышевское	234	41	34,3	0,3	10	9,3	10,3	12,3
Куйбышевское	261	41	38,6	0,3	10	9,3	11,6	12,3
Куйбышевское	250	41	37	0,3	10	9,3	11,1	12,3
Куйбышевское	312	41	40	0,3	10	9,3	14	12,3
Саратовское	263	41	39	0,3	10,4	10,4	11,7	12,3
Саратовское	280	41	41,6	0,3	10,4	10,4	12,5	12,3
Волгоградское	288	35	43	0,3	7,8	8,1	12,9	10,5
Волгоградское	264	35	39	0,3	7,8	8,1	11,7	10,5
Нижняя Волга	314	45	47	0,3	7,1	-	14,1	13,5

графии (Волга..., 1978), БПК<sub>5</sub> и ПО в мг О/л, Са в мг/л. Расчетное уравнение: ЛОВ=100 1,4а(БПК<sub>5</sub>/ПО), где для ЛОВ-1 имеем а=ПО/БО, а для ЛОВ-2 а=ПО/Са.

Таблица 19

БПК<sub>5</sub>, ПО, Са и процент лабильного органического вещества (ЛОВ-1, ЛОВ-2) в Иваньковском водохранилище

Река, плесы, водоем в целом	БПК <sub>5</sub>	ПО	Са	ЛОВ-1	ЛОВ-2
р. Волга	1,04	12,1	-	5,4	-
р. Тверца	1,48	20,6	-	4,5	-
Волжский плес	1,6	15,8	36	6,4	6,2
Иваньковский плес	1,93	16,3	37	7,5	7,3
Шошницкий плес	5,52	19,5	36,7	17,8	21
Водоем в целом	2,1	16,4	36,6	8	8

По А.М. Никанорову (1989) соотношение  $C_{\text{ог}}/\Sigma\text{и}$  в реках бывшего СССР в зависимости от характера водосбора по географическим зонам снижается в направлении к югу. Содержание  $C_{\text{ог}}$  в процентах от  $\Sigma\text{и}$  по этим оценкам имеет размах колебаний для маломинерализованных вод севера с высоким содержанием аллохтонного труднорастворимого органического вещества (водный гумус) в зоне тундры от 10 до 40%, в лесотундре 4–35%, в зоне тайги (северная, средняя зоны) колебания  $C_{\text{ог}}$  от 3,5–5 до 28%, в зоне южной тайги и смешанных лесов 2,5–9,5%. В зонах широколиственных лесов и лесостепи размах колебаний снижается и содержание  $C_{\text{ог}}$  колеблется в пределах 1–3,5%; в степи 1–2, полупустыне 0,5–2,6, пустыне до 0,5–1,8% от суммы ионов.

В таблице 20 оцениваются средние величины содержания ионов  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ , суммы ионов  $\Sigma\text{и}$  и электропроводности  $\chi$  для шкалы трофических типов водоемов – в пределах гидрокарбонатного класса, группы кальция, при соотношении  $C_{\text{ог}}/\Sigma\text{и}=0,05$ , значениях органического углерода  $C_{\text{ог}}$  из таблицы 10 и описанных выше соотношениях ионов по Роде. При принятых допущениях имеем  $C_{\text{ог}}=0,05\Sigma\text{и}=0,084\text{HCO}_3^-=0,3\text{Ca}=0,03\chi^{1,0634}$ .

Таблица 20  
Содержание общего органического углерода ( $C_{\text{ог}}$ , мг/л) и некоторых ионов ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ), мг/л, сумма ионов ( $\Sigma\text{и}$ , мг/л) и электропроводность ( $\chi$ , мксм/см) в водоемах разных трофических типов (У–Е) гидрокарбонатного класса, группы кальция (указаны медиана и диапазон оценок верхнего порога)

Типы водоемов	Показатели				
	$C_{\text{ог}}$	$\text{Ca}^{2+}$	$\text{HCO}_3^-$	$\Sigma\text{и}$	$\chi$
У	2,75(2–3,5)	9(7–11,6)	33(24–42)	55(40–70)	70(52–88)
О	4(3–5)	13(10–17)	59(36–60)	80(60–100)	99(76–122)
М	10 (7–13)	33 (23–43)	119 (83–154)	200 (140–260)	235 (168–300)
Е	21,5 (17–26)	72(57–87)	255 (202–309)	430 (340–520)	483 (387–577)

Имея в виду реальную близость значений  $C_{\text{ог}}$  и ПО, отметим, что фактические соотношения ПО/ $\Sigma\text{и}$  составляют на волжских плесах: в Ивановском водохранилище около 0,07, в Рыбинском – 0,056, в Куйбышевском – 0,04. Отношение  $C_{\text{ог}}/\Sigma\text{и}$  составляет в Киевском водохранилище 0,05, Каховском – 0,03; отношение ПО/ $\Sigma\text{и}$  в озере Нарочь 0,025, в озере Мясстро – 0,03, в озере Баторин – 0,076.

Принимая за средние величины БО для верхнего порога ультра-олиго-мезо-евтрофных водоемов соответственно 8–12–30–60 мг О/л, а медиану оценок верхнего порога суммы ионов согласно таблице 20: 55–80–200–430 мг/л, получим для всех типов трофности соотношение БО/ $\Sigma\text{и}$  в пределах 0,12–0,14. По конкретным водоемам оно более изменчиво: в Ивановском водохранилище – 0,17, Рыбинском – 0,144, Куйбышевском – 0,16, Киевском – 0,13, Кременчугском – 0,096, Каховском – 0,16, в озере Нарочь – 0,07, Мясстро – 0,12, Баторин – 0,22, в Байкале – 0,03.

## 1.8. Сравнение шкалы трофических типов водоемов и шкалы качества поверхностных вод

Поскольку биопродуктивность и качество воды являются двумя разными сторонами функционирования водных экосистем, уместно сравнить используемые в данной работе шкалы трофности со шкалой качества поверхностных вод, принятой нами по В.Н. Жукинскому с соавторами (1981), и цитированной по монографии (Основы прогнозирования..., 1982).

В таблице 21 имеем Б–Д из шкалы Жукинского с соавторами (1981) (Б – классы 1–5 и разряды а–б качества, В – характеристика степени качества, Г – зоны сапробности, Д – индексы сапробности).

Шкала В.Н. Жукинского (1981) включает гидрохимические, гидробиологические и сапробные показатели качества вод. Из

Таблица 21

Взаимосвязь характеристик трофических типов водоемов (У-Г) и качества (Б-Д) поверхностных вод

Типы водоемов	Показатели качества			
	Б	В	Г	Д
У	1	предельно чистая	ксенозапробная	<0,5
О	2 а	чистая (2 а)	β-олигосапробная	<1,0
М	2б+ + 3(а+б)	чистая(2б)+ + удовлетворительно чистая (3а+3б)	α-олигосапробная + + β-мезосапробная	<2,5
Е	4(а+б)	загрязненная	α-мезосапробная	<3,5
Г	5(а+б)	грязная	β-полисапробная + + α-полисапробная	>3,5

данных этой шкалы нами взяты биомассы фитопланктона  $B_p$ , переведенные в значения хлорофилла  $a$  (Chl) нашей шкалы, а также соответствующие хлорофиллу величины БО, ПО, БПК<sub>5</sub>, классы и разряды качества воды, индексы и зоны сапробности.

В таблице 22 использованы соответствующие нашей шкале хлорофилла  $a$  расчетные значения индикаторов трофности  $S$ , ВОВ,  $P_{tot}$ , РР.

Таблица 22

Сравнительные характеристики качества поверхностных вод и их трофности применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У-Г)

Индикаторы трофности	Классы (1-5) и разряды (а, б) качества, трофические типы - (У-Г)				
	1-У	2а-О	(2б+3а+3б)-М	4(а+б)-Е	5(а+б)-Г
$S$ , м	12	6	2,25	0,8	<0,8
Chl, мг/м <sup>3</sup>	0,26	1	10	100	>100
БО*, мг О/л	8	12	30	60	>60
ПО*, мг О/л	2	4	10	20	>20
БПК <sub>5</sub> *, мг О/л	0,4	0,7	2,1	7	>7
ВОВ, мг /л	0,2	0,5	2,2	9,6	>9,6
$P_{tot}$ , мг/м <sup>3</sup>	2	6	30	146	>146
РР, ккал/м <sup>2</sup> ·год	100	260	1000	4200	>4200

Величины со звездочкой приведены по (Жукинский и др., 1981), хлорофилл пересчитан из биомасс фитопланктона  $B_p$  согласно данным из того же источника. Классы качества (1-5) и разряды качества (а, б) по (Жукинский и др., 1981): 1 – предельно чистая вода, 2 – чистая (разряды 2а и 2б), 3 – удовлетворительного качества, 4 – загрязненная, 5 – грязная.

В результате сравнения в нашей градации класс 2 шкалы В.Н. Жукинского с соавторами (1981) (чистая вода), как видно из таблиц 21, 22, делится надвое – разряд а класса 2, или β-олигосапробная зона – попадает в тип олиготрофных вод, а разряд б того же класса 2, или α-олигосапробная зона – вместе с классом 3 (удовлетворительно чистая вода) или β-мезосапробная зона – составляют тип мезотрофных вод. Показатели трофического статуса экосистемы в определенной мере (при отсутствии токсичных воздействий) по органической нагрузке могут характеризовать и качество воды.

## Глава 2

## ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

Ниже рассматриваются возможности оценки первичной продукции (суточной и сезонной) по индикаторам трофического статуса водоема и взаимосвязям с другими параметрами экосистемы – продукцией зоопланктона, ассимиляцией бактерий (обмен+продукция), суммарным обменом (дыханием) экосистемы в целом и т.д. Оценка интенсивности фотосинтеза в водоемах остается одним из важнейших средств для гидробиологического мониторинга и прогнозирования среды.

Межгодовые колебания интенсивности фотосинтеза в водоеме достаточно велики в связи со световыми, тепловыми условиями и биогенной обеспеченностью отдельных лет и составляют, например, согласно А.Ф. Алимову (1989), в Рыбинском водохранилище 290–1850, в озере Красном 620–1200, в Байкале 700–1650 ккал/м<sup>2</sup>·сезон.

Методы изучения первичной продукции рассмотрены достаточно подробно во многих крупных работах. В частности В.В. Бульоном (1983, 1985, 1994) предложен расчет суточной первичной продукции  $\Sigma A$  как

$$\Sigma A = A_{\text{opt}} K_s S.$$

Здесь  $\Sigma A$ , мгС/м<sup>2</sup>·сут,  $A_{\text{opt}}$ , мгС/м<sup>3</sup>·сут, (максимальная продукция среди измеренных на разных горизонтах одной станции,

представляющая первичную продукцию в зоне оптимального фотосинтеза на глубине  $z_{\text{opt}}$ ),  $S$  – прозрачность по диску Секки, м. Коэффициент  $K_s$  представляет величину  $(\Sigma A/A_{\text{opt}})S^{-1}$ . В крупных озерах бывшего СССР и в латвийских озерах величина  $K_s$  близка к 1,15. Согласно В.В. Бульону зависимость  $K_s$  и  $S$  положительна, близка к линейной и в обобщенном виде может быть описана как  $K_s = 1,0 \pm 0,3$ . Для большого массива водоемов бывшего СССР средняя величина  $K_s$  по его мнению близка к единице, на основании чего он считает возможным более простой расчет первичной продукции как

$$\Sigma A = A_{\text{opt}} S.$$

В работе 1995 г. В.В. Бульон пришел к мнению о возможности более точной оценки  $\Sigma A$  при использовании в последнем уравнении  $S$  не в степени 1, а в степени 0,826

$$\Sigma A = A_{\text{opt}} S^{0,826}.$$

В свою очередь, максимальная суточная продукция  $A_{\text{opt}}$  по В.В. Бульону, может быть оценена как

$$A_{\text{opt}} = \text{САЧ Chl},$$

где САЧ – суточное ассимиляционное число, то есть количество мг С, создаваемое одним мг хлорофилла *a* Chl за сутки (точнее – за световой день  $n$  часов) в зоне оптимального фотосинтеза, то есть САЧ это удельный фотосинтез в мг С/мг Chl·сут.

Ниже в таблице 23 приведены оценки  $\Sigma A$  для шкалы водоемов разных трофических типов при величине САЧ = 30. Здесь в таблице – PP, ккал/м<sup>2</sup>·год,  $S$ , м, Chl, мг/м<sup>3</sup>,  $A_{\text{opt}}$ , мг С/м<sup>3</sup>·сут. Расчетные уравнения:  $\Sigma A^* = \text{САЧ Chl } S^{0,826}$ ,  $\Sigma A^{**} = \text{САЧ Chl } S$ .

Как видно из таблицы 23, различия  $\Sigma A^*$  и  $\Sigma A^{**}$  при разных величинах степенного коэффициента  $b$  при  $S$  в расчетных урав-

Таблица 23

Суточная первичная продукция ( $\Sigma A$ , мг С/м<sup>2</sup>) применительно к верхнему порогу разных трофических типов водоемов (У–Е), оцененная по показателям трофности таблицы

Типы водоемов	PP	S	Chl	САЧ	$A_{\text{Эри}}$	$\Sigma A^*$	$\Sigma A^{**}$	$\Sigma A^*/\Sigma A^{**}$
У	100	12	0,26	30	8	62	96	0,65
О	260	6	1	30	30	131	180	0,73
М	1000	2,25	10	30	300	586	675	0,87
Е	4200	0,8	100	30	3000	2495	2400	1,04

нениях снижаются с ростом трофности и в евтрофных водоемах разница  $\Sigma A^*$  и  $\Sigma A^{**}$  невелика.

## 2.1. Суточные величины удельного фотосинтеза (САЧ)

В классической сводке Г.Г. Винберга (1960) приводятся результаты Манинга и Джеди, согласно которым в пресных водоемах величины САЧ (суточного ассимиляционного числа) в нашем пересчете на углерод С колеблются в пределах 14–60 со средней 31 мг С/мг Chl. Пересчет данных Гесснера дает среднее значение 32, данных Райтера для оксана 44, средней для данных Роде по пресноводным водоемам 45 (в олиготрофных ниже 25, в более продуктивных до 100). Приводимые Г.Г. Винбергом данные И.С. Захаренкова дают среднюю величину САЧ для озер Белоруссии около 30 мг С/мг Chl с колебаниями: в озерах Мядель и Срусто – 13, Нарочь и Мястро – 30, Рича – 28, Баторин – 20–50, Дривяты – 60.

С.П. Китаев (1984) для малых озер разных географических зон, используя значения длительности светового дня по зонам

(тундра – 24 часа, лесотундра – 22, северная тайга – 20, средняя и южная тайга – 18, зона смешанных лесов – 16 часов), принимает следующие величины САЧ: для тундры и тайги – 58–64, для зоны смешанных лесов – 35.

В озерах Латвии (Реакция..., 1983) летние величины САЧ по годам колебались в пределах 26–136 со среднелетней около 60. Сезонные средние значения с учетом мая и сентября по-видимому должны быть значительно ниже. По И.С. Трифионовой (1990) в озерах Карелии и Латвии величины САЧ колебались в пределах 9–113. В Рыбинском водохранилище по расчетам Л.Е. Сигаревой (1984) преобладали величины САЧ 30–60, а в Ивановском – 15–45, медианы диапазона составят соответственно 45 и 30. Для Рыбинского водохранилища Н.М. Минеева (1993) приводит как наиболее частые летние значения САЧ 44–88, среднесезонные величины видимо существенно ниже.

Из данных по Великим озерам (Smith, 1979) можно рассчитать следующие значения САЧ: озеро Верхнее – 23, Гурон – 40, эвтрофированное озеро Эри в центральной части – 131, центральной и восточной – 75 и 68, озеро Онтарио – 64. В озере Вашингтон в отдельные годы величины САЧ колеблются в пределах 16–56 со средней около 40.

По В.В. Бульону (1983) колебания САЧ в течение сезона составляли в озерах Кривое – 36–70, Круглое – 7–60, Зеленецкое и Акулькино – 40–60, Иссык-Куль – 13–122 со средней 47, а в Байкале – 1–10,5 со средней 4,6. По этим же данным средняя за сезон из 72 наблюдений на водоемах СССР величина САЧ равна 25 мг С/мг Chl с колебаниями от 8 до 70, а средняя для 16 озер Монголии составила 32 при таком же размахе колебаний. По мнению этого исследователя, для расчетов в качестве усредненной величины, слабо зависящей от трофности, может приниматься значение САЧ равное 30. Однако, на наш взгляд, необходимо иметь в виду, что использование в расчетах постоянной величины САЧ не учитывает существенные межгодовые колебания

этой величины в связи с инсоляцией и среднесезонной температурой года и скорее выражает усредненную среднепогодную величину САЧ.

Приняв  $\Sigma A = \text{САЧ} \text{ Chl } S^b$  и используя зависимость  $S = 6,46 \text{ Chl}^{-0,46}$  при  $b=1$  получим

$$\text{САЧ} = 0,155 \Sigma A \text{ Chl}^{-0,54} \quad (43)$$

При  $b=0,826$  получим зависимость

$$\text{САЧ} = 0,214 \Sigma A \text{ Chl}^{-0,62} \quad (44)$$

Такая оценка по уравнениям 43–44 приведена в таблице 24 для Рыбинского водохранилища из данных В.И. Романенко (1985), а в таблице 25 – для некоторых водохранилищ волжского каскада и озер, для которых имеются данные И.Л. Пыриной (1995) по  $\Sigma A$  и Chl за те же годы. Исходные данные в таблицах 24, 25:  $\Sigma A$ , в мг С м<sup>2</sup>-сут, Chl, мг/м<sup>3</sup>, среднесезонные величины. Судя по таблице 24, среднесезонные значения САЧ для Рыбинского водохранилища по годам существенно колеблются с тенденцией снижения при усилении свтрофирования водоема.

Таблица 24

Расчетные значения САЧ в Рыбинском водохранилище

Годы	Показатели			
	$\Sigma A$	Chl	САЧ-1	САЧ-2
1969	466	4,5	32	39
1970	611	3,7	47	58
1971	590	3,6	46	57
1972	1160	10,6	50	57
1973	1495	9,5	69	79
1974	406	7,8	21	24
1975	308	6,9	17	20
1976	302	9,1	14	16

Таблица 25

Хлорофил Chl, суточные значения первичной продукции  $\Sigma A$  и расчетные величины САЧ в некоторых водоемах РФ

Водосмы	Годы	Chl	$\Sigma A$	САЧ-1	САЧ-2
Водохранилища:					
Иваньковское	1958	12,3	900	36	40
Рыбинское	1958	6,6	540	30	36
Рыбинское	1972–1973	10	705	31	35
Рыбинское	1974–1979	7,7	350	18	21
Куйбышевское	1958	7,9	830	42	49
Озера:					
Ладожское	1973–1974	4,6	460	31	38
Белое	1976–1977	4,4	260	18	22
Б. Харбей	1969	2	140–260	16–28	19–36

Согласно таблице 25 в других рассмотренных водохранилищах и озерах преобладали близкие величины САЧ; уравнения для оценки САЧ-1 и САЧ-2 те же (43–44).

## 2.2. Расчет сезонных величин первичной продукции РР

Выражая среднюю за период суточную первичную продукцию в ккал (РР<sub>1</sub>) или в мг С/м<sup>2</sup>-сут как  $\Sigma A$ , сезонную величину РР за  $n$  суток получим как  $PP_n = nPP_1$ . За сезон в 150 суток в ккал/м<sup>2</sup> имеем:  $PP_{150} = 150 \cdot 11,3 \Sigma A / 1000 = 1,695 \Sigma A = 1,695 A_{\text{опт}} S^b = 1,695 \text{САЧ} \times \text{Chl } S^b$ , где  $b=1$  или  $0,826$ . Взяв за среднесезонную величину САЧ равную 30 при разных величинах  $b$  соответственно получим

$$PP_{150} = 50,85 \text{ Chl } S, \quad (45)$$

$$PP_{150} = 50,85 \text{ Chl } S^{0,826}. \quad (46)$$

Величины Chl и S среднесезонные. Взаимопересчет величин S и Chl делает более удобной оценку функции по одному пара-

метру, лучше по хлорофиллу. Такой взаимоперевод параметров возможен по приводимым В.В. Бульоном в работах 1983 и 1985 гг. уравнениям:

В.В. Бульон, 1983	В.В. Бульон, 1985
$S = 6,46 \text{ Chl}^{-0,46}$	$S = 5,73 \text{ Chl}^{0,45}$
$\text{Chl} = 57,3 S^{2,17}$	$\text{Chl} = 55,43 S^{-1,3}$

Упомянутые выше выражения использованы при пересчетах уравнений для оценки сезонных величин  $PP_{150}$  (табл.26) в водоемах разных трофических типов.

Уравнения А–Е оценивают  $PP_{150}$  исходя из уравнения (46) при  $b=0,826$ , а уравнения К–Q исходят из уравнения (45) при  $b=1,0$ . Используя в уравнении А разные формы связи  $S$ – $\text{Chl}$ , взятой из вышеупомянутых работ В.В. Бульоона, мы получили уравнения

Таблица 26

Прозрачность  $S$ , м, хлорофилл  $\text{Chl}$ ,  $\text{мг/м}^3$ , расчетные величины сезонной первичной продукции за 150 суток ( $PP_{150}$ ,  $\text{ккал.м}^2\text{-сез}$ ), рассчитанные по уравнениям (А–Q) применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Показатели	Типы водоемов			
	У	О	М	Е
S	12	6	2,25	0,8
Chl	0,26	1,0	10	100
$PP_{150}$ , рассчитана по уравнениям:				
А	103	220	993	4200
В	103	262	980	3933
С	103	237	990	4125
Д	91	215	938	4097
Е	72	201	853	3917
К	158	305	114	4068
Л	159	328	1140	4068
М	159	358	1128	3949
Н	136	291	1070	3783
Q	111	274	982	3930

В и С (связь из работы 1983 г.) и D–E (связь из работы 1985 г.). Соответственно из уравнения К получены L–M (связь из работы 1983 г.) и N–Q (связь из работы 1985 г.). Расчетные уравнения: А –  $PP_{150} = 50,85 \text{ Chl} S^{0,826}$ ; В –  $PP_{150} = 2914 S^{-1,344}$ ; С –  $PP_{150} = 237,4 \text{ Chl}^{0,62}$ ; D –  $PP_{150} = 215 \text{ Chl}^{0,64}$ ; E –  $PP_{150} = 2819 S^{-1,474}$ ; К –  $PP_{150} = 50,85 \text{ Chl} S$ ; L –  $PP_{150} = 328,5 \text{ Chl}^{0,54}$ ; M –  $PP_{150} = 2914 S^{-1,17}$ ; N –  $PP_{150} = 291,4 \text{ Chl}^{0,565}$ ; Q –  $PP_{150} = 2818,6 S^{-1,3}$ .

Практически все формы уравнений в таблице 26 дают достаточно близкие значения  $PP_{150}$ . Сравнивая результаты расчетов со шкалами Винберга, Бульоона, Китаева можно видеть, что в группе уравнений А–Е наиболее приближающимися к упомянутым шкалам являются А–С. Уравнение D и еще больше E занижают продукцию в ультраолиго- и олиготрофных водоемах. Уравнения второй группы К–Q существенно завышают величину  $PP$  ультраолиготрофных водоемов, в дальнейшем эта разница менее значима. Из второй группы уравнений наилучшее – Q.

Рассмотрение таблицы 26 приводит к выводу, что расчетные уравнения дают значения, достаточно соответствующие градициям основных, упоминаемых в главе 1, таблице 4 шкал трофности по первичной продукции. Это позволяет считать расчетные сезонные величины  $PP$  весьма близкими к годовым.

В первой группе уравнений в таблице 26 оценки первичной продукции колеблются по типам водоемов соответственно в пределах 91–103, 220–262, 938–993, 3900–4200  $\text{ккал/м}^2\text{-сезон}$ , в связи с чем верхний порог шкалы принят нами по типам водоемов за 100–260 – 1000–4200  $\text{ккал/м}^2$ . В основу дальнейших расчетов в данной работе нами положено уравнение В, из которого получен ряд переводных уравнений для пересчетов  $PP_{150}$  по индикаторам трофности (табл.27).

В работе (Oglesby, 1977) связи хлорофилл–первичная продукция в озерах Северной Америки описывались уравнением

$$PP = 48,66 (\text{Chl}^*)^{0,62}$$

Таблица 27

Параметры  $a$  и  $b$  уравнений связи  $y = f(X)$  для оценки  $y$  (сезонной первичной продукции за 150 суток,  $PP_{150}$ , ккал/м<sup>2</sup>·сезон) по индикаторам трофности ( $X$ )

Уравнения, $X$ , размерности	$a$	$b$
$y = a X^b$		
$S_t$ , м	2914	-1,344
$Chl$ , мг/м <sup>3</sup>	237	0,62
$BOB$ , г/м <sup>3</sup>	468	0,94
$P_{tot}$ , мг/м <sup>3</sup>	47	0,9
$D_{tot}$ , г О/м <sup>2</sup> ·сут	1308	0,944
$БПК_5/м^2$ , ккал/м <sup>2</sup>	13,6	1,26
$БПК_5/м^2$ , г О/м <sup>2</sup>	65,9	1,26
$y = a \exp b X$		
$БПК_5$ , мг/л	419	1,4
$O_2$ , мг/л	6155	-0,3073

Здесь  $PP$  – г С/м<sup>2</sup>·год,  $Chl^*$  – сумма хлорофилла  $a$  и феофитина в слое 0–10 м.

При пересчете на хлорофилл  $a$  (принимая для водоемов Северной Америки число суток 210, а долю феопигментов в пределах 0,1–0,3), получим описание  $\Sigma A$ , мг С/л соответственно диапазону доли пигментов как

$$\Sigma A = 246 Chl^{0,62},$$

$$\Sigma A = 289 Chl^{0,62},$$

что довольно близко к использованным нами уравнениям. Любопытно, что в работе Н.М. Минеевой (1993) зависимость эффективности утилизации солнечной энергии  $E_s$  (в процентах) от содержания хлорофилла описана уравнением с таким же показателем степени

$$E_s = 0,058 X_l^{0,62},$$

Ниже в отдельных главах работы разные параметры экосистемы (индикаторы трофности, характеристики потока энергии через отдельные трофические звенья) оцениваются исходя из величины  $\Sigma A$  или  $PP_{150}$  по известной сезонной величине  $PP$  без указания длительности сезона. При значительном отклонении реальной длительности сезона от 150 суток в оценку сезонной продукции можно ввести поправку, имея в виду, что сезонная первичная продукция  $PP$  при величине  $n$  суток может быть оценена как

$$PP_n = (PP_{150} n)/150. \quad (46a)$$

Соответственно

$$PP_{150} = 150 PP_n n^{-1}. \quad (46b)$$

Таким образом расчет величины  $y$  (каких-либо индикаторов трофности или параметров экосистемы, отражающих потоки вещества через отдельные трофические звенья) по величине  $PP_n$  целесообразен по уравнению

$$y = a (PP_{150})^b = a (150 PP_n n^{-1})^b. \quad (46в)$$

### 2.3. Суточная первичная продукция $\Sigma A$

При выражении  $\Sigma A$  в мг С/м<sup>2</sup>·сут и  $PP_{150}$  в ккал/м<sup>2</sup>·сезон при коэффициенте пересчета углерода на калории 11,3 (Бульон, 1983) получим

$$PP_{150} = 1,695 \Sigma A,$$

то есть

$$\Sigma A = 0,59 PP_{150}^1$$

С учетом этого из таблицы 27 можно получить серию пересчетных уравнений для оценки  $\Sigma A$  по различным индикаторам трофности. При оценке по хлорофиллу имеем

$$\Sigma A = 140 \text{ Chl}^{0,62} \quad (47)$$

Если же рассчитывать  $\Sigma A$  как  $30 \text{ Chl } S$ , получим

$$\Sigma A = 194 \text{ Chl}^{0,54} \quad (48)$$

Для озер Швеции (Tolstoy, 1988) приводится уравнение Гранберга

$$A_{\text{су}} = 11,18 \text{ Chl}^{1,358} \quad (49)$$

где  $A_{\text{су}}$  – суточная продукция в евфотной зоне в  $\text{мг С/м}^3\text{-сут}$ ,  $\text{Chl}$  – среднесезонная величина. При глубине евфотной зоны  $z_{\text{су}} = 2,4S$ , используя зависимость из В.В. Бульона

$$S = 6,46 \text{ Chl}^{0,46}$$

получим

$$\Sigma A = 173 \text{ Chl}^{0,9} \quad (50)$$

Надо однако отметить, что на шкале трофности уравнение Гранберга дает оценки, близкие к получаемым по другим уравнениям, лишь в области ультра- и олиготрофности, а уже в области мезотрофности начинает все более завышать оценки и в области евтрофности его применение нецелесообразно.

В работе Н.М. Минсевой (1993) зависимость интенсивности фотосинтеза  $\Phi$ ,  $\text{мг О}_2\text{/л-час}$  и содержания хлорофилла  $a$  в Рыбинском водохранилище описана как  $\Phi = 0,0233 \text{ Chl}^{0,84}$ .

Принимая коэффициент перевода кислорода в углерод за 0,3, а световой день в среднем за сезон за 12 часов и вводя поправочный коэффициент на разницу методов оценки кислорода и углерода 0,5 (коэффициент 0,75 завышает оценки) получим уравнение

$$A_{\text{су}} = 42 \text{ Chl}^{0,84} \quad (51)$$

откуда

$$\Sigma A = 42 \text{ Хл}^{0,84} z_{\text{су}} \quad (52)$$

Применительно к волжским водохранилищам и некоторым мезотрофным озерам, как будет показано ниже, последнее уравнение дает довольно реальные приближения к фактической картине. Однако в целом, судя по расчетным величинам  $A_{\text{су}}$ , последнее уравнение работает в довольно узком диапазоне трофности.

В Великих озерах Северной Америки Фолленвейдер (Vollenweider, 1974) выразил зависимость годовой первичной продукции  $PP$ ,  $\text{гС/м}^2$  от концентрации хлорофилла,  $\text{мг/м}^3$  как

$$PP = 420(1,15 \text{ Chl}^{1,33}) / (9 + 1,15 \text{ Chl}^{1,33}) \quad (53)$$

При этом запись  $1,15 \text{ Chl}^{1,33}$  представляет концентрацию взвешенного фосфора  $P_{\text{взв}}$ ,  $\text{мг/м}^3$ . Имея в виду, что

$$10P_{\text{взв}} = 11,15 \text{ Chl}^{1,33} \quad (54)$$

нетрудно заметить, что это выражение практически мало отличается от уравнения Гранберга (49) для описания суточной первичной продукции в евфотной зоне  $A_{\text{су}}$ .

В результате мы можем записать

$$PP = 42 A_{cu} / (9 + 0,1 A_{cu}). \quad (55)$$

Приняв сезон за 210 суток, получим

$$\Sigma A = 200 A_{cu} / (9 + 0,1 A_{cu}). \quad (56)$$

Здесь  $\Sigma A$  – мгС/м<sup>2</sup>сут,  $A_{cu}$  – мгС м<sup>3</sup>/сут. Уравнение (56) дает значения суточной продукции в области ультраолиготрофности близкие к основным используемым нами в работе, но приводит к завышению для мезотрофных водоемов и некоторому занижению в области евтрофности.

Применительно к Великим озерам Северной Америки в таблице 28 представлены оценки  $\Sigma A$ , рассчитанные по величинам  $A_{cu}$  (Smith, 1979), а также по уравнению Гранберга и трансформированному нами уравнению Фолленвейдера (1–3).

В таблице 28 использованы также данные Смита по  $A_{opt}$ , Chl. Прозрачность  $S$  рассчитана по Фолленвейдеру как  $S = 9,6 P_{tot}^{-0,28}$ . Размерности:  $A_{opt}$  и  $A_{cu}$  в мг С/м<sup>3</sup>·сут, Chl, в мг/м<sup>3</sup>,  $S$  в м. Уравнения: 1 –  $\Sigma A = A_{opt} S$ ; 2 –  $\Sigma A = A_{cu} 2,4 S = 11,18 Chl^{1,38} \cdot 2,4 S$ ; 3 –  $A = 200 \Sigma a_{cu} / (9 + 0,1 A_{cu})$ .

Таблица 28

Суточная первичная продукция ( $\Sigma A$  мг С/м<sup>2</sup>) в Великих озерах Северной Америки, рассчитанная по показателям таблицы

Озера	Показатели					$\Sigma A$		
	САЧ	Chl	S	$A_{opt}$	$A_{cu}$	1	2	3
Верхнее	22,7	1	7,0	22,7	9,4	159	188	189
Гурон	40	1,7	6,5	68	21,8	442	358	390
Эри, запад	131	8,9	3,2	1171	484	3747	1671	1686
Эри, центр	75	4,4	4,38	332	137	1454	880	1207
Эри, восток	68	3,2	4,5	218	90	980	586	1000
Онтарио	64	4,5	4,27	287	118	1225	883	1135
Мичиган	48	2,3	5,9	111	45,7	645	490	673

Результаты расчетов в таблице 28 весьма близки, расхождение оценок по разным уравнениям растут в тех случаях, когда значения САЧ, вытекающие из данных Смита, оказываются более высокими, чем в ряде уравнений, исходящих из величин САЧ=30–45.

Более широкую область применения имеет другое предложенное Фолленвейдером (Vollenweider et al., 1980) для ряда озер Северной Америки уравнение для оценки первичной продукции (PP, г С/м<sup>2</sup>·год, Chl, мг/м<sup>3</sup>, среднегодовой), имеющее вид

$$PP = K Ch / (k_{ext} + k' Chl), \quad (57)$$

где  $K$  – постоянный коэффициент,  $k_{ext}$  – коэффициент экстинкции (ослабления синего света, отнесенный к 1 м водного столба и зависящий от мутности и цветности),  $k'$  – удельная вертикальная экстинкция за счет развития фитопланктона, в расчете на мг хлорофилла в м<sup>3</sup>.

В 1929 г. Пул и Аткинс для океанических вод получили коэффициент экстинкции как  $k_{ext} = 1,7 S^{-1}$ . Для внутренних вод, отличных от океана по содержанию органики и мутности, предлагались разные уравнения – по Вильямсу (из (Хендерсон-Селлерс, 1987))  $k_{ext} = 1,1 S^{-0,73}$ , а по Френчу с соавторами (French et al., 1982)  $k_{ext} = 1,21 S^{-0,8}$ , дающие сходные значения для несокращенных гумусом вод. При  $S=6$  м получим соответственно для упомянутых трех уравнений величины коэффициента 0,283–0,297–0,2885. По В.В. Бульону (1983) в озере Зеленецком  $k_{ext}$  описывался как  $1,9 S^{-1}$ , а Байкале как  $3 S^{-1}$ .

Фолленвейдер пришел к выводу о возможности использования для многих озер Северной Америки в расчетах постоянных величин  $K$ ,  $k_{ext}$  и  $k'$ , имеющих в уравнении (58) значения соответственно 7–0,3–0,02 (здесь PP, г С/м<sup>2</sup>·сезон)

$$PP = 7 Chl / (0,3 + 0,02 Chl). \quad (58)$$

Уравнение лучше работает в области ультра- олиго- и мезотрофных водоемов.

Относя первичную продукцию РР к 180 и 150 суткам, получим для оценки  $\Sigma A$ , мг С/м<sup>2</sup>·сут, расчетные уравнения

$$\Sigma A = 38,9 \text{ Chl} / (0,3 + 0,02 \text{ Chl}), \quad (59)$$

$$\Sigma A = 46,7 \text{ Chl} / (0,3 + 0,02 \text{ Chl}). \quad (60)$$

Сравнение результатов использования некоторых уравнений применительно к шкале трофности приведено в таблице 29. Расчетные уравнения в таблице 29 в графах 1–6: 1 –  $\Sigma A = 1719S^{1,344}$ , получено из уравнений в таблице 27; 2 –  $\Sigma A = 200A_{cu} / (9 + 0,1A_{cu})$ , уравнение (56); 3 –  $\Sigma A = 38,9 \text{ Chl} / (0,3 + 0,02 \text{ Chl})$ , уравнение (59); 4 –  $\Sigma A = 46,7 \text{ Chl} / (0,3 + 0,02 \text{ Chl})$ , уравнение (60); 5 –  $A_{cu} \cdot 2,4S = 11,18 \text{ Chl}^{1,358} \cdot 2,4S$ , уравнение (48)  $\times 2,4S$ .

