50801

ЭКОСИСТЕМА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

ЭКОСИСТЕМА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СЕКЦИЯ ХИМИКО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД им. И. Д. ПАПАНИНА

ЭКОСИСТЕМА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

Ответственные редакторы
Н. В. Буторин, В. Л. Скляренко
Editors-in-Chief
N. V. Butorin, V. L. Skljarenko

ЛЕНИНГРАД
„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

574.5(28:47)

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
SECTION OF CHEMICAL TECHNOLOGICAL AND BIOLOGICAL SCIENCES
I. D. PAPANIN INSTITUTE OF BIOLOGY OF INLAND WATERS

ECOSYSTEM OF LAKE PLESHCHEEVO

УДК 577.472(28–470.316)

Экосистема озера Плещеево. – Л.: Наука, 1989. – 264 с.

В монографии представлены результаты многолетних комплексных исследований всех звеньев экосистемы озера. Большое внимание уделено продукционно-деструкционным процессам и абиотическим факторам. С помощью моделей описаны формирование подземного притока в озеро, течения и функционирование экосистемы озера в целом. Даны рекомендации по улучшению качества вод и повышению рыбопродуктивности водоема.

Для специалистов-гидробиологов, занимающихся вопросами экологии и качества поверхностных вод, а также лиц, принимающих решения в области рационального природопользования и охраны окружающей среды. Библиогр. 181 назв. Ил. 93. Табл. 75.

Рецензенты:
Н. А. ИЗЮМОВА, В. Н. ЯКОВЛЕВ

Научное издание

ЭКОСИСТЕМА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

Утверждено к печати Секцией химико-технологических
и биологических наук Академии наук СССР

Редактор издательства **Л. И. Сметанкина.** Художник **А. И. Слепушкин**
Технический редактор **Е. Н. Никитюк.** Корректор **Л. З. Маркова**

ИБ № 33429

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающем автомате. Подписано к печати 24.01.89. М-34020. Формат 60 × 90 $^1/_{16}$. Бумага офсетная № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 16.50. Усл. кр.-от. 16.75. Уч.-изд. л. 19.54. Тираж 600. Тип. зак. № 728. Цена 3 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство „Наука".
Ленинградское отделение. 199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства „Наука".
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

Э $\frac{2001050100\text{-}518}{042(02)\text{-}89}$ 230-88 – *IV*

ISBN 5-02-026582-9

© Издательство „Наука", 1989 г.

ИНСТИТУТ
ВНУТРЕННИХ ВОД
АН СССР
БИБЛИОТЕКА
ИНВ. № 50801

ВВЕДЕНИЕ

Важнейшим звеном в деле сохранения окружающей среды является охрана внутренних водоемов. На современном этапе жизни общества проблема сохранения качества воды приобрела глобальный характер. Прогресс в области промышленного и сельскохозяйственного производства без учета экологических последствий нередко оказывает негативное воздействие на жизнь даже крупных водоемов.

В последние годы во многих странах на основе законодательных актов принимаются меры к охране водоемов от загрязнения, но в большинстве случаев это касается лишь больших водных объектов. Малым водоемам, к которым относится и оз. Плещеево, внимания уделяется явно недостаточно.

Расположенное недалеко от Москвы на пересечении древних торговых путей Плещеево озеро получило широкую известность еще в давние времена. Народности, населявшие его берега, стали очевидцами и участниками многих исторических событий, сыгравших немаловажную роль в судьбе России.

Проблема сохранения озера и окружающей его территории волновала и волнует многих людей. Оно всегда привлекало внимание ученых-озероведов, любителей-натуралистов, общественности страны. Первые попытки научного анализа состояния озера относятся ко второй половине прошлого века. Так, в записках А. А. Свирелина (1863) уже содержится ряд интересных данных о рыбном промысле на озере (способах лова и количестве добываемой рыбы) и применявшихся в то время мерах по охране рыбных запасов.

О. А. Гримм (1870) дал более подробное описание ихтиофауны озера, затронул вопросы биологии рыб, привел некоторые статистические данные по уловам наиболее ценного вида рыб – переславской ряпушки. Но уже через 18 лет он обратил внимание на уменьшение рыбных запасов, вызванное загрязнением озера сточными водами ткацкой и нескольких красильных фабрик, которые появились к тому времени в г. Переславль-Залесском (Гримм, 1888). Вскоре после этого Ф. Ф. Каврайский (1893) выполнил химический анализ сточных вод, поступающих в озеро, и оценил их объем. Изучив влияние

этих вод на гидрофауну и ознакомившись с порядком ведения промысла, он предложил ряд рекомендаций по улучшению чистоты воды и повышению рыбных запасов озера. К ним относились строительство очистных сооружений, запрет зимнего неводного лова, объявление одного из нерестилищ ряпушки заповедным. К сожалению, в полной мере эти рекомендации не были соблюдены.

Экологические исследования озера заметно усилились после установления Советской власти. Особенно продуктивными в этом отношении были 20–30-е годы. В этот период был проведен ряд экспедиций, в которых приняли участие такие известные ученые-озероведы, как П. Г. Борисов, М. Первухин, С. А. Озеров, Л. Л. Россолимо, Н. В. Кордэ, Н. К. Дэксбах, М. Л. Грандилевская-Дэксбах, М. А. Кастальская-Карзинкина и некоторые другие. Исследовался широкий круг вопросов, касающихся как фаунистики водоема, так и условий среды. Изучались морфометрия озера, режимы уровня и температуры воды, химический состав воды и грунтов. Выполнено описание берегов и притоков озера, построена карта грунтов, определены состав и продуктивность бентосных организмов. Большое внимание было уделено флоре и фауне прибрежья. Были получены новые сведения о состоянии рыбного промысла, изучена кормовая база и паразитофауна основных видов рыб.

В результате проведенных исследований к началу сороковых годов многие стороны жизни озера в той или иной степени получили освещение в научной литературе. Однако не изученными или плохо изученными оставались два важнейших звена экосистемы – микро- и альгофлора, что, естественно, не позволяло получить целостного представления о ее структуре и особенностях функционирования. Отсутствовали также какие-либо балансовые расчеты и данные о зимнем режиме озера, все еще не доставало данных о живом населении глубоководной зоны.

В 40–50-е годы серьезные исследования на озере не велись. Возобновление интереса к озеру наступило лишь в 60-е годы и было связано с возрастанием его значимости в развитии народного хозяйства региона, так как озеро было и остается основным источником водоснабжения г. Переславль–Залесского. Разработка мероприятий по сохранению чистоты вод озера и повышению его рыбопродуктивности потребовала проведения новых гидробиологических исследований. С этой целью в начале 60-х годов на оз. Плещеево работали экспедиции Института географии АН СССР, Государственного института озерного и речного рыбного хозяйства, Ярославского государственного педагогического института, Ярославского государственного университета, Ивановской гидрогеологической экспедиции, Института биологии внутренних вод АН СССР.

Обследование озер Ярославской области Институтом биологии внутренних вод АН СССР было начато в 1962 г. с целью учета озерного фонда области и определения основных направлений хозяйственного использования отдельных водоемов. В течение 1962–1963 гг. исследованиями было охвачено 26 наиболее крупных озер. Полученные материалы послужили основой для кадастрового описания этих водоемов

(Озера..., 1970). Сюда же вошло краткое описание оз. Плещеево, основанное на литературных данных и материалах исследований института тех лет. Оно содержит сведения о гидрологическом режиме озера, химическом составе воды, состоянии и особенностях развития основных групп гидробионтов (фитопланктона, макрофитов, зоопланктона, зообентоса, рыб), а также морфометрии водоема.

К этому же периоду относится обстоятельное исследование гидрохимических изменений в озере под влиянием загрязненных вод р. Трубеж (Федорова, 1967), в котором впервые было отмечено, что обширная литораль выполняет роль биологического барьера, препятствующего поступлению загрязнений в глубоководную зону.

В конце 70-х и в начале 80-х годов нашего века началось бурное экономическое развитие региона. Строятся новые промышленные предприятия в г. Переславль-Залесском, растет его население, усиливается химизация сельскохозяйственного производства, расширяется рекреационное использование озера и его окрестностей, резко возрастает влияние деятельности человека на озеро и окружающий его ландшафт. Результаты этого процесса вызвали дальнейшее ухудшение качества воды, отрицательно сказались на ихтиофауне. В 1974 г. озеро впервые „зацвело" синезелеными водорослями.

Такое состояние водоема, объявленного памятником природы, вызвало беспокойство ученых, большую тревогу партийных и советских органов области и общественности страны. Для принятия необходимых мер, ограничивающих негативное воздействие хозяйственной деятельности на озеро, возникла потребность в дальнейшем изучении этого водоема, охватывающем все стороны его жизнедеятельности. К выполнению этой работы ИБВВ АН СССР приступил в 1979 г., ставя перед собой задачу разработать рекомендации по сохранению качества воды и повышению рыбопродуктивности озера. Исследованиями (большей частью круглогодичными) были охвачены практически все звенья экосистемы – от фитопланктона до рыб. Много внимания уделялось также вопросам гидрологии и гидрохимии.

В результате проведенных комплексных исследований получено много новых данных, которые существенно уточнили представления о данном водоеме. Частично они уже опубликованы и пополнили имевшуюся литературу о жизни озера. Однако представлялось целесообразным написать обобщающую монографию, поскольку отдельные публикации, разбросанные по различным изданиям, не дают целостного представления об озере и затрудняют получение необходимых сведений для решения многих хозяйственных задач.

Основу настоящей монографии составили материалы исследований ИБВВ АН СССР за последнее десятилетие. Вместе с тем в ней широко используются результаты предшествующих исследований, позволившие судить о многолетней сукцессии биоценоза озера. В книге дано краткое физико-географическое описание бассейна озера, приводятся данные по гидрологическому режиму и химизму вод. В биологической части материал рассматривается в порядке расположения групп гидробионтов в трофической цепи с последующей характеристикой баланса

органического вещества, особенностей продукционных и деструкционных процессов, трофического состояния и качества воды. На базе имевшихся материалов впервые предпринята попытка создания математической модели экосистемы водоема.

Монография подготовлена сотрудниками Института биологии внутренних вод АН СССР при участии специалистов Вычислительного центра АН СССР и ВСЕГИНГЕО. Введение написано Н. В. Буториным. Глава „Физико-географическая характеристика" – Н. В. Буториным и В. Л. Скляренко при участии А. Ф. Савельева, „Абиотические условия жизни" – Н. В. Буториным и В. Л. Скляренко при участии В. В. Законнова (донные отложения), А. Ф. Савельева и В. А. Барона (подземные воды), А. Н. Тонких (течения), И. Л. Пыриной (гидрооптические характеристики и световой режим), Э. С. Бикбулатова (гидрохимический режим). Глава „Основные группы гидробионтов и показатели их активности" написана коллективом авторов: раздел „Фитопланктон и его продукционные способности" – И. Л. Пыриной, Л. Е. Сигаревой, И. М. Балоновым; „Первичная продукция фитопланктона" – И. Л. Пыриной, Л. Е. Сигаревой, А. Н. Дзюбаном; „Высшая водная растительность" – В. И. Артеменко; „Микрофлора" – А. Н. Дзюбаном; „Зоопланктон" – В. Н. Столбуновой; „Бентос" – А. И. Бакановым; „Рыбы" – А. Г. Поддубным, Л. К. Малининым, В. И. Кияшко, А. С. Стрельниковым. В главе „Общая характеристика экосистемы" раздел „Особенности продукционного и деструкционного процессов" написан А. Н. Дзюбаном; „Баланс органического вещества" – Э. С. Бикбулатовым, А. Н. Дзюбаном и И. Л. Пыриной; „Трофическое состояние озера и качество воды" – А. Н. Дзюбаном и И. Л. Пыриной. Глава „Математическое моделирование экосистемы" подготовлена А. А. Воиновым, А. Н. Тонких, Ю. М. Свирежевым, Л. А. Кучай при участии В. Л. Скляренко. Заключение написано Н. В. Буториным.

Общее редактирование книги выполнено Н. В. Буториным и В. Л. Скляренко при активном участии А. В. Монакова, А. Г. Поддубного. Данную работу, представляющую собой результаты комплексных исследований озера по единой программе, следует рассматривать как монографию, что необходимо иметь в виду при цитировании работы.

Глава I. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Оз. Плещеево расположено в южной части Ярославской области между Нерльской низиной и северными склонами Клинско-Дмитровской гряды, его координаты: 56°43′31″–56°48′26″ с. ш. и 38°42′20″–38°50′36″ в. д. На юго-восточном берегу находится один из древнейших русских городов – Переславль-Залесский. Окружающая озеро местность, кроме северо-западного берега, холмистая. Отроги Клинско-Дмитровской гряды местами подступают к озеру на расстояние до 200 м, придавая всему ландшафту особый колорит.

Принято считать, что оз. Плещеево ледникового происхождения (Первухин, 1927). Однако есть основания полагать, что его котловина формировалась и в результате процессов карстообразования. На это указывают близкое к поверхности земли залегание карстующихся карбонатных пород, отсутствие под ложем озера экранирующих слабопроницаемых отложений, тектонические нарушения, активный водообмен, связанный с сосредоточенной разгрузкой подземных вод в озеро.

Озеро овальной формы. Его ложе характеризуется хорошо развитой литоральной зоной, переходящей в отлогое побережье. Последнее представляет собой песчаную равнину, сложенную озерным аллювием. Большая часть побережья занята лугами и кустарниками, в северо-западной части его к самой воде подступает смешанный лес, во многих местах заболоченный.

По всему периметру склона озерной котловины имеются четко выраженные уступы. Центральная часть озера глубоководная. Наибольшие глубины 24–25 м. Островов на озере нет.

Морфометрические характеристики озера, имеющиеся в различных литературных источниках (Борисов, 1924; Первухин, 1927; Федорова, 1967), противоречивы, поэтому была выполнена специальная работа по их уточнению. В марте 1985 г. со льда провели серию учащенных промеров глубин озера и высчитали более точные морфометрические показатели (рис. 1): площадь зеркала – 51.5 км^2, длина – 9.55 км, наибольшая ширина – 6.7 км, средняя ширина – 5.4 км, коэффициент развития береговой линии – 1.1, наибольшая глубина – 24.3 м, объем воды – 582.24 млн. м^3, удельный водосбор – 7.92.

Все характеристики определены общепринятыми методами (Чеботарев, 1975). Так, при вычислении объема воды был использован „метод призм". Измерение площадей велось для всех изобат, кратных 1 или 2 метрам.

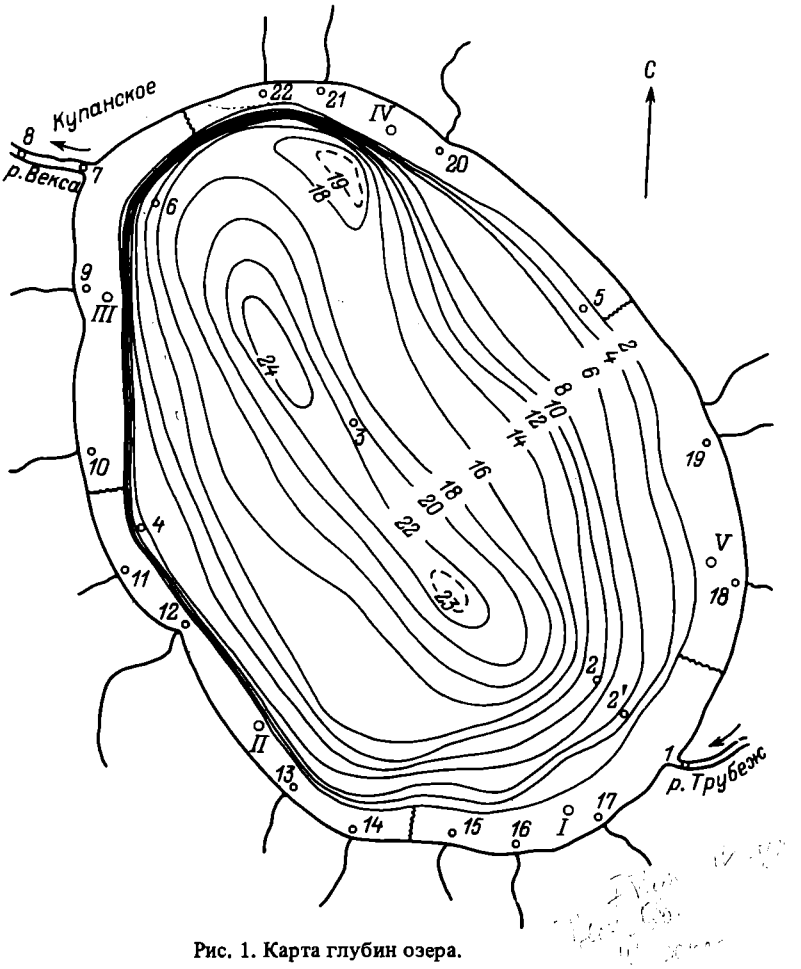


Рис. 1. Карта глубин озера.