Из таблицы 29 видно, что при общем сходстве оценок имеются и определенные различия. Самые низкие оценки дает уравнение 3, а в мезотрофном типе водоемов уравнение 1, которое для других типов трофности дает максимальные оценки, уравнение 5 в диапазоне евтрофности не работает.

В таблице 30 приведены сравнительные расчеты  $\Sigma A$  по разным уравнениям, выполненные на основе среднесезонного со-

Таблица 29  
Хлорофилл Chl, мг/м<sup>3</sup>, прозрачность S, м, расчетная суточная первичная продукция ( $\Sigma A$ , мг С/м<sup>2</sup>·сут) применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	Chl	S	$\Sigma A$				
			1	2	3	4	5
У	0,26	12	59	44	33	40	52
О	1	6	154	210	121	145	160
М	10	2,25	590	1095	778	930	1380
Е	100	0,75	2480	1870	1700	2000	–

Таблица 30

Характеристики глубин, некоторые показатели трофности, расчетная по уравнениям 1–7 суточная первичная продукция ( $\Sigma A$ , мг С/м<sup>2</sup>·сут) в ряде озер Северо-Запада РФ

Озера	Показатели					$\Sigma A$						
	z	Chl	S	$A_{cu}$	$z_{cu}$	1	2	3	4	5	6	7
Онежское	29	1	6,5	11,2	15,6	140	194	210	174	226	145	121
Ладожское	52	2,5	4,2	39	10	247	318	370	390	603	332	278
Ильмень	10	3,2	3,8	54	8	288	363	432	432	750	409	343
Белое	4	4,5	3,2	86	до дна	355	437	533	344	970	537	450
Чудское	7	3,3	3,7	57	до дна	293	370	440	400	770	420	350
Псковское	7	12	2,0	331	4,3	656	745	984	1432	1576	1040	656
Воже	1,4	3,8	–	67	до дна	160	400	240	94	860	470	395
Лаче	1,3	4,1	–	76	до дна	160	413	240	99	910	500	420
Кубенское	2,5	4,8	–	94	до дна	360	452	540	235	1015	565	475

держания хлорофилла *a* в ряде водоемов Северо-Запада из работы Н.А. Петровой (1990). Здесь *z* – средняя глубина, м. Размерности: Chl, в мг/м<sup>3</sup>,  $A_{cu}$ , в мг С/м<sup>2</sup>·сут. S рассчитано по хлорофиллу.

$A_{cu}$  рассчитано как  $A_{cu} = 11,18 \text{ Chl}^{1,358}$ , уравнение (49). Расчетные уравнения в графах 1–7 таблицы: 1 –  $\Sigma A = 140 \text{ Chl}^{0,62}$ , уравнение (47); 2 –  $\Sigma A = 194 \text{ Chl}^{0,54}$ , уравнение (48); 3 – уравнение (47)  $\times 1,5$  (то есть САЧ=45); 4 –  $\Sigma A = A_{cu} \cdot 2,4S$ , если  $z < z_{cu}$ , то  $\Sigma A = A_{cu} \cdot z$ ; 5 –  $\Sigma A = 200 A_{cu} / (9 + 0,1 A_{cu})$ , уравнение (56); 6 –  $\Sigma A = 46,7 \text{ Chl} / (0,3 + 0,02 \text{ Chl})$ , уравнение (60); 7 –  $\Sigma A = 38,9 \text{ Chl} / (0,3 + 0,02 \text{ Chl})$ , уравнение (59).

Наиболее отклоняются от прочих оценки по уравнению 5 в сторону завышения. Остальные оценки имеют небольшой разброс. Более близки между собой оценки по уравнениям 2 и 7, прочие оценки более или менее к ним приближаются. Для водоемов, в которых средняя глубина *z* меньше  $z_{cu}$ , то есть глубина евфотной зоны  $z_{cu}$  обрывается средней глубиной (прозрачность до дна), использованные уравнения могут завышать продукцию и более точные результаты дает оценка по уравнению 4, пред-

ставляющая минимальные и наиболее реальные значения при расчете продукции как  $\Sigma A = A_{\text{сн}} \cdot z$ .

В таблице 31 по ряду водоемов РФ для одних и тех же лет или периодов приведены фактические среднесезонные значения

Таблица 31

Расчетная суточная первичная продукция ( $\Sigma A$  расч, мг С/м<sup>2</sup>·сут) ряда водоемов РФ, оцененная по фактическим показателям трофности таблицы

Водоемы, годы	Показатели трофности				$\Sigma A_{\text{расч}}$			
	ССhl	$\Sigma A$	S	САЧ	А	Б	В	Г
Водоохранилища:								
Иваньковское, 1958	12,3	900	0,93	30	664	750	—	—
то же	12,3	900	0,93	45	996	1130	—	—
то же	12,3	900	0,93	—	—	—	660	675
Рыбинское, 1958	6,6	540	1,4	30	450	540	—	—
то же	6,6	540	1,4	45	670	800	—	—
то же	6,6	540	1,4	—	—	—	426	600
Рыбинское, 1972–1973	10,5	710	1,5	30	600	670	—	—
то же	10,5	710	1,5	45	900	1030	—	—
то же	10,5	710	1,5	—	—	—	880	973
Рыбинское, 1974–1979	7,7	265*	1,2	30	497	585	—	—
то же	7,7	265*	1,2	45	745	880	—	—
то же	7,7	265*	1,2	—	—	—	460	598
Куйбышевское, 1958	7,9	830	1,0	30	500	590	—	—
то же	7,9	830	1,0	45	750	880	—	—
то же	7,9	830	1,0	—	—	—	476	536
Озера:								
Ладожское, 1973–1974	4,6	460*	2	30	360	440	—	—
то же	4,6	460*	2	45	540	660	—	—
то же	4,6	460*	2	—	—	—	426	726
Белое, 1976–1977	4,4	260	—	30	350	430	—	—
то же	4,4	260	—	45	500	650	—	—
то же	4,4	260	—	—	—	—	656	—
Харбей, 1968–1969	2,0	200*	3,15	30	215	280	—	—
то же	2,0	200*	3,15	45	325	425	—	—
то же	2,0	200*	3,15	—	—	—	217	568

Chl, мг/м<sup>3</sup> и  $\Sigma A$ , мг С/м<sup>2</sup>·сут по данным И.Л. Пыриной (1995). Здесь расчетные значения  $\Sigma A$  оценены нами в графах А–Г таблицы. В графах А–Б оценки сделаны при величине САЧ равной соответственно 30 и 45 мг С/мг Chl, при этом использовано уравнение  $\Sigma A = \text{САЧ Chl S}^b$ , где b в варианте А равно 0,826, а в варианте Б равно 1,0. Расчетные уравнения А и Б при этом приобретают вид:

$$\text{А) } \Sigma A = 4,67 \text{ САЧ Chl}^{0,62}, \quad (61)$$

$$\text{Б) } \Sigma A = 6,46 \text{ САЧ Chl}^{0,54}. \quad (62)$$

В графе В суточная продукция рассчитана как  $\Sigma A = A_{\text{сн}} z_{\text{сн}} = 11,18 \text{ Chl}^{1,358} z_{\text{сн}}$ , где  $A_{\text{сн}}$  оценено по уравнению 49;  $z_{\text{сн}}$  принята нами для Иваньковского и Рыбинского водохранилищ за 2,1S, для прочих водоемов за 2,4S. В графе Г расчет ведется по уравнению 52 как  $\Sigma A = 42 \text{ Chl}^{0,84} z_{\text{сн}}$ . Размерности: Chl – мг/м<sup>3</sup>,  $\Sigma A$  – мг С/м<sup>2</sup>·сут, S – м. Величины со знаком \* в таблице в графе  $\Sigma A$  представляют медианы диапазона  $\Sigma A$  из данных И.Л. Пыриной: 265 (180–350), 460 (320–600), 200 (140–260).

Наилучшее соответствие расчетных данных с фактическими в таблице 31 в графах А и Б при разных величинах показателя степени при S (соответственно b=0,826 и b=1) наблюдалось в сочетаниях САЧ=45 и b=0,826 и при САЧ=30 и b=1. Оценка графы В в большинстве случаев приближается к значениям А при САЧ=30. Наибольшие отклонения дают оценки в графе Г, где использованы среднесезонные величины S.

В Онежском озере по Н.А. Петровой (1990) годовая величина РР составляет около 30 г С/м<sup>2</sup> при 1 мг/м<sup>3</sup> хлорофилла и прозрачности 5 м. Принимая сезон за 180 суток, получим величину  $\Sigma A$  в 167 мг С/м<sup>2</sup>. При  $\Sigma A = \text{САЧ Chl S}$  получим  $\Sigma A = 150$ . Расчетные значения  $\Sigma A$ , вытекающие из уравнения Гринберга и глубины евфотной зоны в 2,4S оцениваются несколько ниже, в

134 мг С/м<sup>2</sup>. Расчет  $\Sigma A$  исходя из уравнения (59) дает суточную величину первичной продукции 122 мг С/м<sup>2</sup> то есть еще ниже. Согласно данным И.Л. Пыриной, измеренная величина  $\Sigma A$  находилась в пределах 50–200 (медиана 125 мг С/м<sup>2</sup>-сутки).

Для Ладожского озера в работе Н.А. Петровой (1990) при  $chl=2,5$  мг/м<sup>3</sup> и  $S=2$  м приведена величина  $PP=50$  г С/м<sup>2</sup>-сут, что при 180 сутках вегетационного сезона составит величину  $\Sigma A$  в 278 мг С/м<sup>2</sup>-сут. В работе (Ладожское..., 1992) за период 1976–1989 гг. годовая величина  $PP$  оценивалась в пределах 14,7–88 г С/м<sup>2</sup> что в расчете на 180 суток составит  $\Sigma A=82$ –490 мг С/м<sup>2</sup> то есть продукция отдельных лет в силу погодных условий (температур и инсоляции) и режима различается в шесть раз. Средние по периодам колеблются меньше и при том же расчетном количестве суток составят величины  $\Sigma A$  соответственно: а) 1976–1978 гг.: 278, б) 1981–1983: 272, в) 1984–1989: 422 мг С/м<sup>2</sup>-сут. Рассчитанные по хлорофиллу согласно разным уравнениям значения  $\Sigma A$  несколько отличаются от указанных фактических, скорее всего в силу межгодовых колебаний величин САЧ, поскольку средние значения прозрачности различаются мало.

Среднее за 1976–1989 гг. содержание хлорофилла в Ладожском озере составит 2,1 мг/м<sup>3</sup>, а средняя величина  $PP$  – 61 гС/м<sup>2</sup>-год, из чего получим значения  $\Sigma A$  около 340 мг С/м<sup>2</sup>-сут. Измерявшиеся И.Л. Пыриной величины  $\Sigma A$  составляют 320–600 мг С/м<sup>2</sup>-сут, с медианой 460. Расчетные значения  $\Sigma A$  при  $chl=2,1$  по уравнению Гранберга составят 337 мг С/м<sup>2</sup>. Как видно из сказанного, расчетные и измеренные величины  $\Sigma A$  принципиально близки.

В таблице 32 сделаны некоторые приближенные расчетные оценки величин  $\Sigma A$  в ряде волжских водохранилищ. Для этого привлечены средние значения годовой величины  $PP$  и средне-многолетней среднесезонной прозрачности  $S$  водохранилищ по В.И. Романенко (1985). Величины  $\Sigma A$  приведены как по моно-

Таблица 32

Прозрачность  $S$ , м, величины годовой ( $PP$ , г С/м<sup>2</sup>) и суточной ( $\Sigma A$ , г С/м<sup>2</sup>-сут) первичной продукции в ряде волжских водохранилищ

Водохранилища	S	PP	$\Sigma A$				
			1	2	3	4	5
Иваньковское	0,93	170	1,13	0,94	0,9–1,3	0,94	0,63
Угличское	1,4	123	0,82	0,68	–	0,58	0,39
Рыбинское	1,64	76	0,5	0,42	0,1–0,6	0,48	0,32
Горьковское	1,15	112	0,75	0,62	0,4–0,7	0,73	0,5
Чебоксарское	0,81	198	1,32	1,1	2,25	1,1	0,73
Куйбышевское	1,07	100	0,67	0,55	0,3–0,8	0,8	0,53
Саратовское	1,61	100	0,67	0,55	0,3–0,5	0,5	0,33
Волгоградское	1,39	118	0,78	0,65	0,3–0,6	0,6	0,39

графии (Волга..., 1978), так и получены отнесением годовой продукции  $PP$  к 150 и 180 суткам, а также рассчитаны по прозрачности,  $S$ , м. Данные в графах 1–5 получены по уравнениям: 1)  $\Sigma A=PP/150$ ; 2)  $\Sigma A=PP/180$ ; 3)  $\Sigma A$  – суточные фактические значения – по данным (Волга..., 1978).

Если применить для оценок уравнение (47) и связь хлорофилл-прозрачность из работы В.В. Бульона (1983), используя для расчетов среднемноголетние значения прозрачности в таблице, то при суточной продукции в г/м<sup>2</sup> полученное уравнение  $\Sigma A=1,73S$ <sup>1.17</sup> сильно завышает оценки по сравнению с графами 1–3, в связи с чем в графах 4 и 5 оно употреблено не с коэффициентом 1,73, а с более низкими – 0,865 и 0,57, что дает сравнимые величины.

В таблице 33 сравниваются расчеты для озер, различных по трофности. В таблице приведены величины  $z_{cu}$ ,  $S$ ,  $chl$  и фактические величины  $\Sigma A$  (для Нарочанских озер, только фитопланктон, по данным (Экосистема..., 1985), для прочих водоемов – по В.В. Бульону (1983)). Здесь  $z_{cu}$  принята для Нарочанских озер равной 2,1  $S$ , для прочих озер – 2,7 $S$ .  $A_{cu}^*=\Sigma A/z_{cu}$ , где  $\Sigma A$  – по уравнению 2.  $A_{cu}^{**}=(30\ chl\ S)/z_{cu}$ .

Таблица 33

Характеристики глубин, показатели трофности в оценке суточной первичной продукции ( $\Sigma A$ , мг С/м<sup>2</sup>·сут, 1–8) в ряде озер РФ

Параметры	Озера				
	Парочь	Мястро	Баторин	Иссык-Куль	Байкал (часток)
z, м	8	5,4	3	—	—
S, м	5,3	1,6	0,8	16	5
z <sub>eu</sub> , м	до дна	3,36	1,7	43,2	13,5
Chl, мг/м <sup>3</sup>	4,3	20,9	64,5	0,22	2
$\Lambda_{cu}^*$ , мг С/м <sup>2</sup> ·сут	48	339	93,5	0,65	17
$\Lambda_{cu}^{**}$ , мг С/м <sup>2</sup> ·сут	61	300	921	2,44	22
$\Sigma A$ , мг С/м <sup>2</sup> ·сут, рассчитана по уравнениям:					
1	366	1110	1420	—	—
2	435	1140	1590	28	230
3	695	1580	1825	14	317
4	810	1540	1820	52	390
5	183	915	2320	41	197
6	684	1000	1550	106	300
7	511	925	1610	65	226
8	757	1814	2364	—	—

Здесь в таблице 33 в строках 1–8 даны величины  $\Sigma A$ . В строке 1 – фактические данные. В строках 2–8 приведены величины, полученные по расчетным уравнениям: 2 –  $\Sigma A = 38,9 \text{Chl} / (0,3 + 0,02 \text{Chl})$ , уравнение (59); в строках 3, 4 использовано выражение  $\Sigma A = 200 A_{cu}^* / (9 + 0,1 A_{cu}^*)$ , уравнение (56), при этом в строке 3 использована величина  $\Lambda_{cu}^*$ , а в строке 4 величина  $\Lambda_{cu}^{**}$ ; 5 –  $\Sigma A = 1719 S^{-1,344}$ , пересчитано из уравнений в таблице 27; 6 –  $\Sigma A = 30 \text{Chl} S$ ; 7 –  $\Sigma A = 30 \text{Chl} S^{0,826}$ ; 8 –  $\Sigma A = 42 \text{Chl}^{0,84} z_{eu}$ , уравнение (52).

Расхождение оценок по разным уравнениям в таблице 33 оказывается меньше, чем можно было бы ожидать. Уравнение 8 таблицы в озерах низкой трофности с высокой прозрачностью не работает.

## 2.4. Первичная продукция в евфотной зоне $A_{eu}$

Глубина евфотной или фотической зоны  $z_{eu}$ , за которую обычно принимается глубина проникновения одного процента падающей на поверхность радиации, может быть оценена как  $z_{eu} = 4,6 / k_{ext}$ . При интенсивности радиации у поверхности  $I_0$  и на глубине  $I_m$  величина 4,6 представляет  $\ln(I_0/I_m)$  при  $I_m = 0,01 I_0$ . Для океана согласно Пулу и Аткинсу ее можно оценить как 2,7S, а по Райли как 3S и выше (по Холмсу, Вейнерту и Уолкеру 3,17–3,3S). Во внутренних водоемах оценки  $z_{eu}$  по данным разных авторов колеблются: 1,5S в озерах Японии, 2S в озерах Косино и Белое, 2,1S в озерах Белоруссии, 2,2S в озере Мендота, 2,4S в Великих озерах Северной Америки и озере Зеленецком, 2,56S в озере Мариут, 3S в озерах Вашингтон и Байкал. По В.Ф. Иконникову (1979)  $z_{eu}$  во внутренних водоемах тяготеет к 2,1. Первичная продукция в фотической зоне может быть получена делением PP под единицей площади на глубину евфотной зоны  $z_{eu}$ . При  $z_{eu} = 2,4S$  и  $PP_{150} = 2914 S^{-1,344}$  имеем

$$PP_{eu} = 1214 S^{-2,344}, \quad (63)$$

$$A_{eu} = 716 S^{-2,344}. \quad (64)$$

Величины  $A_{eu}$  показаны в таблице 34 применительно к шкале трофности при  $z_{eu} = 2,4S$ .

Здесь PP в ккал/м<sup>2</sup>·год,  $PP_{eu}$  в ккал/м<sup>2</sup>·год,  $A_{eu}$  в мг С/м<sup>2</sup>·сут. При  $PP = 50,85 \text{Chl} S^b$  и  $b = 0,826$  получим  $A_{eu} = 12,5 \text{Chl} S^{0,174}$ , а при  $b = 1$  имеем  $A_{eu} = 12,5 \text{Chl}$ . Расчетные уравнения: 1 –  $A_{eu} = 716 S^{-2,344}$ ; 2 –  $A_{eu} = 9,04 \text{Chl}^{1,08}$ ; 3 –  $A_{eu} = 12,5 \text{Chl} S^{-0,174}$ ; 4 –  $A_{eu} = 12,5 \text{Chl}$ ; 5 –  $A_{eu} = 11,18 \text{Chl}^{1,358}$ ; 6 –  $A_{eu} = 38,9 \text{Chl} / (0,3 + 0,02 \text{Chl}) / z_{eu}$ ; 7 –  $A_{eu} = 42 \text{Chl}^{0,84}$ .

Таблица 34

Показатели трофности и расчетные величины суточной первичной продукции в евфотной зоне ( $A_{eu}$ , мг С/м<sup>3</sup>сут), рассчитанные по хлорофиллу, применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Показатели трофности	Типы водоемов			
	У	О	М	Е
S, м	12	6	2,25	0,8
Chl, мг/м <sup>3</sup>	0,26	1,0	10	100
PP, ккал/м <sup>2</sup> год	100	260	1000	4200
PP <sub>eu</sub> , ккал/м <sup>2</sup> год	3,5	18	181	2050
$A_{eu}$ , мг С/м <sup>3</sup> сут, рассчитана по уравнениям:				
1	2,1	10,7	107	1208
2	2,1	9,0	108	1306
3	2,1	9,15	108	1300
4	3,25	12,5	125	1250
5	1,8	11,2	255	5813
6	1,15	8,45	145	887
7	13,3	42	290	2010

Как видно из таблицы 34, уравнения 1–6 дают близкие результаты, уравнение 7 может давать реальные оценки в узком диапазоне вокруг верхней границы мезотрофных вод.

В таблице 35 сравниваются результаты расчетов  $A_{eu}$  для ряда волжских водохранилищ по данным из таблицы 31. Расчетные уравнения: 1 –  $A_{eu} = 11,18Chl^{1,358}$ ; 2 –  $A_{eu} = 38,9Chl / (0,3 + 0,02Chl) / z_{cu}$ ; 3 –  $A_{eu} = 42Chl^{0,84}$ . Расхождение оценок по разным уравнениям в таблице 35 невелико.

Таблица 35

Величины Chl, мг/м<sup>3</sup> и суточной первичной продукции в евфотной зоне  $A_{eu}$ , мг С/м<sup>3</sup>сут в ряде волжских водохранилищ

Водохранилища	Chl	$A_{eu}$		
		1	2	3
Иваньковское	12,3	337	450	346
Рыбинское	6,6	145	204	205
Рыбинское	10,5	272	253	303
Рыбинское	7,7	174	260	233
Куйбышевское	7,9	180	280	238

Таблица 36

Параметры а, б уравнений типа  $y = aX^b$  для оценки у (суточной первичной продукции в евфотной зоне\*,  $A_{eu}$ , мг С/м<sup>3</sup>сут) по индикаторам трофности (X)

X, размерность	a	b
S, м	716	-2,344
Chl, мг/м <sup>3</sup>	9,03	1,078
ВОВ, мг/л	29,5	1,64
P tot, мг/м <sup>3</sup>	0,537	1,7
БПК <sub>5</sub> /м <sup>2</sup> , ккал/м <sup>2</sup>	0,073	2,11

В таблице 36 приведен ряд уравнений для расчета величин PP<sub>eu</sub> и  $A_{eu}$  при величине  $z_{cu} = 2,4S$  по различным индикаторам трофности водоемов.

Сравнение в данной главе рассчитанных по хлорофиллу и прозрачности оценок PP фитопланктона с фактическими приводит к мысли, что наибольшие расхождения оценок скорее всего возникают за счет величины САЧ, испытывающей достаточно большие межгодовые колебания, роль величины прозрачности при расчете менее значительна. Поэтому сравнение разных водоемов и участков в течение одного и того же года оказывается более надежным, чем оценка межгодовых различий в одном и том же водоеме при неизменной расчетной величине САЧ.

## 2.5. Оценки первичной продукции PP по другим параметрам потока энергии через экосистему

Из различных использованных в работе приближений, описывающих зависимость потоков энергии через отдельные трофические звенья можно получить и оценки первичной продукции. В таблице 37 нами приводится ряд уравнений, позволяю-

Таблица 37

Уравнения для оценки  $y$  (первичной продукции,  $PP$  ккал/м<sup>2</sup>·год) по  $X$  (другим показателям потока энергии в экосистеме)

Водоёмы, уравнения	Параметры			
	$X$	$a$	$b$	Размерность $X$
$y = aX^b$				
Озера	$A_{\text{взс}}$	0,65	1,068	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
Озера	$A_{\text{взс}}$	0,417	2,066	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
Озера	$A_{\text{взс}}$	0,43	1,13	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
Озера	$R_{\text{с}}$	0,197	1,227	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
Озера	$V_{\text{з}}$	127	1,175	Ккал/м <sup>2</sup>
Озера	$V_{\text{з}}$	152	1,32	Ккал/м <sup>2</sup>
Озера	$V_{\text{з}}$	130	1,4	Ккал/м <sup>2</sup>
Озера	$P_{\text{з}}$	11,1	1,0	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
Озера	$P_{\text{з}}$	6,9	1,13	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
Озера	$P_{\text{з}}$	5,35	1,2	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
Озера	$V_{\text{з}}$	5,17	1,36	Ккал/м <sup>3</sup>
Водохранилища	$V_{\text{взс}}$	7,77	2,44	Ккал/м <sup>3</sup>
Водохранилища	$P_{\text{взс}}$	0,56	1,26	Ккал/м <sup>2</sup>
Озера	$V_{\text{б}}$	78,5	1,268	Ккал/м <sup>2</sup>
Водохранилища	$P_{\text{б}}$	0,565	1,26	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
$y = aX^b K_2^h$				
Озера	$V_{\text{взс}}$	3,05	1,985	Ккал/м <sup>3</sup>
Озера	$V_{\text{взс}}$	9,73	1,62	Ккал/м <sup>3</sup>
Водохранилища	$P_{\text{взс}}$	0,44	1,13	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
Озера	$P_{\text{взс}}$	0,64	1,068	Ккал/м <sup>2</sup> ·год
Озера	$P_{\text{взс}}$	1,36	0,9	Ккал/м <sup>2</sup> ·год

щих оценить величины  $PP$  по биомассе и продукции бактерио- и зоопланктона, бактериальной ассимиляции (сумме продукции и дыхания), суммарному обмену. Некоторые уравнения более пригодны для озер, другие для водохранилищ.

## 2.6. Продукция макрофитов $P_m$

Продукция макрофитов  $P_m$  сказывается на суммарной величине  $PP$  в зависимости от степени их развития в водоеме. На

процент зарастания зеркала водоема влияет средняя глубина (зависимость отрицательная), емкость  $E$  водоема (зависимость положительная), соотношение площадей мелководной (1–2 м) и глубоководной зон. В озерах Вологодской области отмечена связь процента зарастаемости и относительной прозрачности  $S/z$  (Китаев, 1984).

Имеются попытки связать продукцию макрофитов  $P_m$  с трофностью водоема и продукцией фитопланктона  $PP_p$ . М.В. Мартынова (1984) выделила 5 групп водоемов, отличающихся по соотношениям планктонного и бентосного типа продуцирования. По этой оценке доля макрофитов от суммарной первичной продукции  $y = P_m / (P_m + PP_p)$  составляет по группам соответственно: выше 60%, выше 30, выше 11, выше 5, ниже 5%. Отсюда соотношение  $P_m / PP_p$  получим как  $y / (1 - y)$ , что по указанным группам водоемов составит соответственно: выше 1,5, выше 0,43, выше 0,123, выше 0,05 и ниже 0,05. В наиболее общем виде можно видимо принимать оценку для первой группы при зарастании макрофитами подавляющей площади водоема, второй группы – примерно половины, третьей – до четверти, остальные – проценты площади. По И.И. Николаеву (1986) для северо-запада РФ это озера со средними глубинами соответственно 0,5–1 м, 1–2 м, 1,5–3 м, 3–4 м и 4–6 м.

Исходя из приводимых А.Ф. Алимовым (2000) и М.В. Мартыновой (1984) уравнений, для пяти указанных выше групп водоемов по величинам продукции фитопланктона  $PP_p$  можно получить суммарную первичную продукцию  $PP$  (с учетом  $P_m$ ), все величины в г С/м<sup>2</sup>·год:

$$1) PP = 2,296 PP_p + 66,$$

$$2) PP = 2,54 PP_p - 94,$$

$$3) PP = 1,26 PP_p - 0,47,$$

$$4) PP = 1,117 PP_p - 5,0,$$

$$5) PP = 1,025 PP_p + 0,3.$$

В.В. Бульон (1994) считает возможной оценку продукции макрофитов как

$$P_m = 3,13 G^{1,37},$$

где  $P_m$  – продукция макрофитов в ккал/м<sup>2</sup>-год,  $G$  – процент зарастания площади водосема макрофитами.

## Глава 3

### БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА

При пересчетах уравнений принято, что 1 мг массы фитопланктона равен 0,6 кал.

#### 3.1. Соотношение хлорофилл/биомасса фитопланктона, $Chl/V_p$

Оценка биомасс фитопланктона по хлорофиллу требует оценок соотношения  $Chl/V_p$ . Согласно Фолленвейдеру (OECD..., 1981) в озерах экспериментальной канадской области биомасса водорослей, г/м<sup>3</sup> описывается как

$$V_p = 0,35 Chl^{0,86}, \quad (65)$$

а в Великих озерах Северной Америки как

$$V_p = 0,67 Chl^{0,9}. \quad (66)$$

Для малых озер Эстонии из уравнений А.Ю. Милиус (1987) получим  $V_p$  в г/м<sup>3</sup>

$$V_p = 0,133 Chl^{1,195}. \quad (67)$$

Таблица 38

Величины Chl и расчетные по уравнениям 1–7 соотношения хлорофилла/биомасса фитопланктона ( $Chl/V_p$ ) применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	Chl	$Chl/V_p$						
		1	2	3	4	5	6	7
У	0,26	0,0026	0,009	0,006	0,003	0,0052	0,0035	0,002
О	1	0,0026	0,0055	0,0057	0,004	0,0045	0,003	0,002
М	10	0,0038	0,0035	0,007	0,008	0,0048	0,003	0,002
Е	100	0,0057	0,0024	0,009	0,0176	0,0052	0,0035	0,02

В таблице 38 представлено расчетное соотношение  $Chl/V_p$  для озер разной трофности на шкале трофических типов водоемов. Оценки  $V_p$  получены по величинам общего фосфора, соответствующим данной трофности. Здесь в таблице 38 хлорофилл в  $mg/m^3$ , биомассы в сыром весе  $mg/m^3$ . Расчетные уравнения: 1 –  $V_p = 43,15P_{tot}^{1,206}$  (по Калфу); 2 –  $V_p = 8,7P_{tot}^{1,7}$  (сетной планктон (Peters, 1986)); 3 –  $V_p = 17P_{tot}^{1,3}$  (наннопланктон, Peters, 1986); 4 –  $V_p = 43P_{tot}^{0,98}$ , синезеленые, по Петерсу; 5 –  $V_p = 30P_{tot}^{1,4}$ , по Ватсону, Калфу, (Peters, 1986); 6 – предыдущая величина  $V_p$  увеличена в 1,5 раза, то есть  $V_p = 45P_{tot}^{1,4}$ ; 7 –  $V_p = 24P_{tot}^{1,34}$  (Трифенова, 1990).

Согласно уравнениям 1, 3, 4 с трофностью доля хлорофилла  $\alpha$  увеличивается, по уравнению 2 снижается, уравнения 5–7 свидетельствуют о возможности принятия для расчетов постоянной величины  $Chl/V_p$  для всего диапазона трофности.

В Рыбинском водохранилище (Корнева, 1993) при его евтрофировании доля хлорофилла в фитопланктоне  $Chl/V_p$  в семидесятилетние годы возросла за 10 лет более чем вдвое, с 0,22 до 0,5–0,6% в отдельные годы, в условиях роста средней по водоему прозрачности, что сопровождалось уменьшением средних размеров водорослевых клеток за счет развития более мелких форм. Сходный вывод об обратной связи размеров клеток и доли хло-

рофилла в биомассе фитопланктона в водоемах сделан и в работе Е.А. Авинской (1988).

В Нарочанских озерах Белоруссии (Экологическая..., 1985) соотношение  $Chl/V_p$  составляло: в мезотрофном озере Нарочь 0,25% сухого веса  $V_p$ , в евтрофном озере Мясстро – 0,165%, а в еще более евтрофном озере Баторин – 0,153%. Согласно И.С. Трифеновой (1990) среднее соотношение  $Chl/V_p$  может быть принято за 0,2% сухого вещества. По мнению Г.Г. Винберга (1960)  $Chl/V_p$  тяготеет к 0,25%, по В.В. Бульону (1983) находится в пределах 0,2–0,35% и наиболее правдоподобной для расчетов величиной признается 0,2%.

В таблице 39 для шкалы трофических типов водоемов приведены рассчитанные по хлорофиллу биомассы  $V_p$ . Здесь PP в  $kcal/m^2 \cdot год$ , Chl в  $mg/m^3$ ,  $V_p-1$  в  $mg/m^3$  сырой массы, рассчитано по В.В. Бульону (1983) как  $V_p = 500Chl$ ,  $V_p-2$ , то же, в  $kcal/m^3$  ( $V_p = 0,3Chl$ ).

Таблица 39

Первичная продукция, PP, содержание хлорофилла, Chl и биомасса фитопланктона ( $V_p-1$ ,  $V_p-2$ ) в водоемах разных трофических типов

Типы водоемов	PP	Chl	$V_p-1$	$V_p-2$
У	100	0,26	130	0,078
О	260	1,0	500	0,3
М	1000	10	5000	3
Е	4200	100	50000	30

### 3.2. Расчет $V_p$ , $kcal/m^3$ , по другим индикаторам трофности

В ряде работ приводятся регрессионные уравнения для оценки биомассы фитопланктона по общему фосфору  $P_{tot}$ . Для озер Северного полушария (Kalf, 1979) зависимость летней биомассы  $V_p$   $mg/m^3$  от  $P_{tot}$  описана как

$$V_p = 43,15 P_{\text{tot}}^{1,206}, \quad (68)$$

Для озер Северо-Запада РФ (Трифонов, 1990) биомасса  $\text{мг/м}^3$  описывается уравнением

$$V_p = 24 P_{\text{tot}}^{1,34}, \quad (69)$$

В сводке Петерса (Peters, 1986) для сетного фитопланктона ( $V_p$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) приводится зависимость

$$V_p = 8,7 P_{\text{tot}}^{1,7}, \quad (70)$$

Там же приводится уравнение Ватсона и Калфа ( $V_p$ ,  $\text{мг/м}^3$ )

$$V_p = 30 P_{\text{tot}}^{1,4}, \quad (71)$$

При переводе сырой биомассы в  $\text{ккал/м}^3$  умножением на 0,6 последнее уравнение приобретает вид

$$V_p = 0,018 P_{\text{tot}}^{1,4}, \quad (72)$$

Особо надо обратить внимание на то, что при увеличении коэффициента 0,018 этого уравнения в полтора раза оно дает те же величины биомассы, что и оценка по хлорофиллу как  $V_p = 0,3 \text{Chl}$ , где  $V_p$  –  $\text{ккал/м}^3$ . Из полученной таким образом зависимости

$$V_p = 0,027 P_{\text{tot}}^{1,4}, \quad (73)$$

при использованных в работе взаимосвязях разных индексов трофности можно вывести уравнения, переводные из (73), биомасса в них в  $\text{ккал/м}^3$ :

$$V_p = 0,0000676 PP^{1,5555}, \quad (74)$$

$$V_p = 0,34 \text{Chl}^{0,966}, \quad (75)$$

$$V_p = 21,2 S^{-2,17}, \quad (76)$$

$$V_p = 0,95 \text{BOB}^{1,45}, \quad (77)$$

$$V_p = 4,86 D_{\text{гип}}^{1,555}, \quad (78)$$

$$V_p = 0,038 (\text{БПК}_5/\text{м}^2)^{2,028}. \quad (79)$$

В последнем случае  $\text{БПК}_5$  в  $\text{г О/м}^2$  с единицы площади.

В таблице 40 в графах 1–11 для шкалы трофических типов водоемов показаны величины биомассы  $V_p$ , как рассчитанные по разным уравнениям, так и взятые из сводки С.П. Китаева (1984) по данным ряда авторов, приводивших шкалы трофических типов по фитопланктону. Представленные в таблице величины  $V_p$   $\text{ккал/м}^3$ , получены умножением на 0,6 значений  $V_p$ , выраженных в  $\text{г/м}^2$  сырой массы: в графах 1, 8, 10 из сводки С.П. Китаева (1984), в том числе: 1) по Жукинскому с соавторами (1981); 8) по Китаеву; 10) по Фолленвейдеру. В графе 9 – шкала по И.С. Трифоновой (1990); в графе 11 – по уравнению  $V_p = 6,65 S^{1,281}$  (Романов и др., 1988). Остальные значения получены по уравнениям, где биомассы приведены в  $\text{ккал/м}^3$ . Здесь расчетные уравнения: 2)  $V_p = 0,3 \text{Chl}$ , усредненное значение  $V_p$  по В.В. Бульону (1983); 3)  $V_p = 0,018 P_{\text{tot}}^{1,4}$  (по Ватсону и Калфу, (Peters, 1986)); 4)  $V_p = 0,027 P_{\text{tot}}^{1,4}$ , предыдущая величина увеличена в 1,5 раза, после чего она сходится с полученной из уравнения 2; 5)  $V_p = 0,0052 P_{\text{tot}}^{1,7}$ , (сетной планктон, по (Peters, 1986));

Таблица 40

Биомасса фитопланктона ( $V_p$ ,  $\text{ккал/м}^3$ ) применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	$V_p$										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
У	–	0,078	0,047	0,07	0,018	0,06	0,06	0,3	–	–	0,166
О	0,6	0,3	0,22	0,33	0,108	0,26	0,225	0,6	0,6	0,8	0,4
М	3	3	2,1	3,15	1,68	2,28	1,56	2,4	1,8	3	1,4
Е	30	30	19,2	28,8	24,8	19	10,6	9,6	6	6	5,3

6)  $V_p = 0,024P_{\text{tot}}^{1,34}$  (по Трифонова, 1990), где  $P_{\text{tot}}$  – среднегодовой);  
 7)  $V_p = 0,0258P_{\text{tot}}^{1,206}$  (Kalf et al., 1978).

Как видно из таблицы 40, различия шкал существенны только к верхней границе евтрофных водоемов и шкалы здесь группируются в три группы: первая – графы 1–6, вторая – 7–8, третья – 9–11.

### 3.3. Биомасса фитопланктона $V_p$ с единицы площади, ккал/м<sup>2</sup>

Величину  $V_p/m^2$  можно получить умножением биомассы в единице объема на глубину евфотной зоны  $z_{\text{eu}}$ . Так,  $V_x$  в ккал/м<sup>3</sup> = 0,3 Chl при Chl = 57,3S<sup>2,17</sup> можно описать как

$$V_p = 17,2 S^{-2,17}. \quad (80)$$

Биомасса  $V_p$  ккал/м<sup>2</sup> при  $z_{\text{eu}}$  равной 2,4S–2,7–3S соответственно оценивается:

$$V_p/m^2 = 41,3 S^{-1,17} = 4,65 \text{ Chl}^{0,54},$$

$$V_p/m^2 = 47 S^{-1,17} = 5,46 \text{ Chl}^{0,54},$$

$$V_p/m^2 = 51,65 S^{-1,17} = 5,8 \text{ Chl}^{0,54}.$$

В таблице 41 приведены оценки  $V_p$  с единицы площади применительно к шкале трофности водоемов (указан верхний порог). Из значений PP и  $V_p$ , выраженных в ккал/м<sup>2</sup>, можно также получить расчетные значения P/V фитопланктона. Здесь Chl в мг/м<sup>3</sup>,  $V_p/m^2$ , биомасса в единице объема, ккал/м<sup>3</sup>, оцениваемая как  $V_p = 0,3 \text{ Chl}$ , в графах 1–4 –  $V_p/m^2 = V/m^3 \cdot z_{\text{eu}}$ , в графах 5–8 – величины P/V при тех же величинах  $z_{\text{eu}}$ .

Таблица 41

Показатели трофности, рассчитанная по уравнениям 1–4 биомасса фитопланктона ( $V_p$ , ккал/м<sup>2</sup>) и рассчитанная по уравнениям 5–8 величина P/V применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е) при разной глубине евфотной зоны  $z_{\text{eu}}$  (2,1S–2,4S–2,7S–3S)

Типы водоемов	Показатели трофности			$V_p/m^2$				P/V			
	Chl	S	$V_p/m^3$	1	2	3	4	5	6	7	8
У	0,26	12	0,078	2	2,25	2,5	2,8	50	46	41	37
О	1	6	0,3	3,8	4,32	4,9	5,4	69	52	46	41
М	10	2,25	3	14	16,2	18	20	71	61	54	49
Е	100	0,8	30	50,4	57,6	65	72	83	73	65	59

Максимальные за сезон величины  $V_p$  могут превышать среднесезонные, судя по уравнению  $\text{Chl}_{\text{max}} = 1,79 \text{ Chl} + 0,21$  (Хендерсон-Селлерс, 1987), примерно в 1,7 раза; согласно зависимости  $\text{Chl}_{\text{max}} = 2,6 \text{ Chl}^{1,06}$  (OECD..., 1981) в 2,5–3 раза, а в Рыбинском водохранилище (Корнева, 1993) согласно  $V_{p \text{ max}} = 2,44 V_p - 1,43$  примерно вдвое (размерности в единицах объема).

## Глава 4

## БАКТЕРИОПЛАНКТОН

При использовании единиц вещества и энергии для бактерий при пересчетах приняты следующие соотношения единиц: 1 г сухого вещества бактерий = 5 ккал; 1 г сырого вещества = -0,1 г С = 1 ккал; 1 г С = 10 ккал (Гак, 1975).

#### 4.1. Бактериальная продукция, $P_{\text{bac}}$ , с единицы площади, ккал/м<sup>2</sup>

А.Ф. Алимов (1989) выразил зависимость ассимиляции бактерий  $A_{\text{bac}}$  от первичной продукции уравнением

$$A_{\text{bac}} = (0,893 \pm 0,236) PP.$$

Поскольку  $P_{\text{bac}} = A_{\text{bac}} K_2$ , минимальная, средняя и максимальная оценки  $P_{\text{bac}}$  выглядят как

$$P_{\text{bac}} = 0,657 K_2 PP, \quad (81)$$

$$P_{\text{bac}} = 0,893 K_2 PP, \quad (82)$$

$$P_{\text{bac}} = 1,13 K_2 PP, \quad (83)$$

Можно также получить оценки продукции бактерий, взяв из сводки Петерса (Peters, 1986) уравнение для расчета биомассы  $V_{\text{bac}}$  в ккал/м<sup>2</sup> по общему фосфору  $P_{\text{tot}}$

$$V_{\text{bac}} = 2,1 P_{\text{tot}}^{0,37}. \quad (84)$$

При принятых в нашей работе для пересчетов взаимосвязях трофических индикаторов выражению (84) придается вид

$$V_{\text{bac}} = 0,4316 PP^{0,41}. \quad (85)$$

Здесь  $PP$  в ккал/м<sup>2</sup>-год,  $V_{\text{bac}}$  в ккал/м<sup>2</sup>. Применяя расчет  $P/V$  бактерий как

$$P/V = 3,64 PP^{0,582},$$

описанный в разделе о величинах  $P/V$ , получим

$$P_{\text{bac}} = 1,57 PP^{0,792}. \quad (86)$$

Здесь оба параметра в ккал/м<sup>2</sup>-год. В работе (Cole et al., 1988) для большого числа морских и пресноводных водоемов приводится уравнение

$$P_{\text{bac сут}} = 1,2388 A_{\text{eff}}^{0,75}. \quad (87)$$

Здесь параметры в мг С/м<sup>2</sup>-сут,  $P_{\text{bac сут}}$  – суточная бактериальная продукция,  $A_{\text{eff}}$  – суточная эффективная или чистая первичная продукция, принимаемая в цитируемой работе за 0,64 валовой ( $\Sigma A$ ). Заменяя  $A_{\text{eff}}$  на  $\Sigma A$ , получим в тех же единицах

$$P_{\text{bac сут}} = 0,8864 \Sigma A^{0,75}. \quad (88)$$

Оценивая величины  $P_{\text{bac}}$  за 150 суток ( $P_{\text{bac}}$  и  $PP$ , ккал/м<sup>2</sup>·год) получим

$$P_{\text{bac}} = 0,9 PP^{0,75}, \quad (89)$$

При  $P_{\text{bac}}$  в ккал/м<sup>2</sup>·год и  $\Sigma A$  в мг С·сут имеем

$$P_{\text{bac}} = 1,333 \Sigma A^{0,75},$$

При  $A_{\text{эф}} = 0,8$  уравнение будет иметь вид (величины в ккал·год)

$$P_{\text{bac}} = 1,05 PP^{0,75}, \quad (90)$$

Применив к уже упомянутому уравнению  $V_{\text{bac}} = 0,4316 PP^{0,41}$  зависимость из работы А.Ф. Алимова (1989)  $P/V = 213,8 K_2$  получим уравнение

$$P_{\text{bac}} = 92,3 K_2 PP^{0,41}, \quad (91)$$

Для ряда водоемов бывшего СССР, изучавшихся по Международной биологической программе, из данных А.Ф. Алимова нами оценены взаимосвязи отдельных параметров потока энергии (ккал/м<sup>2</sup>·год) – первичной продукции  $PP$ , продукции зоопланктона  $P_z$ , суммарного дыхания (обмена) экосистемы в целом  $R_c$  с величиной бактериальной ассимиляции  $A_{\text{bac}}$ , что позволяет оценить бактериальную продукцию за сезон по нижеследующим уравнениям:

$$P_{\text{bac}} = 2,07 PP^{0,886} K_2, \quad (92)$$

$$P_{\text{bac}} = 0,5 R_c^{1,09} K_2, \quad (93)$$

$$P_{\text{bac}} = 9,15 P_z^{1,055} K_2. \quad (94)$$

Заменяя в последнем уравнении  $P_z$  на зависимости, описывающие  $P_z$  как  $0,09PP$ ,  $0,18PP^{0,887}$  и  $0,244PP^{0,84}$  (из которых последняя оценка представляется наиболее предпочтительной), получим ряд близких уравнений:

$$P_{\text{bac}} = 0,72 PP^{1,055} K_2, \quad (95)$$

$$P_{\text{bac}} = 1,5 PP^{0,936} K_2, \quad (96)$$

$$P_{\text{bac}} = 2,06 PP^{0,83} K_2. \quad (97)$$

Из уравнения  $A_{\text{bac}} + PP = 4,6 PP^{0,874}$  получим

$$P_c = (4,6 PP^{0,874} - PP) K_2. \quad (98)$$

Из уравнений  $P_{\text{bac}} = 0,5 R_c^{1,09} K_2$  и  $R_c = 3,76 PP^{0,815}$  имеем

$$P_{\text{bac}} = 2,12 PP^{0,888} K_2. \quad (99)$$

Перемножением уравнений  $V_{\text{bac}} = 0,069 PP^{0,417}$  (Алимов, 2000) и  $P/V = 3,64 PP^{0,382}$  (см. ниже в разделах о биомассе и  $P/V$ ) получим уравнение

$$P_{\text{bac}} = 0,25 PP. \quad (99a)$$

При том же описании  $P/V$  и взяв  $V_{\text{bac}} = 0,4316 PP^{0,41}$  получим

$$P_{\text{bac}} = 1,57 PP^{0,793}.$$

Упомянутые выше уравнения использованы для сравнительных оценок бактериальной продукции с учетом приближения к фактическим данным по водоемам бывшего СССР. Некоторые уравнения лучше описывают продукцию в озерах, другие более приемлемы для водохранилищ.

Таблица 42

Расчетная бактериальная продукция ( $P_{\text{bac}}$ , ккал/м<sup>2</sup>/год) в озерах, полученная из показателей таблицы

Озера	Фактические показатели				$P_{\text{bac}}$ , ккал/м <sup>2</sup> /год		
	PP	$P_{\text{bac, факт}}$	$P_z$	$R_c$	1	2	3
Зеленецкое	28	5	3,5	45	9,8	8,5	6
Б.Харбей	265	73,5	3,7	285	72,6	9	65
Круглое	65	41	13	134	25	41	17,6
Кривое	148	94,5	19,6	226	87	106	70
Красное	1255	180	98	1009	288	290	334
Дривяты	1419	442	151	1082	642	910	761
Нарочь	1252	299	108	1468	287	320	333
Нарочь	1579	170	75	1058	353	216	426
Мястро	1807	404	161	1935	397	488	491
Мястро	2359	515	135	2139	504	404	651
Баторин	2559	766	279	3344	541	870	709
Баторин	1863	344	191	1835	409	585	507

Для озер расчетные значения  $P_{\text{bac}}$  приведены в таблице 42. Фактические значения параметров PP,  $P_z$ ,  $P_{\text{bac}}$ ,  $R_c$  взяты по А.Ф. Алимову (1989) и пересчитаны в ккал, при этом  $P_{\text{bac}}$  оценивалось как  $A_{\text{bac}} K_2$ , либо было взято из данных Д.З. Гак (1975) и Г.Г. Винберга (1976). Размерности параметров PP,  $P_z$ ,  $P_{\text{bac}}$ ,  $R_c$  – ккал/м<sup>2</sup>/год. Для неоднократно упоминаемых водоемов приведены данные за разные годы. Расчетные уравнения: 1 –  $P_{\text{bac}} = 2,07PP^{0,886}K_2$ , уравнение (92); 2 –  $P_{\text{bac}} = 9,15P_z^{1,055}K_2$ , уравнение (94); 3 –  $P_{\text{bac}} = 0,72PP^{1,055}K_2$ , уравнение (95); 4 –  $P_{\text{bac}} = 1,5PP^{0,936}K_2$ , уравнение (96); 5 –  $P_{\text{bac}} = 2,066PP^{0,83}K_2$ , уравнение (97); 6 –  $P_{\text{bac}} = 0,657PPK_2$ , уравнение (81); 7 –  $P_{\text{bac}} = 1,05PP^{0,75}$ , уравнение (90); 8 –  $P_{\text{bac}} = 0,5R_c^{1,09}K_2 = 2,12PP^{0,888}K_2$ , уравнение 93; 9 –  $P_{\text{bac}} = (4,6PP^{0,874} - PP)K_2$ , уравнение (98); 10 –  $P_{\text{bac}} = 0,5(P_8 + P_9)$ ; 11 –  $P_{\text{bac}} = 1,62PP^{0,75}$ ; 12 –  $P_{\text{bac}} = 0,25PP$ , уравнение (99а). Величины  $K_2$  приняты по тем же данным, (в озерах Кривое и Дривяты – 0,5, озере Круглом – 0,3, в остальных водоемах – 0,25).

Результаты оценок в таблице 42 достаточно близки. Ряд использованных в таблице уравнений дает неплохое описание ре-

таблица 42 (окончание)

$P_{\text{bac}}$ , ккал/м <sup>2</sup> /год											
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
8,4	8,1	4,6	12,7	15,8	14	15	19,6	7			
70	53	43,5	69	59	85	72	106	66			
22	20	13	24	31	33	32	37	16			
81	65	49	44	92	107	100	68	37			
298	192	206	223	235	274	254	342	315			
668	427	466	243	507	598	552	374	355			
297	192	205	221	353	273	313	340	313			
370	233	260	265	248	323	285	405	395			
419	261	297	294	478	356	417	448	450			
538	325	387	333	533	429	481	549	560			
580	348	420	378	868	455	661	583	640			
431	267	306	298	451	364	407	403	466			

альной картины. Уравнение 11 таблицы представляет величину  $P_{\text{bac}}$  из графы 7, увеличенную в 1,5 раза.

Сходное сравнение в таблице 43 проведено и для водохранилищ. Для упоминаемых неоднократно водоемов приводятся данные разных лет. Здесь величины PP,  $A_{\text{bac}}$ ,  $P_{\text{bac}}$  и  $K_2$ , по А.Ф. Алимову (1989), Г.Г. Винбергу (1976) и Д.З. Гак (1975). PP и  $P_{\text{bac}}$  в ккал/м<sup>2</sup>/год. Расчетные уравнения в таблице 43: 1 –  $P_{\text{bac}} = 2,07PP^{0,886}K_2$ , уравнение (92); 2 –  $P_{\text{bac}} = 0,893PPK_2$ , уравнение (82); 3 –  $P_{\text{bac}} = 1,13PPK_2$ , уравнение (83); 4 –  $P_{\text{bac}} = 1,57PP^{0,792}$ , уравнение (86); 5 –  $P_{\text{bac}} = 92,3PP^{0,41}K_2$ , уравнение (85); 6 –  $P_{\text{bac}} = 1,31K_2(4,6PP^{0,874} - PP)$ , уравнение (98).

В водохранилищах зависимость  $A_{\text{bac}}$ , а соответственно и  $P_{\text{bac}}$  от PP, ( $A_{\text{bac}} + PP$ ) и  $P_z$  оказалась выраженной менее четко, чем в озерах. Некоторые использованные в таблице 43 приближения неплохо описывают реальную ситуацию. Наиболее удовлетворительную оценку для водохранилищ дают уравнение 4 (для озер завышающее оценки) и уравнение 6.

Таблица 43

Фактическая ( $P_{\text{фак}}$ ) и расчетная ( $P_{\text{расч}}$ ) бактериальная продукция в водохранилищах бывшего СССР, оцениваемая по величинам  $PP$  и  $K_2$

Водо- хранилища	Показатели			$P_{\text{расч}}$					
	$PP$	$K_2$	$P_{\text{фак}}$	1	2	3	4	5	6
Рыбинское	527	0,25	260	133	117	148	225	301	107
Иваньковское	1654	0,25	517	367	369	467	556	481	438
Угличское	828	0,25	259	200	184	233	321	362	263
Горьковское	1810	0,25	439	430	404	511	597	500	466
Куйбышевское	3062	0,25	428	634	683	865	905	620	674
Саратовское	1531	0,25	533	343	355	432	523	464	414
Волгоградское	1043	0,25	424	244	232	294	386	399	312
Цимлянское	3467	0,4	1400	1133	1238	1567	1000	1044	1175
Цимлянское	2895	0,4	1094	966	1034	1308	866	969	1039
Водлозерское	445	0,25	99	114	99	126	197	281	165
Братское	1099	0,25	274	256	245	310	402	408	325
Иркутское	1028	0,25	230	241	230	290	381	396	309
Киевское	3248	0,4	730	1070	1160	1468	948	—	1124
Кременчугское	3200	0,4	960	1056	1143	1446	938	1010	1113
Днепродзержинское	2520	0,5	1260	1070	1125	1423	776	1145	1179
Запорожское	2110	0,5	1900	912	942	1192	675	1064	1141
Каховское	2447	0,4	930	832	874	1106	758	905	924

Имеется возможность оценок  $P_{\text{фак}}$  по индикаторам трофности водоема, ряд таких уравнений для озер приведен в таблице 44.

Таблица 44

Параметры  $a$ ,  $b$  уравнений типа  $y = aX^bK_2$  для оценок  $y$  (бактериальной продукции  $P_{\text{фак}}$ , ккал/м<sup>2</sup>·год) в озерах по индикаторам трофического статуса водоемов ( $X$ )

$X$ , размерность	$a$	$b$
$PP$ , ккал/м <sup>2</sup> ·год	2,07	0,886
$Chl$ , мг/м <sup>3</sup>	263	0,55
$S$ , м	2430	-1,19
$BOB$ , мг/л	480	0,833
$P_{\text{фак}}$ , мг/м <sup>3</sup>	63	0,797
$BPK$ , м <sup>2</sup>	84,6	1,116

## 4.2. Бактериальная биомасса, $V_{\text{бас}}$ , с единицы площади, ккал/м<sup>2</sup>

Обсудим возможные подходы к оценке биомассы бактерий с единицы площади. Приближения А.Ф. Алимова (1989)  $A_{\text{фак}} = 213,8V_{\text{бас}}$  и  $A_{\text{фак}} = (0,893 \pm 0,236)PP$  при приравнении обоих выражений дают значительное занижение оценок в самой нижней части трофической шкалы, среднее значение  $V_{\text{бас}}$  при этом составит около 0,042PP, минимальное – 0,03PP, а максимальное – 0,053PP.

Используя ориентировочные оценки (Гак, 1975; Гак, Кудрина, 1979) биомасс бактерий для водоемов разных трофических типов при использованной нами шкале трофности получим

$$V_{\text{бас}} = 3,9 \lg PP - 17,7. \quad (100)$$

Описывая бактериальную продукцию уравнением (90) и используя для оценок величин  $P/V$  полученное нами выражение

$$P/V = 3,64 PP^{0,382}, \quad (101)$$

имеем

$$V_{\text{бас}} = 0,2885 PP^{0,368}, \quad (102)$$

а умножив последнее уравнение на 1,5, получим

$$V_{\text{бас}} = 0,445 PP^{0,368}. \quad (103)$$

Уравнение из сводки Петерса (Peters, 1986) при переводе биомассы в ккал/м<sup>2</sup> имеет вид

$$V_{\text{бас}} = 2,1 P_{\text{фак}}^{0,37}. \quad (104)$$

С учетом принятых в работе взаимосвязей уравнение можно представить как

$$V_{bac} = 0,4316 PP^{0,41}, \quad (105)$$

Если использовать зависимость  $P_{bac} = 0,893PPK_2$  и для оценок P/V зависимость (101) для биомассы получим

$$V_{bac} = 0,245 PP^{0,618} K_2, \quad (106)$$

При той же оценке P/V и использовании описания  $P_{bac}$  в озерах бывшего СССР уравнениями  $P_{bac} = 2,0666ПП^{0,83}K_2$  и  $P_{bac} = 2,07ПП^{0,886}K_2$  получим соответственно

$$V_{bac} = 0,567 PP^{0,468} K_2, \quad (107)$$

$$V_{bac} = 0,57 PP^{0,504} K_2, \quad (108)$$

В работе 2000 г. для озер А.Ф. Алимов приводит уравнение

$$V_{bac} = 0,069 PP^{0,617}. \quad (109)$$

Применение рассмотренных подходов к оценке  $V_{bac}$  иллюстрируется таблицами 45–47.

В таблице 45 на примере конкретных озер и водохранилищ бывшего СССР для расчетов использованы исходные данные Д.З. Гак (1975) по величинам  $V_{bac}$ ,  $K_2$ , PP, а также Г.Г. Винберга (1976) и А.Ф. Алимова (1989) по величинам  $A_{bac}$  и PP. Величины  $P_{bac}$  получены как  $P_{bac} = A_{bac} K_2$ , значения фактической биомассы  $V_{bac}$  – делением  $P_{bac}$  на P/V. Для неоднократно упоминаемых водоемов приведены данные разных лет. Здесь в таблице 45 PP в ккал/м<sup>2</sup>·год,  $V_{bac}$ , ккал/м<sup>2</sup>.  $K_2$  – чистая эффективность роста, (в озерах Кривое и Дривяты – 0,5, в озере Круглом – 0,3, в остальных – 0,25). Расчетные уравнения: 1 –  $V_{bac} = 0,0042PP$ ; 2 –  $V_{bac} = 0,003PP$ , (здесь уравнения 1–2 из Алимова, 1989);

3 –  $V_{bac} = 3,9 \ln PP - 17,7$ , уравнение (100); 4 –  $V_{bac} = 0,28PP^{0,368}$ , уравнение 102; 5 –  $V_{bac} = 0,4316PP^{0,41}$ , уравнение (105); 6 –  $V_{bac} = 0,245PP^{0,618}K_2$ , уравнение (106); 7 –  $V_{bac} = 0,57PP^{0,448}K_2$ , уравнение (107); 8 –  $V_{bac} = 0,57PP^{0,504}K_2$ , уравнение (108); 9 –  $V_{bac} = 0,069PP^{0,617}$ , уравнение (109).

Для озер использованные в графах 1, 2 таблицы 45 уравнения несколько занижают оценки по сравнению с фактическими, 3 и 5 завышают, 4 завышает в области ультра- и олиготрофности но занижает в мезоевтрофной области. Наиболее удовлетворительную сходимость с реальными данными имеют оценки для озер в графе 9 таблицы, а для водохранилищ – в графе 8.

Ниже в таблице 46 представлены расчетные биомассы бактерий применительно к шкале трофности, при этом уравнения с коэффициентом  $K_2$  по понятным причинам не использованы. Расчетные уравнения: 1–3 по Алимову: 1 –  $V_{bac} = 0,003PP$ ; 2 –  $V_{bac} = 0,0042PP$ ; 3 –  $V_{bac} = 0,0053PP$ ; 4 –  $V_{bac} = 3,9 \ln PP - 17,7$ , уравнение (100); 5 –  $V_{bac} = 0,069PP^{0,617}$ , уравнение (109); 6 –  $V_{bac} = 0,28PP^{0,368}$ , уравнение (102); 7 –  $V_{bac} = 0,43PP^{0,41}$ , уравнение (105); 8 –  $V_{bac} = 0,445PP^{0,368}$ , уравнение (102)×1,5.

С ростом трофности размах диапазона оценок в таблице 46 снижается. По сравнению с оценкой графы 5 таблицы 46, дающей хорошие оценки для озер, в области ультраолиготрофности более низкие оценки дают графы 1–4, при олиготрофности это графы 1–3, в области мезо- и евтрофности оценки по разным уравнениям сближаются, теперь лишь уравнение 3 в области евтрофности даст максимальные значения, а уравнение 6 – минимальные.

Имея в виду удовлетворительное описание биомасс бактерий в ккал/м<sup>2</sup> как

$$V_{bac} = 0,57 PP^{0,504} K_2,$$

уравнение (108), можно описать биомассу через разные индикаторы трофности (табл.47).

Таблица 45

Фактическая и расчетная биомасса бактерий ( $V_{\text{фак}}$ ,  $V_{\text{расч}}$ , ккал/м<sup>2</sup>) в озерах и водохранилищах бывшего СССР, первичная продукция (PP, ккал/м<sup>2</sup>·год), коэффициент  $K_2$  бактерий

Водоемы	Фактические показатели			$V_{\text{расч}}$	
	PP	$V_{\text{фак}}$	$K_2$	1	2
<b>Озера:</b>					
Зеленецкое	28	0,43	0,25	0,1	0,08
Б.Харбей	265	—	0,25	1,1	0,8
Круглое	65	0,62	0,3	0,273	0,2
Кривое	148	3,18	0,25	0,62	0,45
Красное	1255	2,0	0,25	5,3	3,76
Дривяты	1419	7,2	0,5	5,96	4,25
Нарочь	1252	1,66	0,25	5,27	3,75
Парочь	1579	2,7	0,25	6,6	4,74
Мястро	1807	6,6	0,25	7,6	5,4
Мястро	2361	10,8	0,25	9,9	7,1
Баторин	2559	9	0,25	10,7	7,7
<b>Водохранилища:</b>					
Иваньковское	1654	—	0,25	6,95	4,95
Рыбинское	527	5,5	0,25	2,2	1,6
Куйбышевское	3062	—	0,25	12,7	9,2
Саратовское	1531	—	0,25	6,4	4,6
Волгоградское	1043	—	0,25	4,36	3,1
Братское	1099	—	0,25	4,6	3,3
Иркутское	1028	—	0,25	4,3	3,1
Цимлянское	3467	—	0,4	14,5	10,4
Киевское	3248	13,7	0,4	13,6	9,75
Киевское	1543	13,7	0,4	6,4	4,6
Кременчугское	3200	12,6	0,4	13,4	9,6
Днепродзержинское	2520	9,3	0,5	10,6	7,6
Запорожское	2110	15	0,5	8,9	6,3
Каховское	2447	12,5	0,4	10,2	7,3

### 4.3. Удельная скорость роста бактерий, P/V

Удельная продукция (удельная скорость роста или коэффициент P/V) бактерий часто оценивается по их времени генерации или удвоения численности  $g$  часов, при этом суточная величина P/V за 24 часа обычно оценивается как

таблица 45 (окончание)

$V_{\text{расч}}$						
3	4	5	6	7	8	9
—	0,98	1,66	0,47	0,63	0,75	0,54
4,0	2,23	4,25	1,92	1,73	2,37	2,16
—	1,34	2,4	0,97	1,1	1,1	0,9
1,8	1,8	3,36	1,34	1,33	3,56	1,52
10,1	4,0	8,0	5,0	3,55	5,33	5,63
10,6	4,17	8,46	10,8	7,35	11,0	6,0
10,1	4,0	8,0	5,0	3,48	3,6	5,6
11	4,3	8,8	5,8	3,85	5,8	6,5
11,5	4,56	9,34	6,3	4,1	7,2	7,0
12,6	5,0	10,4	7,7	4,6	7,1	8,3
12,9	5,2	10,8	7,8	4,8	7,4	8,7
11,2	4,4	9,8	6,0	3,95	6,0	6,7
6,76	1,6	2,2	2,95	2,4	4,9	3,3
13,6	6,4	11,6	9,2	5,2	8,1	9,8
10,9	3,7	8,7	5,7	3,8	5,7	6,4
9,4	4,8	7,5	4,5	3,2	4,7	5,2
9,6	3,7	7,9	4,6	3,3	4,9	5,2
9,34	2,5	7,4	4,4	3,2	4,7	5,0
14	5,7	12,2	15	8,7	13,9	10,5
13,8	5,6	11,9	14,5	8,5	13,4	10
10,9	4,3	8,8	9,1	6,1	9,2	6,4
13,8	5,6	11,8	14,4	8,5	13,3	10
12,8	5,1	10,7	15,5	9,5	14,8	8,7
12,1	4,8	9,95	13,9	8,8	13,5	7,7
12,7	5,1	10,6	12,2	7,5	11,6	8,5

$$P/V = 16,63/g.$$

Применительно к шкале трофических типов водоемов в таблице 48 представлены суточные величины P/V бактерий по оценкам разных авторов (уравнения 1–5), а сезонные значения P/V

Таблица 46

Первичная продукция РР, ккал/м<sup>2</sup>·год, и расчетная биомасса бактерий, В<sub>расч</sub>, ккал/м<sup>2</sup>, для верхнего порога трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	РР	В <sub>расч</sub>							
		1	2	3	4	5	6	7	8
У	100	0,3	0,42	0,53	0,26	1,1	1,57	2,85	2,4
О	260	0,78	1	1,38	4	2,1	2,23	4,2	3,4
М	1000	3	4,2	5,3	9,25	5	3,65	7,3	5,6
Е	4200	12,6	17,6	22	14,8	12	6,2	13,2	9,6

Таблица 47

Параметры а, б уравнений  $y = a \cdot X^b$ , для расчетов у – биомассы бактерий (В<sub>расч</sub>, ккал/м<sup>2</sup>) по индикаторам трофности водоемов (Х)

Х, размерность	а	б
РР, ккал/м <sup>2</sup> ·год	0,57	0,504
ΣА, мг С/м <sup>2</sup> ·сут	0,744	0,504
S, м	31,8	-0,677
СН, мг/м <sup>3</sup>	9,0	0,3
ВОВ, мг/л	12,6	0,474
Р <sub>вод</sub> , мг/м <sup>2</sup>	4,0	0,454
Д <sub>вод</sub> , г О/м <sup>2</sup> ·сут	21,2	0,476
БПК <sub>5</sub> /м <sup>2</sup> , ккал/м <sup>2</sup>	2,1	0,635
БПК <sub>5</sub> /м <sup>2</sup> , г/м <sup>2</sup>	4,7	0,635

Таблица 48

Первичная продукция (РР, ккал/м<sup>2</sup>·год), величины Р/В бактерий применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	РР	Р/В				
		1	2	3	4	5
У	100	–	0,2/30	0,2/30	0,13/19	0,133/20
О	260	0,18/27	0,3/45	0,3/45	0,28/42	0,2/30
М	1000	0,55/82	0,8/120	0,6/90	0,41/62	0,353/53
Е	4200	0,78/117	1,7/255	0,9/135	1,66/250	0,566/85

Суточные (числитель) и сезонные за 150 суток (знаменатель)

получены при продолжительности сезона в 150 суток. Источники данных: 1 – по данным Ю.И. Сорокина (1973); 2 – по Ю.И. Сорокину, из В.Е. Заики (1972); 3 – оценки О.М. Кожовой, из

А.Ф. Алимова (1989); 4 – составлено нами по данным Д.З. Гак (1975) для водоемов разных трофических групп; 5 – наша оценка, скорректированная для большего приближения к реальной картине и описываемая нами уравнением (101)

$$P/V = 3,64 \text{ РР}^{0,382}$$

При известной длительности сезона n суток можно оценить реальную величину Р/В более точно как

$$P/V = n \cdot 0,02477 \text{ РР}^{0,382} \quad (110)$$

Оценка Р/В бактерий применительно к некоторым водоемам бывшего СССР иллюстрируется таблицей 49. Здесь РР по А.Ф. Алимову (1989); 1 – фактические значения Р/В, взятые из

Таблица 49

Первичная продукция РР и величины Р/В бактерий (фактические – 1 и расчетные – 2) в ряде водоемов бывшего СССР

Водоемы	РР, ккал/м <sup>2</sup> ·год	Р/В	
		1	2
Озера:			
Зеленцкое	28	11	13
Круглое	65	40	18
Кривое	148	30	25
Красное	1255	95	56
Дрисвяты	1419	61	58
Нарочь	1252	63	57
Мястро	2359	70	71
Баторин	2559	38	73
Водохранилища:			
Киевское	3248	54	80
Рыбинское	527	64	40
Киевское	1543	52	60
Кремленгуское	3200	69	79
Каховское	2450	65	72
Диспродзержинское	2520	135	80
Запорожское	2100	125	73

Г.Г. Винберга (1976) и Д.З. Гак (1975); 2 – расчетные значения P/V бактерий, оцениваемые нами как  $P/V=3,64PP^{0,382}$ , уравнение (101).

Согласно данным монографии “Волга и ее жизнь” (1978) средние для каскада волжских водохранилищ величины P/V составляли за сутки 0,35, что дает за 150 суток величину 52, а за 180 суток – 63. Для днепровского каскада по Д.З. Гак (1975) среднесуточная величина оценивалась в 0,65, то есть за 150 суток 97, а за 180 суток – 117. Разница в длительности вегетационного периода по мнению Д.З. Гака сказывалась на валовой величине P/V бактерий более существенно, чем различия в трофности.

#### 4.4. Бактериальная продукция, $P_{bac}$ , в единице объема, ккал/м<sup>3</sup>

Величины  $P_{bac}$  с единицы объема могут быть пересчитаны по оценкам  $P_{bac}$  с единицы площади делением их на среднюю глубину  $z$ . Из описанных выше приближений для оценки  $P_{bac}$  с единицы площади получим выражение

$$P_{bac} = 2,07 z^{-1} PP^{0,886} K_2 z^{-1} \quad (111)$$

Использование ряда таких расчетных оценок применительно к волжским водохранилищам иллюстрируется таблицей 50.

Здесь в таблице 50 первичная продукция PP и суммарная деструкция D, в ккал/м<sup>2</sup>·год, по данным монографии “Волга и ее жизнь” (1978), пересчитаны с углерода при коэффициенте перевода 11,3,  $z$  – средняя глубина, м. Для расчетов принято, что  $K_2$  бактерий (чистая эффективность роста) равен 0,25, бактериальная деструкция  $D_{bac}$  составляет 0,65 суммарной деструкции D, средняя масса одной клетки бактерий принята за  $0,5 \cdot 10^{-9}$  мг. Расчетные уравнения (графы 1–7) таблицы: 1 –  $P_{bac} = 0,216666Dz^{-1}$ ;

Таблица 50

Бактериальная продукция ( $P_{bac}$ , ккал/м<sup>3</sup>·год) в волжских водохранилищах, рассчитанная по показателям таблицы согласно разным уравнениям

Водо-хранилища	Показатели			$P_{bac}$							
	PP	D	z	1	2	3	4	5	6	7	2-7
Иваньковское	1921	1808	3	131	94	140	143	77	114	108	112
Угличское	1390	1627	5	70	66	63	62	61	69	86	68
Рыбинское	859	1458	5,6	56	79	37	34	44	41	61	49
Горьковское	1266	2091	5,5	82	60	53	51	57	50	81	59
Чебоксарское	2237	2712	5,5	107	111	87	90	86	68	120	94
Куйбышевское	1435	3360	8,9	82	69	136	36	63	33	88	71
Саратовское	1243	2317	7,3	69	59	39	38	57	38	80	52
Волгоградское	1424	2475	10	54	68	32	32	63	30	88	52

2 –  $P_{bac} = 0,053wPP^{1,082}$ , или  $P_{bac} = 0,0265PP^{1,082}$ ; 3 –  $P_{bac} = 2,07PP^{0,886}K_2z^{-1}$ ; 4 –  $P_{bac} = 0,893K_2PPz^{-1}$ ; 5 –  $P_{bac} = 3,1K_2PP^{0,7}$ ; 6 –  $P_{bac} = 122PP^{0,504}K_2z^{-1}$ ; 7 –  $P_{bac} = 1,088PP^{0,7}$ ; 2–7 – среднее значение  $P_{bac}$  из данных таблицы.

#### 4.5. Биомасса бактерий, $V_{bac}$ , в единице объема, ккал/м<sup>3</sup>

Оценки биомасс  $V_{bac}$  в единице объема также могут быть пересчитаны с единицы площади. Так, из уравнения 92 делением его на (101) получим

$$V_{bac} = 0,57 PP^{0,504} K_2 z^{-1}, \quad (112)$$

уравнение, пригодное как для озер, так и для водохранилищ. Для озер лучше оценка по уравнению

$$V_{bac} = 0,285 PP^{0,504} K_2 z^{-1}, \quad (113)$$

а для водохранилищ

$$V_{\text{bac}} = (3,9 \ln PP - 17,7) z^{-1}. \quad (114)$$

#### 4.6. Средняя масса и объем бактериальной клетки

При численности бактерий  $N$  в млн. кл/мл содержание их в одном литре выразится в млрд. клеток. Обычно удельная плотность бактерий принимается за единицу, в соответствии с чем объем клетки, выраженный в  $\text{мкм}^3$  (микрометрах кубических), соответствует массе клетки в  $10^{-9}$  мг.