Арабские цифры – станции наблюдений; *римские* – литоральные участки.

По данным батиметрической карты (рис. 1), которая заметно отличается от известных карт (Борисов, 1924; Первухин, 1927; Россолимо, 1931), построены графики связи уровня воды в озере с объемом водной массы и соответствующей площадью зеркала водоема (рис. 2) и составлена табл. 1. Данные ее широко использовались при расчетах первичной продукции и деструкции органического вещества, при оценке запасов биогенных элементов в водоеме и в ряде других случаев.

При разделении ложа на участки за нижнюю границу литорали принята изобата 3 м, в пределах которой сосредоточена основная масса погруженной водной растительности. Границей сублиторали

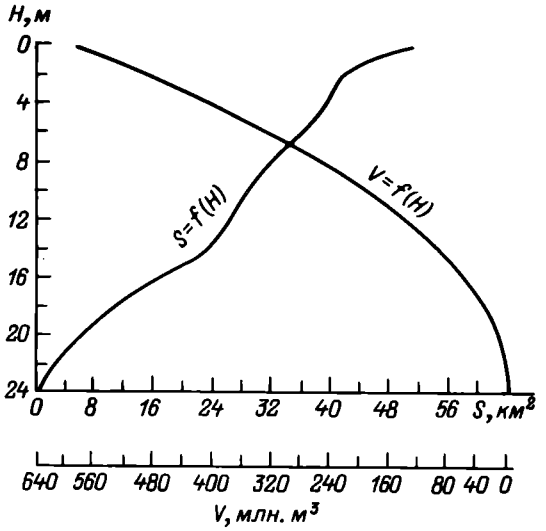


Рис. 2. Зависимость объема воды и площади зеркала озера от его глубины.

послужила изобата 15 м, являющаяся нижней границей свала глубин и распространения наиболее тонкодисперсных черных илов-сапропелей. Кроме того, она является той предельной глубиной, ниже которой влияние ветрового волнения практически не распространяется. Участок глубже 15-метровой изобаты отнесен к профундали.

Все эти участки, типичные для глубоководных озер, хорошо выражены и различаются между собой как гидродинамическими особенностями, так и составом гидробионтов и интенсивностью биологических процессов.

Таблица 1

Морфометрические характеристики озера

Зона	Площадь		Объем воды		Средняя глубина, м
	км²	%	млн. м³	%	
Литоральная	10.92	21.2	10.74	2.0	0.98
Сублиторальная	19.58	38.0	182.90	31.4	9.34
Профундальная	20.97	40.7	388.60	66.7	18.53
Озеро в целом	51.47	100	582.24	100	11.2

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДОСБОРА

Бассейн озера расположен в зоне достаточного увлажнения, в подзоне смешанных лесов. Климат региона умеренно-континентальный с холодной зимой и умеренно теплым летом. Определяется он в основном воздействием воздушных масс Атлантики, Арктического бассейна, а также масс, формирующихся непосредственно над европейской территорией (Ресурсы..., 1973). Существенное влияние на погоду и климат района оказывает западный перенос воздушных масс, сопровождающийся обычно активной циклонической деятельностью, значительными осадками, частыми положительными аномалиями температуры воздуха зимой и отрицательными летом.

Среднегодовой многолетний радиационный баланс местности равен 1298 МДж/м^2. Максимальные значения его в годовом ходе наблюдаются в июне. В среднем с марта по октябрь радиационный баланс положителен, а с ноября по февраль – отрицателен.

Район озера подвержен интенсивному ветровому воздействию. По данным метеостанции г. Переславль-Залесского среднегодовая многолетняя скорость ветра равна 3.8 м/с. В течение года наиболее частыми являются ветры юго-западного и северо-западного направлений. Штилевые условия на озере наблюдаются крайне редко. С началом воздействия ветра волнение развивается очень быстро. Нередки случаи, когда от полного штиля до шторма с высотой волн 60–100 см не проходит и 30 мин. В сильный шторм высота волн может достигать 150 см и более.

Среднегодовая температура воздуха в г. Переславль-Залесском – 3.1 °С. Наиболее холодный месяц в году – январь, самый теплый – июль. Устойчивый переход температуры воздуха через нулевую отметку приходится на первые числа апреля. Осеннее понижение температуры воздуха происходит медленнее, чем ее весеннее повышение. Устойчивый переход температуры воздуха от положительных значений к отрицательным приходится в среднем на третью декаду октября. Среднемноголетние значения температуры (°С) воздуха по месяцам распределяются следующим образом:

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
−11.0	−10.6	−5.3	3.2	10.9	15.2	17.4	15.6	10.2	3.5	−2.9	−8.5

Норма годовых осадков по данным метеостанции г. Переславль-Залесского составляет 590 мм. Из них 60–70% приходится на теплый период года с максимумом в июле–августе. Минимум осадков наблюдается в феврале–апреле. Жидкие осадки составляют 65–75% от их общего количества.

Время установления устойчивого снежного покрова – третья декада ноября. Максимальные снегозапасы отмечаются в первой декаде марта. К концу первой декады апреля снежный покров становится неустойчивым, а весеннее снеготаяние проходит обычно за 5–8 сут.

ЛАНДШАФТ И ГИДРОГЕОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

Озеро расположено на восточной окраине Нерльской низины, представляющей собою флювиогляциальную равнину московского оледенения. Большую часть водосборного бассейна озера занимает северный склон моренной равнины – Клинско-Дмитровской гряды, крайние северные отроги которой местами подступают к озеру на расстояние до 200 м.

Окаймляющая озеро флювиогляциальная низменная равнина ввиду плоского рельефа и близкого к поверхности залегания грунтовых вод значительно заболочена. Наиболее крупные низинные болота развиты на западном побережье озера. Большая часть их в настоящее время осушена. Среди почв, кроме болотных, распространены дерново-средне- и слабоподзолистые, песчаные и супесчаные. На западном и северо-западном побережьях озера преобладают сосновые боры, встречаются также березовые леса, осинники, участки смешанного леса. Во многих местах побережья развита кустарниковая растительность. Основная часть долины озера занята лугами и пастбищами. Наиболее возвышенные ее участки, прилегающие к г. Переславль-Залесскому, распаханы.

Моренная равнина имеет холмистый рельеф, значительно переработанный процессами эрозии. Местами она разделена на отдельные массивы глубокими долинами рек и ручьев (Трубеж, Веськовка, Куритень и др.) и оврагами. Преобладающие типы почв здесь – дерново-среднеподзолистые, тяжело- и среднесуглинистые. Вследствие значительного расчленения территории и большой крутизны склонов наблюдаются явления смыва почв, что в условиях интенсивного сельскохозяйственного и промышленного освоения территории способствует загрязнению поверхностных вод. Леса распространены в виде отдельных, небольших по площади массивов. Преобладают елово-мелколиственные породы с большой примесью широколиственных. Лесистость не превышает 20%. В среднем течении р. Трубеж болота занимают небольшую площадь. В настоящее время эта территория мелиорирована. В верховьях р. Трубеж расположен огромный массив Берендеевского болота, которое в последние годы активно осушается. При этом сброс дренажных вод производится за пределы водосбора озера в р. Киржач, что привело к уменьшению водного питания р. Трубеж.

В геологическом строении верхней части осадочного чехла водосбора озера участвуют отложения четвертичной, меловой, юрской, пермской и каменноугольной систем. Палеозойские отложения образуют поднятие, расположенное под акваторией озера. Ядро этой антиклинали сложено известняками и доломитами верхнего карбона и нижней перми, крылья антиклинали представлены глинами верхней перми, нижнего триаса и верхней юры.

Особенности геологического строения бассейна хорошо прослеживаются на примере двух гидрогеологических профилей (рис. 3, 4). В пределах акватории озера и в непосредственной близости от него отмечен глубокий эрозионный врез, заполненный четвертичными осадками, имеющими непосредственный контакт с закарстованными карбонатными породами верхнего карбона и нижней юры

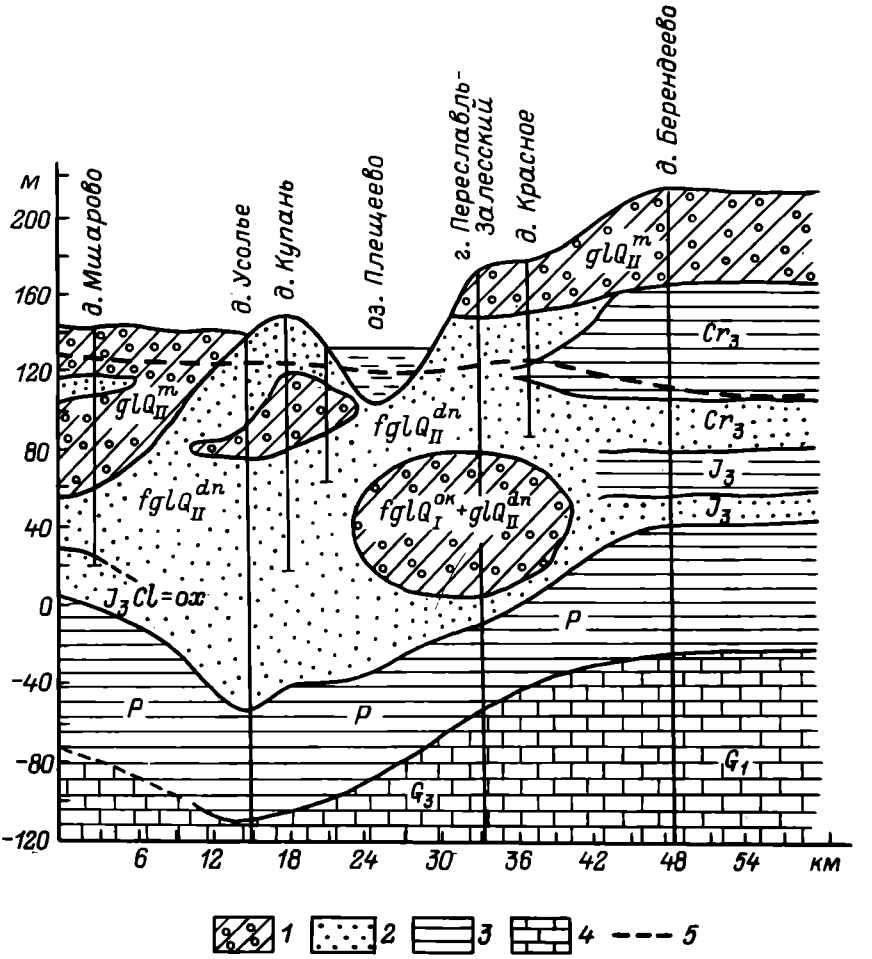


Рис. 3. Гидрогеологический разрез д. Мшарово–д. Берендеево.

1 – моренные суглинки; *2* – песок; *3* – глины; *4* – известняки; *5* – пьезометрический уровень.

(клязьминско-ассельский горизонт). По направлению к периферии водосбора озера под покровом четвертичных отложений последовательно обнажаются породы татарского яруса верхней перми и ветлужской серии нижнего триаса (переслаивание глин, песчаников, мергелей и алевролитов), нескольких ярусов верхней юры (чередование глин, алевролитов с подчиненными прослойками песков и известняков), нижнего и верхнего мела (пески, песчаники, глины и алевриты).

Четвертичные отложения, общая мощность которых изменяется от 140–160 м в пределах древней долины р. Трубеж до 60–100 м на остальной части водосбора, сложены слоисто залегающими, не всегда

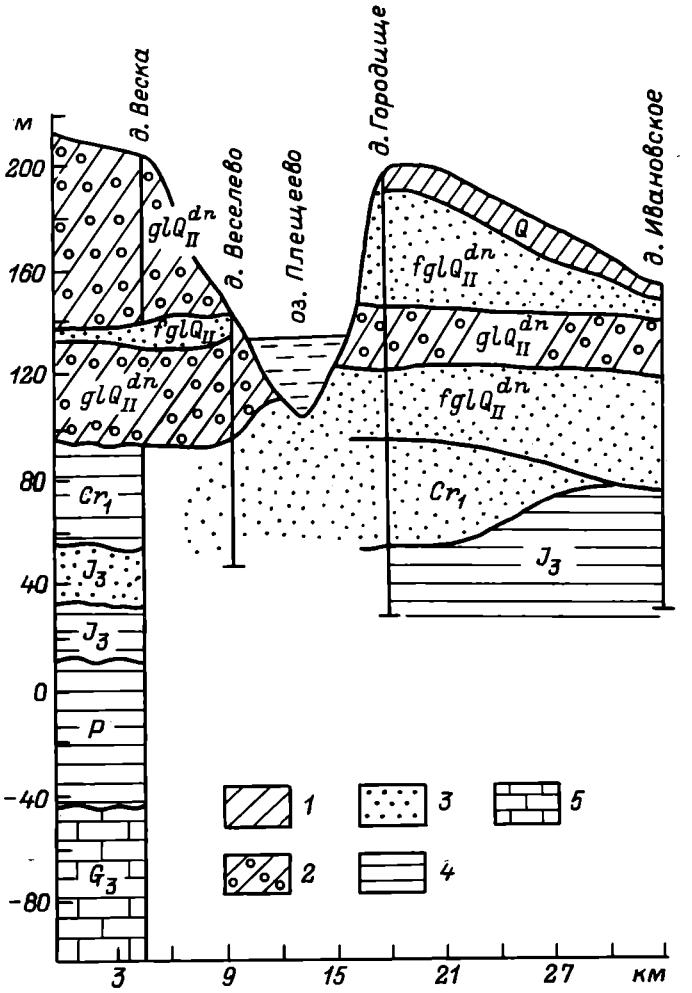


Рис. 4. Гидрогеологический профиль д. Векса–д. Ивановское.

1 – покровные суглинки; *2* – моренные суглинки; *3* – песок; *4* – глины; *5* – известняки.

выдержанными как по мощности, так и по простиранию толщами глин и суглинков окской, днепровской и московской морен, разделенных межледниковыми флювиогляциальными и озерно-аллювиальными осадками – песками, реже супесями и суглинками.

Поверхность большей части водосбора, относящейся к Клинско-Дмитровской гряде, сложена суглинками и глинами московской морены. На значительной территории межледниковые московско-днепровские отложения в период московского оледенения были размыты, видимо, поэтому московская морена лежит непосредственно

на днепровской. Общая мощность обеих морен достигает здесь 80–120 м.

В долине озера, приуроченной к Нерльской низине, на поверхности земли распространены современные болотные отложения (торф, ил). Под ними обнажаются аллювиальные и озерные осадки верхне-среднечетвертичного возраста (пески, супеси, суглинки). Их мощность в долинах рек Векса и Трубеж не превышает 5–10 м, а в долине озера увеличивается до 25 м. В поймах рек, днищах оврагов и балок на поверхность земли выходят современные аллювиальные отложения (супеси, суглинки, реже пески), которые наиболее развиты в пониженных частях рельефа, где их мощность увеличивается до 20–30 м.

ВОДНОЕ ПИТАНИЕ

Режим водного питания озера определяется как климатическими факторами, так и особенностями геологического строения водосбора. Площадь водосборного бассейна, включая водоем, составляет 408 км^2. Основной приток озера – р. Трубеж – берет начало в Берендеевском болоте на водоразделе бассейнов рек Оки и Верхней Волги. Длина реки 32 км, ширина и глубина в устье соответственно 36 м и 2–3 м. Река имеет несколько десятков мелких притоков, большинство из которых представляют собой безымянные ручьи. В нижнем течении р. Трубеж лежит г. Переславль-Залесский, который оказывает сильное влияние на качество ее воды. Другие притоки озера представляют собой мелкие речки и ручьи. Подробное описание их имеется в работе М. Первухина (1927).

Вытекает из озера одна река – Векса, впадающая в оз. Сомино. Длина реки – 8 км, ширина у истока – 21 м, наибольшая глубина – около 1.5 м.

Уровенные режимы рек Трубеж и Вексы существенно отличаются друг от друга. Трубеж имеет хорошо выраженный пик весеннего половодья и два периода низкого стояния уровня – летнюю и зимнюю межени. В летне-осенний период нормальный ход может нарушаться кратковременными дождевыми паводками. Интенсивность паводков иногда не уступает весеннему половодью. В меженные периоды скорость течения воды в устье не превышает 2–3 см/с. При нагонных северо-западных ветрах воды р. Трубеж на своем устьевом участке могут течь в обратную сторону.