В волжских водохранилищах по мнению В.И. Романенко (1985) 1 млрд. ( $10^9$ ) клеток составляет биомассу 0,5–1 мг, в зависимости от объема клеток, в Саратовском водохранилище по данным В.В. Донской (1977) средняя масса клетки составляет 0,58–0,95  $\cdot 10^{-9}$  мг. Более поздние оценки для Рыбинского водохранилища (Копылов и др., 1993) дают меньшие объемы клеток (0,33–0,073), в связи с применением другого (флуоресцентного) метода, при котором учитываются и более мелкие клетки, проходящие через фильтры при методе Разумова, в особенности кокки.

В днепровских водохранилищах по Д.З. Гак (1975) средний объем клеток составляет 0,56 с колебаниями от 0,35 до 0,9  $\text{мкм}^3$ . Объем клеток бактерий в Днестре и его водохранилищах в разные периоды их существования показан в таблице 51. Периоды: 1 – до зарегулирования; 2 – в период заполнения; 3–6 – после заполнения: (3 – через 1–3 года, 4 – через 5–8 лет, 5 – более 10 лет, 6 – более 20 лет после заполнения).

Согласно данным Д.З. Гак (1975) объемы клеток изменялись как по сезонам, так и в многолетнем разрезе. Можно полагать, что размеры клеток связаны с характером органического вещества, однако прогнозирование средних размеров и массы клет-

Таблица 51

Средний объем клетки бактерий (1–6)  $\text{мкм}^3$  (масса  $\alpha \cdot 10^{-9}$  мг/л) в днепровских водохранилищах в разные периоды их существования

Водо- хранилища	Средний объем клетки					
	1	2	3	4	5	6
Киевское	0,62	0,66	0,77			
Кременчугское	0,89	0,84	0,88	0,58		
Днепродзержинское		1,06		0,64		
Запорожское					1,0	0,5
Каховское		1,22	1,19	0,77	0,48	

ки по трофности водоема скорее всего не представляется возможным. Из значений биомасс и численности бактерий в единице объема, приводимых в работе Гак, можно отметить, что средняя масса клетки в олиготрофных водоемах колебалась в пределах 0,25–1,5, в мезотрофных 0,6–0,8, в евтрофных 0,66–0,83 ( $\times 10^{-9}$  мг), то есть с увеличением трофности верхний предел размеров и размах их колебаний снижается.

Из таблицы 51 заметно явное снижение размеров клеток с накоплением органического вещества и его трансформацией в водохранилищах. Видно также, что средняя масса бактерий в днепровских водохранилищах по мере продвижения вниз по каскаду в одном и том же 1968 г. снижалась, составляя в Киевском водохранилище 0,79, Кременчугском – 0,58, Днепродзержинском – 0,64, Запорожском – 0,49 и в Каховском – 0,48 ( $\times 10^{-9}$  мг). Соответственно в Кременчугском водохранилище по мере его существования с увеличением трофности средняя масса бактериальной клетки снижалась, составляя в 1961 г. 0,85, в 1963 г. – 0,88, в 1968 г. – 0,63–0,44 ( $\times 10^{-9}$  мг).

#### 4.7. Численность бактерий $N$ , млн кл/мл

Материалы по водной микробиологии, в том числе и по численности бактерий только в водоемах бывшего СССР очень об-

ширны, однако число работ, в которых авторы характеризуют трофические типы водоемов по микробиологическим показателям, в том числе и по численности бактерий, невелико и оценки отдельных авторов существенно разнятся. Наиболее высокие значения шкалы вытекают из уравнения Бирда и Калфа, приведенного в сводке Петерса (Peters, 1986)

$$N = 0,9 P_{\text{tot}}^{0,66} \quad (115)$$

При принятой в нашей работе шкале трофности и использованных для пересчетов взаимосвязях разных индикаторов трофности, выражение из сводки Петерса приобретает вид

$$N = 0,0534 PP^{0,733} \quad (116)$$

Меньшие величины вытекают из шкалы В.Н. Жукинского с соавторами (1981).

В работе (Cole et al., 1988) для большого числа морских и пресноводных водоемов численность бактерий охарактеризована как

$$N = 0,92 \text{Chl}^{0,53} \quad (117)$$

При нашем пересчете на первичную продукцию по хлорофиллу оно приобретает вид

$$N = 0,00937 PP^{0,733} \quad (118)$$

В работе Д.З. Гак (1975) намечены примерные рубежи численности бактерий в водоемах (преимущественно в водохранилищах) разного трофического типа.

Применительно к нашей шкале из этих оценок получим выражение

$$N = 0,02 PP^{0,7} \quad (119)$$

Последнее выражение модифицировано нами введением поправки, придающей ему вид

$$N = 0,0145 PP^{0,7} \quad (120)$$

Сравнение расчетных оценок для шкалы трофности водоемов видно из таблицы 52.

Здесь PP в ккал/м<sup>2</sup>-год, P<sub>tot</sub> и Chl в мг/м<sup>3</sup>. В графах 1–5 расчетная численность N получена следующим образом: 1 – N=0,9P<sub>tot</sub><sup>0,66</sup>; 2 – по (Жукинский и др., 1981); 3 – N=0,92Chl<sup>0,53</sup>; 4 – N=0,02PP<sup>0,7</sup>; 5 – N=0,0145PP<sup>0,7</sup>.

Уравнение (120) более удачно описывает данные по численности N бактерий, соответствующие оценкам численности по методу Разумова, наиболее широко использовавшемуся на водоемах СССР, в том числе в мезотрофных и среднеэвтрофных, таких, например, как волжские водохранилища (табл.53, 54, где использованы данные из монографии (Волга..., 1978; Романен-

Таблица 52

Показатели трофности и расчетная численность бактерий N, млн. кл/мл, применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	Показатели трофности			N				
	PP	TP	Chl	1	2	3	4	5
У	100	2	0,26	1,42	0,3	0,45	0,4	0,36
О	260	6	1	2,94	0,5	0,9	0,8	0,63
М	1000	30	10	8,5	5	3	2,7	1,8
Е	4200	146	100	24	11	10	6	5

Таблица 53

Первичная продукция, PP, ккал/м<sup>2</sup>-год, численность бактерий, фактическая и расчетная (N<sub>факт</sub> + N<sub>расч</sub>), млн. кл/мл, в волжских водохранилищах

Водохранилища	PP	N <sub>факт</sub>	N <sub>расч</sub>
Иваньковское	1921	2,8	2,9
Угличское	1390	2	2,3
Рыбинское	859	1,6	1,64
Горьковское	1266	1,8	2,15
Чебоксарское	2237	2,5	3,2
Куйбышевское	1435	2,2	2,35
Саратовское	1243	1,9	2,1
Волгоградское	1424	1,9	2,3

Таблица 54

Численность бактерий, фактическая и расчетная ( $N_{\text{факт}}$ ,  $N_{\text{расч}}$ ), млн. кл/мл, в Рыбинском водохранилище

Годы	$N_{\text{факт}}$	Chl	$N_{\text{расч}}$
1969	1,59	4,5	1,28
1970	2,79	3,7	1,17
1971	1,17	3,6	1,16
1972	1,79	10,6	1,86
1973	1,0	9,5	1,80
1974	1,73	7,8	1,63
1975	1,64	6,9	1,54
1976	1,35	9,1	1,74
1977	2,18	7	1,55
1978	1,72	7,9	1,63

ко, 1985) данные (Корнева, 1993). Применение в более поздние годы флуоресцентного метода (Копылов, Крылова, 1993) дает несколько более высокие цифры в этих водоемах за счет учета наиболее мелких клеток.

В таблице 53  $N_{\text{факт}}$  — фактическая численность, средняя за два года;  $N_{\text{расч}}$  — расчетная численность, оцененная как  $N=0,0145PP^{0,7}$ . В таблице 54  $N_{\text{расч}}=0,667Chl^{0,434}$ .

В днепровских водохранилищах (табл.55) использование уравнения (120) дает некоторое занижение оценок, особенно заметное в Киевском водохранилище. Здесь для расчетов использованы данные Д.З. Гак (1975) по первичной продукции PP и по  $N_{\text{факт}}$  (среднесезонной численности бактерий), при этом принято  $N_{\text{расч}}=0,0145PP^{0,7}$ .

Таблица 55

Первичная продукция PP, ккал/м<sup>3</sup>·год, численность бактерий, фактическая и расчетная  $N_{\text{факт}}$ ,  $N_{\text{расч}}$ , млн. кл/мл за 1968 г. в днепровских водохранилищах

Водоохранилище	PP	$N_{\text{факт}}$	$N_{\text{расч}}$
Киевское	1543	4,7	2,47
Кременчугское	3200	3,43	4,1
Днепродзержинское	2520	3,46	3,5
Запорожское	2110	3,9	3,08
Каховское	2447	3,9	3,4

Таблица 56

Средняя за 1976–1980 гг. численность бактерий N, млн. кл/мл в Нарочанских озерах

Показатели	Озера		
	Нарочь	Мястро	Баторин
PP, ккал/м <sup>3</sup> ·год	1253	2361	2561
N, лето, (август)	2,0	3,74	15,9
N, среднесезонная	1,44	2,73	7,96
N, среднегодовая	1,8 (1–2,6)	3,0 (1,75–4,35)	8,77 (3,6–13,9)
N расч	2,14	3,33	3,5

В таблице 56 приведены оценки для Нарочанских озер — фактические величины PP и N по данным (Экологическая..., 1985), расчетная величина N как  $N_{\text{расч}}=0,0145PP^{0,7}$ .

Использованное описание  $N_{\text{расч}}$  отражает медиану средних годовых значений в озерах Нарочь и Мястро, но занижает значения в озере Баторин. Применение для последнего озера выражения  $N=0,0534PP^{0,733}$ , дающего максимальные оценки, приводит к значениям  $N=16,8$  млн. кл/мл (фактические значения 15,9), а выражение Коула дает величины  $N=6,68$ , при медиане средних годовых значений 8,77.

Можно предложить оценку численности бактерий (более надежную для мезотрофных водоемов) по разным индикаторам трофности согласно серии приведенных взаимопереводимых уравнений, полученных из уравнения (120), приняв первичную продукцию водоемов за 150 суток за  $PP_{150}$  в таблице 57.

Таблица 57

Параметры a, b уравнений  $y=aX^b$  для оценки y (численности бактерий N, млн. кл/мл) по индикаторам трофического статуса водоема (X)

X, размерность	a	b
PP, ккал/м <sup>3</sup> ·год	0,0145	0,7
Chl, мг/м <sup>3</sup>	0,667	0,434
S, м	3,86	-0,94
ВОВ, мг/л	1,07	0,66

#### 4.8. Суточная бактериальная продукция $P_{\text{bac сут}}$ , $\text{мг С/м}^2\text{-сут}$

При использовании значений первичной продукции за 150 сут ( $PP_{150}$ ) с учетом принятых в работе взаимосвязей индикаторов трофности получен ряд уравнений для оценок суточных величин  $P_{\text{bac сут}}$ . Расчетные уравнения: 1 – озера:  $y = aX^b K_2$ ; 2 – водохранилища:  $y = aX^b$ . Параметры этих уравнений представлены в таблице 58.

Применительно к Рыбинскому водохранилищу в таблице 59 (фактические данные по В.И. Романенко (1985) и Л.Г. Корневой (1993)) приведено сравнение фактических величин суточной бактериальной продукции  $P_{\text{bac сут}}$  с расчетными, оцениваемыми по суточной первичной продукции  $\Sigma A$ , численности бактерий  $N$  и содержанию хлорофилла. Величины  $\Sigma A$  в таблице рассчитаны по В.И. Романенко и по его способу как  $\Sigma A = \Phi \cdot 2,1 \cdot S \cdot 1000$ , где  $\Phi$  – интегрированная первичная продукция в в пробе в  $\text{мкг С/л}$ ,  $S$  – прозрачность, м.

В таблице 59 приведены фактические величины:  $\Sigma A$  – суточная первичная продукция,  $\text{мг С/м}^2\text{-сут}$ ,  $N$  – численность бактерий, млн кл/мл,  $Chl$  в  $\text{мг/м}^3$ . В графах 1–3 приведены расчетные суточные значения  $P_{\text{bac сут}}$ , определенные по уравнениям: 1 –  $P_{\text{bac}} = 1,59 \Sigma A^{0,792}$ ; 2 –  $P_{\text{bac}} = 126 N^{1,13}$ ; 3 –  $P_{\text{bac}} = 79,3 Chl^{0,49}$ .

Таблица 58

Параметры  $a$ ,  $b$  уравнений для расчета  $y$  (суточной бактериальной продукции

$P_{\text{bac сут}}$ ,  $\text{мг С/м}^2\text{-сут}$ ) по индикаторам трофического статуса водоемов ( $X$ )

Параметр $X$ , размерность	Озера		Водохранилища	
	$a$	$b$	$a$	$b$
$PP$ , $\text{ккал/м}^2\text{-год}$	1,38	0,886	1,05	0,792
$\Sigma A$ , $\text{мг С/м}^2\text{-сут}$	2,2	0,886	1,59	0,792
$Chl$ , $\text{мг/м}^3$	175	0,55	79,3	0,49
$S$ , м	1620	-1,19	580	-1,065
$BOB$ , $\text{мг/л}$	320	0,833	136	0,745
$P_{\text{tot}}$ , $\text{мг/м}^3$	42	0,7974	22	0,713
$БПК_5/\text{м}^2$ , $\text{ккал/м}^2$	56,4	1,116	28,9	1,0

Таблица 59

Фактическая и расчетная суточная продукция бактерий ( $P_{\text{bac сут}}$ ,  $\text{мг С/м}^2\text{-сут}$ ) в Рыбинском водохранилище, рассчитанная по показателям таблицы

Годы	Показатели трофности				$P_{\text{bac сут, расч}}$		
	$\Sigma A$	$N$	$Chl$	$P_{\text{bac сут, факт}}$	1	2	3
1964	553	1,62	-	236	237	217	-
1965	321	1,73	-	350	154	234	-
1966	495	1,47	-	260	217	195	-
19 67	726	1,72	-	187	295	232	-
1968	282	1,37	-	112	138	180	-
1969	466	1,59	4,5	190	206	213	166
1970	611	2,79	3,7	130	256	400	150
1971	589	1,17	3,6	130	250	150	148
1972	1160	1,79	10,6	190	427	243	252
1973	1495	1,0	9,5	286	522	127	238
1974	406	1,73	7,8	132	185	234	217
1975	308	1,64	6,9	131	148	220	204
1976	302	1,35	9,1	66	147	176	233
1977	240	2,18	7	185	122	303	206
1978	212	1,72	7,9	133	111	232	218

Оцененные по  $Chl$ ,  $\text{мг/м}^3$ , и  $\Sigma A$ ,  $\text{мг С/м}^2\text{-сут}$ , из данных И.Л. Пыриной (1995) для некоторых водоемов РФ величины  $P_{\text{bac сут, расч}}$ ,  $\text{мг С/м}^2\text{-сут}$ , представлены в таблице 60 в графах 1, 2. Расчетные уравнения: 1 –  $P_{\text{bac}} = 1,59 \Sigma A^{0,792}$ ; 2 –  $P_{\text{bac}} = 79,3 Chl^{0,49}$ .

Таблица 60

Хлорофилл  $Chl$ , суточная первичная продукция  $\Sigma A$  и расчетные оценки суточной бактериальной продукции  $P_{\text{bac сут, расч}}$  (1–2) некоторых водоемов РФ

Водоемы	Годы	Показатели		$P_{\text{bac сут}}$	
		$Chl$	$\Sigma A$	1	2
Водохранилища:					
Иваньковское	1958	12,3	900	271	348
Рыбинское	1958	6,6	540	200	232
Рыбинское	1972–1973	10,5	710	250	288
Рыбинское	1974–1979	7,7	350	216	165
Куйбышевское	1958	7,9	830	218	326
Озера:					
Ладожское	1973–1974	4,6	460	167	204
Белое	1976–1977	4,4	260	164	130
Большой Харбей	1969	2	140–260	111	105

Как видно из таблицы 60, фактическая и расчетные оценки  $P_{\text{бас}}$  весьма близки.

В таблице 61 приведен расчет для Нарочанских озер. Исходные данные по величинам  $PP$  и  $P_{\text{бас}}$  в ккал/м<sup>2</sup>-год (Экологическая..., 1985). Здесь в таблице  $\Sigma A$  и  $P_{\text{бас сут}}$  в мг С/м<sup>2</sup>.сут. При этом  $\Sigma A$  оценено как  $PP$ , деленная на 180 сут и на 11,3 (для перевода с ккал в мг С). Расчетные величины  $P_{\text{бас сут расч}}$  приведены в графах 1 и 2 и получены по уравнениям: 1 –  $P_{\text{бас сут}} = 1,59 \Sigma A^{0,792}$ ; 2 –  $P_{\text{бас сут}} = 2,2 \Sigma A^{0,886} K_2$ . Фактическая величина  $P_{\text{бас сут}}$  рассчитана как  $P_{\text{бас}} / (180 \times 10)$ .  $K_2$  принято за 0,25.

Аналогичные оценки приведены в таблице 62 для днепровских водохранилищ, здесь данные о продуктивности приведе-

ны по Д.З. Гак (1975). Размерности  $PP^*$  и  $P_{\text{бас}}$  в ккал/м<sup>2</sup>-год,  $\Sigma A$  в мг С/м<sup>2</sup>.сут. Фактические значения годовой бактериальной продукции, деленные на число суток  $n$  по данным Гак, составили суточные значения  $P_{\text{бас сут}}$ , мг С/м<sup>2</sup>.сут. Величина  $\Sigma A-1$  получена делением  $PP$  на 180 сут и на 10 (перевод в мг С), величина  $\Sigma A-2$  – также делением  $PP$  на  $n$  суток из данных Д.З. Гак и на 10. Расчетные величины  $P_{\text{бас сут}}$  приведены в графах 1–4 и получены: 1–2 – по уравнению  $P_{\text{бас сут}} = 1,59 \Sigma A^{0,792}$  ( $P_{\text{бас}}-1$  при величине  $\Sigma A-1$ ,  $P_{\text{бас}}-2$  при  $\Sigma A-2$ ). Расчетные величины в графах 3–4 оценены по уравнению  $P_{\text{бас сут}} = 2,2 \Sigma A^{0,886} K_2$ , соответственно; 3 – при  $\Sigma A-1$ ; 4 – при  $\Sigma A-2$ . При этом  $K_2$  бактерий принято за 0,4.

Таблица 61

Расчетная суточная бактериальная продукция ( $P_{\text{бас сут расч}}$ , мг С/м<sup>2</sup>.сут) в Нарочанских озерах, оцененная по показателям таблицы

Озера	PP	ΣA	P <sub>бас сут</sub>	P <sub>бас сут, факт</sub>	P <sub>бас сут, расч</sub>	
					1	2
Нарочь	1253	611	257	143	256	161
Мястро	2361	1161	874	485	427	285
Баторин	2561	1261	1108	615	457	307

Таблица 62

Первичная и бактериальная продукция, годовая ( $PP$ ,  $P_{\text{бас}}$ ) и суточная ( $\Sigma A-1$ ,  $\Sigma A-2$ ,  $P_{\text{бас сут}}$ ) в днепровских водохранилищах и расчетные значения  $P_{\text{бас сут расч}}$ , полученные по показателям таблицы

Водо-хранилища	Фактические показатели						P <sub>бас сут расч</sub>			
	PP*	P <sub>бас</sub>	P <sub>бас сут</sub>	л, сутки	ΣA-1	ΣA-2	1	2	3	4
Киевское	1543	710	300	236	857	654	336	271	349	275
Кремен-чугское	3200	960	527	183	1777	1748	598	590	666	657
Днепродзержинское	2520	1260	700	180	1400	1400	495	495	539	540
Запорожское	2110	1900	1200	158	1172	1335	430	477	461	507
Каховское	2477	930	440	211	1359	1160	483	427	525	456

## Глава 5

## ЗООПЛАНКТОН

5.1. Продукция зоопланктона  $P_z$   
с единицы площади5.1.1. Оценка  $P_z$  по биомассе  $V_z$ 

М.Б. Иванова (1985) выразила зависимость общей биомассы и продукции зоопланктона (без разбивки на трофические звенья) в виде

$$P_z = (53,7 \pm 11,7) (V_z / \chi)^{1,165},$$

где  $P_z$  и  $V_z$  м<sup>2</sup> в кДж/м<sup>2</sup>·год,  $\chi=4,61$ . Приведем уравнение в обычный вид и в размерность ккал/м<sup>2</sup>, получим

$$P_z = 11,46 V_z^{1,165}. \quad (121)$$

Аналогичный вид придан нами и уравнению Моргана из той же работы

$$P_z = 12,77 V_z^{1,237}. \quad (122)$$

По А.Ф. Алимову (1989) для зоопланктона

$$P_z = 0,323 R_z.$$

Принимая  $P_z=0,18PP^{0,887}$ , как описано ниже, получим величину ассимиляции энергии зоопланктоном  $A_z$  как

$$A_z = 1,323 R_z = 0,7373 PP^{0,887}.$$

Выразив биомассу зоопланктона как  $V_z=0,0282PP^{0,76}$  (см. ниже в тексте) получим  $A_z=47,5B_z^{1,1673}$ , а при  $K_2=0,24$  имеем

$$P_z = 11,4 V_z^{1,167}, \quad (123)$$

что соответствует пересчитанному нами уравнению М.Б. Ивановой. Если принять средний суточный коэффициент  $P/V$  равным по А.Ф. Алимову 0,056, то за 150 суток величина  $P_z$  составит  $8,4V_z$ , за 180 суток –  $10V_z$ , за 210 суток –  $11,8V_z$ .

В таблице 63 для водоемов бывшего СССР приведены фактические величины продукции зоопланктона по А.Ф. Алимову

Таблица 63

Фактическая и расчетная продукция зоопланктона ( $P_z$ , ккал/м<sup>2</sup>·год), оцениваемая по биомассе ( $V_z$ , ккал/м<sup>2</sup>), и величины  $P/V$  в водоемах бывшего СССР

Водоемы	Фактические показатели			$P_{z, \text{расч}}$			
	$P_{z, \text{факт}}$	$P/V$	$V_z$	1	2	3	4
Озера:							
Зеленецкое	3,5	6,4	0,546	5,66	6	5,9	7,45
Круглое	13	12,5	1,04	12	13,4	11	4,8
Кривое	19,6	10,7	1,83	23,2	27	20	26
Б. Харбей	3,7	4,45	0,83	9,22	10	9	1,8
Каракуль	43,8	23	1,9	24,2	28	21	27
Красное	98	17,2	5,7	87	110	62	81
Нарочь	75	18,4	4	57,6	71	44	57
Дривяты	151	12,6	12	207	276	131	170
Мястро	161	16	10	168	220	109	142
Баторин	191	19	10	168	220	109	142
Водохранилища:							
Киевское	357	27	13	227	305	141	185
Рыбинское	84,4	41,4	2,04	26	31	22	29
Иваньковское	28,4	14,8	1,95	25	29	21	28
Угличское	42,8	14,3	3	41	50	33	42,6
Горьковское	80,2	41	1,96	25	29	21	27,8
Куйбышевское	228	30	7,6	122	157	83	108
Саратовское	116,6	31,5	3,7	52,6	64,4	40	52
Волгоградское	153	21	7,3	127	149	80	103
Веселовское	26,6	47	0,57	5,95	6,4	6,2	8,1

(1989) и расчетные оценки продукции зоопланктона  $P_z$ , рассчитанные по биомассе  $B_z$ . Величины  $B_z$  пересчитаны из значений  $P/B$  (Винберг, 1976). Расчетные значения в графах 1–4 таблицы получены по уравнениям: 1)  $P_z = 11,46B_z^{1,165}$ ; 2)  $P_z = 12,77B_z^{1,237}$ ; 3)  $P_z = 10,9B_z$ ; 4)  $P_z = 14,2B_z$ .

Как видно из таблицы 63, для озер расчетные оценки достаточно близки, лучшее приближение к фактическим результатам дает уравнение 1 (Ивановой), а для водохранилищ – уравнение 2 (Моргана), хотя в ряде случаев и оно занижает результаты. Уравнения 3–4 (Алимова) несколько занижают оценку. В ряде водохранилищ скорость оборота биомассы  $P/B$  нередко оказывается выше заложенной в использованные для расчетов уравнения.

### 5.1.2. Оценка продукции зоопланктона $P_z$ по $PP$

Согласно А.Ф. Алимову (1989) суммарная (годовая, сезонная) величина продукции зоопланктона  $P_z$  может быть оценена как

$$P_z = 0,042 PP^{0,887},$$

где параметры в кДж/м<sup>2</sup>-год. Переведа кДж в ккал, получим

$$P_z = 0,0357 PP^{0,887}. \quad (124)$$

В работе М.Б. Ивановой (1985) для описания продукции зоопланктона используются выражения (размерности в кДж/м<sup>2</sup>-год)

$$P_z = 0,042 PP$$

и

$$P_z = 0,106 PP^{0,887}.$$

Перевод кДж в ккал не меняет вида первого уравнения, второе же преобразится в

$$P_z = 0,09 PP^{0,887}. \quad (125)$$

Для 16 озер из данных (Алимов, 1989) нами получено

$$P_z = 0,2444 PP^{0,84}. \quad (125a)$$

В работе (Cole et al., 1988) приводится уравнение

$$P_z = 0,055 A_{\text{эф}}^{1,074}, \quad (126)$$

где  $P_z$  и  $A_{\text{эф}}$  в мг С/м<sup>2</sup>-сутки. Здесь  $A_{\text{эф}}$  представляет эффективную, то есть чистую первичную продукцию, в цитируемой работе принимаемую за 0,64 валовой величины  $PP$ . После перевода  $A_{\text{эф}}$  в валовую суточную первичную продукцию  $\Sigma A$  и при выражении величин  $P_z$  и  $PP$  в ккал/м<sup>2</sup>-год уравнение приобретает вид

$$P_z = 0,0327 PP^{1,074}. \quad (127)$$

Взяв выражение биомассы  $B_z$ , ккал/м<sup>2</sup>, из А.Ф. Алимова (2000) как  $B_z = 0,0808 PP^{0,613}$  и описывая удельную продукцию уравнением  $P/B = 6,4 PP^{0,13}$  получим

$$P_z = 0,52 PP^{0,743}. \quad (127a)$$

В таблице 64 приведены расчетные значения продукции зоопланктона и фактические соотношения  $P_z/PP$  в ряде озер бывшего СССР (фактические данные по Алимову, 1989), для неоднократно упоминаемых водоемов показаны данные разных лет. В графах 1–7 таблицы приведены расчетные значения  $P_z$ , полученные по уравнениям: 1)  $P_z = 0,09PP$ , средняя для озер;

Таблица 64

Фактическая и расчетная продукция зоопланктона  $P_z$  в озерах, оцененная по первичной продукции  $PP$ , величины в  $\text{ккал}/\text{м}^2/\text{год}$

Озера	Фактические показатели			$P_z$ расч.						
	PP	$P_z$	$P_z/PP$	1	2	3	4	5	6	7
Каракуль	7994	400	0,05	719	260	520	508	863	463	413
Нарочь	1579	75	0,047	142	62	124	89	151	118	124
Мясро	1807	161,3	0,09	163	70	140	103	175	133	136
Баторин	1863	192	0,1	167	72	144	106	180	136	139
Нарочь	1252	108	0,086	113	50	100	69	118	98	104
Мясро	2359	134,5	0,057	212	88	176	137	233	166	167
Баторин	2559	281,5	0,11	230	95	190	150	255	178	178
Дривяты	1419	151	0,1	128	56	112	79	135	108	114
Кривое	148	19,6	0,132	13,3	7,6	15,2	7	12	16	21
Круглое	65	13	0,2	5,85	3,65	7,3	2,9	5	8	11,6
Зеленцкое	28	3,5	0,125	2,52	1,73	3,46	1,2	2	4	6,2
Б.Харбей	265	3,7	0,14	23,85	12,7	25,4	13	22	26,5	32,8
Арахлей	942	64	0,068	85	39	78	51	87	77	84
Красные	1255	98	0,078	113	50,4	101	70	118	98	104
Щучье	854	30	0,035	77	36	72	46	78	71	78

2)  $P_z=0,09PP^{0,887}$ , уравнение (125); 3)  $P_z=0,18PP^{0,887}$ , уравнение  $2 \times 2$ ;  
4)  $P_z=0,0327PP^{1,074}$ , уравнение (127); 5)  $P_z=0,0556PP^{1,074}$ , уравнение  $4 \times 1,7$ ; 6)  $P_z=0,2444PP^{0,84}$ , уравнение (125a); 7)  $P_z=0,52PP^{0,743}$ , уравнение (127a).

Как видно из таблицы 64, фактические значения  $P_z/PP$  колеблются в пределах 0,035–0,142 со средней 0,09, а не 0,042, как в работе М.Б. Ивановой. Последняя величина, по-видимому, лучше отражает продукцию ракообразных, а не общую продукцию всего планктона.

Уравнения 2 и 4 таблицы 64 нередко занижают оценку продукции зоопланктона. Для лучшего приближения к средней  $P_z=0,09PP$  в таблице использовано уравнение 3 с поправкой — уравнение 1 умножено на 2, а также уравнение 5, которое представляет уравнение 4, умноженное на 1,7. Уравнение 6 получено для 16 озер при  $r=0,94$ .

Наилучшее приближение к фактическим данным для мезо- и евтрофных озер чаще дают уравнения 5–7 таблицы 64.

Для озер разных трофических типов применительно к принятой в нашей работе шкале трофности оценка  $P_z$  с единицы площади представлена в таблице 65. Здесь расчетные уравнения: 1)  $P_z=0,09PP$ ; 2)  $P_z=0,18PP^{0,887}$ ; 3)  $P_z=0,0327PP^{1,074}$ ; 4)  $P_z=0,0556PP^{1,074}$ ; 5)  $P_z=0,044PP^{1,074}$ ; 6)  $P_z=0,2444PP^{0,84}$ ; 7)  $P_z=0,52PP^{0,743}$ ; 8) диапазон оценок.

Размах диапазона оценок  $P_z$  в таблице 65 с ростом трофности уменьшается. В области мезо-евтрофности все оценки сближаются. Верхний порог ультра- и олиготрофности в таблице имеет максимальные значения в графе 7, минимальные оценки в графе 3.

Привлекает внимание возможность оценок  $P_z$  по другим параметрам потока энергии. Это иллюстрируется таблицей 66, из

Таблица 65

Расчетная продукция зоопланктона озер  $P_z$ , применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов У–Е, оцененная по первичной продукции  $PP$ , величины в  $\text{ккал}/\text{м}^2/\text{год}$

Типы водоемов	PP	$P_z$							
		1	2	3	4	5	6	7	8
У	100	9	10,7	4,6	7,8	6,2	11,7	16	4,6–16
О	260	23,6	25	12,8	21,8	17,3	26	32	12,8–32
М	1000	90	83	54,5	92,6	73,3	81	88	54,5–93
Е	4200	378	295	255	433	343	270	255	255–433

Таблица 66

Взаимосвязи продукции зоопланктона  $P_z$  с другими параметрами потока энергии в экосистемах озер бывшего СССР,  $\text{ккал}/\text{м}^2/\text{год}$

Уравнение	n	a	b	r
$P_z = a PP^b$	16	0,2444	0,84	0,94
$P_z = a A_{\text{вс}}^b$	13	0,1226	0,948	0,886
$P_z = a (A_{\text{вс}} + PP)^b$	13	0,056	0,96	0,94
$P_z = a R_c^b$	13	0,062	1,03	0,92

которой может решаться и обратная задача – оценки указанных характеристик потока энергии по величинам продукции зоопланктона.

В таблице 66 для озер бывшего СССР, изучавшихся по Международной биологической программе, представлены зависимости продукции зоопланктона от первичной продукции, а также от других показателей потока энергии – бактериальной ассимиляции  $A_{\text{bac}}$  (обмен+продукция), суммы  $A_{\text{bac}}+PP$ , суммарного обмена экосистемы в целом  $R_z$ , суммарной биоактивности экосистемы ( $BA=PP+R_z$ ), полученные из исходных данных А.Ф. Алимова (1989).

Можно оценивать сезонную величину  $P_z$  по суточной величине первичной продукции  $\Sigma A$ . При числе суток  $n$  уравнение  $P_z=0,18PP^{0,887}$  приобретет вид

$$P_z = 0,001916 n \Sigma A^{0,887} \quad (128)$$

Здесь  $P_z$  и  $PP$  в ккал/м<sup>2</sup>-год,  $\Sigma A$  в мг С/м<sup>2</sup>-сут. При  $n=150$  суток получим

$$P_z = 0,2874 \Sigma A^{0,887} \quad (129)$$

Соответственно при  $P_z=0,09PP$  имеем

$$P_z = 0,001 n \Sigma A, \quad (130)$$

а при 150 сутках получим

$$P_z = 0,15 \Sigma A. \quad (131)$$

Наконец, для  $P_z=0,244PP^{0,84}$  имеем соответственно

$$P_z = 0,00253 n \Sigma A^{0,84}, \quad (132)$$

$$P_z = 0,38 \Sigma A^{0,84}. \quad (133)$$

С учетом принятых в работе взаимосвязей индикаторов трофического статуса водоемов можно предложить оценку  $P_z$ , ккал/м<sup>2</sup>-год, по трофическим индикаторам согласно нижеприводимым уравнениям, полученным из выражения  $P_z=0,2444 PP^{0,84}$ :

$$P_z = 24,15 \text{ Chl}^{0,52}, \quad (134)$$

$$P_z = 200 S^{-1,13}, \quad (135)$$

$$P_z = 42,8 \text{ BOB}^{0,79}, \quad (136)$$

$$P_z = 6,2 P_{\text{от}}^{0,756}, \quad (137)$$

$$P_z = 101 D_{\text{гип}}^{0,793}, \quad (138)$$

$$P_z = 0,2444 \exp 7,33 - 0,258 O_2, \quad (139)$$

$$P_z = 8,24 (\text{БПК}_5 / \text{м}^2)^{1,06}. \quad (140)$$

В последнем уравнении БПК<sub>5</sub> в расчете с единицы площади выражено в г О<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>.

В таблице 67 приведены оценки  $P_z$  по некоторым водохранилищам. Здесь величины  $PP$  и  $P_z$  в ккал/м<sup>2</sup>-год,  $z$  – средняя глубина, м. Расчетные уравнения: 1)  $P_z=0,06PP$  (средняя для водохранилищ); 2)  $P_z=0,52PP^{0,743}$ , уравнение (127а); 3)  $P_z=0,2444PP^{0,84}$ , уравнение (125а); 4)  $P_z=0,044PP^{1,074}$ , (средняя из уравнений 4, 5 таблицы 64).

Как видно из данных таблицы 67, соотношение  $P_z/PP$  в водоемах этого типа колеблется в более широких пределах, чем в озерах, примерно на порядок, от 0,0165 до 0,16 со средней 0,063, которая в полтора раза ниже, чем в озерах.

В результате оценка  $P_z$  по  $PP$  для водохранилищ оказывается менее надежной. Не улучшает результатов и расчет  $P_z$  по другим показателям потока энергии. Можно полагать, что расчетные

Таблица 67

Средняя глубина  $z$ , первичная продукция РР, фактическая и расчетная продукция зоопланктона  $P_z$  в водохранилищах

Водохранилища	Фактические показатели				$P_z$ , г/м <sup>2</sup> /год			
	$z$	РР	$P_z$ факт.	$P_z$ факт./РР	1	2	3	4
Киевское	4	3248	357	0,11	196	211	217	260
Рыбинское	5,6	527	84,4	0,16	31,6	54	47	37
Иваньковское	3,4	1654	28,4	0,017	99	128	123	126
Угличское	5	828	42,8	0,05	50	76	69	60
Горьковское	5,5	1810	80,2	0,044	109	137	133	139
Куйбышевское	8,9	3062	228	0,074	184	202	207	244
Саратовское	7,3	1531	116,6	0,076	92	121	116	116
Волгоградское	10	1043	153	0,147	62	91	84	77
Цимлянское	8,8	3467	118	0,034	208	221	230	279
Цимлянское	8,8	2895	76	0,027	174	194	198	230
Пролетарское	2,5	1776	29,4	0,0165	106	135	131	136
Веселовское	3,6	1550	26,7	0,017	93,6	122	117	117
Водлозерское	5	445	22,6	0,05	26,7	48	41	31

величины могут скорее отражать потенциальный уровень продуктивности этих водоемов, поскольку, например, в осолоняющихся Пролетарском и Веселовском водохранилищах продукционный потенциал зависит от солености, а на прочих водоемах отражает особенности их водного режима.

## 5.2. Биомасса зоопланктона $V_z$ с единицы площади, ккал/м<sup>2</sup>

Уравнение (121) из работы М.Б. Ивановой (1985) в обратном виде представлено нами как

$$V_z = 0,123 P_z^{0,8584}, \quad (141)$$

где  $P_z$ , ккал/м<sup>2</sup>-год,  $V_z$ , ккал/м<sup>2</sup>, суммарные для всего зоопланктона значения (хищный+мирный). Взятые из той же работы урав-

нение Моргана, скорректированное Ивановой, также представлено нами (размерности те же, что и выше) в общем виде как

$$V_z = 0,12757 P_z^{0,8084}, \quad (142)$$

Нами также использована зависимость (Peters, 1986)

$$V_z = 64 P_{tot}^{0,91},$$

где  $V_z$  в мг сухого веса/м<sup>2</sup>,  $P_{tot}$  в мг/м<sup>3</sup>. При переводе  $V_z$  в ккал/м<sup>2</sup> получим

$$V_z = 0,32 P_{tot}^{0,91}. \quad (143)$$

В соответствии с принятыми для расчетов взаимосвязями уравнение (143) приобретает вид

$$V_z = 0,0066 РР. \quad (144)$$

А.Ф. Алимов (2000) для сырой биомассы в г/м<sup>2</sup> приводит уравнение

$$V_z = 0,099 РР^{0,613},$$

из которого, выражая биомассу в ккал/м<sup>2</sup> при коэффициенте перевода 0,816, получим

$$V_z = 0,0808 РР^{0,613}.$$

В таблице 68 в графах А–Д представлены серии уравнений, использованных для расчетов зависимостей биомасса зоопланктона – первичная продукция. Уравнения А, Б таблицы представляют уравнения Ивановой (строки 1–3) и Моргана (строки

Таблица 68

Расчетные уравнения для оценки продукции  $P$ , биомассы  $B$  и  $P/B$  зоопланктона с единицы площади ( $PP$  и  $P$  в ккал/м<sup>2</sup>-год,  $B$  в ккал/м<sup>2</sup>)

№	А	Б	В	Г	Д
1	$P=11,4B^{1,165}$	$B=0,123P^{0,888}$	$P=0,18PP^{0,887}$	$B=0,028PP^{0,76}$	$P/B=6,4PP^{0,11}$
2	$P=11,4B^{1,165}$	$B=0,123P^{0,888}$	$P=0,244PP^{0,84}$	$B=0,036PP^{0,72}$	$P/B=6,7PP^{0,12}$
3	$P=11,4B^{1,165}$	$B=0,123P^{0,888}$	$P=0,09PP$	$B=0,0156PP^{0,86}$	$P/B=5,8PP^{0,14}$
4	$P=12,8B^{1,237}$	$B=0,127P^{0,808}$	$P=0,18PP^{0,887}$	$B=0,032PP^{0,717}$	$P/B=5,6PP^{0,17}$
5	$P=12,8B^{1,237}$	$B=0,127P^{0,808}$	$P=0,244PP^{0,84}$	$B=0,408PP^{0,68}$	$P/B=6PP^{0,16}$
6	$P=12,77B^{1,237}$	$B=0,127P^{0,808}$	$P=0,09PP$	$B=0,0182PP^{0,81}$	$P/B=4,95PP^{0,19}$

4–6) для оценок зависимостей продукция–биомасса зоопланктона (А) и наоборот (Б). Серия В представляет разные уравнения связи  $P$ – $PP$ , из которых с учетом граф А и Б получены уравнения Г и Д, описывающие связи  $B$ – $PP$  и  $P/B$ – $PP$ .

Из данных таблицы 68 по первичной продукции можно рассчитать величины продукции, биомассы и  $P/B$  зоопланктона. При такой оценке значения  $P/B$ , вытекающие из уравнения Ивановой, составят по типам водоемов соответственно: У – (11,0–11,6), О – (13–13,2), М – (15,2–15,7), Е – (18,2–18,6); при использовании уравнения Моргана – значения несколько выше. Если разделить описания продукции и биомассы, соответственно  $P=0,09PP$  и  $B=0,0066PP$ , получим средние значения  $P/B$  равные 13,6.

Приводимые выше уравнения использованы для расчетов биомассы зоопланктона  $B_z$  по первичной продукции в ряде водоемов бывшего СССР, изучавшихся по Международной биологической программе; результаты оценок сведены в таблице 69. Здесь в таблице фактические значения  $B_z$  рассчитаны по приводимым в литературе фактическим величинам  $P_z$ ,  $P/B$  зоопланктона,  $PP$  (Алимов, 1989; Винберг, 1976; Иванова, 1985). Расчетные величины  $B_z$  получены по уравнениям из графы Г таблицы 68 и другим, приведенным выше. Здесь в таблице 69 фактические величины  $PP$  и  $P_z$ , ккал/м<sup>2</sup>-год,  $B_z$ , ккал/м<sup>2</sup>,  $P/B$  – фактиче-

Таблица 69  
Фактические показатели  $P_z$ ,  $P/B$ ,  $PP$ ,  $B_z$ , расчетные биомассы зоопланктона,  $B_z$ , ккал/м<sup>2</sup>, в водоемах бывшего СССР

Водоемы	Фактические показатели			$B_z$ , ккал/м <sup>2</sup>												
	$P_z$	$P/B$	$PP$	$B_z$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Озера:																
Зеленые	3,5	6,7	28	0,5	0,3	0,2	0,36	0,4	0,3	0,3	0,4	0,3	0,4	0,3	0,62	0,2
Круглые	13	12	65	1	0,7	0,4	1,1	0,7	1,0	0,6	0,7	0,5	1,04	0,5	1,04	0,5
Кривые	19	10	148	1,8	1,2	1	1,5	1,3	1,4	1,2	1,2	1,1	1,72	1,0	1,72	1,0
Б. Харьбей	3,7	4,4	265	0,8	1,95	1,04	0,38	2,0	0,35	1,75	1,8	1,87	2,47	1,65	2,47	1,65
Красное	98	17	1255	5,7	6,4	8,3	6,3	6,3	5,2	5,3	5,2	7,1	6,4	5,8	6,4	5,8
Нарочь	75	18,8	1579	4	7,6	10	5	7,4	4,2	6,3	6,1	8,7	7,4	7	8,7	7,4
Дриятия	151	12,5	1419	12	7	9,4	9,1	6,8	7,3	5,8	5,8	7,9	6,9	6,4	7,9	6,9
Мястро	161	16	1807	10	8,4	12	9,7	8,1	7,7	6,9	6,7	9,7	8	7,8	9,7	8
Батогринь	191	19	1863	10	8,6	12	11	8,3	8,9	7	6,8	10	8,2	8	10	8,2
Водохранилища:																
Киевское	357	27,5	3248	13	13	21	19	12	14	10	10	16	11,5	12	16	11,5
Рыбинское	85	42	527	2	3,3	3,5	5,6	3,4	4,6	2,9	2,9	3,4	3,8	2,9	3,4	3,8
Иваньковское	29	14,5	1654	2	7,9	11	2,2	7,6	1,9	6,5	6,3	9	7,6	7,3	9	7,6
Угличское	43	14	828	3	4,7	5,4	3,1	4,6	2,6	4	3,9	5	5	4,2	5	4,2
Горьковское	80	40	1810	2	8,4	12	5,3	8,1	4,4	6,9	6,7	9,7	8	7,8	9,7	8
Куйбышевское	228	30	3062	7,6	12	20	13	12	10	10	9,6	15	11	12	10	12
Саратовское	117	31,6	1531	3,7	7,4	10	7,3	7,2	6	6,1	6	8,4	7,2	6,8	8,4	7,2
Волгоградское	153	21	1043	7,3	5,5	6,9	9,2	5,5	7,4	4,7	4,6	6,0	5,7	5,0	6,0	5,7
Весселовское	27	45	1550	0,6	7,5	10	2	7,3	1,8	6,2	6,0	8,5	7,3	6,9	8,5	7,3
Плотовское	29	41	1776	0,7	8,3	11	2,2	8	2	6,8	6,6	9,6	7,9	6,6	9,6	7,9

ские значения. В графах 1–10 расчетные значения  $V_z$  получены согласно уравнениям: 1)  $V_z=0,028PP^{0,76}$ ; 2)  $V_z=0,0066PP$ ; 3)  $V_z=0,123P_z^{0,858}$ ; 4)  $V_z=0,0366PP^{0,7}$ ; 5)  $V_z=0,1276P_z^{0,8084}$ ; 6)  $V_z=0,032PP^{0,717}$ ; 7)  $V_z=0,0408PP^{0,68}$ ; 8)  $V_z=0,0156PP^{0,86}$ ; 9)  $V_z=0,0808PP^{0,613}$ ; 10)  $V_z=0,0182PP^{0,8084}$ .

Для озер в таблице 69 описание биомасс зоопланктона использованными уравнениями достаточно сходно с реальной картиной, для водохранилищ в таблице фактические биомассы в силу разных причин оказываются ниже расчетных.

Применительно к шкале трофических типов водоемов в табл. 70 по уравнениям из таблицы 68 (графа Г) и другим оценивается биомасса зоопланктона  $V_z$  по величине PP. В таблице 70 расчетные уравнения: 1)  $V_z=0,0156PP^{0,86}$ ; 2)  $V_z=0,0182PP^{0,81}$ ; 3)  $V_z=0,028PP^{0,76}$ ; 4)  $V_z=0,032PP^{0,717}$ ; 5)  $V_z=0,036PP^{0,72}$ ; 6)  $V_z=0,0408PP^{0,68}$ ; 7)  $V_z=0,0066PP$ ; 8)  $V_z=0,0808PP^{0,613}$ ; 9) данные И.Н. Андрониковой (1996), где приведены средние величины по разным трофическим типам озер, безотносительно к их первичной продукции.

Таблица 70

Первичная продукция PP, ккал/м<sup>2</sup>·год, и расчетные биомассы зоопланктона  $V_z$ , ккал/м<sup>2</sup> применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов

Показатели	Типы водоемов			
	У	О	М	Е
PP	100	260	1000	4200
$V_z$ , рассчитанные по уравнениям:				
1	0,81	1,84	5,85	20
2	0,75	1,63	4,84	15,45
3	1,0	1,94	5,4	16
4	0,87	1,72	4,53	12,7
5	1,0	2	5,3	14,9
6	0,93	1,8	4,47	11,8
7	0,66	1,7	6,6	27,7
8	1,4	2,5	5,6	13,4
9	–	3,06	7,44	8,2

Практически оценки биомассы зоопланктона в таблице 70 по разным уравнениям близки, сильно отклоняется в области евтрофности в сторону более высоких значений уравнение 7 таблицы, а в сторону более низких величин – данные И.Н. Андрониковой (строка 9).

Ниже в таблице 71  $V_z$  оценивается по разным индикаторам трофности.

Таблица 71

Параметры а, b уравнений  $y = aX^b$  для расчета y (биомассы зоопланктона,  $V_z$ , ккал/м<sup>2</sup>) по некоторым индикаторам трофности водоемов (X)

Параметр X, размерность	a	b
PP, ккал/м <sup>2</sup> ·год	0,03672	0,72
S, м	11,5	-0,968
Chl, мг/м <sup>3</sup>	1,886	0,4464
ВОВ, мг/л	3,08	0,6778
$P_{tot}$ , мг/м <sup>3</sup>	0,59	0,648
$D_{lim}$ , г O/м <sup>2</sup> ·сут	6,45	0,68
БПК <sub>5</sub> /м <sup>2</sup> , ккал/м <sup>2</sup>	0,24	0,907
БПК <sub>5</sub> /м <sup>2</sup> , г O/м <sup>2</sup>	6,45	0,68

### 5.3. Продукция зоопланктона в единице объема, ккал/м<sup>3</sup>

Э.А. Шушкиной (1966) предлагалось уравнение для оценки месячной продукции зоопланктона по его биомассе (величины в г/м<sup>3</sup>)

$$P_{z, \text{мес}} = 2,34 V_z^{1,62}$$

Для сезона вегетации продолжительностью T=5 мес. получим

$$P_z = 11,7 V_z^{1,62}, \quad (145)$$

при размерности в ккал и калорийности 1 г сырого веса в 0,75 ккал

$$P_z = 14 B_z^{1,62} \quad (146)$$

В таблице 72 для ряда водоемов бывшего СССР представлены оценки  $P_z$  в единице объема, полученные по биомассе разными способами. Фактические значения в таблице взяты из уже упоминавшихся работ; для неоднократно упоминаемых водоемов приведены данные разных лет. За фактические значения  $P_z$  в единице объема принята продукция с единицы площади, деленная на среднюю глубину  $z$ , а делением ее на  $P/V$  получены биомассы, принятые за  $B_z$  факт. Для расчетных оценок  $P_z$  в единице объема по значениям биомасс, принятых за фактические, использованы как постоянные во всем диапазоне трофности величины  $P/V$  так и различные комбинации уравнений. Расчетные уравнения в таблице 72: 1)  $P_z=10,9B_z$ ; 2)  $P_z=14B_z^{1,62}$ ; 3)  $P_z=0,5(P1+P2)=5,45B_z+7B_z^{1,62}$ ; 4)  $P_z=14,2B_z$ ; 5)  $P_z=8,4B_z$ ; 6)  $P_z=0,5(P2+P5)=4,2B_z+7B_z^{1,62}$ ; 7)  $P_z=0,5(P2+P4)=7,1B_z+7B_z^{1,62}$ ; 8)  $P_z=0,5(P3+P4)=9,8B_z+3,5B_z^{1,62}$ ; 9)  $P_z=0,5(P3+P8)=7,625B_z+5,25B_z^{1,62}$ ; 10) взяты средние значения  $P/V$ , для озер равные 16, для водохранилищ – 26.

Как явствует из таблицы 72, для озер наиболее отклоняются расчетные оценки 1 и 5, остальные оценки весьма схожи, в порядке убывания предпочтительности – 8, 3, 10, 6, 7.

Сильно занижается оценка  $P_z$  в озере Каракуль, имеющем макрофитный тип продуцирования. Для водохранилищ более пригодна оценка 10, но и она в ряде случаев, как уже говорилось, недооценивает  $P_z$  ввиду более высоких значений  $P/V$  в этих водоемах.

Те же расчетные уравнения 1–9 что и в таблице 72 использованы в таблице 73 применительно к оценке величин  $P_z$  для шкалы трофности отдельных трофических типов водоемов. Большинство уравнений таблицы даст близкие результаты.

Таблица 72

Фактические величины  $P/V$ ,  $P_z$ ,  $B_z$  и расчетная продукция зоопланктона  $P_z$  расч., ккал/м<sup>3</sup>год, в водоемах бывшего СССР, оцениваемая по биомассе  $B_z$ , ккал/м<sup>3</sup>

Водоемы	P/V	P <sub>z</sub>	B <sub>z</sub>	P <sub>z</sub> расч.									
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Озера:</b>													
Каракуль	23	31	1,4	15	23	19	19	11	17	21	19	19	22
На Нарочь	18	8,3	0,4	4,9	3,8	4,3	6,4	3,8	3,8	5,1	5,4	4,9	7,3
Мястро	16	30	1,9	20	39	29	26	15	27	32	28	29	30
Баторин	19	64	3,3	36	99	68	48	28	64	74	58	63	55
Нарочь	18	12	0,6	7	7	7	9,3	5,5	6,3	8,1	8,2	7,8	10
Мястро	16	25	1,5	17	29	23	22	13	21	25	22	22	25
Дривяты	19	29	1,5	16	27	21	21	12	20	24	21	21	24
Кривос	11	1,8	0,2	1,8	0,8	1,3	2,3	1,4	1,1	1,5	1,8	1,5	2,7
Круглос	13	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2
Зеленое	6,4	0,4	0,1	0,7	0,2	0,4	0,9	0,5	0,3	0,5	0,6	0,5	1
Красное	17	15	0,8	9,4	11	10	12	7,2	9,1	11	11	11	14
<b>Водохранилища:</b>													
Киевское	26	89	3,3	36	99	68	47	28	64	82	57	63	87
Рыбинское	41	15	0,4	4	2,7	3,3	5,1	3	2,9	2,8	4,2	3,8	9,5
Иваньковское	14	8,3	0,5	6,3	5,8	6,0	8,2	4,8	5,3	5,5	7,1	6,6	15
Угличское	14	14	8,5	6,5	6,1	6,3	8,5	5	2,8	4,4	7,4	6,8	15
Рыбинское	25	15	0,6	6,5	6,1	6,3	8,5	5	2,8	4,4	7,4	6,8	15
Горьковское	17	14	0,85	9,2	10	10	12	7	8,9	9,8	11	10	22
Куйбышевское	44	25	0,5	6,3	5,9	6	8,3	4,9	5,4	5,6	7,1	8	8
Саратовское	31	16	0,5	5,7	4,9	5,2	7,4	4,4	4,6	4,7	6,3	5,8	13
Волгоградское	21	15	0,7	8	8,4	8,2	10	6,1	7,3	7,8	9,3	8,8	19

В таблице 74 рассмотрена продукция зоопланктона в единице объема применительно к шкале трофических типов водоемов, (расчетные уравнения те же, что и в таблицах 72, 73). Здесь показан диапазон, в котором колеблются оценки по разным уравнениям из табл. 72, медиана и средняя, а также оценки  $P_z$  по уравнениям 3, 8 и 9 из таблиц 72, 73, (все величины – для верхнего порога каждого трофического типа). Последние три оценки приближаются к средней величине для отдельных типов трофности.

Таблица 73

Первичная продукция РР, биомасса В, и расчетная продукция зоопланктона  $P_z$  применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

Показатели	Типы водоемов			
	У	О	М	Е
РР, ккал/м <sup>2</sup> ·год	100	260	1000	4200
$V_z$ , ккал/м <sup>3</sup>	0,296	0,6	1,67	4,61
$P_z$ , ккал/м <sup>3</sup> ·год, рассчитанные по уравнениям:				
1	3,2	6,54	18	50
2	1,96	6,15	32	167
3	2,9	6,9	25	109
4	4,2	8,5	23,7	65
5	2,5	5	14	39
6	2,1	5,5	23	102
7	3	7,3	27,8	116
8	3,4	7,4	24,5	87
9	3,15	7,15	24,75	98

Таблица 74

Первичная продукция РР и продукция зоопланктона  $P_z$  (диапазон оценок, медиана, средняя и наиболее предпочтительные оценки применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов У–Е)

Показатели	Типы водоемов			
	У	О	М	Е
РР, ккал/м <sup>2</sup> ·год	100	260	1000	4200
$P_z$ , ккал/м <sup>3</sup> ·год:				
Диапазон $P_z$	1,96–4,3	5,5–8,5	14–32	39–167
Медиана $P_z$	2,68	7	23	103
Средняя $P_z$	2,9	6,65	23,6	92,4
$P_z$ по уравнению 3, табл. 72	2,9	6,9	25	109
$P_z$ по уравнению 8, табл. 72	3,4	7,4	24,5	87
$P_z$ по уравнению 9, табл. 72	3,15	7,15	24,75	98

Разные оценки  $P_z$  в единице объема по первичной продукции в таблице 74 дают близкие величины, наилучшая оценка  $P_z$  согласно уравнения 8 из таблицы 72 может быть также описана как

$$P_z = 0,06 PP^{0,871} \quad (146a)$$

Для расчета  $P_z$  в единице объема может быть использовано также описание биомассы ккал/м<sup>3</sup> согласно сводке Петерса (Peters, 1986) как

$$V_z = 0,19 P_{tot}^{0,64}$$

Это уравнение с учетом принятых взаимосвязей параметров трофности приведено к виду

$$V_z = 0,0123 PP^{0,71} \quad (147)$$

При  $P/V=8,4$  и  $P/V=16$  для всего диапазона получим  $P_z$  в ккал/м<sup>3</sup>·год соответственно:

$$P_z = 0,1 PP^{0,71} \quad (148)$$

$$P_z = 0,197 PP^{0,71} \quad (148a)$$

Если воспользоваться последней оценкой, то можно получить значения продукции по сравниваемым типам трофности – соответственно 5,2–10,2–26,5–73,6, то есть величины, весьма близкие к оценке  $P_z$  по уравнению 8 таблицы 74.

Хорошие результаты для озер дает расчет объемных величин  $P_z$  пересчетом значений  $P_z$  с единицы площади (делением на среднюю глубину) по нижеприводимым уравнениям –  $P_z$  в ккал/м<sup>3</sup>·год, РР в ккал/м<sup>2</sup>·год:

$$P_z = 0,09 PP z^{-1},$$

$$P_z = 0,18 PP^{0,887} z^{-1},$$

$$P_z = 0,04415 PP^{1,074} z^{-1},$$

$$P_z = 0,244 PP^{0,834} z^{-1}.$$

Пригодность соответствующих оценок  $P_z$  с единицы площади по использованным уравнениям уже обсуждалась выше.

#### 5.4. P/V зоопланктона в расчете с единицы объема

В таблице 75 для ряда водоемов бывшего СССР (для неоднократно упоминаемых – данные разных лет) рассчитаны значения P/V в графах 1 и 2 по величинам  $P_z$  и  $V_z$  в единице объе-

Таблица 75

Фактические и расчетные величины P/V зоопланктона в водоемах бывшего СССР, оцененные по показателям таблицы (PP в ккал/м<sup>2</sup>·год,

Водоемы	z	V, в ккал/м <sup>3</sup>			P/V			
		PP	V <sub>z</sub>	P/V <sub>факт</sub>	P/V <sub>расч</sub>			
					1	2	3	4
<b>Озера:</b>								
Каркуль	1,4	7994	1,3	23	14	14	70	20,5
Нарочь	9	1579	0,45	18	9,7	12	6,8	15,8
Мястро	5,4	1807	1,86	16	15,7	15	11,8	16
Баторин	3	1863	3,36	19	20	17	21,4	16
Нарочь	9	1252	0,65	18	9	12,5	6,4	15,2
Мястро	5,4	2359	1,56	16	14,6	14,4	12,8	16,9
Баторин	3	2559	4,9	19	24	19,2	23,5	17,1
Дривяты	5,2	1419	1,5	19	14,5	14,3	11,4	15,5
Кривое	11	148	0,166	11	7,75	11	2,8	10,8
Круглое	71	65	0,014	13	6	12	0,34	9,5
Зеленое	8,5	28	0,062	7	6,7	10,5	2,2	8,3
Красное	6,6	1255	0,866	17	11,7	13	8,7	15,2
Средняя	–	–	–	16,3	12,8	13,75	16,1	14,7
<b>Водохранилища:</b>								
Киевское	4	3248	3,35	26	20,3	17,2	18,8	17,8
Рыбинское	5,6	527	0,365	41	9,2	11,7	8	13,3
Иваньковское	3,4	1654	0,58	14	10,5	12,3	18	15,9
Угличское	5	828	0,6	14	10,5	12,3	10	14,3
Рыбинское	5,6	397	0,6	25	10,5	12,3	7,4	12,6
Горьковское	5,5	1910	0,85	17	11,8	13	11,6	16,3
Куйбышевское	8,9	3062	0,58	44	10,5	12,3	8,3	17,6
Саратовское	7,3	1531	0,52	31	10	12	8	15,8
Волгоградское	10	1043	0,73	21	11,2	12,7	5,4	14,8
Средняя	–	–	–	26	11,6	12,9	10,6	13,4

ма, а в графах 3 и 4 по значениям PP. В графах 1 и 2 для оценки  $P_z$  использованы уравнения 3 и 8 из таблицы 72, а биомассы  $V_z$  – фактические из таблицы 75. В графе 3 использовано уравнение, полученное в результате деления зависимости  $P_z=0,09PP/z$  на выражение  $V_z=0,0123PP^{0,71}v$ , а в графе 4 – как результат деления уравнения (146а) на уравнение (147). Средняя фактическая величина P/V для озер в таблице 75 равна 16, для водохранилищ – 26. Здесь PP, ккал/м<sup>2</sup>·год,  $V_{z\text{ факт}}$ , ккал/м<sup>3</sup>. Расчетные уравнения: 1)  $P/V=5,45+7V^{0,62}$ ; 2)  $P/V=9,8+3,5V^{0,62}$ ; 3)  $P/V=7,3PP^{0,29}z^{-1}$ ; 4)  $P/V=4,87PP^{0,16}$ .

Уравнение 3 таблицы 75 завышает P/V в макрофитном озере Карасук и занижает в глубоком олиготрофном озере Круглое. Для озер более удачным выглядит приближение, описываемое уравнением 4; для водохранилищ расчетные величины чаще оказываются ниже фактических.

В таблице 76 сходные сравнительные оценки P/V зоопланктона для шкалы трофности можно получить из данных о величинах  $P_z$  и  $V_z$  в единице объема. Значения  $P_z$  описаны из связи  $P_z-V_z$  по уравнениям из таблицы 68, упоминавшимся выше. Делением  $P_z$  на величины  $V_z$  в таблице 76 получены значения P/V (графы 1–4). Уравнение 5 взято из предыдущей таблицы. Здесь в таблице 76: PP в ккал/м<sup>2</sup>·год,  $V_z$  в ккал/м<sup>3</sup>. В графах 1–3 использованы расчеты величин  $P_z$  из таблиц 72 и 73 по уравне-

Таблица 76

Первичная продукция PP, ккал/м<sup>2</sup>·год, биомасса  $V_z$ , ккал/м<sup>3</sup>, значения P/V зоопланктона, рассчитанные для верхнего порога отдельных трофических типов водоемов (У–Е) по величинам  $P_z$  и  $V_z$  в единице объема

Типы водоемов	PP	$V_z$	P/V				
			1	2	3	4	5
У	100	0,296	9,8	11,5	10,6	16/26	10
О	260	0,6	11,5	12,3	11,9	16/26	11,8
М	1000	1,67	15	14,7	14,8	16/26	14,7
Е	4200	4,61	23,6	18,8	21,2	16/26	18,5

ниям 3, 8, 9, которые делятся на значения биомасс из таблицы 76: 1)  $P/V=P_z$  по уравнению 3/V; 2)  $P/V=P_z$  по уравнению 8/V; 3)  $P/V=P_z$  по уравнению 9/V; 4) показаны средние значения  $P/V$  для озер 16, для водохранилищ 26; 5)  $P/V=4,87PP^{0,16}$ . Можно отметить, то для озер приводимые оценки  $P/V$  в таблице 76 имеют небольшие различия. Сравнение оценок  $P/V$ , полученных с площадных и объемных оценок  $P_z$  и  $V_z$  также показывает их близость. Можно полагать, что принятие переменных значений  $P/V$  для зоопланктона позволяет лучше описать ситуацию, чем использование постоянных величин  $P/V$  во всем диапазоне трофности. Для водохранилищ часто наши расчетные значения  $P/V$  в таблице оказываются намного ниже приведенных в литературе фактических значений.

### 5.5. Биомасса зоопланктона $V_z$ в единице объема

В таблице 77 приведены расчеты возможной биомассы зоопланктона  $V_z$ , в  $г/м^3$  в водоемах разных трофических типов. Здесь числитель – верхний порог значений, знаменатель – медиана. В графе 1 приведены биомассы фильтраторов зоопланктона по Б.Л. Гутельмахеру (1985), а в графе 2 – суммарная биомасса с

Таблица 77

Первичная продукция  $PP$ ,  $ккал/м^3 \cdot год$ , и биомасса зоопланктона  $V_z$ ,  $г/м^3$ , в водоемах разных трофических типов

Типы водоемов	PP	$V_z$		
		1	2	3
У	100	0,2/-	0,22/-	-
О	260	1,0/0,6	1,1/0,66	-/0,72
М	1000	2/1,5	2,2/1,65	-/1,76
Е	4200	6/4	6,5/4,35	-/5,76

Числитель – верхний порог величин, знаменатель – медиана.

учетом хищного зоопланктона, доля которого принята нами за 0,1 биомассы фильтраторов. Графа 3 характеризует средние величины  $V_z$  для разных трофических типов водоемов, приведенные Э.А. Шушкиной (1966).

Для оценок  $V_z$  в единице объема предлагались разные зависимости. В сводке (Peters, 1986)

$$V_z = 38 P_{tot}^{0,64},$$

где  $V_z$  – сухая масса зоопланктона,  $мг/м^3$ ,  $P_{tot}$ ,  $мг/м^3$ . При биомассе в  $ккал/м^3$

$$V_z = 0,19 P_{tot}^{0,64}. \quad (149)$$

В другой работе (Pace, 1984) уравнение имеет вид

$$V_z = 83,18 Chl^{0,55},$$

где  $V_z$  в сухой массе,  $мг/м^3$ . При  $V_z$  в  $ккал/м^3$  имеем

$$V_z = 0,416 Chl^{0,55}. \quad (150)$$

Для озер Канады (Mc Cauley, 1981) приводится зависимость

$$V_z = 64,1 V_p^{0,511},$$

где  $V_z$ , среднегодовая,  $мг/м^3$ . При переводе  $V_z$  в  $ккал/м^3$ , выражая  $V_p$  через хлорофилл и используя соотношение  $Chl/V_p = 0,25\%$ , получим

$$V_z = 0,806 Chl^{0,511}. \quad (151)$$

Для 149 озер США и Европы (Hanson, Peters, 1984) приводится уравнение

$$V_z = 22,94 V_p^{0,529}.$$

Принимая соотношение  $V_p = 500 Chl$  получим  $V_z$ , в  $ккал/м^3$

$$V_z = 0,46 \text{ Chl}^{0,529} \quad (152)$$

Сравнение показателей трофности вод мирового океана по данным монографии "Биологические ресурсы океана" (1985) позволяет получить выражение

$$V_z = 23 V_p^{0,53},$$

где биомассы в  $\text{мг}/\text{м}^3$ . Переведя  $V_z$  в  $\text{ккал}/\text{м}^3$  и при  $V_p = 500 \text{ Chl}$  имеем

$$V_z = 0,465 \text{ Chl}^{0,53} \quad (153)$$

В таблице 78 представлена оценка биомассы зоопланктона в единице объема применительно к отдельным трофическим типам водоемов по значениям PP, Chl и  $P_{\text{tot}}$ .

Здесь в таблице 78 PP в  $\text{ккал}/\text{м}^2\text{-год}$ , Chl и  $P_{\text{tot}}$  в  $\text{мг}/\text{м}^3$ . В графах 1–6 приведены биомассы зоопланктона: 1) данные графы 2 таблицы 77; 2) рассчитано по уравнению (149); 3) рассчитано по уравнению (150); 4) данные Шушкиной, 1966; 5) рассчитано по уравнению (151); 6) рассчитано по уравнению (153). Как видно из таблицы 78, сходимость разных оценок хорошая.

В таблице 79 приведены параметры уравнений для оценки величины  $V_z$  по разным индикаторам трофности. Уравнения в

Таблица 78

Показатели трофности и биомасса зоопланктона  $V_z$ ,  $\text{ккал}/\text{м}^3$ , применительно к верхнему порогу разных трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	Показатели			$V_z$ , источники данных					
	PP	TP	Chl	1	2	3	4	5	6
У	100	2	0,26	0,165	0,296	0,198	-	0,4	0,226
О	260	6	1	0,825	0,6	0,416	0,54	0,8	0,46
М	1000	30	10	1,65	1,67	1,48	1,4	2,61	1,56
Е	4200	146	100	4,825	4,61	5,23	3,68	8,48	5,26

Таблица 79

Параметры а, б уравнений  $y = a X^b$  для расчета  $y$  (биомассы зоопланктона  $V_z$ ,  $\text{ккал}/\text{м}^3$ ) по разным индикаторам трофности (X)

X, размерность	a	b
$P_{\text{tot}}$ , $\text{мг}/\text{м}^3$	0,19	0,64
PP, $\text{ккал}/\text{м}^2\text{-год}$	0,0123	0,71
Chl, $\text{мг}/\text{м}^3$	0,6	0,442
S, м	4	-0,992
ВОВ, $\text{мг}/\text{л}$	0,968	0,666
$D_{\text{lim}}$ , $\text{г O}/\text{м}^2\text{-сут}$	2,04	0,71
БПК $\text{г}/\text{м}^2$ , $\text{ккал}/\text{м}^2$	0,08	0,896
БПК $\text{г}/\text{м}^2$ , $\text{г O}/\text{м}^2$	0,24	0,896

таблице получены пересчетами из уравнения связи (149): биомасса зоопланктона – общий фосфор,  $V_z = 0,19 P_{\text{tot}}^{0,64}$ .

В таблице 80 для шкалы трофических типов водоемов сравниваются величины биомасс зоопланктона, приводимые для разных типов водоемов отдельными авторами согласно сводке С.П. Китаева (1984), а также оценки биомасс  $V_z$ , полученные согласно описанным выше в работе уравнениям. Все биомассы в таблице выражены нами в  $\text{г}/\text{м}^3$  сырой массы, для чего полу-

Таблица 80

Биомасса зоопланктона ( $V_z$ ,  $\text{г}/\text{м}^3$  сырой массы) по разным оценкам (1–10), применительно к верхнему порогу трофических типов водоемов (У–Е)

№№ источников оценок $V_z$	Типы водоемов			
	У	О	М	Е
1	0,5	1	10,0	50
2	0,5	1	4	16
3	-	1	2	6
4	-	1	3	5
5	-	0,5	0,9	3,5
6	0,2	1	2	5,9
7	0,36	0,73	1,8	5,6
8	0,24	0,5	1,8	6,4
9	-	0,66	1,7	4,5
10	0,26	0,56	1,9	6,44

ченные из уравнений величины в ккал умножены на 1,225. Здесь в таблице 80: величины  $V_z$  в строках 1–5 взяты из Китаева (1984), в том числе: 1) по Жукинскому; 2) по Китаеву; 3) по Андреяшкину и др.; 4) по Мухачеву; 5) по Филимоновой; 6) наша оценка (из таблиц 77, 78); 7) оценка по фосфору, согласно Петерсу как  $V_z = 0,253 P_{tot}^{0,64}$ ; 8) оценка по хлорофиллу (Расе, 1984):  $V_z = 0,553 Chl^{0,55}$ ; 9) оценка из данных Шушкиной (1966); 10) согласно уравнению  $V_z = 0,465 Chl^{0,53}$ . Используются те же величины показателей трофности, что и в таблице 78.

Как видно из таблицы 80, строки 1–2 дают более широкий размах оценок водоемов мезотрофного и евтрофного типов, возможно, за счет большего диапазона географических зон, в то время как в последующих строках 3–5 классы водоемов скорее всего ограничиваются зонами тайги и смешанных лесов. В строках 3–10 оценки между собой очень близки. В строке 6 приведена наша оценка биомассы, полученная из биомассы фильтраторов по Гутельмахеру с учетом поправки на долю хищников. При большой доле коловраток в зоопланктоне эта величина может быть существенно выше. Следующие строки представляют оценки биомассы по фосфору (строка 7), по хлорофиллу (строки 8 и 10), строка 9 содержит оценку по Шушкиной.