Во внутригодовом ходе уровней р. Вексы резких колебаний не наблюдается. По сравнению с р. Трубеж период ее весеннего половодья смещен к лету примерно на 1 мес. В этом проявляется буферный эффект озера.

Водное питание озера тесно связано с подземными водами. Об имеющейся разгрузке подземных вод в районе озера свидетельствуют родники и самоизливающиеся скважины на его побережье, иногда очень водообильные. Так, ключ „Гремяч" имеет дебит около 1 тыс.м^3/сут, практически неизменный в течение всего года. Есть также признаки,

свидетельствующие о наличии разгрузки подземных вод непосредственно в озеро и его притоки.

Формирование подземных вод, питающих озеро, происходит на площади около 448 км^2. В строении зоны активного водообмена участвуют водоносные горизонты и комплексы четвертичной, меловой и частично триасовой, пермской и каменноугольной систем. Зона пресных вод (с минерализацией до 100 мг/л) в районе озера имеет мощность 200–250 м, ее нижняя граница проходит по отложениям гжельского яруса верхнего карбона. Вместе с тем в долине озера, в районе с. Усолье, наблюдается разгрузка высокоминерализованных вод более глубоких горизонтов, которые относятся к нижнекаменноугольным отложениям. Не исключено также, что некоторая разгрузка этих вод происходит в пределах акватории озера. Однако существенной роли в формировании водного и солевого балансов озера воды нижнекаменноугольного и более глубоких горизонтов, по-видимому, не играют.

Грунтовые воды на большей части водосбора залегают в отложениях московской морены, а в долинах озера и его притоков – в озерно-аллювиальных и аллювиальных отложениях. Глубины залегания грунтовых вод в пределах моренной равнины не превышают нескольких метров от поверхности земли, что связано с низкими фильтрационными свойствами подстилающих отложений. В долинах озера и впадающих в него рек и ручьев грунтовые воды залегают на глубине менее 1 м, а во многих местах выходят на поверхность земли, образуя болота и заболоченные участки. Среди грунтовых вод наибольшей водообильностью отличается озерно-аллювиальный водоносный горизонт, который имеет непосредственную связь с озером, слагая его котловину. Водопроводимость этого горизонта составляет 100–150 м^2/сут. Питается он атмосферными осадками и разгружающимися в него водами нижележащих водоносных горизонтов. Разгрузка грунтовых вод происходит в озеро и его притоки.

Первым от поверхности напорным и наиболее водообильным горизонтом является водоносный горизонт среднечетвертичных озерно- и водноледниковых отложений, приуроченный к комплексу осадков одинцовского межледниковья. Мощность его в районе озера достигает 50–70 м, на остальной части водосбора она изменяется от 10 до 40 м. Коэффициент фильтрации московско-днепровских песков, по данным опытных откачек в районе г. Переславль-Залесского, составил в среднем 20 м/сут. Питание этого горизонта осуществляется грунтовыми водами, проникающими через толщу московской морены, а в районе озера – и водами нижележащих водоносных горизонтов. Разгружается данный горизонт непосредственно в озеро в виде грунтовых вод. В местах разгрузки московско-днепровского водоносного горизонта отмечены обильные родники (ключ „Гремяч" и др.) и температурные аномалии в реках и ручьях. На тех же участках акватории, где имеют место глубокие каньонообразные понижения коренного ложа озера, отложения московской морены отсутствуют и московско-днепровский водоносный горизонт имеет непосредственную связь с озером через толщу озерных илов и сапропелей, что способствует интенсивной разгрузке его вод в озеро.

Под достаточно мощной и выдержанной по простиранию толщей отложений днепровского оледенения залегает юрско-меловой водоносный комплекс. Он состоит из нескольких напорных водоносных горизонтов, приуроченных к отложениям различных отделов юрской и меловой систем, разделенных невыдержанными по простиранию и мощности слоями глин. Наибольшей мощностью (до 50–70 м) характеризуется так называемый подпарамоновский водоносный горизонт, сложенный песками и песчаниками с коэффициентом фильтрации около 10 м/сут. Распространен этот горизонт повсеместно, за исключением центральной части исследуемого района.

Юрско-меловой водоносный комплекс подстилается слабопроницаемыми отложениями оксфордского и киммериджского ярусов верхней юры с глубинами залегания по территории от 11 до 60 м. Питание данного комплекса осуществляется на периферии водосбора фильтрующимися в него водами четвертичных отложений. Разгрузка происходит в долину озера.

Еще ниже залегают отложения ветлужского и татарского ярусов нижнего триаса и верхней перми, воды которых сосредоточены в основном в отдельных линзах и небольших прослойках песков и песчаников, залегающих в толщах глин. В районе акватории озера эти отложения размыты и под толщей четвертичных отложений обнажается клязьминско-ассельский водоносный горизонт, залегающий на глубине 150–300 м. Водоносными отложениями его являются трещиноватые и закарстованные известняки и доломиты с включением гипсов. Горизонт достаточно водообилен. Его водопроводимость в районе г. Переславль-Залесского составляет 200 $м^2$/сут. Питание осуществляется из вышележащих водоносных горизонтов, а в зоне тектонических нарушений – и из нижележащего водоносного комплекса нижнего и среднего карбона, о чем свидетельствует аномально высокая минерализация этих вод в отдельных скважинах. Разгрузка клязьминско-ассельского горизонта осуществляется в древнюю дочетвертичную долину в районе озера.

Характер распределения напоров подземных вод во всех рассмотренных водоносных горизонтах свидетельствует о повсеместной направленности подземного стока в сторону озера, в его притоки и р. Вексу. Во всех скважинах, за исключением расположенных в районе городского водозабора, напоры подземных вод лежат выше уровня озера, а в скважинах, расположенных на побережье, – выше поверхности земли. И лишь на восточном побережье озера в районе расположения городского водозабора пьезометрические уровни основных эксплуатируемых горизонтов – московско-днепровского и клязьминско-ассельского – понижены на 3–5 м по отношению к уровню подземных вод соседних участков водосборной территории.

Режим подземных вод по сравнению с таковым поверхностного стока имеет свои особенности. Для сезонного хода уровня подземных вод характерны весенний (апрель–май) и осенний (ноябрь) максимумы. Абсолютный минимум наблюдается в марте, так как в зимнее время запас подземных вод только расходуется.

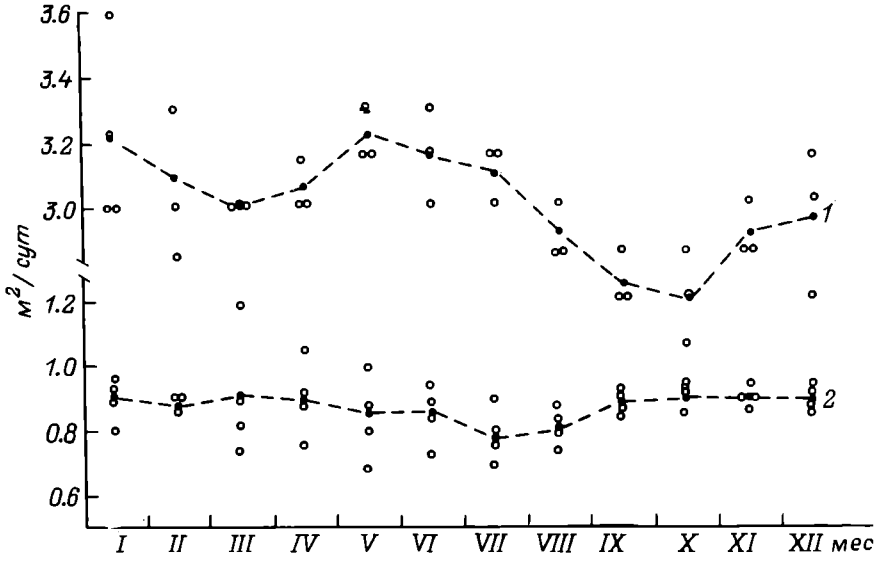


Рис. 5. Сезонный ход разгрузки подземных напорных (*1*) и безнапорных (*2*) вод.

Начало весеннего подъема уровней зависит от режима температуры воздуха и приходится примерно на период устойчивого перехода среднесуточной температуры через нулевую отметку. Весенний максимум уровня чаще всего наступает через 1–2 мес после начала весеннего подъема. Амплитуда весеннего подъема уровня грунтовых вод может быть весьма различной – от нескольких десятков сантиметров до 1–1.5 м. Затем наступает летне-осенний спад уровня, обусловленный прекращением весеннего инфильтрационного питания и началом интенсивного испарения грунтовых вод. Он длится до августа–октября, а иногда и до ноября. С началом осенних дождей и значительным уменьшением испарения начинается осенний подъем уровня, продолжающийся до декабря, когда формируется осенне-зимний максимум.

Сезонные колебания пьезометрического уровня напорных вод всех рассмотренных горизонтов лишь в общих чертах согласуются с таковыми грунтовых вод. Но колебания уровней отдельных водоносных горизонтов, в частности московско-днепровского и юрско-мелового, в естественных условиях практически синхронны. Это свидетельствует о хорошей связи напорных горизонтов между собой и слабой с грунтовыми водами, т. е. слабым влиянием климатического фактора на их режим. Годовые амплитуды колебаний пьезометрических уровней напорных вод изменяются от 20–30 см до 1 м.

Представление о закономерностях сезонных изменений естественной разгрузки подземных вод в озеро дают графики единичных расходов подземных вод различных горизонтов (рис. 5), из которых видно, что минимум расходов грунтовых вод приходится на июль–август, а напорных – на сентябрь–октябрь. Максимальные расходы грунтовых вод

наступают в марте–апреле, а напорных – в мае–июне. В целом подземный сток в озеро относительно постоянен как по сезонам года, так и за год в целом. Сезонные отклонения его от среднегодовой величины для грунтовых вод не превышают 15 %, для напорных – 10 %.

ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ

Первые сведения о донных отложениях озера приводятся в работе М. Первухина (1927). Несколько позднее Н. К. Дексбах и М. Л. Грандилевская-Дексбах (1931) на основании более детальных исследований составили карту распределения грунтов озера. Согласно ей, всю центральную часть водоема занимает черный ил. По всему периметру глубоководной части отмечены ил оливкового цвета и слой мертвой ракушки, а в литорали – пески. Систематические исследования донных отложений озера относятся к началу комплексных работ Института биологии внутренних вод АН СССР и связаны с изучением бентоса в 1979 г. (Баканов, 1983). Последующие грунтовые съемки позволили уточнить результаты первых экспедиций (Законнов, 1983). В 1984 г. были начаты работы по определению темпов осадконакопления с помощью седиментомеров. В пробах донных отложений и взвесей определялись объемная масса, гранулометрический состав, содержание органического вещества, а также концентрации общего и карбонатного углерода, общего азота и фосфора.

Своеобразие морфологии дна озера наложило отпечаток на формирование донных отложений. Общую структуру их распределения можно охарактеризовать как циркум-батиметрическую. На основании данных по 135 станциям было установлено, что до изобаты 4 м (рис. 6) по всему периметру озера располагаются средние и мелкие пески; в восточной части между изобатами 4–6 м встречается мелкий песок; далее до глубин 10–14 м накапливаются илистый песок и песчанистый ил черного цвета. Наиболее пестрая картина распределения донных отложений наблюдается в эстуарии р. Трубеж, что объясняется относительной мелководностью этой части озера и влиянием стоковых течений реки, несущей значительное количество речных наносов (особенно в половодье). Вся котловина глубже 14 м занята черным илом.

По осевым разрезам донные отложения имеют как общие черты, так и существенные различия по гранулометрическому составу (табл. 2). Русло р. Трубеж занято средним заиленным песком (средний размер частиц 0.25–0.50 мм), а русловая ложбина в устье покрыта песчанистым илом. Мелкий песок характерен эстуарию реки до глубины 4 м. Глубже отмечается невысокая гряда, за которой узкой полосой шириной 150–200 м накапливается черный ил. Затем следует небольшой участок, занятый песчанистым илом. Проба, взятая из полосы прибоя на разрезе „Восточный", по своему механическому составу относится к пескам средней крупности. С нарастанием глубины до 4 м на этом разрезе идет уменьшение доли среднего песка и увеличение количества илистых фракций. На глубинах от 6 до 10 м в восточной части и от 4 до 10 м

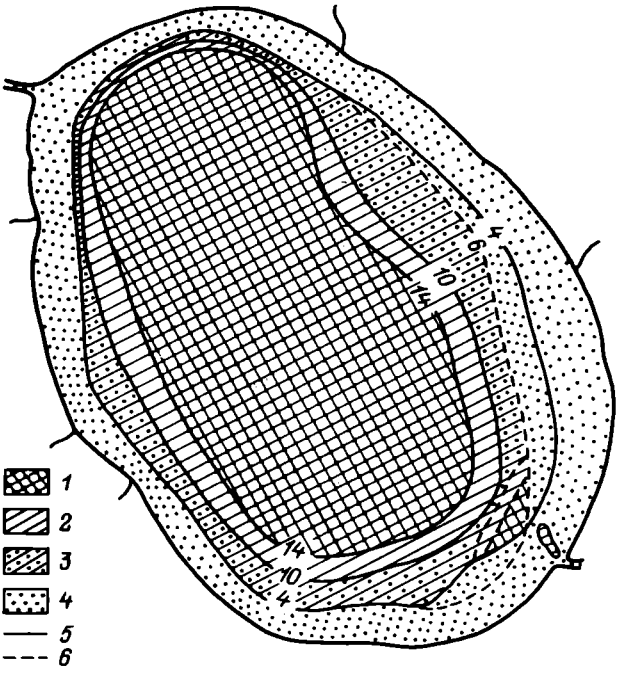


Рис. 6. Схема распределения грунтов.

1 – черный ил; *2* – черный песчанистый ил; *3* – илистый песок; *4* – песок; *5* – изобата четкого разделения типа отложений; *6* – граница нечеткая.

в северной и западной частях озера располагается илистый песок, характеризующийся хорошей сортированностью по фракциям. В интервале глубин от 10 до 14 м на всех разрезах встречается песчанистый ил черного цвета, в котором доля илистых частиц не превышает 60–70%, а фракции песка составляют менее 30–40%. Впадина озера заполнена черным илом, в котором илистые частицы составляют более 90% от сухой массы пробы. Нарушение чередования типов донных отложений с увеличением глубины носит, как правило, очаговый характер и обусловлено морфологией дна и локальными особенностями гидродинамических процессов.

Черный ил занимает 26.5 км^2 озерной котловины, песчанистый ил – 6 км^2, песок и илистый песок – 19 км^2. Ил оливкового цвета, отмеченный в 1930 г. Н. К. Дексбах и М. Л. Грандилевской-Дексбах (1931), не был обнаружен. Слой мертвых ракушек к настоящему времени перекрыт в среднем 5-сантиметровым слоем черного ила, что было использовано для ориентировочной оценки скорости осадконакопления за последние 50 лет.

Анализ кернов грунта, взятого в нескольких точках акватории глубже 12-метровой изобаты, позволил рассмотреть стратификацию донных отложений (табл. 3). Во всех колонках верхний горизонт

Таблица 2

Гранулометрический состав верхнего слоя донных отложений озера по осевым разрезам, % от сухой массы

№ станции	Тип отложений	Расстояние от берега, м	Глубина, м	Размер фракций, мм			
				> 0.5	0.5–0.2	0.2–0.1	< 0.1
			Р. Трубеж–центр озера				
28	Средний песок	Русло р. Трубеж	3.0	62.5	36.0	0.5	1.0
27	Песчанистый ил	Устье р. Трубеж	1.2	0.0	6.0	28.3	65.7
30	Мелкий песок	600	1.5	0.0	63.0	32.5	4.5
31	Черный ил	750	4.5	0.0	0.8	7.2	92.0
32	Песчанистый ил	900	7.0	0.0	1.5	20.0	78.5
34	Илистый песок	1350	10.0	2.8	42.2	40.7	14.3
35	Песчанистый ил	1500	12.5	0.4	4.7	57.5	37.4
54	Черный ил	1550	16.0	0.0	0.4	8.5	91.1
			Западный разрез				
1	Мелкий песок	200	1.0	4.6	53.2	38.4	3.8
2	Средний песок	400	2.5	83.3	13.7	1.0	2.0
4	Илистый песок	450	10.0	1.0	37.5	46.3	15.2
5	Песчанистый ил	500	12.0	0.5	5.5	24.8	69.2
7	Тот же	600	14.0	0.5	7.5	39.2	52.8
9	Черный ил	1000	16.0	0.0	0.3	11.0	88.7
16	Тот же	2000	24.0	0.0	0.0	0.3	99.7
			Р. Векса–центр озера				
38	Мелкий песок	Исток Вексы	5.0	1.7	76.0	20.3	2.0
39	Илистый песок	525	9.0	1.3	37.0	46.5	15.2
40	Песчанистый ил	550	11.0	0.0	5.3	34.0	60.7
41	Тот же	600	13.0	0.8	8.5	20.7	70.0
42	Черный ил	900	17.0	0.0	1.0	2.5	96.5
			Восточный разрез				
56	„Пляжный" песок	0	0.0	34.9	62.4	2.5	0.2
57	Мелкий песок	50	1.0	11.2	48.5	38.3	2.0
58	Тот же	250	2.0	2.0	67.5	28.5	2.0
59	"	500	3.0	1.4	67.7	27.1	3.8
60	"	700	4.0	1.2	42.0	50.8	6.0
61	Заиленный песок	900	5.0	2.3	35.0	52.0	10.7
62	Мелкий песок	1200	6.0	5.8	53.6	38.2	2.4
63	Илистый песок	1500	7.0	1.3	40.0	45.7	13.0

представлен тонкой пленкой бурого наилка. Ниже от 0.2 до 40 см зафиксирован черный ил, а далее – серый ил. Каких-либо тенденций в послойном изменении содержания органического вещества и объемной массы не отмечено. Гранулометрический состав кернов также однообразен и представлен в основном алевритовой фракцией (более 90%). Лишь в слое 35–45 см, разделяющем черный и серый илы, повышается объемная масса седимента, и понижается содержание органического вещества. Это дает основание утверждать, что на протяжении последних веков состав взвесей не менялся.