К оценкам биомасс зоопланктона в единице объема по величине  $PP$ , ккал/м<sup>3</sup>·год, можно прийти из данных о продукции зоопланктона с единицы площади, ккал/м<sup>2</sup>·год, средней глубине водоема, величине  $P/V$ . Выражая  $P_z$  в ккал/м<sup>3</sup> как  $P_z = 0,09 PPz^{-1}$  и взяв для озер бывшего СССР из таблицы 75 средние значения  $P/V = 16,3$  получим (здесь величины  $V_z$  в ккал/м<sup>3</sup>,  $PP$  в ккал/м<sup>2</sup>·год)

$$V_z = 0,0055 PP z^{-1}, \quad (155)$$

Для водохранилищ при  $P_z = 0,06 PPz^{-1}$  и  $P/V = 26$  получим

$$V_z = 0,0023 PP z^{-1}, \quad (156)$$

Аналогично, взяв для озер и водохранилищ уравнение  $Pz = 0,2444 PP^{0,84} z^{-1}$  при тех же значениях  $P/V$  получим для озер и водохранилищ соответственно

$$V_z = 0,015 PP^{0,84} z^{-1}, \quad (157)$$

$$V_z = 0,0094 PP^{0,84} z^{-1}. \quad (158)$$

## Глава 6

# ЗООБЕНТОС

### 6.1. Калорийность зообентоса

Калорийность зообентоса меняется в зависимости от его состава и содержания органического вещества ОВ в тканях. По Е.А. Яблонской и В.Ф. Осадчих (1973) калорийность сырого вещества составляет для хирономид 0,847, червей 1,0, донных ракообразных (корофиид и гаммарид) 0,695, моллюсков с раковинной 0,275 ккал/г сырого вещества. Принимая сухой вес за 15% от сырого получим следующие величины калорийности согласно сводке А.Ф. Алимова (1989): планктон и бентос, умеренные широты – 0,837, зообентос – 0,894, усредненная величина для водных беспозвоночных – 0,816 ккал/г сырого вещества.

Последняя величина калорийности использована нами ниже для пересчетов с сырого вещества на калории. Соответственно, при обратном переводе с ккал на сырой вес переводной коэффициент составит 1,225.

### 6.2. Продукция зообентоса

В водоемах бывшего СССР, изучавшихся по Международной биологической программе, А.Ф. Алимов (1989) выделял две группы водоемов, различных по характеру связи продукции бентоса  $P_b$  и первичной продукции РР (величины в кДж/м<sup>2</sup>-год). Пер-

вая группа включает в основном озера и некоторые водохранилища; зависимость имеет вид

$$P_b = (0,131 \pm 0,1) PP^{0,575 \pm 0,163} \quad (159)$$

Для этой группы водоемов исходное уравнение (159) преобразовано нами в ряд уравнений (табл.81).

Таблица 81

Уравнения связи  $P_b = a PP^b$   
(продукция бентоса  $P_b$  – первичная продукция РР) в разной размерности

кДж/м <sup>2</sup> -год	ккал/м <sup>2</sup> -год
$P_b = 0,131 PP^{0,575}$	$P_b = 0,0713 PP^{0,575}$
$P_b = 0,231 PP^{0,575}$	$P_b = 0,1256 PP^{0,575}$
$P_b = 0,131 PP^{0,738}$	$P_b = 0,09 PP^{0,738}$
$P_b = 0,231 PP^{0,738}$	$P_b = 0,1587 PP^{0,738}$
Средняя из 4 уравнений	$P_b = 0,05 PP^{0,575} + 0,062 PP^{0,738}$

Вторая группа водоемов (в основном водохранилища и отдельные озера) характеризуется А.Ф. Алимовым зависимостью (размерность – кДж).

$$P_b = 0,08 PP \quad (160)$$

При переводе величин в ккал уравнение для второй группы водоемов не меняется.

Дополнительно для расчетов ниже нами использован также ряд других уравнений.

Для озер нами чисто эмпирически использована дающая неплохое описание оценка

$$P_b = (0,08 PP)^{0,5}$$

Из сводки (Peters, 1986) взято уравнение

$$B_b = 0,81 P_{\text{ит}}^{0,71}$$

где  $V_b$  – г/м<sup>2</sup> сырого вещества. При переводе биомассы в ккал/м<sup>2</sup> получим

$$V_b = 0,661 P_{\text{tot}}^{0,71} \quad (161)$$

Используя принятые в работе для пересчетов связи индикаторов трофности, получим

$$V_b = 0,032 PP^{0,7888} \quad (162)$$

где  $V_b$  – ккал/м<sup>2</sup>, PP – ккал/м<sup>2</sup>·год. Взяв для зообентоса усредненную во всем диапазоне трофности сезонную величину коэффициента  $P/V=2,2$  (Алимов, 1989), получим оценку продукции бентоса как

$$P_b = 0,07 PP^{0,7888} \quad (163)$$

то есть выражение, близкое к использованному в таблице 81

$$P_b = 0,09 PP^{0,738} \quad (164)$$

Для сравнительных оценок по озерам нами также применено выражение

$$P_b = (0,08 PP)^{0,5} \quad (165)$$

Из работы А.Ф. Алимова (2000) для озер также взяты уравнения  $V_b=0,7PP^{0,3}$ , где бентос в г/м<sup>2</sup> и  $P/V=0,065PP^{0,573}$ , откуда при коэффициенте перевода 0,816 получим в ккал/м<sup>2</sup>

$$P_b = 0,0372 PP^{0,873} \quad (165a)$$

При том же описании биомассы и взяв  $P/V=2,2$  имеем

$$P_b = 1,254 PP^{0,3} \quad (165b)$$

Для озер бывшего СССР (для неоднократно упоминаемых – данные разных лет) в таблице 82 представлены расчетные оценки продукции бентоса  $P_b$  по некоторым из упомянутых урав-

Таблица 82

Первичная продукция PP и продукция зообентоса, (фактическая,  $P_{b \text{ факт.}}$ , и расчетная,  $P_{b \text{ расч.}}$ , в озерах бывшего СССР, ккал/м<sup>2</sup>·год

Озера	PP	$P_{b \text{ факт.}}$	$P_{b \text{ расч.}}$					
			1	2	3	4	5	6
Каракуль	7994	26	25,3	56	83,4	68	18,5	95
Нарочь	1579	13	11,2	17,6	23,5	20,6	11,2	23
Мястро	1807	4	12	19,4	26	22,8	11,8	26
Баторин	1863	12,9	12,2	19,8	26,9	23,3	12	26,6
Нарочь	1252	17	10	15	19,5	17,3	10,7	18,8
Мястро	2359	28,5	13,7	24,2	32,2	27,7	12,8	32,7
Баторин	2559	15,3	14,3	24,5	34,3	29,5	12,8	35
Дривяты	1419	13,5	10,6	16,6	21,5	19	11	21
Кривое	148	2,3	3,4	3,3	3,6	3,6	5,6	2,9
Круглое	65	5,2	2,2	1,9	1,9	1,96	4,4	1,42
Зелененкое	28	2,5	1,5	1,06	0,97	1,05	3,4	0,68
Б.Харбей	265	3,5	4,6	5	5,74	5,5	6,7	4,8
Арахлей	942	4,9	8,66	12,2	15,6	14	9,8	14,6
Красное	1255	20,4	10	15	19,6	17,4	10,7	18,8
Щучье	856	35,2	8,25	11,2	14,5	13	9,5	13,5
Щучье	854	32,2	8,25	11,2	14,5	13	9,5	13,4
Чеденярин	1565	13,2	11	17,5	23,3	20,5	11,4	22,8
Ногон-Нур	641	26	7,1	9,3	11,5	10,6	8,7	10,5
Дурген-Нур	560	4,5	6,7	8,7	10,4	9,6	8,4	9,3

нений в сопоставлении с фактическими данными о PP и  $P_b$  из А.Ф. Алимова (1989). Расчетные уравнения: 1)  $P_b=0,08PP^{0,5}$ , уравнение (165); 2)  $P_b=0,05PP^{0,575}+0,062PP^{0,738}$ , уравнение 5 из таблицы 81; 3)  $P_b=0,07PP^{0,7888}$ , уравнение (163); 4)  $P_b=0,09PP^{0,738}$ , уравнение 3 из таблицы 81; 5)  $P_b=1,254PP^{0,3}$ , уравнение (165b); 6)  $P_b=0,0372PP^{0,873}$ , уравнение (165a). Здесь в таблице 82 PP в ккал/м<sup>2</sup>·год.

Ближе к фактическим данным в таблице 82 оказываются уравнения 1, 2 и 5. Завышение оценок в озере Каракуль можно объяснить преобладанием макрофитного типа продуцирования.

В водохранилищах упомянутые в вышеприведенной таблице уравнения не работают и оценка для этой группы водоемов

Таблица 83

Первичная продукция РР и продукция зообентоса  
(фактическая,  $P_{b \text{ факт.}}$ , и расчетная,  $P_{b \text{ расч.}}$ )  
в ряде водохранилищ бывшего СССР, ккал/м<sup>2</sup>·год

Водохранилища	РР	$P_{b \text{ факт.}}$	$P_{b \text{ расч.}}/PP$	$P_{b \text{ расч.}}$
Киевское	3248	174	0,054	260
Рыбинское	527	5,3	0,01	42
Иваньковское	1654	19	0,01	132
Угличское	828	96	0,11	66
Рыбинское	398	54,6	0,137	31,8
Горьковское	1810	73	0,04	145
Куйбышевское	3062	262	0,086	245
Саратовское	1531	310	0,2	122
Волгоградское	1043	129	0,123	83
Цимлянское	3467	235	0,068	277
Цимлянское	2845	238	0,082	232
Пролетарское	1776	30	0,017	142
Веселовское	1550	124	0,07	124
Водлозеро	445	35,6	0,08	35,6

приведена в таблице 83. Здесь расчетная продукция зообентоса оценена как  $P_{b \text{ расч.}} = 0,08PP$ . Сравнение отдельных водохранилищ показывает большие фактические колебания отношения  $P_{b \text{ факт.}}/PP$ , более чем на порядок, хотя средняя в таблице и приближается к 0,075. Таким образом расчетная оценка  $P_b$  по первичной продукции для водохранилищ в связи со спецификой их режима остается менее определенной, чем для озер.

В таблице 84 расчетные оценки  $P_b$  рассмотрены только применительно к озерам разного трофического статуса. Здесь в таб-

Таблица 84

Первичная продукция РР и расчетная продукция бентоса  $P_b$  в озерах применительно к верхнему порогу разных трофических типов (У-Е), ккал/м<sup>2</sup>·год

Типы водоемов	РР	$P_b$					
		1	2	3	4	5	6
У	100	2,8	2,7	2,6	2	5	2,67
О	260	4,6	5,45	5,6	4,75	6,65	5,8
М	1000	8,9	14,7	16,3	15,5	10	17,8
Е	4200	18	42	50	54	15,3	58

лице 84 расчетные уравнения: 1)  $P_b = (0,08PP)^{0,5}$ ; 2)  $P_b = 0,09PP^{0,788}$ ; 3)  $P_b = 0,07PP^{0,788}$ ; 4)  $P_b = 0,00372PP^{0,873}$ ; 5)  $P_b = 1,254P^{0,3}$ ; 6)  $P_b = 0,06PP^{0,824}$  (получено как описание 2,2  $V_b$ ).

Как видно из таблицы 84, оценки отдельных граф достаточно близки. Расхождение оценок увеличивается в типе евтрофных вод; здесь графы 1 и 5 дают более низкие, чем прочие значения.

### 6.3. Коэффициент Р/В зообентоса

А.Ф. Алимов (1989) принимает среднесезонное значение Р/В для зообентоса в целом равным 2,2 для сезона в 150 суток, таким образом для 180 суток получим 2,7, а для 210 суток – 3,15. Среднюю величину 2,2 скорее можно признать минимальной, поскольку, например, в отдельных донных биоценозах Псковского озера согласно данным Л.Ф. Антиповой (1988) среднесезонная величина Р/В колеблется весьма существенно, составляя для биоценоза хирономид 5,5; биоценоза дрейссены – 3,3; олигохет+пизид – 3,0; олигохет+глинтотендипес – 4,4; пизид+хирономид+дрейссены – 2,4.

В работе 2000 г. А.Ф. Алимов для бентоса озер приводит уравнения  $P/V = 0,065 PP^{0,573}$  и  $P/V = 0,048PP^{0,573}$ , которые для нашей шкалы трофических типов водоемов дают более высокие значения Р/В, соответственно по первому уравнению 0,9–1,57–3,4–7,75, по второму 0,67–1,16–2,5–5,7, то есть со средними 3,4 и 2,5. Отклонения этих оценок от средней величины Р/В, равной 2,2, использованной нами для расчетов, таким образом будут наименьшими в зоне мезотрофных водоемов.

### 6.4. Биомасса зообентоса

Для расчетных оценок биомасс бентоса по его продукции нами использована усредненная для всей шкалы трофности ве-

личина сезонного коэффициента P/V согласно А.Ф. Алимову (1989) – 2,2. Из приведенных выше описаний величины  $P_b$  получим ряд уравнений для оценки биомассы бентоса, ккал/м<sup>2</sup>:

$$V_b = 0,0227 PP^{0,575} + 0,028 PP^{0,738}, \quad (166)$$

$$V_b = 0,032 PP^{0,7888}, \quad (167)$$

$$V_b = 0,041 PP^{0,738}, \quad (168)$$

$$V_b = 0,072 PP^{0,738}, \quad (169)$$

$$V_b = 0,12856 PP^{0,5}, \quad (170)$$

$$V_b = 0,036 PP. \quad (170a)$$

Из А.Ф. Алимова (2000) взято уравнение (биомасса в сыром весе, г/м<sup>2</sup>)

$$V_b = 0,7 PP^{0,3}. \quad (170б)$$

В таблице 85 (строки 1–17) приведены шкалы биомасс бентоса в сырой массе для водоемов разных трофических типов по оценкам ряда авторов согласно сводке С.П. Китаева (1984) в сопоставлении с расчетными биомассами, полученными нами по ряду уравнений. Оцениваемые по уравнениям биомассы в ккал умножением на 1,225 в таблице также представлены в сырой массе.

Здесь в таблице 85 строки 1–6, 8–10 – из С.П. Китаева (1984): 1) по Баранову; 2) по Александрову, озера Карелии; 3) по Мухачеву, озера Сибири; 4) по Андреяшкину и др., озера Сибири; 5) по Жукинскому и др.; 6) по С.П. Китаеву; 8) по Иоффе, водохранилища; 9) по Пидгайко, водохранилища; 10) по Науманну, озе-

Первичная продукция РР, ккал/м<sup>2</sup>/год, биомасса зообентоса  $V_b$ , г/м<sup>2</sup> сырого вещества применительно к верхнему порогу разных трофических типов водоемов (У–Е)

Показатели	Типы водоемов			
	У	О	М	Е
РР	100	260	1000	4200
$V_b$ , рассчитанные по уравнениям:				
1	0,2	4,5	10	30
2	2,5	5	10	20
3	–	5	10	30
4	–	5	10	30
5	0,7	2	12	50
6	1,25	2,5	10	40
7	2,8	3,7	5,6	8,5
8	1,5	3	6	12
9	–	3	5	5
10	1	4	20	100
11	1,4	2,75	7	20
12	1,5	3	9	28
13	1,5	3,3	10	32
14	1,5	3	8	24
15	2,6	5,3	11,4	42
16	1,5	2,5	5	10
17	4,4	11,5	44	185

ра Европы. Расчетные уравнения (строки 7, 11–17): 7)  $V_b = 0,7 PP^{0,3}$ ; 11)  $V_b = 0,0227 PP^{0,575} + 0,028 PP^{0,738}$ ; 12)  $V_b = 0,032 PP^{0,7888}$ ; 13)  $V_b = 0,0273 PP^{0,824}$ ; 14)  $V_b = 0,041 PP^{0,738}$ ; 15)  $V_b = 0,072 PP^{0,738}$ ; 16)  $V_b = 0,12856 PP^{0,5}$ ; 17)  $V_b = 0,036 PP$ .

В отдельных строках таблицы 85 в мезотрофном типе водоемов существенно отличаются только оценки 10, 17. В евтрофном типе имеется три группы оценок. Первую, самую многочисленную, объединяют шкалы в строках 1–6 и 11–15, во вторую входят шкалы с пониженными значениями – соответственно строки 7–9, 16, дающие минимальные сравнимые значения биомасс зоопланктона. И наконец – третья группа, характеризующая водохранилища и некоторые озера (вторая группа водоемов по

А.Ф. Алимову, 1989), в которую входят шкалы в строках 10 и 17 с максимальными значениями.

Оценки, полученные для озер из уравнения 7 таблицы 85 ( $V_b = 0,7PP^{0,3}$ , из Алимова, 2000) для верхнего порога ультраолиготрофных водоемов близки к шкалам в строках 2, 15, олиготрофных – 1–4, 9, 11, 16, мезотрофных – близки к шкалам в строках 9, 11, 16, евтрофных водоемов – близки к шкале в строке 16 с минимальными значениями по сравнению со шкалами в строках таблицы.

Средняя величина для большинства рассмотренных в таблице 85 шкал (строки 1–6 и 11–15) имеет градации по типам водоемов соответственно ( $г/м^2$ ) 1,2–3,8–9,8–29,6  $г/м^2$  и может быть описана как

$$V_b = 0,0332 PP^{0,824}$$

Здесь биомасса,  $г/м^2$ , PP,  $ккал/м^2 \cdot год$ . При биомассе в  $ккал/м^2$  получим

$$V_b = 0,0273 PP^{0,824} \quad (171)$$

Таблица 86

Параметры а, b расчетных уравнений  $y = a X^b$  для оценок y (биомассы бентоса,  $V_b$ ,  $ккал/м^2$ ) в озерах по разным индикаторам трофического статуса водоема (X)

Параметр X, размерность	a	b
$P_{tot}$ , $мг/м^3$	0,667	0,71
PP, $ккал/м^2 \cdot год$	0,032	0,7888
Chl, $мг/м^3$	2,4	0,49
S, м	19,6	-1,1
ВОВ, $мг/л$	4,06	0,738
$D_{lim}$ , $г O/м^2 \cdot сут$	9,28	0,79
БПК <sub>5</sub> , $г/м^2$ , $ккал/м^2$	0,25	0,994
БПК <sub>5</sub> , $г O/м^2$	0,875	0,994

Расчет по этому уравнению практически совпадает с оценкой по уравнению из сводки Петерса, приведенному нами к виду

$$V_b = 0,032 PP^{0,7888} \quad (172)$$

Используя уравнение (172) и принятые для перерасчетов взаимосвязи отдельных индикаторов трофности в таблице 86 можно получить ряд расчетных уравнений для оценок биомасс зообентоса в озерах (имея в виду, что для водохранилищ оценки менее надежны).

Данные таблиц 85 и 86 можно использовать и для оценок  $P_b$  в дополнение к таблице 84.

## Глава 7

## ПОТОК ЭНЕРГИИ ЧЕРЕЗ ЭКОСИСТЕМУ

## 7.1. Суммарные потоки энергии через экосистему

А.Ф. Алимов (1987, 1989, 1994, 2000) для ряда водоемов (пруды, озера, водохранилища) бывшего СССР, изучавшихся по Международной биологической программе, проанализировал и рассчитал суммарные для экосистемы в целом параметры потоков энергии: 1) первичную продукцию  $PP$ , 2) биомассу экосистемы  $B_c$  как сумму биомасс всех трофических звеньев, 3) суммарное дыхание или обмен экосистемы  $R_c$ , 4) продукцию экосистемы  $P_c$ .

За продукцию экосистемы А.Ф. Алимовым принята разница величин первичной продукция и обмена экосистемы,  $PP - R_c$  (то есть чистая продукция). Этот показатель в области низкой трофности имеет отрицательные значения (дефицит энергии автохтонного вещества восполняется за счет посылной для экосистемы переработки доли аллохтонной органики). С увеличением трофности значения  $PP$  и  $R_c$  постепенно сближаются и при величине  $PP$  около  $1300 \text{ ккал/м}^2\text{-год}$ , а нередко и выше экосистема по этим показателям приближается к равновесному состоянию. В диапазоне более высокой трофности величина  $PP$  начинает превышать  $R_c$ , в результате чего и показатель  $P_c$  становится положительным и вверх от этой точки продукция экосистемы в

принятом толковании приобретает реальный биологический смысл, однако практически только в диапазоне евтрофности.

По В.Г. Драбковой и И.Н. Сорокину (1979) в водоемах южного склона нашей страны соотношение аллохтонное/автохтонное органическое вещество (ОВ) в водоемах снижается по географическим зонам в направлении к югу с уменьшением модуля стока  $Mo$ . Судя по приводимым ими оценкам, автохтонное ОВ составляет соответственно в зоне лесотундры около 8% от суммарного ОВ, в зоне северной тайги уже 38–52%, а в зонах южной тайги и лесостепи его доля повышается до 80–90%.

С учетом этого на наш взгляд можно ожидать зональных различий в балансе аллохтонного и автохтонного ОВ и в величине чистой продукции экосистемы. В то же время можно считать, что в одной и той же зоне роль аллохтонного вещества в водоеме зависит от степени влияния водосбора, поскольку зависимость удельного водосбора  $\Delta F$ , (а соответственно и скорости водообмена водоема), и доли аллохтонного ОВ прямая. Очевидно возможны также и различия, связанные с изменениями характера водности отдельных лет.

Для оценок суммарного обмена экосистемы  $R_c$  при различной трофности нами взяты данные А.Ф. Алимова (1989) о величинах  $PP$  и  $R_c$  озер и водохранилищ. Нами из этой совокупности исключены только данные по озерам, в которых  $PP$  создается главным образом за счет макрофитов (оз. Каракуль). Полученная при этом зависимость описана как

$$R_c = 4,04 PP^{0,803}, \quad (n = 33, r = 0,87). \quad (173)$$

Здесь величины в  $\text{ккал/м}^2\text{-год}$ . В таблице 87 размерности те же; для  $R_c$  приведены две принципиально близкие оценки и в дальнейшем для расчетов мы пользуемся уравнением (173).  $R_c^* = 0,89PP$  (Алимов, 1989),  $R_c^{**} = 4,04 PP^{0,803}$ .

Соответственно из тех же использованных данных для озер и водохранилищ получены зависимости  $R_c$  от других парамет-

Таблица 87

Величины первичной продукции  $PP$  и суммарного обмена экосистемы  $R_e$  применительно к верхнему порогу отдельных трофических типов водоемов (У-Е)

Типы водоемов	PP	$R_e^*$	$R_e^{**}$
У	100	89	163
О	260	231	351
М	1000	890	1036
Е	4200	3738	3280

ров суммарных потоков энергии ( $A_{\text{бас}}$ , бактериальная ассимиляция, а также  $P_z$ , продукция зоопланктона), все величины в ккал/м<sup>2</sup>-год:

$$R_e = 1,9 A_{\text{бас}}^{0,92}, \quad (174)$$

$$R_e = 14,76 P_z^{0,97}. \quad (175)$$

Приняв длительность сезона  $n$  за 150 сут. и  $PP = PP_{150}$ , получим возможность оценки  $R_e$  по разным индикаторам трофности (табл.88).

Соответственно величина  $R_e$  может быть оценена как

$$R_e = PP - 4,04 PP^{0,803}. \quad (176)$$

Таблица 88

Параметры  $a$ ,  $b$  уравнений типа  $y = a X^b$  для расчета  $y$  (суммарного обмена экосистемы,  $R_e$ , ккал/м<sup>2</sup>-год) по некоторым индикаторам трофности ( $X$ )

Параметр $X$ , размерность	$a$	$b$
PP, ккал/м <sup>2</sup> -год	4,04	0,803
$\Sigma A$ , мг С/м <sup>2</sup> -сут	6,177	0,803
$S$ , м	2445	-1,08
Chl, мг/м <sup>3</sup>	320	0,498
ВОВ, мг/л	563	0,755
$D_{\text{пл}}$ , г О/м <sup>2</sup> -сут	1285	0,758
БПК <sub>5</sub> /м <sup>2</sup> , ккал/м <sup>2</sup>	33	1,0
$P_{\text{пл}}$ , мг/м <sup>2</sup>	89	0,723
$D_{\text{пл}}$ , г О/м <sup>2</sup>	0,98	-0,186

Учитывая определенную условность толкования  $R_e$  как продукции экосистемы ( $PP$  имеет автохтонное происхождение, в то время как  $R_e$  формируется за счет обоих источников), может быть предложен такой показатель как суммарная биоактивность экосистемы  $BA$ , под которой понимается сумма первичной продукции и обмена (дыхания) экосистемы вместо их разницы в предыдущем показателе. Показатель  $BA$  будет иметь положительные значения во всем диапазоне трофности. Для экосистемы в целом он может быть оценен как

$$BA = PP + R_e = PP + 4,04 PP^{0,803}, \quad (177)$$

соответственно  $BA/R_e = 1 + (PP/R_e)$ . Из соотношений отдельных параметров для тех же исходных данных получено:

$$BA = 1,9 A_{\text{бас}}^{0,92} + PP, \quad (178)$$

$$BA = 56,4 P_z^{0,77}. \quad (179)$$

Зависимости 174–179 могут быть использованы для оценок параметров суммарного обмена и биоактивности экосистемы по более простым параметрам –  $PP$ ,  $A_{\text{бас}}$ ,  $P_z$ .

Аналогичный интерес, как и показатель  $BA$ , может представлять сумма первичной продукции и продукции экосистемы – величина  $PP + P_e = 2PP - R_e$ , также имеющая положительные значения во всем диапазоне трофности.

Биомасса экосистемы  $V_e$  представляет сумму биомасс ее отдельных звеньев. А.Ф. Алимов принимает величину  $V_e = 0,126PP$ . Такая оценка является усредненной для группы водоемов, но для отдельных водоемов имеет большую неопределенность, что видно из таблицы 89 при сравнении фактических соотношений  $V_e/PP$ . В водохранилищах это соотношение еще более изменчиво, чем в озерах, что затрудняет оценку  $V_e$  по первичной продук-

ции и не заменяет непосредственных оценок  $V_e$  суммированием биомасс отдельных звеньев. Биомассы отдельных сообществ однако мы можем рассчитать по отдельности, как это предлагалось читателю в предыдущих главах (с большей надежностью, чем  $V_e$ ) – по величинам PP, другим индикаторам трофности и взаимосвязям в экосистеме. Однако сюда еще надо добавить биомассу макрофитов, перифитона и ихтиоцена.

## 7.2. Соотношения отдельных параметров как показатели термодинамической устойчивости

Согласно обобщенным оценкам А.Ф. Алимова (2000) при положительном балансе энергии отношение  $P_e/R_e$  не зависит от продуктивности водоема и близко к 0,3, то есть при принятом толковании продукции экосистемы  $K_2=0,23$ . Скорость оборота биомассы экосистемы (отношение  $P_e/V_e$ ) при учете только фитопланктона не зависит от изменений величины PP и близка к единице. Изменения величины  $R_e/V_e$  показаны в таблице 89.

Здесь в таблице 89 для неоднократно упоминаемых водоемов – данные разных лет. PP,  $R_e$ ,  $V_e$  – фактические значения по Алимову (1989).  $R_e^*$  – расчетная величина, получена как  $R_e=4,04PP^{0,803}$ ,  $R_e^*/V_e$  – расчетный удельный обмен.

Согласно А.Ф. Алимову показатель  $R_e/V_e$  (отношение Шреддингера – обмен на единицу биомассы, часто используемое как показатель устойчивости экосистемы), в водоемах с положительным балансом энергии в среднем находится в пределах 3–6, а при отрицательном балансе изменяется незакономерно и имеет значения в несколько раз более высокие (скорее всего за счет снижения чистой эффективности роста бактерий  $K_2$  при увеличении использования более трудноразложимого аллохтонного ОВ). Это видно из таблицы 89. Если использовать усредненную

Таблица 89  
Фактические ( $R_e$ ,  $R_e/V_e$ ) и расчетные ( $R_e^*$ ,  $R_e^*/V_e$ ) значения суммарного и удельного обмена экосистемы в водоемах бывшего СССР

(PP и  $R_e$  в ккал/м<sup>2</sup>·год,  $V_e$  в ккал/м<sup>3</sup>)

Водоемы	PP	$V_e$	$V_e/PP$	$R_e$	$R_e/V_e$	$R_e^*$	$R_e^*/V_e^*$
<b>Озера:</b>							
Нарочь	1579	507	0,32	1058	2,08	1495	2,9
Мястро	1807	172	0,095	1935	11,2	1666	9,6
Баторин	1863	137	0,07	1835	13,3	1707	12
Нарочь	1252	353	0,28	1468	4,1	1241	3,5
Мястро	2359	617	0,26	2139	3,5	2063	3,3
Баторин	2559	343	0,13	3344	9,7	2203	6,4
Дриваты	1419	201	0,14	1082	5,4	1372	4
Кривое	148	7	0,047	226	32	223	31
Круглое	65	4,5	0,07	134	29,8	115	25
Зеленецкое	28	8	0,285	45	5,6	58,6	7,3
Харьбей	265	174	0,65	285	1,64	377	2
Арахлей	942	213	0,226	1385	6,5	988	4,6
Красное	1255	22	0,0175	1009	45,8	1243	56
<b>Водохранилища:</b>							
Киевское	3248	371	0,114	5417	14,6	2668	7,0
Рыбинское	527	98	0,186	1530	15,6	619	6,3
Иваньковское	1654	336	0,2	1282	3,8	1551	4,6
Угличское	828	234	0,283	399	1,7	890	3,8
Рыбинское	397	86	0,217	729	8,5	493	5,7
Горьковское	1810	117	0,065	2138	18	1668	14
Куйбышевское	3062	158	0,052	2831	17,9	2545	16
Саратовское	1531	186	0,12	2646	14,2	1458	7,8
Волгоградское	1043	123	0,118	1870	15,2	1072	8,7
Цимлянское	3467	134	0,039	3435	25,6	2812	21
Цимлянское	2895	82	0,028	3136	38,2	2433	30
Пролетарское	1776	412	0,23	2400	5,8	1790	4,3
Веселовское	1550	74	0,048	1293	17,5	1473	20

оценку  $V_e$  по Алимову как 0,126PP и нашу оценку  $R_e$ , то средние величины  $R_e/V_e$  составят по трофическим типам водоемов соответственно 12,9–10,7–8,2–2. Для отдельных водоемов оценка  $R_e/V_e$  расчетным путем по PP упирается в невысокую надежность расчетных оценок  $V_e$ . В таблице 89 расчетная оценка, прибли-

жающаяся к фактической, получена из расчетной величины  $R_e$  и фактической  $V_e$ .

### 7.3. Отношения потоков энергии к первичной продукции – $R_e/PP$ , $P_e/PP$ , $BA/PP$ , $(2PP - R_e)/PP$

Учитывая отмеченную выше ситуацию с расчетной оценкой биомассы экосистемы, можно извлечь определенную информацию из предлагаемых нами ниже коэффициентов:

- а) коэффициент обменности экосистемы  $K_{обм} = R_e/PP$ ;  
 б) коэффициент разомкнутости или открытости круговорота  $K_{откр} = P_e/PP = 1 - (R_e/PP)$ . Этот коэффициент особенно интересен тем, что при принятом толковании продукции экосистемы и при положительных значениях  $P_e$  он является коэффициентом  $K_2$  для экосистемы (чистой эффективностью роста). В этом легко убедиться, если записать  $K_2 = P_e/(P_e + R_e) = 1/[1 + (R_e/P_e)] = 1/[1 + \{1/(K_{обм}^{-1} - 1)\}] = 1/(0,2475PP^{0,197} - 1) = 1 - K_{обм} = 1 - (R_e/PP)$ ;  
 в) коэффициент биоактивности  $K_{об} = BA/PP = 1 + (R_e/PP)$ ;  
 г) коэффициент продуктивности  $K_{прод} = (PP + P_e)/PP = (2PP - R_e)/PP = 2 - (R_e/PP) = 2 - K_{обм}$ .

Приняв  $R_e = 4,04PP^{0,803}$ , можно получить усредненные величины этих коэффициентов для шкалы трофических типов водоемов (табл. 90). Здесь  $PP$ ,  $R_e$ ,  $BA$  – в ккал/м<sup>2</sup>·год;  $K_{обм} = R_e/PP = 4,04PP^{-0,197}$ ;  $K_{откр} = P_e/PP = 1 - 4,04PP^{-0,197}$ ;  $K_{об} = BA/PP = 1 + 4,04PP^{-0,197}$ ;  $K_{прод} = 2 - 4,04PP^{-0,197}$ . Соответственно

$$P_e/R_e = \{1/(R_e/PP)\} - 1 = K_{обм}^{-1} - 1,$$

$$P_e/BA = 0,5 \ln PP/R_e = 0,5 \ln (K_{обм}^{-1}).$$

Таблица 90

Величины  $PP$ ,  $R_e$ ,  $BA$ , ккал/м<sup>2</sup>·год и коэффициенты  $K_{обм}$ ,  $K_{откр}$ ,  $K_{об}$ ,  $K_{прод}$  применительно к верхнему порогу разных трофических типов водоемов (У–Е)

Типы водоемов	PP	$R_e$	BA	$K_{обм}$	$K_{откр}$	$K_{об}$	$K_{прод}$
У	100	163	263	1,63	-0,63	2,63	0,37
О	260	351	611	1,35	-0,35	2,35	0,65
М	1000	1030	2030	1,03	-0,03	2,03	0,97
Е	4200	3276	7476	0,78	0,22	1,78	1,22

Производная последнего выражения равна  $0,5K_{обм}$ . Уместно также отметить, что

$$R_e/V_e = K_{обм} PP/V_e.$$

При постоянной величине  $PP/V_e$  коэффициент обменности  $K_{обм}$  пропорционален показателю Шредингера  $R_e/V_e$ .

С увеличением трофности  $K_{обм}$  как и разнообразие  $H$  снижается. Производная  $K_{обм}$  или  $(y)' = -0,795PP^{-1,197}$  от олиготрофных водоемов к мезотрофным увеличивается на порядок, как и от мезотрофных до евтрофных.

В таблице 91 при  $R_e/PP = 4,04PP^{-0,197}$ , принимая длительность сезона за 150 суток, получим ряд выражений для оценки коэф-

Таблица 91

Параметры  $a$ ,  $b$  уравнений  $y = f(X)$  для оценки  $y$  (коэффициента обменности экосистемы  $K_{обм}$ ) по индикаторам трофического статуса экосистемы ( $X$ )

Уравнения, $X$ , размерности	$a$	$b$
$y = a X P_e^b$		
$PP$ , ккал/м <sup>2</sup> ·год	4,04	-0,197
$S$ , м	0,84	0,265
$Chl$ , мг/м <sup>3</sup>	1,375	-0,122
$BOB$ , мг/л	1,2	-0,185
$БПК_5/м^2$ , ккал/м <sup>2</sup>	2,42	-0,248
$P_{ин}$ , мг/м <sup>3</sup>	1,89	-0,177
$y = a \exp bx$		
$O_2$ , мг/л	0,725	0,0605

фициента обменности  $K_{обм} = R_c / PP$  через показатели трофности водоема.

Сравнение биомасс отдельных трофических звеньев экосистем по использованным в данной работе уравнениям ( $V_{бас}$ ,  $V_z$ , средние оценки по трофическим типам водоемов,  $V_b$ , средние по наиболее многочисленной группе оценок по трофическим типам) приводит к выводу, что усредненные оценки биомасс сообществ, различающихся по средним размерам, в отдельных трофических типах водоемов имеют сходные значения.

Усредненные величины биомасс, ккал/м<sup>2</sup>, составляют: бактерий  $V_{бас} - 1,4-2,24-5,4-14$ ; зоопланктона  $V_z - 0,86-0,8-5,3-17$ ; бентоса  $V_b - 1-3,1-8-24$ . В евтрофном типе водоемов верхний порог биомасс для отдельных сообществ равен в среднем примерно:  $V_{бас} - 14,0$ ;  $V_z - 17,0$ ;  $V_b - 24,0$  ккал/м<sup>2</sup>, что подтверждает общебиологическую закономерность близости биомасс сообществ разных размерных классов (Мусатов, 1994). Усредненные соотношения биомасс отдельных сообществ для шкалы, использованной в данной работе, по трофическим типам водоемов выглядят соответственно: а)  $V_z/V_{бас}$ : 0,6-0,8-1,0-1,2; б)  $V_z/V_b$ : 0,86-0,6-0,66-0,7; в)  $V_{бас}/V_b$ : 1,43-0,72-0,67-0,58.

Из уравнений, приводимых А.Ф. Алимовым (2000), следует, что в рассмотренной им совокупности озер независимо от их трофности соотношение  $V_z/V_{бас}$  близко к единице, а соотношения биомасс зоопланктон/бентос и бактериопланктон/бентос при этом отличаются от приведенных нами выше средних по группам оценок для каждого трофического типа, поскольку биомасса бентоса оценивается меньшими величинами. Можно также ожидать, что соотношение  $V_z/V_b$  в экосистемах может изменяться в зависимости от преобладания планктонного или бентосного типа продуцирования.

Соотношения биомасс зоо- и фитопланктона  $V_z/V_p$  согласно оценкам И.Н. Андрониковой (1996) составляют в олиго-мезо-евтрофных озерах в среднем по трофическим типам соответ-

ственно 4,0-1,0-0,5 (и менее). Из использованных в нашей работе шкал для тех же трофических типов водоемов получим близкие величины: 5,5-1,7-0,6.

Из приводимых в работе выражений для описания продукции отдельных трофических уровней также можно получить представление об их усредненных соотношениях. Так, если  $P_z/P_{бас}$  описать как соотношение  $2,444PP^{0,84}/2,07PP^{0,886}K_z$ , (где  $K_z$  принято за 0,25), то при  $P/P_{бас} = 0,47PP^{-0,046}$  получим во всем диапазоне трофности весьма близкие соотношения: 0,38-0,32.

## Глава 8

# СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА НЕКОТОРЫХ ХАРАКТЕРИСТИК УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМ

Поскольку в литературе имеется неоднозначность толкований терминов стабильность и устойчивость, отметим, что в данной работе устойчивость и стабильность нами понимаются как синонимы.

По А.Ф. Алимову (2000) изменчивость биомасс системы удобно описывать показателем  $S_i = B_{\min} / B_{\max}$ , где  $B_{\max}$  и  $B_{\min}$  представляют максимальную и минимальную биомассы в течение года. Этот показатель является одним из наиболее простых показателей устойчивости сообществ и получил широкое распространение в гидробиологии в последние десятилетия. Устойчивость  $S_i$  находится в обратной зависимости от трофности. Для зоопланктона озер Белоруссии еще П.Г. Петрович (1975) отмечал более значительные годовые колебания биомасс при большей трофности. Позднее это было подтверждено практикой гидробиологических наблюдений на самых разных водных объектах (Алимов, 1989, 1994, 1998, 2000). Согласно И.Н. Андрониковой (1996) в сообществе зоопланктона верхний порог показателя  $S_i$  в отдельных трофических типах водоемов различается на порядок величин (в олиготрофных озерах 0,1, в мезотрофных 0,01, в евтрофных 0,001).

Другой подход предусматривает различные оценки энтропии как меры устойчивости экосистем. В разное время он предлагался Больцманом, Шенноном, Мак Артуром, Маргалевым, Шмальгаузенем и многими другими исследователями и широко используется в современной гидробиологии.

Исходя из общетеоретических представлений, подтверждаемых многочисленными натурными данными, в современной экологии уже давно (Гаузе, Гиляров, Мак-Артур, Маргалев, Одум, Чепман, Уатт, Элтон) устойчивость увязывают с разнообразием экосистем, оценка которого особых трудностей не представляет. Поскольку с ростом трофности в экосистеме следует ожидать снижения ее сложности, увязывая последнюю с устойчивостью, приходят к представлениям об обратной связи устойчивости и трофности. По Алимову (1994, 1998, 2000) такой характер связей четко прослеживается на всех сообществах водной экосистемы – перифитон, фито- и зоопланктон, бентос.

Для оценки разнообразия отдельных сообществ используются разные показатели, из которых преимущества признаются за энтропийным индексом разнообразия Шеннона  $H$ , заимствованным из теории информации и для сообществ оценивающим разнообразие по численности, либо по массе, в единицах массы или энергии. Индекс  $H$  по численности оценивается как

$$H = -\sum (N_i / N) \log_2 (N_i / N),$$

где  $N_i$  – численность особей  $i$ -вида,  $N$  – суммарная численность сообщества,  $H$  – разнообразие или энтропия, в бит/экз.

А.Ф. Алимов (1989, 1994, 1998, 2000) дал обобщенное представление о тенденциях в происходящих процессах, для зоопланктона и бентоса, описав связи разнообразия  $H$  с первичной продукцией  $PP$  и БПК<sub>5</sub>, а также взаимосвязь разнообразия  $H$  и устойчивости  $S_i$  для этих сообществ в широком интервале трофности экосистем. При этом характерно, что зависимость

биомасс бейтуса и разнообразия  $H$  в условиях разной трофности существенно отличается от взаимосвязи этих параметров в условиях разной степени загрязнения.

В современный период растет понимание того, что оценка разнообразия отражает лишь часть информации о структуре экосистемы. Как заметил А.Ф. Алимов (2000, с.133), индекс Шеннона скорее несет информационную нагрузку для исследователей, но не для экосистемы.

М. Уильямсон (1975) обратил внимание на то, что если разнообразие может быть оценено одномоментно, то устойчивость (например, величина  $S_t$ ) оценивается через временную динамику величин, что может сказаться при сравнении этих показателей.

Надо отметить, что значительно реже как индикаторы устойчивости сообщества понимаются оценки эффективности утилизации энергии в экосистеме. Уместно напомнить, что эффективность работы экосистемы  $E_{\text{эф}}$  является показателем, противоположным энтропии  $-1-E_{\text{эф}}$ , и поэтому исходя из вышевысказанных соображений оценку эффективности  $E_{\text{эф}}$  можно понимать как прямой показатель устойчивости сообщества. Подавляющее большинство уравнений в данной работе, связывающих параметры отдельных трофических звеньев с первичной продукцией свидетельствуют о снижении эффективности работы экосистемы с ростом трофности.

Сравнительная оценка упомянутых выше и других показателей устойчивости – по колебанию биомасс, по разнообразию и т.д. рассмотрена нами ниже на примере сообществ зоопланктона Сямозера (Карелия), ряда озер Прибалтики и северо-запада РФ, Нарочанских озер Белоруссии и озера Севан. Показатели структуры сообществ –  $H$ , разнообразие по Шеннону,  $H_{\text{max}}$ , сложность сообщества по Эшби,  $R$ , относительная организация,  $R=(Hm-H)/Hm=1-(H/Hm)$  – в перечисленных водоемах (кроме озер Латвии, где они приведены по литературным

данным) рассчитаны нами по В.Г. Терещенко с соавторами (1989).

## 8.1. Сямозеро

В таблице 92 представлены характеристики сообщества зоопланктона отдельных зон испытывающего евтрофирование Сямозера. Из данных (Изменение структуры..., 1982) получены  $V_z$ ,  $P_z$ ,  $P/B$ , рассчитаны средняя масса особи зоопланктона  $w$  мг, индекс разнообразия (по численности) Шеннона  $H$ , показатель устойчивости  $S_t$  по сезонным колебаниям биомасс.

Здесь в таблице 92  $V_z$  в  $г/м^3$ ,  $P_z$  в  $г/м^3\cdot\text{год}$ ,  $w$  в мг. Зоны озера: 1 – центральный плес, 2–4 – открытые заливы, 5–9 – закрытые заливы, 10 – средняя величина для открытых заливов, 11 – то же для закрытых заливов. Сравнивая сверху вниз в таблице 92 строки 1–11 можно заметить однонаправленные различия показателей: центральный плес – открытые заливы – закрытые заливы, то есть в сторону возрастания трофности. Корреляция величин

Таблица 92

Параметры зоопланктона отдельных зон Сямозера за 1974–1977 гг.

№№ зон	Показатели					
	$V_z$	$P/B$	$P_z$	$w$	$H$	$S_t$
1	1,783	16,5	29,5	0,014	1,956	0,05
2	2,268	20	45,4	0,0282	2,8	0,018
3	2,26	21	47,8	0,027	2,76	0,053
4	3,454	18	62,3	0,0273	2,13	0,0136
5	4,686	18	85	0,0148	2,25	0,093
6	3,7	21	77,3	0,0325	2,5	0,0064
7	9,06	19	171	0,0209	2,8	0,0064
8	2,2	24,3	53,5	0,01	1,995	0,0065
9	3,43	18,3	62,9	0,0135	2,43	0,006
10	2,66	19,67	51,8	0,0275	2,56	0,0282
11	4,6	20,1	90	0,0183	2,4	0,0234

Н и  $S_1$ , представленных в таблице, оказалась невысокой ( $r=0,4$ ), более заметна корреляция разнообразия Н по Шеннону со средней массой зоопланктона  $w$  и величиной  $P/B$ :

$$H = 5,54 w^{0,21}, (n = 9, r = 0,6),$$

$$H = 0,0075 (P/B)^{1,97}, (n = 8, r = 0,8).$$

Корреляция Н с биомассой В зоопланктона в разных участках водоема невелика ( $r=0,4$ ), как и корреляция устойчивости  $S_1$  с биомассой и разнообразием ( $r=0,3-0,4$ ).

В таблице 93 сравниваются изменения, происшедшие за два десятилетия в связи с евтрофированием озера в величинах устойчивости зоопланктона, и темпы изменений устойчивости и биомассы зоопланктона. Здесь зоны озера: 1 – центральный плес, 2–4 – открытые заливы, 5–9 – закрытые заливы. А– $S_1$  за 1955 г., Б– $S_1$  за 1974 г., А/Б – соотношение устойчивости  $S_1$  за сравниваемые годы, В – соотношение биомасс зоопланктона за 1974 и 1955 гг., Г – время  $T_2$  для  $S_1$ , лет, Д – темп изменения  $S_1$ , Е – время  $T_2$  для биомассы В, лет, Ж – темп изменения биомассы.

Таблица 93

Показатели устойчивости (А–Ж) зоопланктона в отдельных зонах (1–9) Самозера за период 1955–1974 гг.

№/№ зон	Показатели							
	А	Б	А/Б	В	Г	Д	Е	Ж
1	0,1375	0,05	2,75	4	13	средний	9,5	средний
2	0,059	0,018	3,28	7,2	11	средний	6,7	высокий
3	0,07	0,053	1,33	3,1	45	низкий	11,7	низкий
4	0,0734	0,0136	5,4	5,85	7,8	высокий	7,5	высокий
5	0,213	0,093	2,3	2,56	16	средний	14	низкий
6	0,0744	0,0064	11,6	–	5,3	высокий	6,8	высокий
7	0,0744	0,0064	11,6	1,37	5,4	высокий	41,6	низкий
8	0,004	0,0065	0,61	2,9	–	нет	12,4	низкий
9	0,0067	0,006	11,1	–	5,5	высокий	–	–

Время изменения вдвое  $T_2$  величин устойчивости  $S_1$  и величин биомассы  $V_x$  (графы Г, Е) оценивается в таблице 93 как  $T_2 = t \ln 2 / (\ln X_1 - \ln X_2)$ , где  $t$  – период между двумя измерениями величин  $X_1$  и  $X_2$ . При  $t=9$  лет имеем  $T_2 = 13,167 / \ln(X_1/X_2)$ .

Более показательнее изменение биомассы  $S_1$ , повышенное в закрытых заливах.

## 8.2. Озера Прибалтики

Ниже (табл. 94, 95) сравниваются показатели трофности ряда малых озер Латвии, характеристики сообщества зоопланктона и взаимосвязи отдельных параметров согласно материалов монографии (Реакция..., 1983).

Здесь в таблице 94 озера: 1 – Длинное Сидзиняс, 2 – Сидзиняс, 3 – Бечеру, 4 – Рогайжу, 5 – Воркалю, 6 – Слейновас (мак-

Таблица 94

Некоторые показатели трофического статуса биомасс, структуры и устойчивости сообщества зоопланктона ряда латвийских озер (1–6)

Показатели	Озера					
	1	2	3	4	5	6
PP, г/С/м <sup>3</sup>	15	23,4	16	23,8	46	23,2
БПК <sub>5</sub> , мг О/л	1,8	3,1	2,7	2,7	5,5	3
$P_{tot}$ , мг/м <sup>3</sup>	43	47	49	62	138	43
СНl, мг/м <sup>3</sup>	3,2	4,9	3,3	5	11,7	7,5
РОВ/ВОВ	15,4	5,5	26	10,8	4	24
$S_1$ , м	2,4	2,4	2,1	1,7	0,9	1,9
$V_x$ , г/м <sup>3</sup>	4,5	2,4	3,4	3,6	3,7	2
$w$ , мг	0,010	0,0076	0,0086	0,005	0,0033	0,003
H	2,82	2,5	3,03	2,72	2,23	2,06
$S_1$	0,055	0,0357	0,143	0,033	0,03	0,016
H/ $S_1$	51	70	21	82	76	126
$A_x$	4,5	11	1,3	3,8	16,5	103
$\Delta S_1$	0,195	0,15	0,14	0,14	0,092	0,1
P/B	16	13,3	10,6	14	26	23

рофитное); БПК в мг О/м<sup>3</sup>;  $A_2$  – многолетние колебания устойчивости биомассы как соотношение максимальной и минимальной устойчивости в многолетнем ряду или в сравниваемые годы ( $S_{t_{max}}/S_{t_{min}}$ ),  $\Delta S = S_{t_{max}} - S_{t_{min}}$ .

В таблице 95 для зоопланктона приведены зависимости показателей устойчивости и разнообразия как между собой так и от величин P/B, средней массы особи, а также показателей трофности, в качестве которых представлены PP, БПК<sub>2</sub>, соотношения POB/BOB.

Как видно из таблиц 94 и 95, разнообразие и устойчивость связаны с трофностью отрицательной зависимостью. Межгодовые колебания устойчивости  $A_2$  растут с трофностью водоемов. Устойчивость биомассы  $S_1$  связана с разнообразием и массой особи  $w$  положительной зависимостью, со скоростью роста P/B – отрицательной. Разнообразие  $H$  положительно связано с массой особи и кратностью межгодовых колебаний устойчивости  $A_2$ , отрицательно с величиной P/B.

Представляет интерес сравнение биомасс и устойчивости ( $S_1$ ,  $S'_1$ ) сообщества зоопланктона ряда озер согласно данных

Таблица 95

Некоторые уравнения регрессии для зоопланктона латвийских озер

Уравнения	a	b	r
$S_1 = a \Pi^b$	0,00064	4,45	0,887
$S_1 = a (P/B)^b$	3,576	-1,6	-0,75
$S_1 = a w^b$	10,783	1,079	0,77
$\Pi = a (P/B)^b$	7,0	-0,365	-0,86
$H = a w^b$	8,8	0,24	0,86
$H = a A_2^b$	3,1	-0,094	-0,96
$\Pi = a (POB/BOB)^b$	1,867	0,152	0,977
$S_1 = a PP^b$	1,42	-0,71	-0,7
$S_1 = a (БПК_2)^b$	0,106	-0,72	-0,43
$S_1 = a (POB/BOB)^b$	0,009	0,74	0,866
$H = a PP^b$	5,7	-0,245	-0,926
$H = a (БПК_2)^b$	3,45	-0,246	0,81
$\Pi = a (POB/BOB)^b$	1,864	0,153	0,98

Таблица 96

Показатели биомассы, г/м<sup>3</sup> и устойчивости сообщества зоопланктона ряда озер Северо-Запада РФ и Северной Прибалтики

Показатели	Озера		
	Псковское	Чудское	Выртсыярв
$V_{max}$	3,8	1,75	2
$\Delta V_{max}$	1,6	1,2	1,075
$V_{ср}$	2,265	0,7	1,095
$V_{ср2}$	1,23	0,45	0,665
$S_1$	0,0053	0,0094	0,0167
$S'_1$	0,039	0,043	0,075

Ю. Хаберман (1978). Эти параметры, как видно из таблицы 96, изменяются разнофазно. Здесь  $\Delta V_{max}$  – разница отдельных лет.

### 8.3. Нарочанские озера

Три Нарочанских озера (Нарочь, Мястро, Баторин) соответственно мезотрофное, евтрофное, высокоевтрофное – являются объектом многолетнего изучения. Для оценки структуры и устойчивости в сообществе зоопланктона привлечены материалы за период 1955–1970 гг. из работы (Многолетние..., 1973), а также данные монографии (Экологическая..., 1985), откуда рассчитаны среднегодовые и среднемноголетние величины средней массы особи  $w$ , устойчивости по биомассам  $S_1$ , индекса видового разнообразия Шеннона по численности –  $H$  (бит/экз), величины P/B. Среднемноголетние показатели трофического статуса озер представлены в таблицах 97 и 98. Здесь PP – только фитопланктон.

В таблице 98 имеем  $w$  – средняя масса особи, мг;  $H$  – индекс разнообразия Шеннона (энтропия), бит/экз;  $H_m$  – максимальная энтропия:  $H_m = H/(1-R)$ ;  $Q$  – абсолютная организация:  $Q = H_m - H$ ;  $R$  – относительная организация:  $R = 1 - H/H_m$ . Упомянутые в таб-

Таблица 97

Показатели	Озера		
	Нарочь	Мястро	Баторин
РР, ккал/м <sup>2</sup> ·год	700	2147	2723
Прозрачность S <sub>1</sub> , м	5,3	1,6	0,8
Деструкция, мг О/л·сут	0,13	0,44	0,82
БПК <sub>5</sub> , мг О/л	1	2,2	3,8
РОВ/ВОВ	10	5,5	3,67
ЛЮВ, в %	11,8	16,9	21,4
N, бактерии, млн. кл./мл	1,44	2,73	7,96
ЛОВ/РОВ	0,13	0,2	0,274
ВОВ <sub>лет</sub> /ВОВ <sub>сут</sub>	2	9	12

Таблица 98

Среднегодовое параметры сообщества зоопланктона Нарочанских озер за 1955–1970 гг.

Озера	Показатели						
	w	H	H <sub>ин</sub>	Q	R	S <sub>1</sub>	P/B
Нарочь	0,0128	3,08	4,32	1,24	0,28	0,121	16,1
Мястро	0,0124	3,2	4,33	1,13	0,26	0,186	17,7
Баторин	0,011	2,96	4,19	1,23	0,29	0,082	17

лице показатели структуры сообщества рассчитаны по Терещенко с соавторами (1989). P/B рассчитано согласно уравнению из работы М.Б. Ивановой (1985), преобразованному нами для описания биомассы в ккал/м<sup>2</sup> и выраженному как

$$P/B = 11,46 B^{0,165}.$$

Анализ показателей структуры зоопланктона в озерах в таблице 98 (H, H<sub>ин</sub>, Q, R) не выявляет существенных различий в резко отличных по трофности озерах Нарочь и Баторин – параметры абсолютной и относительной организации (здесь величины Q и R) одинаковы. Характерно, что величины H и S<sub>1</sub> наи-

Таблица 99

Изменчивость показателей зоопланктона Нарочанских озер 1955–1970 гг.

Озера	Показатели			
	H	S <sub>1</sub>	P/B	w
v, %				
Нарочь	6,8	54	4,5	67
Мястро	9,2	96	4,5	35
Баторин	11	84	4,5	45
σ				
Нарочь	0,21	0,0656	0,073	0,0086
Мястро	0,294	0,16	0,8	0,00436
Баторин	0,33	0,0685	0,83	0,0049
σ <sup>2</sup> /M				
Нарочь	0,0143	0,0356	0,00033	8·10 <sup>-8</sup>
Мястро	0,027	0,1376	0,036	15·10 <sup>-4</sup>
Баторин	0,036	0,057	0,04	2·10 <sup>-3</sup>

более высоки в озере Мястро, а не в озере Нарочь, что своего объяснения не находит. В связи с этим в таблице 99 сравнивается изменчивость ряда оцениваемых величин за период наблюдений по коэффициенту вариации (v, %), среднеквадратичному отклонению (σ) и дисперсии (σ<sup>2</sup>/M), которые четко увеличиваются с возрастанием трофности.

Хотя заметных изменений параметров сообщества зоопланктона H и S<sub>1</sub> за период 1955–1970 гг. не произошло, хорошо прослеживается снижение средней массы особи зоопланктона, что говорит о происходящем процессе евтрофирования. Это видно из сравнения диапазона средних масс особи (мг) в начале и конце периода (табл. 100).

Таблица 100

Изменение средней массы особи w, мг. сообщества зоопланктона Нарочанских озер за сравнимые периоды

Озера	Периоды	
	1955–1958 гг.	1967–1970 гг.
Нарочь	0,0325–0,0175	0,0085–0,007
Мястро	0,023–0,012	0,013–0,0048
Баторин	0,0185–0,0163	0,0084–0,0057

Сравнение озер показывает, что средняя масса особи  $w$  изменилась в озере Нарочь в 3,8 раза, в озере Мястро в 1,77 и в озере Баторин в 2,2 раза, то есть скорость изменений была наибольшей в мезотрофном озере Нарочь.

Поскольку  $H$  и  $S_1$  в озере Мястро оказываются выше, чем в озере Нарочь, что не находит своего объяснения, ниже в таблице 101 нами сравниваются другие показатели, привлеченные для оценки устойчивости: характеристики биомасс, размах колебаний  $S_1$  и  $H$ .

Здесь в таблице 101 имеем: величины биомасс в  $г/м^3$ ; среднюю массу особи, мг; показатели устойчивости  $S_1$  (соотношение биомасс внутри года  $B_{\max}/B_{\min}$ ),  $S'_1$  (соотношение  $B$  подледная /  $B$  за безледный период);  $\Delta S_1$ , разница величин устойчивости за период,  $A_2$  (соотношение максимальной и минимальной устойчивости за период); разнообразие  $H$ ,  $\Delta H$  – разница  $H$  за

Таблица 101

Прозрачность  $S_2$ , биомассы ( $B_{\max}$ ,  $B_{\min}$ ,  $B_{\text{год}}$ ,  $\Delta B$ ), средняя масса особи  $w$ , показатели устойчивости ( $S_1$ ,  $\Delta S_1$ ,  $A_2$ ,  $S'_1$ ) и разнообразия ( $H$ ,  $\Delta H$ ,  $H/S_1$ ,  $\Delta H/\Delta S_1$ ) сообщества зоопланктона Нарочанских озер за период 1955–1970 гг.

Показатели	Озера		
	Нарочь	Мястро	Баторин
Прозрачность $S_2$ , м	5,3	1,6	0,8
Биомасса среднегодовая $B_{\text{год}}$ , $г/м^3$	1,144	3,24	5
Биомасса максимальная $B_{\max}$ , $г/м^3$	1,92	4,33	7,2
Биомасса минимальная $B_{\min}$ , $г/м^3$	0,8	2,04	2,8
$\Delta B = B_{\max} - B_{\min}$ , $г/м^3$	1,12	2,29	4,4
Средняя масса особи $w$ , мг	0,0128	0,0124	0,01
Устойчивость $S_1$	0,121	0,186	0,082
$\Delta S_1 = S_{1\max} - S_{1\min}$	0,271	0,315	0,2
$A_2 = S_{1\max}/S_{1\min}$	9,1	15,6	41
$S'_1 = B_{\text{подледная}}/B$ за безледный период	0,5	0,3–0,23	0,135–0,03
$H$ среднемноголетия, бит/экз	3,08	3,2	2,96
$H/S_1$	25	19	36
$\Delta H = H_{\max} - H_{\min}$ , бит/экз	0,7	0,95	1,29
$\Delta H/\Delta S_1$	2,6	3,0	6,25

период, соотношения разнообразия и устойчивости. Как видно из таблицы 101, различия этих показателей более согласуются с уровнями трофности озер.

И.Н. Андроникова (1996) приводит данные об увеличении размаха колебаний величины  $1/S_1$  в озерах. Если в олиготрофных озерах эта величина оценивалась средней 3,8 с колебаниями от 1,5 до 7, то в мезотрофных – соответственно 13 (4–68), а евтрофных – 112 (5–844), то есть устойчивость колеблется по типам водоемов соответственно в 5–17–170 раз.

Рассмотрение таблицы 101 показывает, что наиболее согласуются с трофностью изменения показателей биомасс  $B$ , средней массы особи в сообществе зоопланктона  $w$ , а также величины  $S'_1$ , показатель  $A_2$  – кратность отношений максимальной и минимальной устойчивости  $S_1$  за многолетний период, величина  $\Delta H$ , соотношение  $\Delta H/\Delta S_1$  за период.

Наконец, уместно сравнить оценки суммарных потоков энергии через экосистему Нарочанских озер в целом. В таблице 102 представлен ряд предложенных нами выше в главе 7 показателей, которые могут отражать устойчивость экосистем. При этом  $V_e$  в ккал/м<sup>2</sup>,  $R_e$ , PP, BA в ккал/м<sup>2</sup>·год. Здесь в таблице PP только фитопланктон,  $V_e$  без макрофитов и перифитона.

Таблица 102

Суммарные показатели потока энергии через экосистему Нарочанских озер в их соотношения

Показатели	Озера		
	Нарочь	Мястро	Баторин
$V_e$	430 (507–353)	394 (617–172)	240 (137–240)
$R_e$	1262 (1057–1467)	2035 (1934–2137)	2588 (1834–2588)
PP	1416 (1252–1579)	2083 (1807–2359)	2211 (1863–2559)
$R_e/V_e$	3,09 (2,08–4,1)	7,33 (11,2–3,46)	11,8 (13,9–9,7)
BA/ $V_e$	6,45 (5,2–7,7)	14,8 (21,75–7,3)	22 (27–17,2)
$R_e/PP$	0,92 (1,17–0,67)	0,985 (1,07–0,9)	1,15 (1,3–0,98)
BA/PP	1,92 (2,17–1,67)	1,985 (2,07–1,9)	2,15 (2,3–1,98)
PP/ $V_e$	3,32 (3,55–3,1)	7,16 (10,5–3,82)	10,5 (13,6–7,46)

К таким же выводам приводит оценка РР/В и соотношений первичная продукция экосистемы / биомасса (отдельных трофических звеньев и экосистемы в целом). Соответственно по озерам: Нарочь–Мястро–Баторин из данных (Биопродуктивность..., 1971) получим:

$$a) \text{PP} / \text{V}_{\text{вс}} - 119 - 178 - 278,$$

$$б) \text{PP} / \text{V}_z - 125 - 389 - 248,$$

$$в) \text{PP} / \text{V}_{\text{рыб}} - 70 - 166 - 204,$$

$$г) \text{ПП} / \text{V}_e - 19 - 27,3 - 27,8.$$

Таким образом траты энергии РР на единицу биомассы изменяются однонаправленно с трофностью, то есть с ростом трофности эффективность работы экосистемы снижается.

К таким выводам для зоопланктона озерных экосистем на обширных материалах пришла И.Н. Андроникова (1996), и другие исследователи. По И.Н. Андрониковой, среднее соотношение

Таблица 103

Средняя глубина (z), снижение уровня от бытового 1937 г. ( $\Delta z$ ) озера Севан (Малый Севан), биомассы ( $\text{V}_z$ ), показатели структуры и устойчивости сообщества зоопланктона за период 1937–1969 гг.

Показатели	Средняя	Годы			
		1937	1947	1957	1958
$z$ , м	–	57,4	55,12	47,0	45,5
$\Delta z$ , м	–	0	2,28	10,37	11,9
$\text{V}_z$ , г/м <sup>3</sup>	26,4	30	26,75	17,47	21,6
$\text{V}_{\text{вс}}$ , мг/м <sup>3</sup>	588	522	485	372	474
$S_i$	0,173	0,38	0,127	0,193	0,18
$\Pi$	2,463	2,34	2,39	2,4	2,45
$R$	0,227	0,26	0,246	0,246	0,228
$w$ , мг	0,0295	0,045	0,037	0,03	0,0275

ние  $\text{V}_z/\text{V}_p$  составляет в олиготрофных озерах 4,3, мезотрофных – 0,78, евтрофных – 0,42, а соотношение  $R/\text{V}$  зоопланктона с ростом трофности увеличивается, составляя по этим типам озер соответственно: 0,17–0,23–0,3.

## 8.4. Озеро Севан

Для рассмотрения привлечены материалы сборника (Многолетние..., 1973), содержащие сведения о видовом составе зоопланктона, численности и биомассе за период 1937–1969 гг. в Малом Севане, из которых рассчитаны параметры структуры и устойчивости для зоопланктона, представленные в таблице 103.

Судя по таблице, биомасса зоопланктона в озере Севан, г/м<sup>3</sup>, с понижением уровня ощутимо не менялась, но при сравнении биомасс в единице объема можно говорить о ее более заметном росте как показателе евтрофирования озера, которое из олиготрофного стало приобретать черты мезотрофности.

Более ощутимо в озере Севан за показанный в таблице 103 период снижение показателя внутригодовой устойчивости биомасс  $S_i$  и  $w$  – средней массы особи зоопланктона. В то же время численное разнообразие сообщества по индексу Шеннона  $H$  и относительная структура сообщества  $R$  оставались достаточно

таблица 103 (окончание)

	Годы						
	1961	1962	1965	1966	1967	1968	1969
	43,52	43,45	42,88	42,3	41,74	40,77	40,4
	13,38	13,95	14,52	15,1	15,66	16,23	17,0
	25,9	23,2	26,8	34,5	26,16	31,4	26,2
	595	534	625	815	627	770	650
	0,143	0,226	0,137	0,1	0,147	0,05	0,18
	2,57	2,63	2,28	2,38	2,32	2,47	2,67
	–	0,17	0,217	0,25	0,27	0,22	0,2
	–	0,028	0,022	0,025	0,023	0,032	0,025

стабильными. Можно сделать вывод, что в целом изменения сообщества не выходили за пределы его приспособительных возможностей и оно оставалось в достаточно устойчивом состоянии.

Напротив, в малых латвийских неглубоких озерах, как показывает сравнение данных в таблице 104, изменения в сообществе зоопланктона с увеличением трофности (здесь  $Chl$  в  $mg/m^3$ , БПК<sub>5</sub> в  $mg O/l$ ) видимо оказались более глубокими – хорошо заметно убывание значений разнообразия  $H$ , устойчивости  $S_1$  и возрастание соотношения  $H/S_1$ , кратности многолетних колебаний устойчивости биомасс  $A_2$  и соотношения  $A_2/H$ .

Уместно также отметить, что для Нарочанских озер в таблице 105 (здесь  $Chl$ ,  $mg/m^3$ ) для зоопланктона увеличивается отношение максимальных, а также минимальных биомасс и их разницы – к разнообразию  $H$ , растет также отношение  $A_2/H$ ,  $A_2/\Delta H$ ,  $\Delta S_1/\Delta H$ .

Таблица 104

Показатели трофности и устойчивости зоопланктона латвийских озер

Озера	Показатели						
	$Chl$	БПК	$S_1$	$H$	$H/S_1$	$A_2$	$A_2/H$
Дл.Сидзизияс	3,2	1,8	0,0555	2,82	51	4,5	1,6
Бечеру	3	2,7	0,143	3,03	21	1,3	0,4
Сидзизияс	4,9	3,1	0,0357	2,5	70	11	4,4
Рогайжу	5	2,7	0,033	2,72	82	3,8	1,4
Слейшовас	7,5	2,6	0,016	2,06	126	103	50
Воркалю	11,7	5,3	0,0294	2,22	76	16,5	7,4

Таблица 105

Некоторые показатели трофности и устойчивости зоопланктона Нарочанских озер

Озера	Показатели						
	$Chl$	$B_{max}/H$	$B_{min}/H$	$\Delta B/H$	$A_2/H$	$A_2/\Delta H$	$\Delta H/\Delta S$
Нарочь	4,3	0,62	0,26	0,36	2,92	12,9	2,56
Мястро	20	1,36	0,64	0,72	4,88	16,4	3
Баторин	64	2,45	0,95	1,5	14	48	6,2

Сходная картина увеличения размаха колебаний величин прослеживается и на содержании ВОВ,  $mg C/l$ : озеро Нарочь 1,7 (1,1–2,5), озеро Мястро 7,3 (0,9–8), озеро Баторин 27,4 (2,8–36,3), то есть амплитуда колебаний величин ВОВ в озерах различается соответственно в 2,3–9–13 раз.

Обобщая обсуждавшиеся примеры, можно прийти к выводу о целесообразности сравнения и анализа динамики различных показателей, которые могут коррелировать с устойчивостью в разной мере и давать неоднозначные оценки устойчивости экосистем. Приходится также признать, что оценки стабильности экосистем по колебаниям биомасс и оценкам разнообразия при сравнении между водоемами остаются преимущественно качественными (выше – ниже, больше – меньше), тогда как нам наиболее интересна скорость происходящих в экосистеме изменений.

Количественные оценки могут быть получены при сравнении хронологической динамики самых разных показателей сообществ и среды в том же водоеме за сравниваемые периоды по темпам изменения (например, по времени изменения показателя вдвое,  $T_2$ , лет). Для оценок динамики стабильности экосистемы водоема и отклонения ее от стационарного состояния А.Ф. Алимов (2000) считает целесообразным использование описаний динамики функции при изменении аргумента, например, в виде “фазовых портретов”.

## Глава 9

# ВНУТРИВОДОЕМНЫЕ ФАКТОРЫ В ФОРМИРОВАНИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В предыдущих главах обсуждалась зависимость параметров экосистем от трофических характеристик, в свою очередь формирующихся под воздействием природно-географических факторов, в том числе как эдафического, определяющего поступление вещества с водосбора, так и внутриводоемных процессов, определяемых чертами водоема и его режима.

В устойчивости водных экосистем важное значение имеет степень их забуферности по различным показателям, в которую вносят свой вклад соотношение аллохтонного и автохтонного органического вещества, его доля, утилизируемая через детритный цикл, а также доля легко разложимого органического вещества, уровень круговорота биогенных элементов и их поступление из илов в раствор и обратно.

Немаловажное значение имеет мера взаимозависимости отдельных сообществ – преобладание потока вещества через макрофиты или через фитопланктон, зоопланктонный или бентосный тип продуцирования в водоеме.

В водоеме важное значение признается за долей литорали и степенью ее зарастания макрофитами, играющими барьерную, фильтрующую, кумулирующую и деструкционную роль в круговороте вещества. При крутом склоне зона литорали узка с ог-

раниченным числом населяющих ее видов, а при пологом склоне более разнообразна по населению, устойчивость которого в большой мере зависит от открытости литорали для воздействия природных факторов (закрытые и открытые заливы, основной плес).

Важную роль в стабильности систем имеет масштабность процессов, определяемая размерами водоема и его средней глубиной. На примере островных наземных сообществ животных и растений П. Джилер (1988) отмечал зависимость числа видов от площади островов, описывая ее параболическим уравнением с показателем степени около 0,25. А.Ф. Алимов (2000) по данным Аллена показал положительную зависимость числа видов рыб и площадей бассейнов рек. По В.Н. Абросову (1961), в озерах видовое разнообразие ихтиоценоза также связано с размерами водоема. Принимая объем самых бедных по числу видов карасевых озер за единицу, для плотвично-окуневых озер с более высоким видовым разнообразием, чем в озерах предыдущего типа В.Н. Абросов выражает объем озер в 3,6 единиц, лещевых в 4,4, лещево-уклейных 12, лещево-судачьих 29, лещево-снетковых 32, лещево-ряпушковых 84, лещево-сиговых 290 единиц, при соответственно увеличивающемся видовом разнообразии ихтиоценоза в приводимом ряду озер с ростом их объемов. Л.А. - Жаков (1984) отмечает прямую зависимость числа видов рыб от площади озер, средней и максимальной глубины, обратную – от содержания фосфора, минерализации, морфоэдафического индекса. Согласно данным Международной биологической программы в 70 внутренних водоемах мира площадь и географическая широта определяли треть вариаций видового разнообразия ихтиоценоза, а в 14 северо-американских озерах – 90% (Brilinsky, Mann, 1973).

Некоторые аспекты формирования биопродуктивности на водоемном уровне обсуждались в работе А.П. Мусатова (1994).

Обращается внимание на полезность оценки емкости водоема  $E$ , измеряемой как соотношение средней и максимальной глубин  $E=z/z_{\max}$ , согласно Г.Ю. Верещагину (1930) отражающее форму озерной котловины и для определенных геометрических фигур имеющее следующие значения: цилиндр – 1, полуцилиндр – 0,67, параболик – 0,5, конус – 0,33. По И.Н. Сорокину (1988) из 155 рассмотренных озер 72% имели значения  $E$  около 0,33, 23% около 0,5, а 5% около 0,67. По А.Ф. Алимову (1994, 2000) величина  $E$  как и  $PP$  оказывает влияние на величины биомасс отдельных сообществ гидробионтов, их разнообразие и устойчивость.