Таблица 3

Объемная масса и содержание органического вещества в стратиграфических колонках

Горизонт, см	Цвет ила	Объемная масса, г/см³			Потеря массы при прокаливании, %
		естественно-влажная	воздушно-сухая	абсолютно сухая	
0–0.2	Бурый наилок	0.80	0.12	0.10	30.0
0.2–5	Черный	1.11	0.17	0.16	20.5
5–10	"	1.02	0.18	0.17	21.1
10–15	"	0.98	0.18	0.18	20.0
15–20	"	1.04	0.20	0.19	19.6
20–25	"	1.04	0.19	0.19	20.8
25–30	"	1.11	0.18	0.18	23.3
30–35	"	1.05	0.17	0.16	24.8
35–40	"	0.94	0.16	0.15	23.1
40–45	Серый	1.04	0.22	0.21	17.9
45–50	"	1.02	0.20	0.19	18.8
50–55	"	1.02	0.20	0.20	20.2
55–60	"	0.99	0.20	0.19	20.5
60–65	"	1.09	0.22	0.21	21.1
65–70	"	1.07	0.17	0.16	22.9
70–75	"	1.02	0.15	0.14	31.0

Содержание биогенных элементов в донных отложениях озера зависит от типа отложений (табл. 4): в среднем и мелком песках $C_{орг}$ 0.2–0.9%, $N_{общ}$ 0.03–0.11, $P_{общ}$ 0.01–0.03% от абсолютно сухой массы пробы. Эти пески представлены преимущественно фракциями >0.1 мм. Биогенные элементы в них находятся, по-видимому, в пленках водорослей и бактерий, покрывающих песчаные частицы.

В илистом песке преобладает фракция 0.5–0.1 мм, а крупноалевритовая фракция 0.1–0.05 мм играет подчиненную роль. Концентрация $C_{орг}$ в илистом песке составляет 0.8–1.5%, $N_{общ}$ 0.10–0.19, $P_{общ}$ 0.05–0.09%.

В песчанистом иле доля крупноалевритовой фракции более 60%, концентрация $C_{орг}$ 4–7%, $N_{общ}$ 0.42–0.73 и $P_{общ}$ 0.07–0.11%.

В черном иле основной является алевритовая фракция (<0.1 мм, больше 90%), которая, в свою очередь, на 25–40% представлена отмершими диатомовыми водорослями (пелитовая фракция – <0.01 мм). Содержание карбонатного углерода в последней достигает 4%, в то время как в исходной пробе оно равно в среднем 1%. Колебания $C_{орг}$ в черном иле находятся в пределах 9.0–14.2%, $N_{общ}$ 1.05–1.26 и $P_{общ}$ 0.10–0.25%.

Отношение C : N в донных отложениях озера невысокое, что указывает на их внутриводоемное происхождение. Содержание биогенных элементов в различных типах донных отложений находится в тех же пределах, что и в водохранилищах Верхней Волги. Исключение составляет лишь азот, концентрация которого несколько выше. Сравнивая наши данные с данными С. А. Озерова (1924), следует отметить, что

Таблица 4

Физико-химические характеристики донных отложений озера

Тип отложений	Количество проб	Глубина озера, м	Размер фракций (мм), %				
			> 0.5	0.5–0.1	< 0.1	< 0.01	< 0.001
Средний песок	3	0–3	60.2	38.7	1.1	0.0	0.0
Мелкий песок	8	1–6	3.5	93.2	3.3	0.0	0.0
Илистый песок	4	5–11	1.8	84.3	13.9	4.4	0.0
Песчанистый ил	7	7–14	0.3	37.7	62.0	16.2	0.9
Черный ил	9	12–20	0.5	6.9	92.6	27.2	2.4
Тот же	3	> 20	0.0	0.3	99.7	35.6	8.5

Таблица 4 (*продолжение*)

Тип отложений	Объемная масса, г/см^3	Потеря массы при прокаливании, %	Средняя концентрация биогенов, %			C : N
			$C_{орг}$	$N_{общ}$	$P_{общ}$	
Средний песок	1.60	0.5	0.3	0.04	0.02	7.5
Мелкий песок	1.50	0.8	0.4	0.05	0.03	8.0
Илистый песок	1.43	4.2	1.3	0.16	0.08	8.1
Песчанистый ил	0.67	9.0	4.7	0.58	0.08	8.1
Черный ил	0.18	19.5	9.7	1.13	0.11	8.6
Тот же	0.15	21.1	10.5	1.19	0.21	8.8

концентрация азота в донных отложениях за последние 55 лет увеличилась более чем в 2 раза, что свидетельствует об увеличении азотной нагрузки на озеро.

Исходя из средней многолетней скорости осадконакопления на глубинах более 12 м (1 мм/год) и объемной массы верхнего 0–5-сантиметрового слоя отложений (0.16 г/см^3), нами было рассчитано количество взвесей, выпадающих ежегодно на дно котловины (4.2 тыс. т, или 160 г/м^2).

Прямые измерения осадконакопления в 1984 г. показали, что в мае–июне оно составило 74 г/м^2, в июне–июле – 71 г/м^2. Приняв в качестве средней величину 72.5 г/м^2, было получено, что за 7 мес безледного периода в глубоководной части озера оседает 13.4 тыс. т взвесей. На глубинах менее 12 м взвесь осаждается только в штилевую погоду, при очередном шторме она переносится в глубоководную часть водоема. Перераспределение осадочного материала происходит от уреза до глубины 10 м. При сильном волнении оно может достигать значительных величин. Так, после июньского смерча 1984 г. на глубинах 5–10 м количество наносов составило от 200 г до 23 кг/м^2, а на глубинах свыше 12 м – от 55 до 90 г/м^2.

Среднее количество взвесей в 20-метровом столбе воды в течение безледного периода равно 2.5 мг/л. Максимальные значения взвеси наблюдаются в верхнем 2-метровом слое (до 8 мг/л) и в придонном

Таблица 5

Баланс взвешенных веществ

	Приход			Расход	
	тыс. т	%		тыс. т	%
Поступление взвесей с водами р. Трубеж и боковой приточности	17.6	79.3	Седиментация	14.0	63.1
Эоловые осадки	0.2	0.9	Сброс через р. Вексу	8.2	36.9
Продукция фитопланктона и высшей водной растительности	4.4	19.8			
Сумма	22.2	100	Сумма	22.2	100

(до 2.8 мг/л), между этими слоями – от 1.0 до 1.6 мг/л. Содержание взвесей в воде в штормовую погоду резко увеличивается и в поверхностном слое воды на литорали может достигать 560 мг/л и более. В зимний период среднее количество взвесей в толще воды приблизительно такое же, как летом в штилевых условиях,и составляет 2.3 мг/л с максимумом 3.4 мг/л в придонном слое и минимумом 1.0 мг/л в поверхностном. Измерения, выполненные в феврале–марте и в марте–апреле 1985 г., показали, что количество взвесей, выпавших в осадок, равнялось соответственно 2.7 и 2.2 г/м^2. Таким образом, за весь подледный период на дно озера выпадает примерно 0.6 тыс. т взвешенного вещества.

Годовая сумма осевших на дно взвесей составляет 14 тыс. т, или 500 г/м^2. Приняв объемную массу свежевыпавшего ила равной 0.10 г/см^3, вычислили скорость осадконакопления, которая по всей акватории составила в среднем 2.5 мм/год.

Средняя концентрация $C_{орг}$ в верхнем слое илистых отложений составляет 10.2%, а органического вещества, определенного методом прокаливания, – 20.5–33.0%. Концентрация органического вещества в свежевыпавших взвесях несколько выше – 20–40%. По средней концентрации $C_{орг}$ (15%) и среднегодовому накоплению осадков (14 тыс. т) подсчитали, что за год на дно озера органического углерода выпадает около 2 тыс. т, или 80 г/м^2.

По всем имеющимся данным составлен ориентировочный баланс взвешенных веществ (табл. 5). Поскольку сведений о мутности рек, впадающих в озеро, нет, то количество поступающих взвесей оценено косвенно по карте Г. И. Шамова (1959). Средняя величина мутности рек данного региона равна 28.2 г/м^3. Поступление взвешенных веществ за год с водами р. Трубеж и малых ручьев составляет около 17.6 тыс. т. Попадая в озеро, они постепенно выпадают в осадок и перераспределяются по акватории. Непосредственное определение накапливающихся в конце зимы в снеге взвесей дало 1045 мг/м^2, что в пересчете на всю площадь озера равняется 53.7 т. Суммарное количество

твердого вещества, выпадающего на зеркало озера с атмосферными осадками, за год составляет около 0.2 тыс. т. Следовательно, общий приход аллохтонных взвешенных веществ, поступающих в котловину озера, равен 17.8 тыс. т/год. Первичная продукция фитопланктона, выраженная в органическом веществе, составляет, по данным А. Н. Дзюбан и И. Л. Пыриной, 25.9 тыс. т в год (см. наст. кн., с. 115). С вычетом ее доли, подвергающейся минерализации (85 %) (Скопинцев, 1947; Кузнецов, 1952), ежегодно на дно озера может выпадать 3.9 тыс. т взвешенного вещества. Высшая водная растительность, по оценке В. И. Артеменко, дает 923 т органического вещества (см. наст. кн.,с. 128). С учетом его минерализации (50 %) (Корелякова, 1958) в осадок поступает 0.46 тыс. т. Сброс взвесей через р. Вексу, рассчитанный как разность между приходными составляющими баланса и количеством взвесей, осевших в седиментомеры в течение года, составляет 8.2 тыс. т.

Баланс взвешенных веществ свидетельствует о том, что основная масса осадочного материала, формирующего донные отложения озера, поступает со стоком р. Трубеж и малых рек бассейна. Взвесь автохтонного происхождения составляет лишь пятую часть ее общего прихода.

Для составления более точного баланса необходимы длительные ряды наблюдений за процессом седиментации и содержанием взвесей в реках Трубеж и Векса в период половодья. Представленный нами баланс следует рассматривать как весьма ориентировочный.

Глава II. АБИОТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

Условия жизни гидробионтов во многом определяются водным режимом озера и структурой его водного баланса. Первая попытка расчета водного баланса озера принадлежит В. Л. Рохмистрову (1970). К сожалению, из-за недостатка исходных данных и несовершенства методики расчетов некоторые статьи баланса были определены ориентировочно. Особенно неясным представлялся вклад подземного притока в озеро, который составлял почти половину общего прихода воды. Это обстоятельство потребовало обратить особое внимание на роль подземных вод в жизни озера.

РЕЖИМ ПОДЗЕМНЫХ ВОД

Для оценки вклада подземного стока в водное питание внутренних водоемов используются различные методы, основанные на изучении гидрогеологических и геофизических полей, а также на решении уравнений водного, гидрохимического и изотопного балансов. Метод водного баланса, который часто используется для оценки подземного стока в озеро, в данном случае неприемлем даже для ориентировочных расчетов, так как возникающая при этом ошибка подземной составляющей может быть соизмерима с величиной самого подземного стока.

Более адекватным методом оценки самого подземного стока является гидродинамический, так как он позволяет оценивать количественно как общую величину подземного питания, так и вклад в него каждого водоносного горизонта. Кроме того, он позволяет прогнозировать изменение взаимосвязи поверхностных и подземных вод под влиянием различных водохозяйственных мероприятий. В нашем случае имелись все предпосылки для применения этого метода.

Решение поставленной задачи для сложного в гидрогеологическом отношении бассейна озера потребовало использования современной вычислительной техники. Все расчеты проводились по программе „Topas-7", предназначенной для определения фильтрации и баланса подземных вод в слоистых средах (Плетнев, Семеадаева, 1984). На первом этапе были вычислены объемы разгрузки подземных вод в притоки и котловину озера, а также вклады различных водоносных горизонтов в общее подземное питание озера.

На модели были воспроизведены реальные гидрогеологические условия всей зоны активного водообмена, включающей водоносные горизонты и комплексы четвертичной, меловой, юрской и верхней части каменноугольной систем. При схематизации гидрогеологических условий выделено четыре основных водоносных горизонта: $gQ_{II}m + l_1aQ_{II-III}$; $flgQ_{II}dn - ms$; $I_3v - k_1a$; $C_3kl - P_1as$. В качестве слабопроницаемых толщ, разделяющих водоносные горизонты, приняты следующие: $gQ_{II}m$, $gQ_{II}d$, $I_3k - km$.

Область фильтрации, площадь которой составляет 448 км^2, была разбита ортогональной сеткой на блоки размером 1 X 1 км.

Водопроводимость водоносных горизонтов каждого блока рассчитывалась по средним значениям коэффициентов фильтрации водоносных пород, определенных по данным опытных откачек воды для каждого из горизонтов и их мощностей.

В результате получены следующие значения проводимости: $gQ_{II}m$ – 5 м^2/сут, laQ_{II-III} – 150 м^2/сут, $flgQ_{II}dn - ms$ – 70–900 м^2/сут, $I_3v - k_1a$ – 120 м^2/сут, $C_3kl - P_1as$ – 200 м^2/сут. Значения параметра K_0/m_0 слабопроницаемых отложений, разделяющих водоносные горизонты, приняты следующими: московской морены $gQ_{II}m$ – 10^{-4}–10^{-5}, днепровской морены $gQ_{II}d$ – 10^{-4}–$3 \cdot 10^{-6}$, юрских глин $I_3k - km$ – 10^{-6} 1/сут.

Величина фильтрационного сопротивления иловых отложений озера определена по результатам опытно-фильтрационных работ, проведенных на акватории. Исходя из полученного среднего значения коэффициента фильтрации этих отложений k_0, равного $5 \cdot 10^{-3}$ м/сут, и мощности отложений сапропеля m_0, изменяющейся от десятков сантиметров до 40 м, величина параметра k_0/m_0 модели задана равной 10^{-3}–10^{-4} 1/сут.

Значения фильтрационных сопротивлений подрусловых отложений основных притоков озера подобраны путем решения обратных задач на основе сопоставления натурных и модельных значений уровней грунтовых вод в районе речных русел. Эти значения уточнялись путем сравнения модельных величин подземного стока с фактическими расходами рек и ручьев в меженный период.

При моделировании формирования грунтовых вод использовались данные по расходам скважин и другая информация. Сама же величина стока грунтовых вод была приведена в соответствие с объемом всего подземного стока, который для данной территории равен в среднем 70 мм/год (Гидрогеология..., 1966).

Исходными данными при решении обратных задач служили карты гидроизогипс грунтовых вод и гидроизопьез напорных вод московско-днепровского, юрско-мелового и каменноугольно-пермского водоносных горизонтов. При составлении карт были использованы данные режимных наблюдений на скважинах, расположенных на территории г. Переславль-Залесского, за 1970–1985 гг., в районе деревень Веслево и Евсеево за 1981–1985 гг., данные эпизодических замеров уровней воды в колодцах и разведочно-эксплуатационных скважинах

сельскохозяйственного водоснабжения. В общей сложности была использована информация по 90 скважинам и 16 колодцам.

Расчеты по откалиброванной модели дали следующие результаты: величина подземного стока в озеро составила 41 200 м^3/сут; подземное питание р. Трубеж и остальных притоков озера равно 53 500 м^3/сут; в структуре подземного стока в естественных условиях основное место принадлежит подземным водам московско-днепровского водоносного горизонта, разгрузка которого в районе акватории составляет 17 300 м^3/сут, или 42% от общего подземного стока в озеро. Для юрско-мелового комплекса она составляет 4700 м^3/сут (11%), а для клязьминско-ассельского – 4000 м^3/сут (10%). Питание озера грунтовыми (безнапорными) водами происходит в объеме 15 200 м^3/сут (37%). При этом основная часть подземных вод этого горизонта в районе озера формируется за счет разгрузки в него подземных вод нижележащих водоносных горизонтов.

Несмотря на относительно небольшую величину в приходной части водного баланса озера (около 15%), подземные воды, по-видимому, играют немалую роль в его жизни. Они являются наиболее качественным и стабильным источником формирования его ресурсов, химического состава и температурного режима вод и донных отложений.

Важно было оценить изменения, происходящие во взаимосвязи поверхностных и подземных вод под влиянием различных водохозяйственных мероприятий, прежде всего отбора подземных вод на техническое и питьевое водоснабжение, величина которого в последние годы увеличивается быстрыми темпами.

В настоящее время в районе водозаборных сооружений г. Переславль-Залесского сформировалась депрессионная воронка, в центральной части которой изопьезы подземных вод московско-днепровского водоносного горизонта залегают на 5–7 м ниже, чем на примыкающей к этому району территории. Вместе с тем по имеющимся данным можно сказать, что режим уровней подземных вод в районе городского водозабора и на остальной территории исследуемого района стабилизировался. Это позволило решать задачу оценки взаимосвязи поверхностных и подземных вод в условиях работы действующих водозаборов в стационарной установке. При этом была использована геофильтрационная схема, построенная и уточненная в процессе моделирования естественных условий, граничные условия приняты такими же, как и в предыдущем варианте.

Расчеты подтвердили, что существующий отбор подземных вод приводит к формированию депрессионных воронок в эксплуатируемых водоносных горизонтах, наибольшие из которых располагаются в районах городских водозаборов. Понижения уровней подземных вод в этих местах, полученные на модели, близки к фактическим понижениям, наблюдаемым в настоящее время в режимных скважинах.

Результаты моделирования показали также, что при сохранении общей направленности подземного стока, распределение его по различным очагам разгрузки в результате хозяйственной деятельности заметно изменилось. Так, подземное питание р. Трубеж и всех остальных

притоков озера сократилось в сумме на 5900 м^3/сут и составляет в настоящее время 47 600 м^3/сут. Подземный сток непосредственно в котловину озера уменьшился на 42% и стал равным 23 900 м^3/сут. Наиболее заметное сокращение поступления подземных вод произошло на той части акватории озера, которая примыкает к водозаборным сооружениям города и производственному объединению (п/о) „Славич".

Фильтрация из озера в сторону водозаборных скважин имеет место, но величина ее небольшая – 200 м^3/сут.

В прогностических целях были просчитаны ситуации, когда дебит всех действующих скважин увеличится, допустим, в 1.5, 2, 3 раза. В результате установлено, что увеличение производительности водозабора в 1.5 раза приведет к дальнейшему понижению уровня подземных вод в центре депрессионной воронки до 10–15 м. Подземное питание р. Трубеж и остальных притоков озера сократится до 44 800 м^3/сут. Сток в котловину станет равным 17 500 м^3/сут. Фильтрация из озера в районе городских водозаборных сооружений достигнет 2100 м^3/с, т. е. возрастет более чем в 10 раз.

При увеличении производительности всех существующих водозаборов в 2 и 3 раза подземный сток в озеро сократится соответственно до 13 400 м^3/сут и 8300 м^3/сут, а фильтрация из озера возрастет до 5100 м^3/сут и 13 200 м^3/сут. При этом площадь акватории, на которой будет происходить фильтрация, составит соответственно 9 и 21 км^2. Все это будет оказывать только негативное влияние на экологическую обстановку водоема.

ВОДНЫЙ БАЛАНС И КОЛЕБАНИЯ УРОВНЯ

Значительная работа по уточнению водного баланса озера проделана в последние годы. Выполнены специальные исследования по оценке величины подземного стока (см. выше), измерены расходы воды рек Трубеж и Векса и ряда мелких притоков озера во все сезоны года, уточнена величина испарения с водной поверхности.

Уравнение водного баланса рассматривалось в следующем упрощенном виде, учитывающем только основные составляющие прихода и расхода воды, $Q_{пр} + Q_{пп} + P - (Q_о + E_{оз}) = \Delta V_{оз} + \eta$, где $Q_{пр}$ – приток речных вод; $Q_{пп}$ – приток подземных вод, не дренируемых реками; P – осадки, выпадающие на зеркало озера; $Q_о$ – речной отток из озера; $E_{оз}$ – испарение с зеркала озера; $\Delta V_{оз}$ – изменение запаса воды в озере за расчетный период; η – невязка водного баланса.

При расчете притока поверхностных вод учитывались приток р. Трубеж и боковая приточность малых речек и ручьев. Величина притока подземных вод определялась по методике, изложенной выше. Вклад осадков в общий приход воды вычислялся по многолетним данным метеорологической станции г. Переславль-Залесского.

Расходную часть баланса определяют сток р. Вексы и испарение с зеркала озера.

При составлении водного баланса наибольшие сложности возникли при определении величин боковой приточности и испарения. В связи с недостатком информации для расчетов испарения с водной поверхности использовали литературные данные (Викулина, 1979) с учетом примерной годовой нормы испарения для Ярославской обл. Наименее надежной следует считать оценку боковой приточности, так как кроме нескольких прямых измерений расходов воды на основных ручьях, выполненных нами в 1983–1985 гг., никакой другой информации для вычисления этой составляющей водного баланса не имеется. Однако это не должно обескураживать, ошибка в его определении не может существенно повлиять на точность оценки водного баланса в целом, поскольку объем боковой приточности в озеро мал по сравнению с общим приходом воды. Поэтому можно предположить, что полученный нами водный баланс озера (табл. 6) достаточно близок к действительному. Невязка годового баланса, равная 3.2 млн. $м^3$, составляет около 3 % от суммарного прихода воды, что вполне приемлемо.

Основное количество воды поступает в озеро со стоком р. Трубеж и осадками на зеркало.

В сезонном ходе почти половина годового поступления воды в озеро приходится на период весеннего половодья (табл. 7). При этом 72% весенних вод поступает с водами р. Трубеж.

Расходная часть баланса на три четверти определяется стоком р. Вексы. Наибольшая часть расхода воды из озера падает на летне-осенний период, так как пики половодья рек Вексы и Трубеж смещены относительно друг друга почти на месяц. Кроме того, волна половодья на р. Вексе более растянута, чем на р. Трубеж.

Сопоставление приходной и расходной частей водного баланса по гидрологическим сезонам показывает, что поступление воды в озеро превышает ее расход только в период весеннего половодья. В остальные сезоны наблюдается обратная картина.

Важной гидрологической характеристикой озера, во многом определяющей особенности функционирования его экосистемы, является величина внешнего водообмена. Она представляет собой отношение объема водной массы озера к общему приходу (расходу) воды за год и показывает, за какой период времени может произойти полная смена воды в водоеме. В нашем случае эта величина равна 5.65 года. Это означает, что озеро относится к водоемам замедленного водообмена и является весьма восприимчивым к антропогенному воздействию.

Немаловажное влияние на жизнь гидробионтов оказывает также уровенный режим озера. Сезонный ход уровня воды довольно простой (рис. 7). Наибольших значений он обычно достигает в период с 2 апреля по 10 мая, спустя примерно 10 сут после начала половодья. В дальнейшем уровень воды плавно понижается и в октябре–декабре становится минимальным. В отдельные особенно дождливые годы может наблюдаться летнее или осеннее повышение уровня за счет паводков.

В многоснежные годы с дружной весной интенсивность весеннего подъема уровня бывает весьма значительной, достигая иногда 5–10 см/сут, в малоснежные годы она не превышает 2–5 см/сут.

Таблица 6

Среднемноголетний водный баланс озера, млн. м³

Составляющая водного баланса	Месяц													Доля от суммарного прихода (расхода), %
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год	
	Приход													
Сток р. Трубеж	8.80	0.65	1.85	22.20	9.20	3.47	1.98	1.82	1.87	2.17	1.71	0.94	48.60	47.9
Боковая приточность	0.50	0.46	0.70	4.83	1.64	1.00	0.70	0.70	0.82	1.00	0.87	0.58	13.80	13.6
Осадки на зеркало	1.80	1.55	1.70	1.75	2.52	3.35	4.12	3.55	3.19	2.63	2.21	2.01	30.40	29.9
Подземный приток*	0.79	0.69	0.74	0.73	0.79	0.75	0.77	0.71	0.66	0.67	0.69	0.73	8.73	8.6
Суммарный приход	3.89	3.35	4.99	29.51	14.15	8.57	7.57	6.78	6.54	6.47	5.48	4.26	101.53	100.0
	Расход													
Сток р. Вексы	4.00	3.57	4.05	17.66	15.34	6.46	4.80	3.98	4.62	5.86	5.14	4.52	80.00	76.4
Испарение с зеркала	–	–	–	1.50	4.10	4.30	5.20	4.70	2.40	2.00	0.50	–	24.70	23.6
Суммарный расход	4.00	3.57	4.05	19.16	19.44	10.76	10.00	8.68	7.02	7.86	5.64	4.52	104.70	100.0

* Подземный водозабор в эту статью баланса не включен.

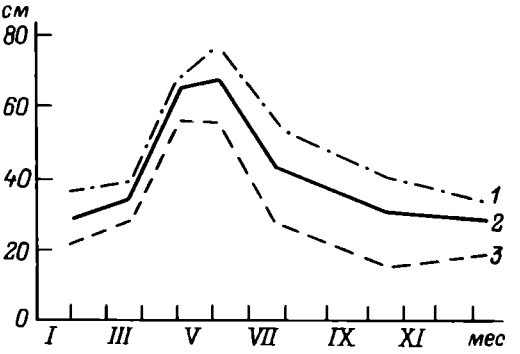


Рис. 7. Среднемесячный сезонный ход уровней воды.

1 – в многоводные годы; *2* – средний за весь период; *3* – в маловодные годы.

Летне-осеннее повышение уровня почти всегда уступает весеннему, интенсивность его намного меньше, и растягивается оно на более длительный срок.

Амплитуда внутригодовых колебаний уровня невелика. Средняя величина ее по срочным данным составляет 65 см, наибольшая за весь период наблюдений – 120 см, наименьшая – 30 см.

Из графиков среднемесячных уровней воды озера в различные гидрологические сезоны видно (рис. 7), что характер изменения уровня в многоводные и маловодные периоды практически не меняется, а абсолютные значения уровня в соответствующие месяцы различаются не более чем на 20 см в половодье и на 27 см в осеннюю межень.

В целом уровенный режим озера типичен для проточных озер европейской территории страны. Прямо или косвенно он оказывает немалое влияние на жизнь литоральных биоценозов, которые играют важную роль в экосистеме озера. Так, зимнее понижение уровня воды нередко приводит к промерзанию нерестилищ и массовой гибели уже выметанной к тому времени икры самого ценного вида рыб – переславской ряпушки.

Таблица 7

Распределение годового баланса воды (над чертой – млн. м^3, под чертой – %) по гидрологическим сезонам

Сезон	Суммарный приход	Суммарный расход
Весеннее половодье (IV–V)	43.66 / 43.0	38.60 / 36.9
Летне-осенний (VI–X)	35.93 / 35.4	44.32 / 42.3
Зимний (XI–III)	21.97 / 21.6	21.78 / 20.8

В безледный период года общая циркуляция вод в озере определяется в основном ветровыми течениями и весенне-осенним полным перемешиванием вод. Стоковые течения на озере не имеют существенного значения, их скорость в зимнее время на всем вертикальном профиле не превышает 2 см/с.

Прямые измерения поверхностных ветровых течений проводились с помощью свободно плавающих поплавков. При ветре около 4 м/с скорость течения в центральной части озера колебалась от 4 до 10 см/с, на мелководье она достигала 9–13 см/с.

Характеристика циркуляции вод во всей толще озера получена с помощью модели стационарных ветровых течений А. И. Фельзенбаума (1960), которая дает вполне приемлемые результаты расчетов ветровых течений на внутренних водоемах (Фомичев, Литвинов, 1979; Буторин и др., 1982).

Модель позволяет получить информацию об интегральной циркуляции воды, о возвышениях уровня и скоростях течения на разных глубинах. Входными данными для нее служат поле ветра над водоемом, рельеф дна и величина турбулентного обмена по вертикали.

Система дифференциальных уравнений, связывающая между собой все переменные и параметры модели, реализуется на ЭВМ в виде системы конечно-разностных уравнений. При задании шага сетки и положения границ сеточной области учитывались те ограничения, которые определяются в этой процедуре самой моделью (как известно, наиболее жесткие условия на выбор шага сетки накладывает поле глубин). В результате

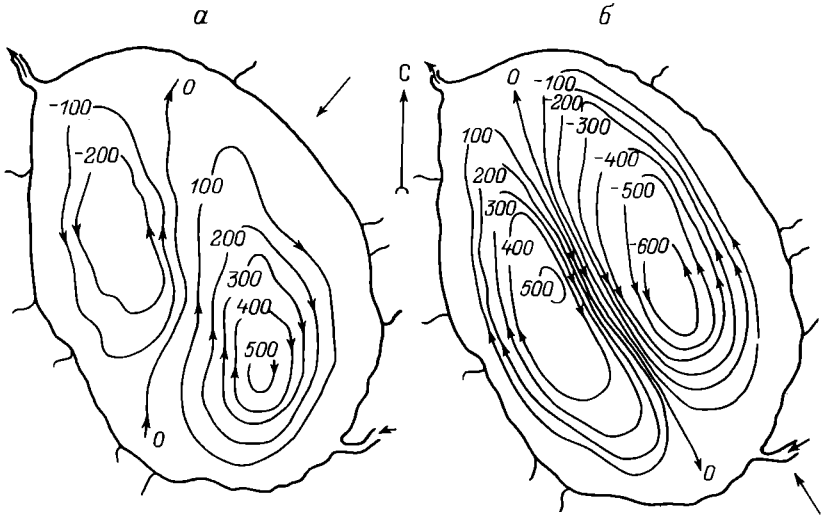


Рис. 8. Схема полных потоков при ветре 3.6 м/с.

а – для северо-восточного ветра; *б* – для юго-восточного.

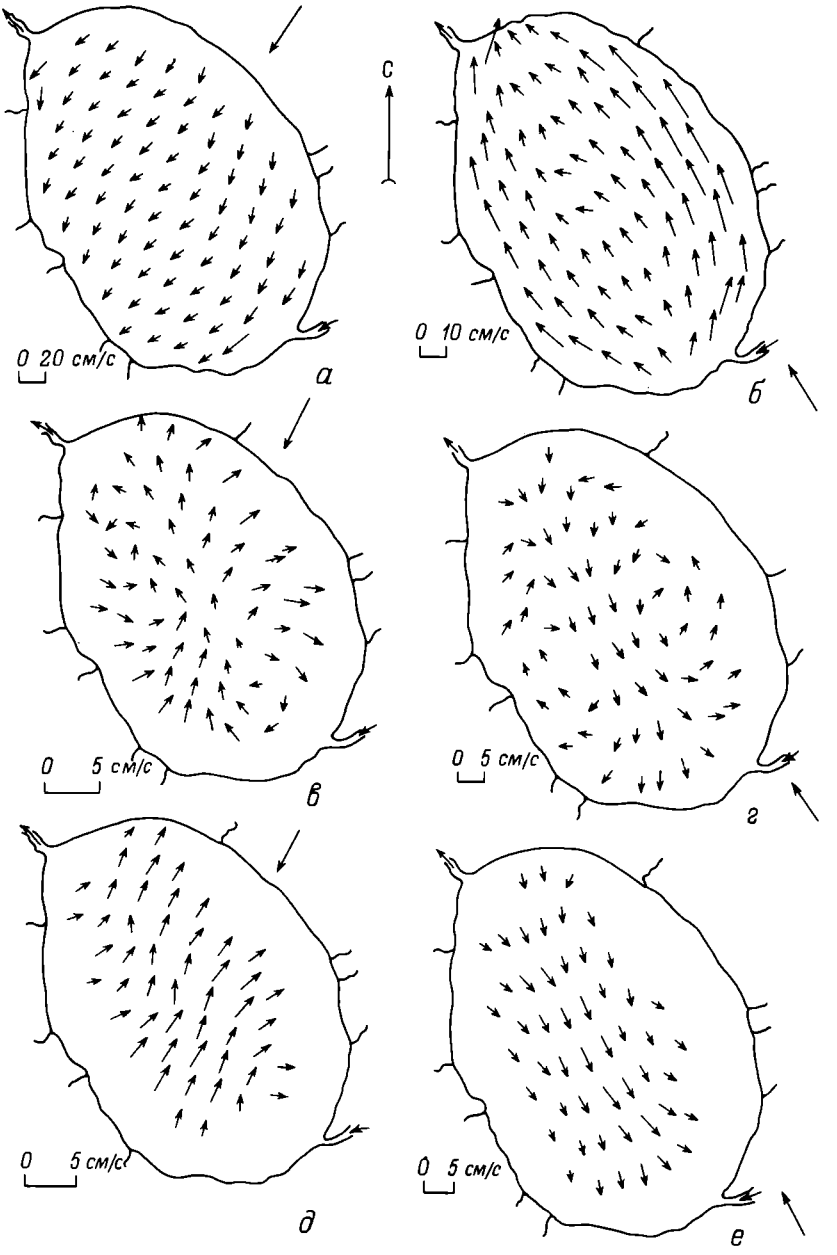


Рис. 9. Поля ветровых течений на различных глубинах при ветре 4 м/с.
а, б – на поверхности; *в, г* – на глубине 6 м; *д, е* – на глубине 10 м.