Представив  $z= Ez_{\max}$ ,  $\rho=a\Delta F/z$ , где  $\rho$  – коэффициент условного водообмена,  $a$  – коэффициент,  $\Delta F$  – удельный водосбор (соотношение площадей водосбор/озеро), получим

$$E = a \Delta F / \rho z_{\max},$$

то есть емкость  $E$  может быть увязана с удельным водосбором, а также водообменом и ее значения выше для мелководных водоемов.

Нередко используется предложенный Г.Ю. Верещагиным коэффициент открытости  $K_o$ , представляющий отношение площади озера  $S_{\text{оз}}$  к средней глубине или объема к квадрату глубины  $K_o = S_{\text{оз}} z = V/z^2$ , играющий важную роль для ветрового перемешивания в озере. Нетрудно убедиться, что как и предыдущий показатель, он также может быть выражен через функцию удельного водосбора и проточности.

Концентрация общего фосфора в водоеме  $P_{\text{tot}}$  наиболее часто используется в качестве исходного параметра для прогнозирования трофического статуса водных экосистем и оценки других их параметров. С семидесятых годов двадцатого века для прогнозирования широко используют хорошо зарекомендовавшие себя нагрузочные модели Фолленвейдера и Диллона, описывающие концентрацию фосфора в водоеме уравнениями:

$$P_{\text{tot}} = L / z (\sigma + \rho),$$

$$P_{\text{tot}} = L (1 - R) / z\rho,$$

где  $P_{\text{tot}}$  и  $L$  – концентрация общего фосфора,  $г/м^3$ , и фосфорная нагрузка,  $г/м^2 \cdot год$ ,  $\sigma$  – коэффициент осаднения фосфора,  $R$  – коэффициент удержания фосфора в водоеме,  $z$  – средняя глубина водоема,  $м$ ,  $\rho$  – коэффициент условного водообмена,  $год^{-1}$ .

Коэффициенты  $R$  и  $\rho$  могут оцениваться различными способами, в том числе исходя из проточности водоема, оцениваемой величиной условного водообмена  $\rho$ , либо обратной величиной – временем водообмена  $\tau_w$  или гидравлической нагрузкой  $q_s = z \rho = z/\tau_w$ .

Принимая по Фолленвейдеру  $\sigma = \rho^{0.5}$  и  $1 - R = \rho^{0.5}/(1 + \rho^{0.5})$  получим для обеих моделей одинаковое выражение

$$P_{\text{tot}} = L / z (\rho^{0.5} + \rho).$$

Таким образом общий фосфор, а соответственно и другие интегральные индикаторы трофического статуса экосистемы могут быть выражены через показатели проточности, которая может быть описана и через параметры, связанные с водосбором водоема.

Отсутствие или недостаточность оценок водообмена может быть преодолено по С.П. Китаеву (1984) использованием данных о площадях водосбора и водоема, а также средней глубины. В работе (Мусатов, 1994) также отмечена возможность использования индекса удельный водосбор /средняя глубина – то есть  $\Delta F/z$  – для оценок проточности водоема как  $\Delta F/z = k\rho$ , где  $k$  – коэффициент; при этом для весьма широкого ряда водоемов от океанов до озер зависимость имела вид  $\Delta F/z \sim 5\rho$ , то есть  $\rho \sim 0,2\Delta F/z$ .

Надо отметить, что в более частных совокупностях водоемов величина  $a=1/k$  различается. Так, для волжских водохранилищ и

Нарочанских озер она составляет в среднем 0,215, для водохранилищ Подмосковья 0,195, для озер Латвии 0,245, находясь в зависимости от удельной водоносности водосбора или модуля стока  $Mo$ , л/сек·км<sup>2</sup>, оцениваемого по С.П. Китаеву как  $Mo = zp / (K \Delta F)$ . Соответственно  $a = Mo K$  (здесь коэффициент  $K$  получен С.П. Китаевым из числа секунд в году и принят за 0,03154). Таким образом

$$\Delta F / z = (Mo K)^{-1} \rho^b.$$

По О.А. Алекину (1970)  $Mo$  и минерализация (сумма ионов  $\Sigma и$ ) связаны обратной зависимостью и на территории бывшего СССР  $Mo$  снижается по географическим зонам в направлении к югу. Ниже в таблице 106 для некоторых водосборов представлен ряд характеризующих водообмен параметров. Для Нарочанских озер параметры таблицы 106 получены из данных (Экологическая..., 1985), по Европейскому Северу из данных С.П. Китаева (1984). Величина  $Mo$  оценена по Китаеву. Как видно из таблицы 106, для озер тундры и тайги европейского Севера величины  $Mo$  и  $a$  существенно выше, чем в средней полосе.

Таблица 106

Коэффициент условного водообмена водосборов  $\rho$  и связанные с ним параметры

Озера, географические зоны	Параметры					
	$\Delta F$	$z$	$\Delta F/z$	$\rho$	$Mo$	$a$
Озера:						
Нарочь	3,5	9	0,389	0,091	7,4	0,233
Мястро	10,2	5,4	1,88	0,4	6,7	0,21
Баторин	14,6	3	4,87	1,0	6,5	0,205
Зоны:						
тайга	23,3	4,5	5,17	4,2	25,75	0,81
тундра	42,9	3,7	11,6	9,4	25,6	0,8
смешанный лес	26,6	3,9	6,8	1,8	8,34	0,263

В свете сказанного более понятной оказывается зависимость параметров экосистемы от водообмена. Так, из данных И.Н. Сококина (1988) для озер Южной Карелии получим связь содержания органического вещества  $OB$ , мг/л, и времени условного водообмена  $\tau_w$

$$OB = 19,92 \tau_w^{-0,24}, \quad (n = 10, r = 0,93).$$

Близкая зависимость характерна для совокупности из 3 Нарочанских и 6 латвийских озер

$$OB = 23 \tau_w^{-0,29}, \quad (n = 9, r = 0,78).$$

В таблице 107 для Нарочанских озер представлен ряд показателей трофности и стабильности (для сообщества зоопланктона) в сопоставлении с параметрами удельного водосбора, глубины и водообмена, что свидетельствует о согласованной динамике показателей. Здесь в таблице 107  $PP$  только фитопланктон,  $V_{max}$ ,  $V_{min}$ ,  $\Delta B$  – биомассы зоопланктона,  $S_1$  – соотношение биомасс зоопланктона за подледный и безледный период,  $w$  – средняя масса особи зоопланктона,  $\Delta F$  – удельный водосбор.

Таблица 107

Показатели трофности и стабильности зоопланктона, характеристики удельного водосбора, средней глубины и водообмена Нарочанских озер

Показатели	Озера		
	Нарочь	Мястро	Баторин
$PP$ , ккал/м <sup>2</sup> ·год	700	2147	2723
$S_1$ , м	5,3	1,6	0,8
$V_{max}$ , г/м <sup>3</sup>	1,92	4,33	7,2
$\Delta B = V_{max} - V_{min}$ , г/м <sup>3</sup>	1,12	2,3	4,4
$S_1$	0,5	0,23–0,3	0,135–0,03
$w$ , мг	0,0128	0,0124	0,01
$\Delta F$	3,5	10,9	14,6
$z$ , м	9	5,4	3
$\Delta F/z$	0,39	1,9	4,9
$\tau_w$ , лет	11	2,5	1

С водообменом водоема нагрузочные модели увязывают экологическое время отклика  $\tau$  и установления равновесия в экосистеме на новом уровне. Исходя из представлений Диллона (Dillon, 1975), можно оценить время установления равновесия экосистемы на новом трофическом уровне при вероятности достижения критической концентрации общего фосфора в 97% как

$$\tau = 3,465 / (p + p^{0.5}).$$

По модели Фолленвейдера время установления равновесия выражается как

$$\tau = 3 \tau_w (1 - R).$$

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные в работе расчетные приближения позволяют описывать развитие отдельных трофических звеньев водных экосистем по разным индикаторам трофического статуса, потокам энергии через экосистемы и взаимосвязям отдельных параметров. Оценка параметров по ряду взаимопересчитываемых уравнений позволяет получать близкие результаты по разным индикаторам, что является определенным шагом к унификации оценок.

Несмотря на имеющиеся в ряде случаев элементы определенной механистичности подходов, использованных в данной работе, и приближенность расчетных оценок, соответствие расчетных данных с фактической картиной по ряду озер и водохранилищ оказывается достаточно реальным, что свидетельствует о правильности заложенных предпосылок. Это видно и из сравнения серий разных обсуждаемых уравнений, например, для оценок биомасс и продукции отдельных трофических звеньев на шкале трофических типов водоемов, дающих в большинстве случаев достаточно сходные результаты.

Имея в виду известную приближенность наших натуральных измерений *in situ*, расчеты по которым тоже выполняются с определенными допущениями, можно считать, что использование для экометрии обобщенных зависимостей параметров водных экосистем во многих случаях себя оправдывает. Расчетные оцен-

ки, естественно, не заменяют полностью натуральных наблюдений, а дополняют их. Необходимость в расчетных оценках еще более возрастает при прогнозировании возможных изменений в экосистемах, при бонитировке продукционных возможностей внутренних водоемов и создании новых.

Сфера применения описанных расчетных приближений имеет определенные ограничения, для рек вообще многие зависимости другие. Для водохранилищ некоторые оценки имеют меньшую определенность, чем для озер. Расчетные гипотетические значения прозрачности исходят из ее величины, обуславливаемой развитием фитопланктона (то есть принимается, что изменения коэффициента экстинкции обуславливаются только развитием фитопланктона). При высокой доле высшей водной растительности в формировании первичной продукции, рассчитанная по прозрачности ее величина будет недоучитывать продукцию. Смещение оценок может возникать и при высокой величине детритного бесхлорофильного органического вещества, а также при повышенной цветности за счет аллохтонной органики, изменяющей вид взаимосвязей.

Принятие для расчетов одинаковой продолжительности сезона в многолетнем разрезе и неизменной величины суточного ассимиляционного числа САЧ приводит к тому, что расчетные данные оказываются усредненными ближе к среднегодовой величине. Поэтому оценка продуктивности разных водоемов в одном и том же году скорее всего даст меньшее отклонение от реальной картины, чем расчетные оценки многолетней динамики в одном и том же водоеме. То же обстоятельство (использование средних величин Р/В отдельных трофических звеньев) сказывается на биопродукционных оценках. Совершенствование представлений о зависимости продукционных процессов от инсоляции, температурного режима, длительности сезона отдельных лет (данные о которых приводятся редко) позволит повы-

сить надежность оценок. Надо однако сказать, что в ряде случаев нас может больше интересовать именно усредненная оценка.

Различия в долях аллохтонного и автохтонного вещества по географическим зонам, регионам в зависимости от соотношений водоем-водосбор и от водообмена водоема являются одной из причин, снижающих надежность прогноза биопродуктивности экосистемы только по оценкам первичной продукции, поскольку продукция бактерий, зоопланктона, зообентоса, рыб формируется и за счет утилизации аллохтонного органического вещества. Колебания в соотношении аллохтонного и автохтонного вещества существенно сказываются на величинах бактериальной ассимиляции и суммарного обмена экосистемы.

По поводу современных способов оценки стабильности экосистем можно полагать, что чаще они дают нам возможность лишь качественных оценок типа выше-ниже, в то время как нас более интересует скорость происходящих изменений. При сравнении параметров экосистемы за разные временные периоды такие оценки могут быть охарактеризованы количественно. Определенные перспективы имеет анализ динамики функции в зависимости от изменений аргумента, например, по методу фазовых портретов.

Уместно также отметить, что подавляющее число уравнений, связывающих биопродукционные параметры экосистем с первичной продукцией, свидетельствуют о снижении эффективности работы экосистемы с повышением трофности а, соответственно, об уменьшении стабильности экосистем.

## SUMMARY

This work is devoted to comparative analysis of modern approaches to the accounts of bioproductive parameters of aquatic ecosystems of inland water bodies—lakes and man-made lakes – from the viewpoint of their trophical state.

For discussion the layers of materials on different aspects of bioproductive hydrobiology (the characteristics of flows of energy, of trophic state of water bodies, of aquatic ecosystems structure) are involved.

In the chapter 1 the dynamic of organic substances in water bodies depending on their trophy is discussed. The scales of trophical types of water bodies based on the most usable indicators of their trophical state (the primary production, the transparency, the content of chlorophyll, the total phosphorus et cetera) are compared. The comparison of waters quality classes based on the system Zshukinsky et al with trophical types of water bodies is discussed.

In the chapters 2–6 various equations describing the biomasse and the production of bacterio-phyto-and zooplankton also as a benthos are considered. The results of calculation are compared to real data sheets on lakes and reservoirs of the Russian Federation, the former USSR, the Europe and the world.

In the chapter 7 total parameters of energies fluxes through the ecosystem as a whole and opportunity of use them for the forecasts of ecosystems development and the stability of ecosystems are discussed.

The important advantage of work is, that applied equations and used trophical scales allow to receive comparable results from different indicators of the trophical status and to carry out recalculations on one parameters in others with reception of real identical results.

In the chapters 8–9 on examples for zooplankton communities from some lakes the most frequently used parameters of stability for ecosystems – a diversity of community structure and stability of of biomasses – are compared. Some factors influencing on the stability of the ecosystems are discussed.

## ЛИТЕРАТУРА

- Авинская Е.А.* О соотношении концентраций хлорофилла *a* и биомассы фитопланктона // Сборн. научн. трудов ГосНИОРХ. 1988. Вып. 283. С.13-24.
- Алекин О.А.* Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеоздат, 1970. 444 с.
- Алимов А.Ф.* Исследование биотических балансов экосистем пресноводных водоемов СССР // Гидробиол. журн. 1987. Т.23. №6. С.3-9.
- Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеоздат, 1989. 151 с.
- Алимов А.Ф.* Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журн. общей биологии. 1994. Т.55. №3. С.285-302.
- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем // Труды ЗИН. Т.283. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Андроникова И.Н.* Проблема устойчивости озерных экосистем в условиях антропогенного воздействия. // Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб, 1991. С.13-17.
- Андроникова И.Н.* Классификация озер по уровню биологической продуктивности // Теоретические вопросы классификации озер. СПб.: Наука, 1993. 185 с.
- Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Антипова Л.Ф., Асельборн И.А.* Трофическая структура и продуктивность биоценозов Псковского озера // Сборн. научн. трудов ГосНИОРХ. 1988. Вып.282. С.47-55.
- Бессонов Н.М., Привезенцев Ю.А.* Рыбохозяйственная гидрохимия. М.: Агропромиздат, 1987. 159 с.
- Биологические ресурсы океана. М.: Агропромиздат, 1985. 288 с.
- Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск: БГУ, 1971. 190 с.
- Бульон В.В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
- Бульон В.В.* Некоторые закономерности первичной продукции озерных экосистем // Продукция популяций и сообществ водных организмов и методики ее изучения. Свердловск.: УНЦ АН СССР, 1985. С.19-29.
- Бульон В.В.* Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах // Тр. ЗИН. 1994. т.216. СПб.: Наука, 222 с.
- Верещагин Г.Ю.* Методы морфометрической характеристики озер // Тр. Олонецкой научн. экспедиции. География.1930. Вып.1. Ч.2. С.3-106.
- Винберг Г.Г.* Первичная продукция водоемов. Минск.: АН БССР, 1960. 329 с.
- Винберг Г.Г.* Итоги исследований пресноводных сообществ всех трофических уровней // Ресурсы биосферы. 1976. Вып.2. С.145-157.
- Волга и ее жизнь*. Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Гак Д.З.* Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М.: Наука, 1975. 254 с.
- Гак Д.З., Кудрина Е.С.* Бактериальная продукция // Водохранилища мира. М.: Наука, 1979. С.135-145.
- Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ. Киев: Наукова Думка, 1989. 121 с.
- Глуценко Л.О.* О возможности экспресс-оценки седиментации взвеси по величине прозрачности воды // Восьмой всесоюзн. симпоз. по истории озер. Тез. докл. Минск, 1989. С.304-305.

- Горшков В.Г. Энергетика биосферы и устойчивость состояния окружающей среды // Итоги науки и техники. ВИНТИ, 1990. 237 с.
- Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М., 1995. 471 с.
- Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого // Трофометаболические взаимоотношения зоо-и фитопланктона. Л.: Наука, 1986. 155 с.
- Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. Киев: Наукова Думка, 1979. 289 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Донецкая В.В. Бактериопланктон Саратовского водохранилища в районе г.Сызрань // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. 1977. №19. С.46-51.
- Драбкова В.Г., И.Н. Сорокин. Озеро и водосбор – единая природная система. Л.: Наука, 1979. 195 с.
- Драчев С.М. Борьба с загрязнением рек, озер, водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М-Л.: Наука, 1964. 271 с.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1984. 144 с.
- Жужинский В.Н., Окснюк О.П., Олейник Г.Н., Кошелева С.И. Принципы и опыт построения экологической классификации качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журн. 1981. Т.17. №2. С.38-48.
- Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев.: Наукова Думка, 1983. 206 с.
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Наука, 1985. 222 с.
- Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248с.
- Измельева Л.Р., Кожова О.М., Усенко Н.Б. Динамика хлорофилла *a* в sestone Иркутского водохранилища // Гидробиологический журн. 1990. Т.26. №1. С.7-13.

- Иконников В.Ф. Зависимость световых условий в водоеме от содержания в воде хлорофилла // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С.199-207.
- Имитационное моделирование природной системы "озеро-водосбор". Л.: АН СССР, 1987. 232 с.
- Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. Л.: Наука, 1984. 207 с.
- Китаев С.П. Ихтиомасса и рыбопродуктивность малых и средних озер и способы их определения. СПб.: Наука, 1994. 176 с.
- Ковалевская Р.З. Краткая гидрохимическая характеристика некоторых озер Белоруссии // Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск: Изд. БГУ, 1971. С.34-47.
- Копылов А.И., Крылова И.Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища. // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С.141-173.
- Корнева Л. Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С.50-113.
- Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. СПб.: Наука, 1992. 325 с.
- Лейте В. Определение органического загрязнения питьевых, природных и сточных вод. М.: Химия, 1975. 200 с.
- Лесников Л.А. Закономерности влияния загрязняющих веществ на водные биоценозы // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1986. №252. С.124-130.
- Литвинов А.В., Михеева И.М. Гидрологические условия и распределение фитопланктона в водохранилищах волжского каскада // Водные ресурсы. 1997. Т.24. №4. С.486-493.
- Лурье Ю.Ю. Унифицированные методы анализа воды. М.: Химия, 1971. 375 с.
- Методические основы оценки антропогенного влияния на качество поверхностных вод. Л.: Гидрометеиздат. 1981.

- Мартынова М.В.* Азот и фосфор в донных отложениях озер и водохранилищ. М.: Наука, 1984. 160 с.
- Милюс А.Ю.* Статистическая модель трофического состояния малых светловодных озер // Водные ресурсы. 1987. №3. С.63-67.
- Минеева Н.М.* Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С.114-140.
- Многолетние показатели развития озер. М.: Наука, 1973. 203 с.
- Мусатов А.П.* Пространственно-временная структура водных экосистем. М.: Наука, 1994. 118 с.
- Николаев И.И.* Сравнительно-лимнологические аспекты прогнозирования лимнических систем // Водные ресурсы. 1986. №3. С.96-105.
- Никаноров А.М.* Гидрохимия. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 351 с.
- Основы прогнозирования качества поверхностных вод. М.: Наука, 1982. 182 с.
- Остапеня А.П.* Соотношение между взвешенным и растворенным органическим веществом в водоемах различного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С.109-115.
- Петрова Н.А.* Сукцессия фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л.: Наука, 1990. 198 с.
- Петрович П.Г.* Многолетние различия в развитии и структуре зоопланктонного сообщества разнотипных озер. Материалы 18 науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975. С.86-89.
- Потапова О.И.* Крупная ряпушка. Л.: Наука, 1978. 132 с.
- Пырина И.Л.* Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах. Автореф. дисс... докт. биол. наук. СПб, 1995. 50 с.
- Реакция экосистем озер на хозяйственное преобразование их водосборов. Л.: Наука, 1983. 217 с.

- Романенко В.И.* Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 294 с.
- Романов В.П.* Прогнозирование трофического состояния водоемов после изменения их морфологических параметров // Матер. междунар. конфер. "Вода: экология и технология". М., 1994. Т.1. С.277-279.
- Романов В.П., Бойкова С.А., Вешняков Г.Г., Лешковец Л.Е., Мелешко М.А.* Прозрачность как показатель уровня трофии озер // Вестник БГУ. 1988. Сер.2. №3. С.72-74.
- Сигарева Л.Е.* Содержание и фотосинтетическая характеристика фитопланктона Верхней Волги // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Киев, 1984. 19 с.
- Скопинцев Б.А.* Органическое вещество в природной воде (водный гумус) // Тр. ГОИН. 1950. Вып.17(29). 289 с.
- Скопинцев Б.А.* Закономерности разложения (минерализации) органического вещества отмершего планктона // Водные ресурсы. 1976. №2. С.150-160.
- Скопинцев Б.А., Гончарова И.А.* Использование значений отношений различных показателей органического вещества природных вод для его количественной оценки // Современные проблемы региональной и прикладной геохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С.95-117.
- Скопинцев Б.А., Бикбулатова Е.М.* О химической природе органического вещества воды рек СССР // Водные ресурсы. 1986. Т.23. №3. С.85-89.
- Современные проблемы улучшения санитарно-биологического состояния и повышения биологической продуктивности днепровских водохранилищ. Киев: Наукова Думка, 1976. 70 с.
- Сорокин И.Н.* Внешний водообмен озер СССР. Л.: Наука, 1988. 141 с.
- Сорокин Ю.И., Мамаева Т.И.* Запас усвояемого органического вещества и активность микрофлоры в толще воды юго-восточной части Тихого океана // Океанология. 1987. Вып.6. С.1027-31.

- Тарасов М.Н., Бессчетнова Э.И. Гидрохимия Нижней Волги при регулировании стока (1935–1990) // Гидрохимические материалы. 1987. Т.101. 120 с.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И. Расчет информационных показателей структуры сообществ на программируемом калькуляторе // Биология внутренних вод. Науч. бюлл. 1989. №84. С.59–63.
- Трифонов И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 179 с.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.
- Хаберман Ю. Сезонная динамика зоопланктона пелагиали и определяющие ее факторы в Псковско-Чудском озере и озере Выртыярв // Сезонные явления в биологии внутренних вод. Тарту, 1978. С.20–50.
- Хатчинсон Э. Лимнология. М.: Прогресс, 1969. 592 с.
- Хендерсон-Селлерс Б. Инженерная лимнология. Л.: Гидрометеоздат, 1987. 335 с.
- Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Р. Умирающие озера. Причины и контроль эвтрофирования. Л.: Гидрометеоздат. 1990. 278 с.
- Шушкина Э.А. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер // Гидробиол. журн. 1966. Т.2. №1. С.24–25.
- Экологическая система Нарочанских озер. Минск.: БГУ, 1985. 302 с.
- Яблонская Е.А., Осадчих В.Ф. Изменение кормовой базы бентосоядных рыб Северного Каспия // Тр. ВНИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. 1976. Т.80. С.48–72.
- Brilinsky M., Mann K.H. Analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs // Limnol. Oceanogr. 1973. V.18. №1. P.1–14.
- Canfield D.E.J., Bachman R.W. Prediction of total phosphorus concentrations on chlorophyll *a* and Secchi depths in natural and artificial lakes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V.38. P.414–423.
- Cole I.J., Findlay S., Pace M.C. Bacterial production in fresh and salt water ecosystems, a cross-system overview // Marine Ecol. Progress. Ser. 1988. V.43. №1–2. P.1–10.

- Dillon P.J., Rigler F.H. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // Limnol. Oceanogr. 1974. V.19. №5. P.767–770.
- Forsberg C., Ryding S.O. Eutrophication parameters and trophic state indices in 30 Swedish waste-receiving lakes // Arch. Hydrobiol. 1980. Bd.89. №1/2. S.189–207.
- French R.H., Cooper J. J., S. Vigg. Secchi disk relationships // Water Res. Bull. 1982. V.18. №1. P.121–123.
- Heckanson L. Ecometric and dynamic modelling. Springer Verlag. Lecture NatLитературан // Earth Sci. 1981. V.35. 158 p.
- Hanson J.M., Peters R.H. Empirical prediction of zooplankton and profundal macrobentos biomass in lakes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. V. 41. P.439–445.
- Harris G.P. Phytoplankton ecology (structure, function and fluctuation). L-N-J. Chapman a. Hall. 1986. 384 p.
- Jan N.D. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass in nutrient poor Canadian lakes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. V.43. P.778–796.
- Jones J.R., Hoyers M.V. Sport fish harvest predicted by summer chlorophyll “a” concentration in midwestern lakes and reservoirs // Trans. Amer. Fish. Soc. 1982. V.111. P.176–179.
- Jones R.A., Bachman R.W. Prediction of phosphorus and chlorophyll levels in lakes // J. Wat. Poll. Cont. Feder. 1986. V.48. №9. P.2176–2182.
- Jones R.A., Bachman R.W. Trophic status of Iowa lakes in relation to origin and glacial geology // Hydrobiol. 1978. V.57. P.267–273.
- Jones R.A., Lee G.F. Recent advances in assessing impact of phosphorus loads on eutrophication-regulated water quality // Water Res. 1982. V.16. P.503–515.
- Jones R.A., Rast W., Lee G.F. Relation between summer mean and maximum Chlorophyll *a* concentration in lakes // Environ. Sci. Technol. V.13. P.869–870.
- Loth P. Morphometric und Wasserbeschaffenheit von Talsperren // Acta hydroch. a Hydrol. 1988. V.16. №3. P.237–267.

- Kalff J., Knoche R.* Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes // *Ann. Rev. Ecol. Sistem. 1978. V.9. P.475-495.*
- Mc. Cauley J., Kalff J.* Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V.38. P.458-463.*
- Mc Queen D.I., Post J.R., Mills E.L.* Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. V.43. №8. P.1571-1581.*
- OECD/Organisation Econom. Cooper. Develop. Comm. / Coop. Program on Eutrophication. *Sci.Rept. Nat. Wat. Res. Inst. 1982. №131. P.1-240.*
- Oglesby R.T.* Phytoplankton summer standing crop and annual productivity as function of phosphorus loading and various physical factors // *J. Fish. Res. Bd. Can. 1977. V.34. P. 2255-2270.*
- Oglesby R.T., Schaffner W.R.* Phosphorus loadings to lakes and some of their responses. Pt. 2. // *Limnol. Oceanogr. 1978. V. 23. P.135-45.*
- Pace M.L.* Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus-chlorophyll relationship // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. V.41. P.1089-1096.*
- Pennak P.W.* Annual limnological cycles in some Colorado reservoir lakes // *Ecol. Monogr. 1949. V.19. №3. P.233-267.*
- Peters R.H.* The role of prediction in limnology // *Limnol. Oceanogr. 1986. V.31. №5. P.1143-1159.*
- Rodhe W.* The ionic composition of lake waters // *Verh.Intern.Verein. Limnol. 1949. V.10. P.377-386.*
- Smith V.H.* Nutrient dependence of primary productivity in lakes // *Limnol. Oceanogr. 1979. V.24. №6. P.1051-1064.*
- Tolstoy A.* Predicted and measured annual primary production of phytoplankton-examples from some swedish lakes // *Arch. Hydrobiol. 1988. V.113. №3. P.381-404.*
- Vollenweider R.A., Kerekes K.K.* Eutrophication of water. Monitoring, assessment and control. OECD. Paris. 1982. 154 p.

- Vollenweider R.A., Munavar M., Stadelmann P.* A comparative review of phytoplankton and primary production in the Laurentian Great Lakes // *J. Fish. Res. Bd. Can. 1974. V.31. №5. P.739-762.*
- Vollenweider R.A., Rast W., Kerekes J.* The phosphorus loading concept and Great Lakes eutrophication // *Phosphorus management strategy for lakes. Ann Arbor, 1980. P.207-234.*
- Vollenweider R.A., Kerekes J.* The loading concept as basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results of the OECD programme on eutrophication // *Progr. Wat. technol. 1980. V.31. №5. P.739-762.*
- Uchmanski J., W. Szeligewitz W.* Empirical models for predicting water quality, as applied to data on lakes of Poland // *Ecol. Pol. 1989. V.36. №3-4. P.285-316.*
- Walker W.W.* Use of hypolimnetic oxygen depletion rate as a trophic state index for lakes // *Water Res. 1979. V.15. P.1463-1470.*
- Watson S., Kalff J.* Relationships between nannoplankton and lake trophic status // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V.38. P.960-967.*

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	5
Список условных обозначений .....	8
<i>Глава 1. Органическое вещество</i>	
в водных экосистемах .....	12
1.1. Оценка трофического статуса водных экосистем по индикаторам трофности .....	12
1.2. Окисляемость органического вещества и соотношения ПО-БО-С <sub>орг</sub> .....	19
1.3. Взвешенное органическое вещество, ВОВ (сестон) .....	20
1.4. Растворенный, взвешенный и общий органический углерод .....	24
1.5. Соотношение РОВ/ВОВ .....	26
1.6. Лабильное органическое вещество (ЛОВ) .....	28
1.7. Состав ионов, их соотношения, сумма ионов, удельная электропроводность .....	31
1.8. Сравнение шкалы трофических типов водосемов и шкалы качества поверхностных вод .....	39
<i>Глава 2. Первичная продукция</i> .....	
2.1. Суточные величины удельного фотосинтеза (САЧ) .....	44

2.2. Расчет сезонных величин первичной продукции РР .....	47
2.3. Суточная первичная продукция ΣА .....	51
2.4. Первичная продукция в евфотной зоне .....	63
2.5. Оценки первичной продукции по другим параметрам потока энергии через экосистему ...	65
2.6. Продукция макрофитов Р <sub>м</sub> .....	66
<i>Глава 3. Биомасса фитопланктона</i> .....	
3.1. Соотношение хлорофилл/биомасса фитопланктона, Chl/V <sub>p</sub> .....	69
3.2. Расчет V <sub>p</sub> , ккал/м <sup>3</sup> , по другим индикаторам трофности .....	71
3.3. Биомасса фитопланктона V <sub>p</sub> с единицы площади .....	74
<i>Глава 4. Бактериопланктон</i> .....	
4.1. Бактериальная продукция с единицы площади .....	76
4.2. Бактериальная биомасса с единицы площади ...	83
4.3. Удельная скорость роста бактерий, Р/В .....	86
4.4. Бактериальная продукция с единицы объема ...	90
4.5. Биомасса бактерий в единице объема .....	91
4.6. Средняя масса и объем бактериальной клетки ..	92
4.7. Численность бактерий, млн. кл/мл .....	93
4.8. Суточная бактериальная продукция .....	98
<i>Глава 5. Зоопланктон</i> .....	
5.1. Продукция зоопланктона с единицы площади ..	102
5.1.1. Оценка продукции Р <sub>p</sub> по биомассе .....	102
5.1.2. Оценка продукции зоопланктона по РР ....	104
5.2. Биомасса зоопланктона с единицы площади .....	110
5.3. Продукция зоопланктона в единице объема .....	115

5.4. P/V зоопланктона с единицы объема .....	120
5.5. Биомасса зоопланктона $B_2$ в единице объема ....	122
<b>Глава 6. Зообентос</b> .....	128
6.1. Калорийность зообентоса .....	128
6.2. Продукция зообентоса .....	128
6.3. Коэффициент P/V зообентоса .....	133
6.4. Биомасса зообентоса .....	133
<b>Глава 7. Поток энергии через экосистему</b> .....	138
7.1. Суммарные потоки энергии через экосистему ..	138
7.2. Соотношения отдельных параметров как характеристики термодинамической устойчивости .....	142
7.3. Отношения параметров потока энергии к первичной продукции – $R_c/PP$ , $P_c/PP$ , $BA/PP$ , $(2PP-R_c)/PP$ .....	144
<b>Глава 8. Сравнительная оценка некоторых характеристик устойчивости экосистем</b> .....	148
8.1. Сязозеро .....	151
8.2. Озера Прибалтики .....	153
8.3. Нарочанские озера .....	155
8.4. Озеро Севан .....	161
<b>Глава 9. Внутриводоемные факторы в формировании и функционировании водных экосистем</b> .....	164
<b>Заключение</b> .....	171
<b>Summary</b> .....	174
<b>Литература</b> .....	176

## CONTENTS

<b>Introduction</b> .....	5
<b>List of symbols</b> .....	8
<b>Chapter 1. Organic matter in aquatic ecosystems</b> .....	12
1.1. Estimation of trophic state of aquatic ecosystems from some trophic indices and some relationships .....	12
1.2. Oxygen demand of organic matter .....	19
1.3. Suspended organic matter (seston) .....	20
1.4. Dissolved, suspended and total organic carbon ..	24
1.5. Relationship dissolved/suspended organic matter .....	26
1.6. Labile organic matter .....	28
1.7. Main ions, its relationships, total dissolved solids, specific conductivity .....	31
1.8. Comparison of a trophic scale with a water quality scale .....	39
<b>Chapter 2. Primary production</b> .....	42
2.1. Specific daily photosynthesis rate .....	44
2.2. Account of seasonal value of primary production PP .....	47

2.3. Daily primary production .....	51
2.4. Primary production in euphotic zone .....	63
2.5. Estimation of primary production on other parameters of energy flow through ecosystem .....	65
2.6. Production of macropytes $P_m$ .....	66
<b>Chapter 3. Biomass of phytoplankton</b> .....	69
3.1. Ratio: chlorophyll/biomass of phytoplankton .....	69
3.2. Account $B_p$ cal/m <sup>3</sup> on other trophic indicators .....	71
3.2. Biomass of phytoplankton $B_p$ per unit of the area .....	74
<b>Chapter 4. Bacterioplankton.</b> .....	76
4.1. Bacterial production per unit of the area .....	76
4.2. Bacterial biomass per unit of the area .....	83
4.3. Specific growth rate of bacteria, P/B .....	86
4.4. Bacterial production per unit of the volume .....	90
4.5. Biomass of bacteria per unit of the volume .....	91
4.6. Average weight and volume of a bacterial cell ..	92
4.7. Total number of bacteria .....	93
4.8. Daily bacterial production .....	98
<b>Chapter 5. Zooplankton</b> .....	102
5.1. Production of zooplankton $P_z$ per unit of the area .....	102
5.1.1. Estimation of production $P_z$ on biomass $B_z$ .....	102
5.1.2. Estimation of zooplankton production on PP .....	104
5.2. Biomass of zooplankton per unit of the area .....	110
5.3. Production of zooplankton per unit of the volume .....	115

5.4. P/B of zooplankton per unit of the volume .....	120
5.5. Biomass of zooplankton $B_z$ per unit of the volume .....	122
<b>Chapter 6. Zoobenthos</b> .....	128
6.1. The caloric value of zoobenthos .....	128
6.2. Production of zoobenthos .....	128
6.3. P/B of zoobenthos .....	133
6.4. Biomass of zoobenthos .....	133
<b>Chapter 7. Fluxes of energy through the ecosystems</b> .....	138
7.1. Total fluxes of energy through ecosystems .....	138
7.2. Some parameters as the characteristics of ecosystems thermodynamic stability .....	142
7.3. Relationships energy flows parameters to primary production .....	144
<b>Chapter 8. A comparative evaluation of some parameters of ecosystems stability</b> .....	148
8.1. Lake Sjamozero .....	151
8.2. Some lakes of Baltiya .....	153
8.3. Narochan Lakes .....	155
8.4. Lake Sevan .....	161
<b>Chapter 9. Some factors influencing on formation and functioning of inland water bodies ecosystems</b> .....	164
<b>Conclusion</b> .....	171
<b>Summary</b> .....	174
<b>References</b> .....	176

Научное издание

*Мусатов  
Артур Петрович*

**ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ ЭКОСИСТЕМ  
ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ**

Редактор  
Д.Н. Коробова

«Научный мир»

119890, Москва, Знаменка, 11/11

Тел./факс (007) (095) 291-2847

E-mail: [naumir@ben.irex.ru](mailto:naumir@ben.irex.ru).

Internet: [http://195.178.196.201/N\\_M/n\\_m.htm](http://195.178.196.201/N_M/n_m.htm)

Лицензия ИД № 03221 от 10.11.2000

Подписано к печати 13.10.2001

Формат 60x90/16

Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12

Тираж 500 экз. Заказ № 2064

Отпечатано с готовых пленок  
в РГУП «Чебоксарская типография № 1»  
428019, г. Чебоксары, пр. И. Яковлева, 15.