шаг сетки был задан равным 155 м, а граница сеточной области по изобате 1 м, что позволило достаточно хорошо аппроксимировать береговой контур и поле глубин озера. Параметры ветра задавались по данным метеостанции г. Переславль-Залесского.

Расчеты полных потоков выполнены для всех месяцев вегетационного периода. При любом из преобладающих направлений ветра в озере образуются две вихревые зоны интегральной циркуляции, которые располагаются „симметрично" относительно продольной или поперечной оси озера. Справа от направления ветра всегда образуется циклонический вихрь, слева – антициклонический (рис. 8). При смене ветра на 180° форма круговоротов и положение их центров практически не меняются. Меняется только знак функции полных потоков. Сила ветра влияет лишь на степень выраженности вихревых образований.

При юго-западных и северо-восточных ветрах размеры вихрей достигают 4–5 км, при северо-западных и юго-восточных – от 2–3 до 6–7 км (в зависимости от силы ветра). Расходы воды между центрами вихрей составляют около 1000 $м^3/с$, что говорит о довольно активном внутреннем водообмене озера.

Анализ полученных скоростей и направлений течений на различных горизонтах (рис. 9) показал, что перемещение поверхностного 3-метрового слоя водной толщи происходит практически по направлению ветра. При этом наибольшие скорости течения (25–35 см/с) отмечаются вдоль побережья.

В слое 4–8 м появляются вихревые образования, очень похожие на вихри в поле полных потоков, а скорости течения заметно падают. Глубже 8 м всю акваторию озера охватывают противотечения с очень низкими скоростями (меньше 0.5 см/с).

Модель подтвердила также, что стоковые течения в озере никакого существенного влияния на динамику вод не оказывают.

Неплохими интегральными показателями гидродинамической активности водоема являются время достижения установившегося режима течений при отсутствии движения в начальный момент времени и время полного затухания движения воды после прекращения действия ветра. Равномерное усиление ветра, например от 0 до 4 м/с, приводит к установившейся циркуляции вод озера примерно за 15 ч, полное затухание движения после прекращения воздействия ветра наступает через 3–4 сут (Поддубный, Литвинов, 1983).

Особенностью режима ветрового волнения озера является то, что оно редко бывает спокойным, так как район г. Переславль-Залесского отличается активной ветровой деятельностью. В годовом цикле здесь преобладают ветры юго-западного и северо-западного направлений:

Месяц	Направление ветра	Скорость ветра, м/с
Январь	ЮЗ	4.0
Февраль	Ю	4.0
Март	З	4.0
Апрель	ЮЗ	3.5

Май	СЗ	3.2
Июнь	СЗ	2.7
Июль	СЗ	2.3
Август	ЮЗ	2.3
Сентябрь	ЮЗ	3.1
Октябрь	ЮЗ	3.6
Ноябрь	ЮЗ	4.6
Декабрь	ЮЗ	5.0
За год	ЮЗ	3.8

Наибольшая ветровая активность отмечается в декабре, что приводит иногда к взламыванию и торошению вновь образовавшегося льда. Наиболее спокойными в ветровом отношении являются июль и август.

Инструментальные измерения параметров волнения никогда не проводились. По данным же многочисленных визуальных наблюдений волнение на озере развивается быстро. Нередки случаи, когда от полного штиля до шторма с высотой волны около 60–80 см не проходит и получаса. В сильный шторм высота волны может достигать 120–150 см, длина – 20–25 м. У подветренного берега волнение всегда намного ниже, чем в центре озера и у наветренного берега. Много раз отмечались случаи, когда у одного берега наблюдалась лишь рябь, а у противоположного в это же время было значительное волнение.

Волновые процессы приводят к сильному взмучиванию литорали. При каждом более или менее сильном шторме полоса взмучивания распространяется от береговой линии до глубины 6–7 м. При этом граница перехода от чистой воды к мутной выражена, как правило, очень четко. Ширина полосы взмучивания составляет 1000–1200 м.

ГИДРООПТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И СВЕТОВОЙ РЕЖИМ

Наиболее распространенные характеристики гидрооптического режима водоемов – прозрачность и цветность воды. Обе они зависят от химического и „механического" состава воды и имеют определенный сезонный ход. Особенно это относится к прозрачности, определяющейся количеством минеральных и органических взвесей в воде.

Прозрачность воды пелагиали озера зависит в основном от количества фитопланктона. Минеральная взвесь может иметь решающее значение только в период весеннего половодья, когда она поступает в озеро с талыми водами и распространяется по всей акватории.

Режим прозрачности воды на литорали целиком определяется чередованием ветреной и безветренной погоды. В штормовую погоду литораль подвергается сильному взмучиванию, и концентрация взвеси здесь может достигать 500–600 мг/л. В это же время в центральной части озера она бывает на 2 и более порядка ниже. По данным В. В. Законнова (см. наст. кн., с. 22), в летнее время средняя концентрация взвеси в толще воды глубинной части озера составляет 2.5 мг/л, в зимнее – 2.3 мг/л. В среднем за год содержание взвеси в воде озера составляет 4–5 мг/л (Ларионов, Скопинцев, 1975).

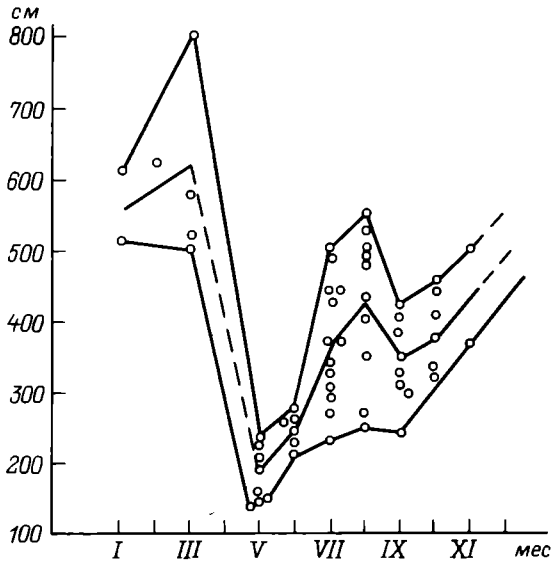


Рис. 10. Сезонный ход прозрачности воды в 1982–1986 гг.

Кружочки – фактические величины прозрачности.

Соотношение минеральной и органической составляющих взвеси зависит от времени года и погодных условий и может колебаться в очень широких пределах. В штормовую погоду на мелководье взвесь на 90% и более состоит из минеральных веществ. При слабых ветрах доля органической составляющей резко возрастает до 30–40%. В центральной части озера органическая часть взвеси преобладает в течение всего вегетационного периода.

Усредненная кривая сезонных изменений прозрачности воды в глубоководной зоне, как во всех глубоких эвтрофных озерах планктонного типа, имеет два максимума (в марте и августе) и два минимума (в мае и сентябре), которые приурочены к соответствующим фазам развития фитопланктона (рис. 10). Годовая амплитуда изменения прозрачности достигает 6–7 м.

Из-за отсутствия данных за апрель и декабрь (время ненадежного ледяного покрова) некоторые участки кривой годового хода прозрачности проведены путем интерполирования. Вполне возможно, что в начале весеннего половодья в результате поступления мутных и относительно теплых талых вод, которые растекаются по всей поверхности озера, прозрачность воды может резко понижаться. Но поскольку это явление длится недолго, то средняя за апрель прозрачность воды достаточно высока. В декабре же вообще отсутствуют причины, которые могли бы нарушить уже наметившуюся тенденцию к зимнему повышению прозрачности.

Таким образом, несмотря на возрастающее антропогенное загрязнение озера, прозрачность воды в нем остается пока достаточно высокой,

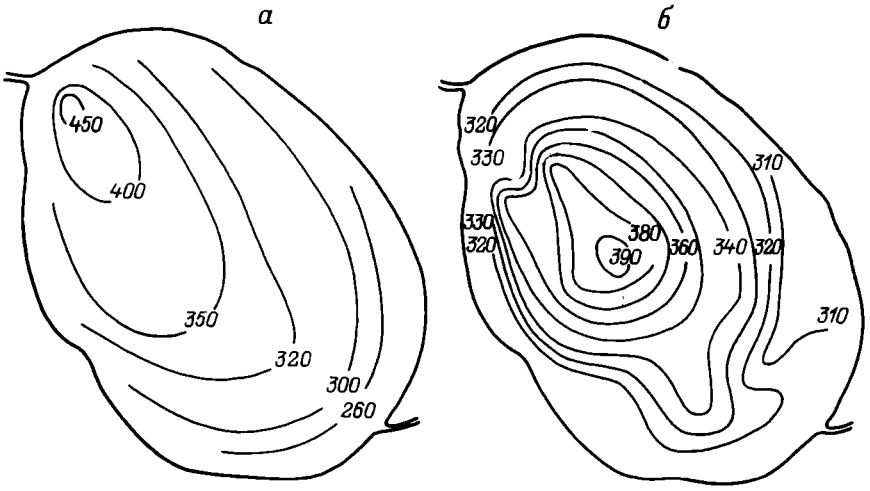


Рис. 11. Поля прозрачности воды 22 июля (*а*) и 12 сентября (*б*) 1985 г.

что способствует опусканию нижней границы фотосинтезирующего слоя до 10 м и более.

Сведений о прозрачности воды за прошлые годы очень мало (Борисов, 1924; Федорова, 1967; Ильинский, 1970). Сопоставление их с нашими результатами не позволяет сделать однозначных выводов относительно происшедших за эти годы изменений. Так, по данным П. Г. Борисова (1924), прозрачность воды в мае достигала 430 см и, следовательно, была почти в 2 раза выше, чем в период наших наблюдений. В то же время в августе она изменялась от 110 до 250 см, т. е. была заметно ниже, чем в настоящее время. В остальные месяцы данные Борисова (1924) укладываются в соответствующие диапазоны колебаний прозрачности за 1982–1986 гг. То же можно сказать и о результатах измерения прозрачности воды в летние месяцы 1962–1964 гг. (Федорова, 1967; Ильинский, 1970).

Итак, по крайней мере за последние 25 лет сильных изменений в прозрачности воды озера не произошло. Что касается более отдаленной ретроспективы, то тут трудно делать какие-либо сопоставления. Однако мы знаем, что в текущем столетии неблагоприятные для озера периоды наступали неоднократно. Это, очевидно, сказывалось и на прозрачности воды, являющейся чувствительным показателем трофического состояния водоема.

Пространственное распределение прозрачности воды чаще всего бывает достаточно равномерным при несколько увеличивающихся ее значениях по мере удаления от берега (рис. 11).

Цветность воды озера довольно низка в течение всего года – от 10 до 20° по хромово-кобальтовой шкале (табл. 8). Только в прибрежных зарослях цветность воды может достигать 50–60° (Озера..., 1970), поэтому фактор цветности не может оказывать существенного влияния

Таблица 8

Цветность воды в профундальной зоне озера, градусы по хромово-кобальтовой шкале

Время наблюдения		Глубина отбора проб, м	Цветность
1980 г.:	март	15	15
	июль	0.5	20
	октябрь	15	20
1982 г.	29 июля	–	8
1983 г.:	март	0.5	13
	март	15	6
	август	0.5	27
1984 г.	июль	0.5	17
1985 г.:	19 мая	0–2	(5–10)
	21 мая	0–2	(8–12)
	25 мая	0–2	10
	2 июля	0–5	8
	5 июля	5–10	8
	25 июля	0–5	8

Примечание. В скобках – данные анализов воды, профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром пор 2.5 мкм.

ни на прозрачность, ни на проникновение солнечной радиации в водную толщу.

Световой режим озера изучался в весенние и летние месяцы 1983–1984 гг. с помощью подводного фотоинтегратора, регистрирующего энергию радиации видимой части солнечного спектра (Пырина, 1965, 1975б). Наибольшая и наименьшая величины проникновения солнечного света в центральной части озера приурочены соответственно к летнему минимуму и весеннему максимуму развития фитопланктона. В безоблачную погоду световая энергия проникает до глубин 7–12 м. В пасмурные дни, при той же прозрачности воды, глубина проникновения радиации уменьшается, так как увеличивается доля радиации, отраженной от поверхности воды. При сплошной облачности и волнении отраженная радиация может достигать 10% и более от поступающей, тогда как в ясную штилевую погоду она не превышает 1%.

Ослабление радиации по глубине происходит довольно равномерно, что характерно для чистых оптически однородных вод. Построенная при полулогарифмическом масштабе кривая ослабления световой энергии близка к прямой (рис. 12). Некоторое отклонение от прямой в сторону более интенсивного ослабления наблюдается на глубинах 3–5 м, что объясняется усиленным поглощением инфракрасных и ультрафиолетовых лучей самым верхним слоем воды (Арэ, Толстяков, 1969; Kirk, 1983).

Нижняя граница эвфотной зоны, за которую принимают глубину проникновения 1% солнечной радиации от поступающей на поверхность водоема, изменяется от 4 (в период весенней вегетации планктона)

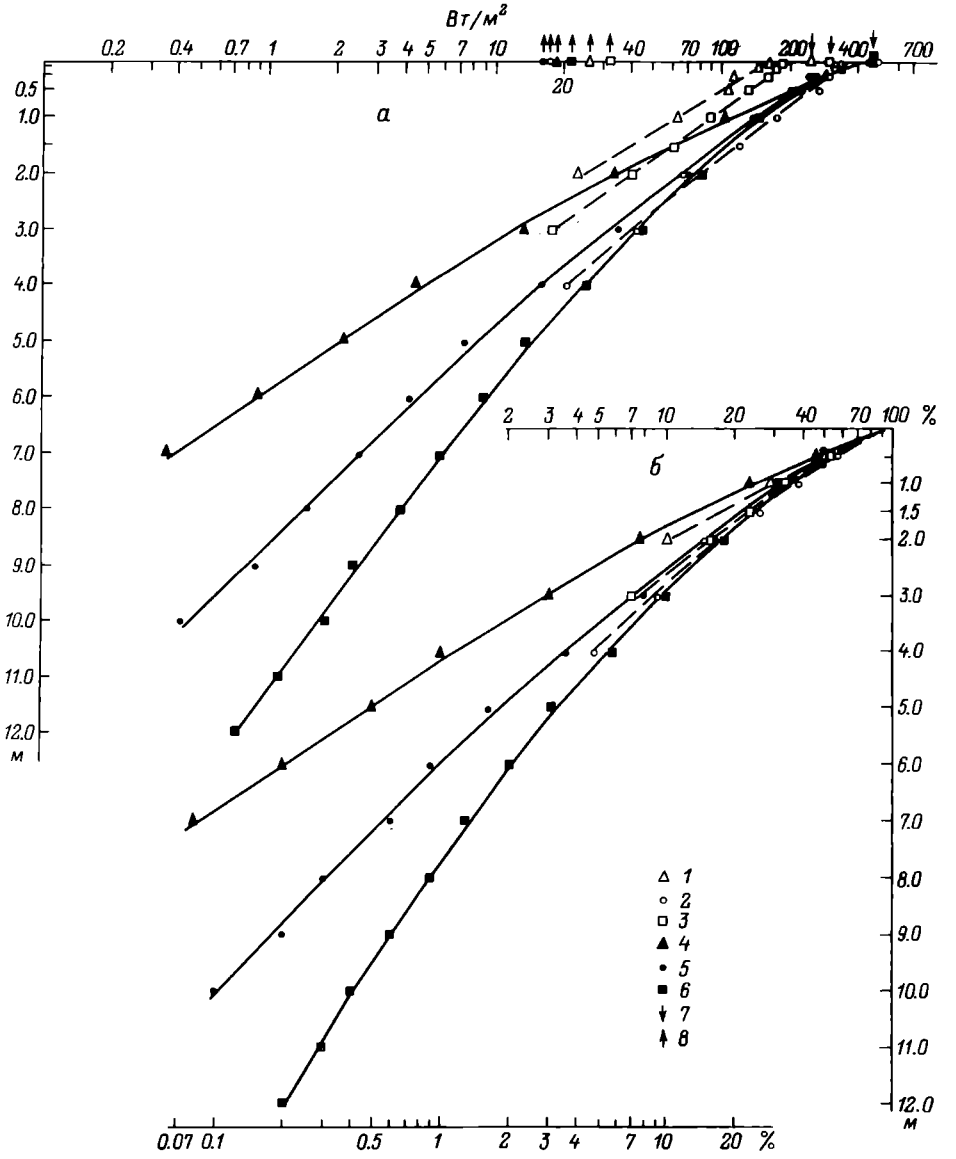


Рис. 12. Проникновение солнечной радиации (λ = 380–800 нм) в воду.

а – Вт/м²; *б* – % от вошедшей в воду. *1* – съемки 11.05.83 при облачности 10/10 баллов и прозрачности воды 2 м; *2* – 9.08.83, 1/0, 4 м; *3* – 19.09.83, 10/0, 3.1 м; *4* – 16.05.84, 1/1, 1.6 м; *5* – 15.06.84, 5/6, 2.8; *6* – 28.07.84, 1/0, 3.8 м; *7* – приходящая радиация; *8* – отраженная радиация.

до 9 м (в середине лета, когда прозрачность воды становится заметно выше). Глубина проникновения 0.1 % приходящей радиации, соответствующая нижнему пределу фотосинтеза, колеблется от 7 до 14 м.

По глубине проникновения фотосинтетически активной радиации оз. Плещеево сходно с Онежским озером (Мокиевский, 1973; Пырина, 1975б; Лифшиц и др., 1982) и несколько уступает оз. Нарочь, в котором такой уровень радиации наблюдается на глубинах 16–17 м (Экологическая система..., 1985).

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ РЕЖИМ

Плещеево озеро – типичный димиктический водоем с весенней и осенней гомотермией, хорошо выраженным летним расслоением водной толщи и обратной зимней стратификацией Температурный режим его определяется в основном климатическими условиями региона и морфологическими особенностями котловины. Влияние проточности и подземного притока на формирование температурных условий незначительно. Основной прогрев озера происходит за счет поглощения солнечной радиации.

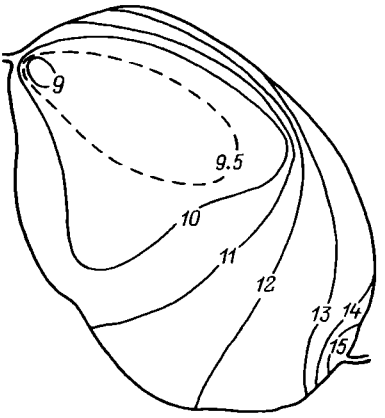
По многолетним данным вскрытие озера приходится в среднем на 10 апреля, а полное очищение ото льда – на 1 мая. В это время температура поверхностной воды в глубоководной зоне составляет 0.2–0.3 °С, а на глубинах более 20 м – 2–3 °С. Интенсивность повышения температуры воды на поверхности в первой половине мая – около 2 °С за декаду (Литвинов, Рощупко, 1983). При температуре воды 4–5 °С устанавливается непродолжительная весенняя гомотермия. Дальнейший прогрев водной толщи пелагиали проходит при положительной температурной стратификации.

Со второй половины мая прогрев озера идет более интенсивно. К концу месяца температура поверхностного слоя воды достигает в среднем 10–12 °С, а в отдельные годы 16–17 °С. При этом горизонтальное распределение температуры по акватории может быть неравномерным. Так, в конце мая 1985 г. (рис. 13) различие в температуре воды юго-восточной и северо-западной частей озера составляло 6 °С, прогрев вод юго-западного и северо-восточного мелководий – 3 °С. Наиболее прогретой была литораль в районе впадения р. Трубеж. Отепляющее воздействие речных вод в этот период времени хорошо прослеживается и на продольном разрезе р. Трубеж–р. Векса (рис. 14). Среднемесячная температура поверхностного слоя воды в мае – 8.9 °С.

Устойчивое температурное расслоение водной толщи наблюдается с первой декады июня (при температуре поверхностного слоя 13–15 °С) до первой декады сентября. В зависимости от климатических особенностей года эти сроки могут несколько меняться.

Наибольший прогрев озера приходится обычно на вторую половину июля. В это время температура эпилимниона достигает 20 °С и более, гиполимниона – 8–8.5 °С. Слой скачка, или металимнион, располагается на глубине 7–15 м и имеет градиент температуры около 1 °С на метр.

Рис. 13. Поле температуры поверхностной воды в мае 1985 г.



Горизонтальное распределение температуры в этот период характеризуется наибольшим разнообразием. В зависимости от ветровой обстановки оно может быть как простым, так и весьма сложным (рис. 15). Распределение температуры в поверхностном слое воды напоминает схему расчетного интегрального переноса вод, состоящую из двух циркуляционных зон, расположенных по обе стороны от продольной оси водоема. С глубиной характер

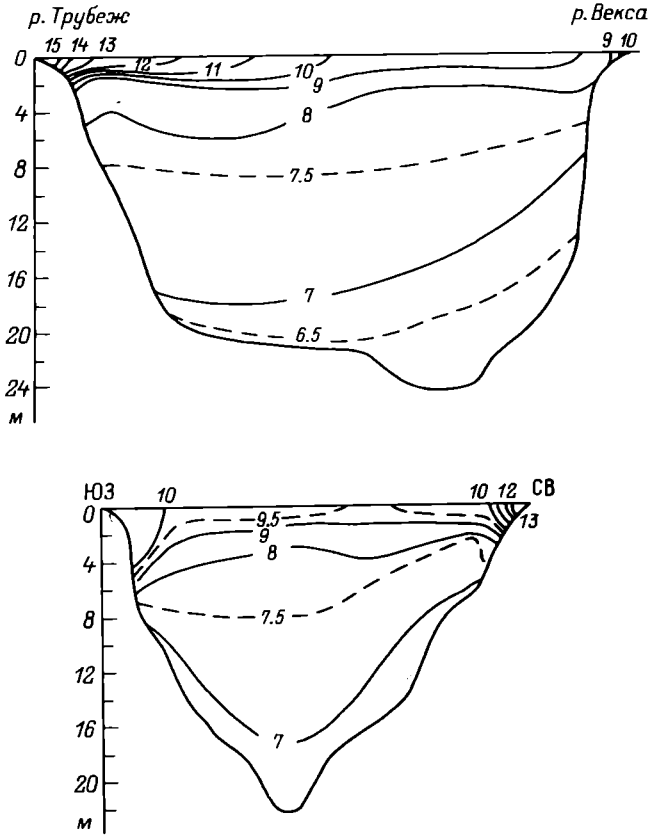


Рис. 14. Температурные разрезы озера в мае 1985 г.

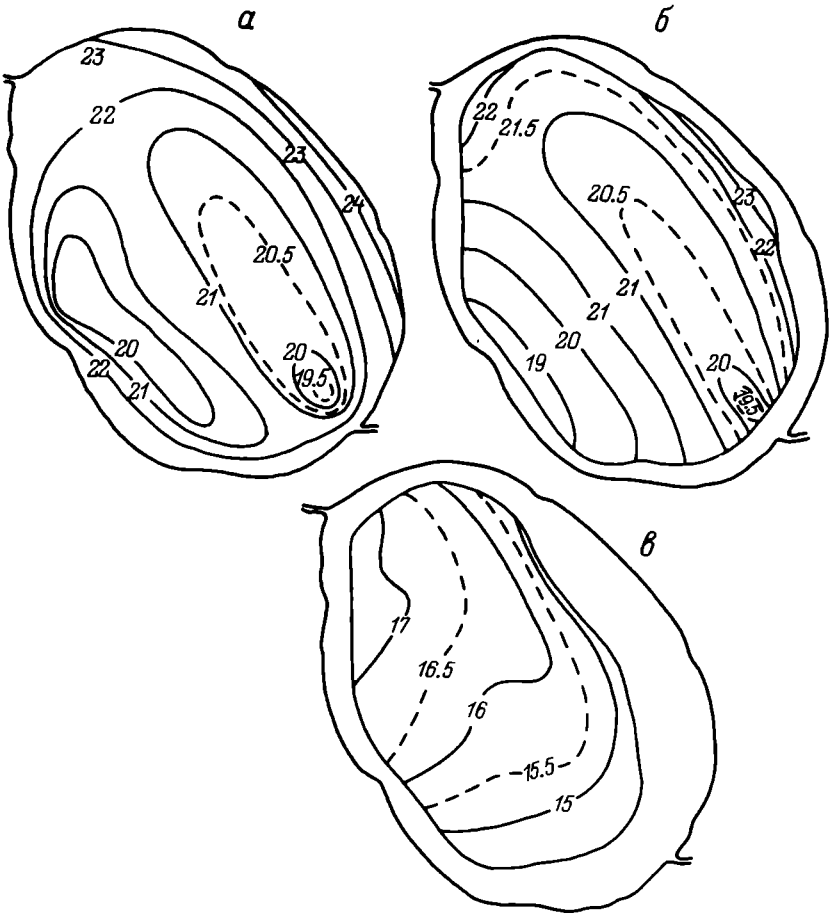


Рис. 15. Поля температуры воды на различных горизонтах в июле 1985 г.
а – на поверхности; *б* – на глубине 2 м; *в* – на глубине 8 м.

распределения температуры меняется. На глубине 2 м прослеживается только одно замкнутое образование, а на глубине 8 м температурное поле уже ничем не напоминает то, которое было на поверхности.

Представление о термической структуре водной толщи дают также вертикальные разрезы озера (рис. 16) и карты распределения мощности наиболее деятельного слоя водоема – эпилимниона (рис. 17). Различия между отдельными участками акватории по толщине гиполимниона могут достигать 3 м и более. Это является еще одним прямым подтверждением того, насколько велика роль ветра в динамике вод озера и перераспределении тепла в нем.

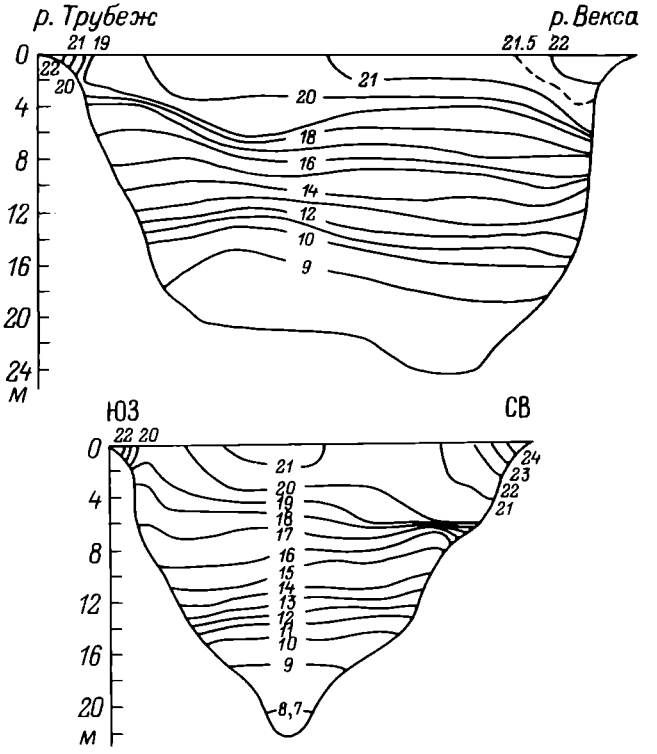


Рис. 16. Температурные разрезы озера в июле 1985 г.

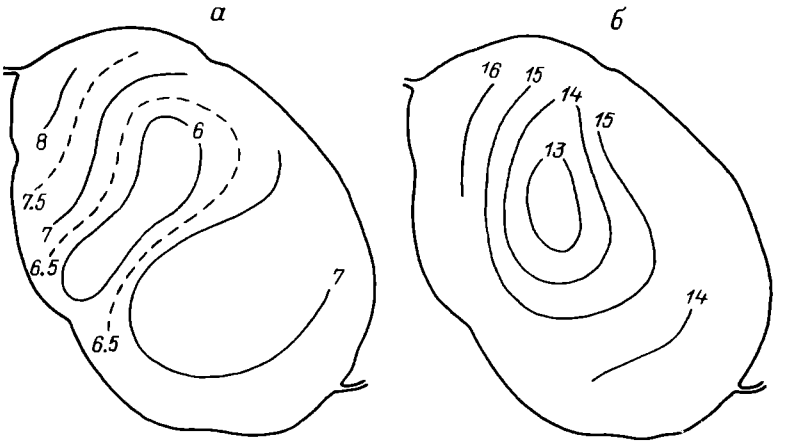


Рис. 17. Мощность эпилимниона.

а – 10 августа 1983 г.; *б* – 12 сентября 1985 г.

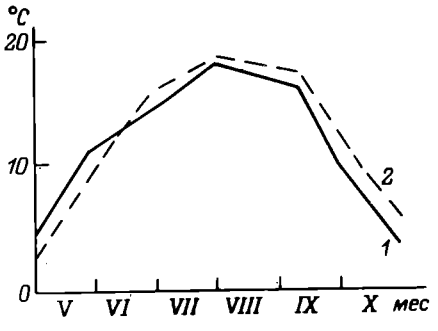


Рис. 18. Сезонный ход температуры воздуха (*1*) и воды (*2*).

Охлаждение водной толщи начинается с первой декады августа. Эпи- и металимнион начинают остывать, а гиполимнион продолжает прогреваться до начала осеннего перемешивания.

Полное перемешивание наступает обычно в первой половине сентября при температуре воды 11–12 °С. Однако бывают случаи, когда оно происходит и при более высокой температуре – 13–14 °С.

Переход температуры воды через 4 °С наблюдается в среднем в конце октября. По многолетним данным (1931–1975 гг.) средние даты появления осенних ледяных образований соответствуют 4 ноября, начала ледостава – 2 декабря, подвижки льда или появления закраин – 10 апреля, очищения ото льда – 1 мая. Продолжительность осенних ледовых явлений в среднем составляет 28 сут, ледостава – 134 сут, таяния льда – 22 сут, свободного ото льда периода – 186 сут.

Температура воды в литоральной зоне в течение всего вегетационного периода повторяет кривую температуры воздуха с некоторым сдвигом фазы (рис. 18).

Зимний теплозапас озера зависит в основном от характера погоды в период, предшествующий замерзанию. При пониженной ветровой активности водная масса сохраняет больше тепла, чем при штормовой погоде. В литоральной зоне температура воды в зимний период практически одна и та же: 0 °С подо льдом и 0.1–0.3 °С у дна. В пелагиали наблюдается отчетливая обратная стратификация. Температура придонной воды зимой несколько повышается за счет отдачи тепла грунтами и к концу марта может достигать 3–4 °С. Распределение температуры в придонном слое воды в это время, как и летом, практически повторяет батиметрическую карту озера. Никаких температурных аномалий не обнаружено.

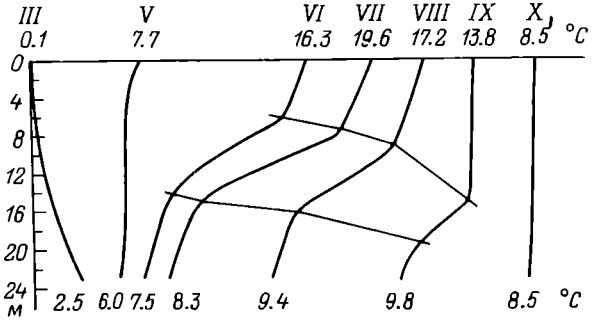


Рис. 19. Характерные вертикальные распределения температуры воды в глубоководной части озера.

Таблица 9

Фактическая температура воды (°С) центральной части озера в разные сезоны

Глубина, м	Зима			Весна			Лето				Осень		
	16 I (1985 г.)	14 III (1984 г.)	29 III (1986 г.)	6 V (1983 г.)	14 V (1984 г.)	26 V (1985 г.)	19 VI (1983 г.)	18 VII (1984 г.)	8 VIII (1983 г.)	28 VIII (1983 г.)	16 IX (1983 г.)	28 IX (1985 г.)	12 X (1983 г.)
0	0.0	0.0	0.1	6.2	6.8	9.8	20.0	21.7	19.8	16.1	14.0	11.2	9.1
1	0.0	0.1	0.6	6.2	6.7	9.4	19.3	20.5	19.6	16.1	14.0	11.2	9.1
2	0.0	0.2	0.9	6.0	6.6	8.1	17.8	20.2	19.6	16.0	14.0	11.2	9.0
3	0.1	0.3	1.0	6.0	6.4	8.0	17.2	20.1	19.5	16.0	14.0	11.2	9.0
4	0.2	0.4	1.0	6.0	6.4	7.9	16.9	19.9	19.5	16.0	14.0	11.2	9.0
5	0.3	0.4	1.0	5.9	6.3	7.7	16.2	19.9	19.3	16.0	14.0	11.2	8.9
6	0.6	0.4	1.1	5.9	6.2	7.7	15.9	19.4	19.1	16.0	14.0	11.2	8.9
7	0.8	0.5	1.2	5.9	6.2	7.6	15.6	18.0	18.5	16.0	14.0	11.2	8.9
8	0.8	0.6	1.2	5.8	6.1	7.5	15.0	16.9	16.2	16.0	14.0	11.2	8.8
9	0.9	0.7	1.2	5.8	6.0	7.5	13.9	16.5	15.4	16.0	14.0	11.2	8.8
10	1.0	0.8	1.3	5.8	6.0	7.4	13.3	15.5	14.6	16.0	14.0	11.2	8.8
11	1.0	0.9	1.4	5.6	6.0	7.4	11.2	14.5	13.4	16.0	14.0	11.2	8.8
12	1.1	1.0	1.6	5.6	6.0	7.4	9.9	13.5	12.5	16.0	14.0	11.2	8.7
13	1.2	1.1	1.8	5.4	5.9	7.3	8.9	12.4	12.0	12.7	12.6	11.2	8.7
14	1.4	1.2	1.9	5.4	5.8	7.3	8.2	9.9	10.6	12.3	11.6	11.2	8.7
15	1.5	1.4	2.0	5.4	5.8	7.1	7.6	9.6	9.8	11.8	10.8	11.2	8.7
16	1.7	1.6	2.0	5.2	5.8	7.1	7.5	9.2	9.6	11.6	10.2	11.2	8.7
17	1.8	1.8	2.0	5.2	5.8	7.0	7.5	9.0	9.2	9.8	9.8	11.2	8.7
18	2.0	1.9	2.2	5.2	5.7	7.0	7.4	8.8	9.0	9.5	9.7	11.2	8.7
19	2.2	2.0	2.6	5.2	5.7	7.0	7.4	8.6	8.8	9.3	9.4	11.2	8.7
20	2.5	2.2	2.6	5.2	5.7	7.0	7.3	8.4	8.6	9.2	9.3	11.1	8.7
21	–	2.3	2.9	5.1	5.5	7.0	7.3	8.3	8.4	9.0	9.2	11.0	8.7
22	–	2.3	–	4.9	–	6.9	7.1	8.2	8.4	–	–	10.7	8.7
23	–	2.7	–	–	–	6.4	–	8.0	–	–	–	10.2	–

В целом температурный режим озера характеризуется медленным прогревом водной толщи после вскрытия, кратковременной весенней гомотермией, продолжительным и устойчивым летним расслоением вод, растянутой осенней гомотермией и обратной стратификацией температуры зимой (рис. 19; табл. 9). Важное значение в жизни озера имеют весеннее и осеннее перемешивания водной толщи, во время которых происходит полное разрушение придонной анаэробной зоны, формирующейся в периоды стагнаций.

КИСЛОРОДНЫЙ РЕЖИМ

В поверхностном слое воды во все сезоны года содержание кислорода достаточно высокое. В периоды весенней и осенней гомотермии оно практически неизменно от поверхности до дна и в среднем равно 10–12 мг 0_2/л. В периоды зимней и особенно летней стратификаций распределение кислорода становится неравномерным. В эти периоды образуется анаэробный гиполимнион: в летний период мощность анаэробного слоя в 2–3 раза больше, чем зимой, и равна соответственно 7–8 и 2–3 м. Отсутствие кислорода в гиполимнионе сопровождается, как правило, появлением сероводорода, являющегося продуктом жизнедеятельности донной микрофлоры. Типичное распределение кислорода по глубине в течение года (рис. 20) почти повторяет распределение температуры воды (рис. 19).

Профили отдельных промеров (табл. 10) дают представление о возможных вариациях в вертикальном распределении кислорода.

Начало формирования оксиклина приходится на вторую половину июня, когда прогрев гиполимниона уже достаточен для активного окисления органических веществ, а к концу июля мощность его достигает максимума (в среднем около 8 м). В это время верхняя граница оксиклина находится на глубине 6–7 м, нижняя – на глубине 15–16 м. Понижение содержания кислорода в оксиклине на 1 м глубины составляет примерно 1 мг/л. В дальнейшем глубина залегания оксиклина увеличивается, а мощность его – уменьшается, так как сверху и снизу его ограничивают развивающиеся эпилимнион и анаэробный гиполимнион. Разрушение оксиклина и кислородной стратификации в целом происходит в период полного осеннего перемешивания. При этом вся толща воды насыщается кислородом и находится в таком состоянии примерно до конца января. Дальнейшее потребление его на разложение органических веществ донных отложений приводит к постепенному снижению его концентрации в гиполимнионе до близких к нулю значений. Своего максимального развития этот процесс достигает к началу весеннего перемешивания воды. В это время анаэробная зона может начинаться с глубины 19–20 м (для сравнения напомним, что в период летней стагнации анаэробиоз начинается с глубины 17–18 м). Во время весеннего перемешивания вся водная толща снова насыщается кислородом, и описанный выше цикл повторяется.

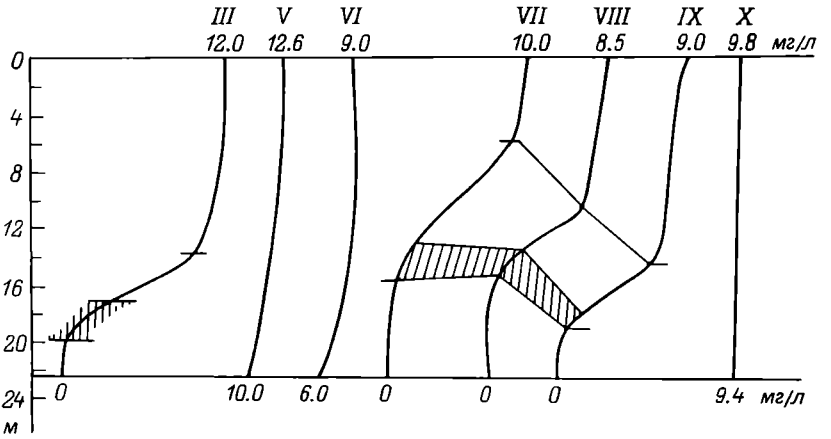


Рис. 20. Характерные вертикальные распределения растворенного кислорода в глубоководной части озера.

Заштриховано зона микроаэрофильных условий.

В вегетационный период основное количество O_2 поступает в водную толщу в результате ветрового и конвективного перемешивания. Этим определяется вид характерных кривых вертикального распределения кислорода (рис. 20). В весенне-летний период, во время максимального развития фитопланктона, процессы продукции и деструкции накладывают свой отпечаток на вид этих кривых. Однако такое случается только во время продолжительной штилевой погоды. С началом воздействия ветра вертикальный профиль содержания кислорода приходит в норму.

Очень важную роль в жизни озера играет анаэробный гиполимнион, который существует примерно 3–4 мес в году и значительно влияет как на гидрохимический режим озера, так и на отдельные группы гидробионтов. Прежде всего это касается бентосных организмов и рыб, в особенности ряпушки.

В прошлые годы детальное изучение кислородного режима озера не проводилось. Однако отдельные сведения о содержании растворенного в воде кислорода имеются. Так, по данным П. Г. Борисова (1924) за 1919–1920 гг., анаэробного гиполимниона не было ни в летнюю, ни в зимнюю стагнацию, и автор даже не обсуждает такой возможности. В то же время С. А. Озеров (1924) отмечает, что в августе 1923 г. на глубинах свыше 17 м содержание O_2 было очень низким (0.15–0.70 мг/л), и считает это явление нормальным для данного озера. Л. Л. Россолимо (1931) в конце июля 1929 г. зарегистрировал в гиполимнионе снижение концентрации кислорода до 0.1 мг/л. При этом кривая вертикального распределения кислорода почти повторяла температурную кривую. К 9 августа 1929 г. верхняя граница низкого содержания кислорода поднялась до глубины 13–14 м. В 1930 г. на глубинах свыше 20 м микроаэрофильные условия были даже в период

Таблица 10

Содержание растворенного кислорода (мг/л) в центральной части озера (по наблюдениям в разные годы)

Глубина, м	Зима			Весна		Лето				Осень		
	3 III (1983 г.)	5 III (1985 г.)	14 III (1984 г.)	12 V (1984 г.)	28 V (1983 г.)	28 VI (1985 г.)	17 VII (1985 г.)	24 VII (1985 г.)	4 VIII (1983 г.)	2 IX (1984 г.)	10 IX (1985 г.)	19 X (1984 г.)
0	13.0	11.6	11.8	12.5	9.8	9.63	–	–	7.2	7.0	7.9	9.0
1	–	–	11.4	14.2	10.0	9.62	8.10	8.10	7.0	7.5	7.8	9.0
2	–	–	11.4	13.0	10.0	–	–	–	7.0	–	–	8.8
3	–	–	11.4	12.8	–	–	7.36	–	–	8.1	–	–
4	–	–	–	12.5	10.1	–	–	–	6.6	7.1	–	9.0
5	12.7	11.2	11.4	12.5	–	–	–	7.97	–	6.9	–	9.0
6	–	–	–	–	11.2	–	–	7.71	–	6.8	–	8.9
7	–	11.0	11.4	12:1	–	–	–	6.63	–	6.6	–	–
8	–	–	11.4	–	–	–	–	–	6.3	–	–	9.0
9	–	–	10.8	–	–	9.62	7.10	–	4.4	–	–	–
10	10.8	10.6	9.8	12.3	12.6	9.35	6.78	5.79	–	6.6	–	8.7
11	–	–	–	–	–	8.36	6.28	5.13	–	–	7.5	–
12	–	9.8	7.8	–	–	7.87	5.42	–	–	6.2	7.2	–
13	–	–	3.6	–	–	7.38	4.55	3.89	–	6.1	3.2	–
14	–	–	3.5	–	–	6.70	4.08	3.05	0.8	2.1	2.5	–
15	9.6	8.7	3.4	12.0	11.4	5.83	2.52	2.23	–	0.1	2.4	8.7
16	–	–	2.2	12.0	–	5.29	–	0.32	0.1	0	1.6	–
17	6.7	8.0	0.8	–	–	5.10	1.13	–	0.0	0	1.2	8.7
18	–	2.5	0.1	–	–	4.30	–	0.10	–	0	1.0	–
19	6.0	1.0	0.1	–	–	3.94	0.16	–	–	0	0.2	–
20	–	0.8	0.0	11.6	10.4	3.26	–	0.08	0.0	0	0.2	8.5
21	–	–	0.0	–	–	3.18	0.10	–		0	0.0	8.3
22	–	0.5	0.0	–	–	3.04	–	0.05		0	0.0	–
23			0.0				0.10				0.0	

зимней стагнации. В 60-е годы также отмечалось очень низкое содержание кислорода в гиполимнионе в период как летней, так и зимней стагнации (Федорова, 1967).

Таким образом, имеющиеся материалы позволяют утверждать, что наблюдающийся сейчас дефицит или даже полное отсутствие кислорода в периоды стагнаций имели место и в прошлом, по крайней мере начиная с 20-х годов. Различие состоит лишь в том, что раньше это явление было выражено не так сильно и наблюдалось, по-видимому, не каждый год. Произошедшие изменения в кислородном режиме озера свидетельствуют о том, что уровень трофии его за последние 60—70 лет заметно повысился. Этот вывод подкрепляется и другими показателями состояния озера.

ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ

Формирование химического состава вод оз. Плещеево, как и большинства других внутренних водоемов, происходит в основном под влиянием поверхностного стока, который в водном балансе составляет свыше 60%. Неоднородность в характере рельефа и геологического строения водосбора озера обусловливает и различие химического состава растворенных веществ в притоках.

Реки Трубеж и Куротня, ручьи Веськовка, Малая Слуда, Гремячий Ключ и др., долины которых лежат в моренных глинах и песках северных склонов Клинско-Дмитровской гряды, обогащают свои воды электролитами, в основном кальцием и гидрокарбонатами. Долины притоков Кухмарь, Симанец, Сосенка и др. расположены в низменной, заболоченной местности, поэтому в течение всего года эти ручьи несут менее минерализованные воды (табл. 11).

Гидрохимические обследования р. Трубеж неоднократно указывали на ее катастрофическое загрязнение. Еще в 40-х годах прошлого столетия отмечалось пагубное воздействие загрязненных вод реки на озерный рыбный промысел и указывалось на необходимость проведения срочных практических мероприятий по оздоровлению реки. С интенсивным развитием в г. Переславль-Залесском красильных предприятий, ядовитые сточные воды которых сбрасывались непосредственно в р. Трубеж, в конце XIX в. жизнь в реке практически прекратилась. Вода в ней была такого качества, что не годилась даже для стирки белья. Ликвидация красильных фабрик существенно улучшила положение. Уже в 1928—1930 гг. признаков сильного загрязнения не обнаруживалось. Однако с ростом численности населения города и развитием промышленности к 1963—1964 гг. интенсивность процессов самоочищения в реке заметно понизилась и признаки загрязнения около устья оставались довольно заметными (Россолимо, 1931; Федорова, 1967).

В 1980 г. был произведен отвод большей части стоков п/о „Славич" в оз. Сомино, минуя р. Трубеж и оз. Плещеево. Это мероприятие позволило снизить уровень основных элементов солевого состава в реке и стабилизировать их режим. Если в 1963—1964 гг. содержание ионов

Таблица 11

Физико-химические характеристики воды притоков озера в конце июля–начале августа 1929 г. (по: Россолимо, 1931)

Место отбора проб	Глубина, м		Температура, °С	pH	Электропроводность, 10^{-4}	CO_2 свободная, мг/л	Гидрокарбонаты, мг/л
	максимальная	отбора пробы					
Р. Трубеж, 0.5 км от устья	3.0	1.0	19.0	7.8	4.08	17.6	255
Р. Куротня	0.7	0.5	17.0	8.0	3.21	–	–
Р. Веськовка	0.5	0.2	16.2	7.9	3.84	11.0	257
Ручей Малая Слуда	–	–	17.3	7.8	4.31	20.9	306
Ручей у Синего Камня	–	–	15.9	8.3	3.64	3.3	264
Ключ Гремяч	–	–	6.4	7.4	4.20	41.8	279
Ручей Кухмарь	1.0	0.5	15.5	7.7	2.37	16.0	145
Ручей Симанец	1.3	0.5	16.1	7.0	1.56	18.7	103
Ручей Сосенка	0.3	0.2	23.9	7.5	2.52	18.7	163

кальция в устье р. Трубеж варьировало в пределах 102–120 мг/л, причем в районах сброса промышленных и бытовых стоков в черте города доходило до 157 мг/л, то современный уровень его в устье реки стал ниже в 2–3 раза – 53–93 мг/л (табл. 12). Понизились непосредственно связанное с кальцием содержание гидрокарбонатов и общая минерализация. Однако фрагментарность и недостаточность данных по элементам солевого состава не позволяет с достаточной достоверностью считать устойчивой наметившуюся тенденцию. Так, пробы воды, взятые на расстоянии 10 км выше по течению у с. Красного и непосредственно в устье реки, выявили относительно небольшое (на 10–15%) повышение концентрации солей кальция и магния на рассматриваемом участке (табл. 12).

Более наглядно о влиянии города на качество воды р. Трубеж свидетельствует значительное, иногда до 4–5 раз, увеличение содержания натрия, калия, сульфатов, хлоридов, а также биогенных элементов. На относительно незагрязненном участке реки у с. Красного во все сезоны года содержание общего азота и фосфора было заметно ниже, чем возле устья (рис. 21). Сезонная динамика общих форм биогенных элементов указывает на устойчивый закономерный рост их концентрации в период с мая по июль, когда концентрация азота и фосфора возле устья достигает максимальных значений. Аналогичная ситуация характерна и для других форм азота и фосфора (табл. 13). Такой характер поведения биогенов позволяет связать загрязнение р. Трубеж в черте города преимущественно с бытовым стоком, хотя в отдельные периоды оно может в значительной степени определяться смывом с полей части внесенных азотных и фосфорных удобрений.

Большие сезонные колебания в содержании различных компонентов в устье Трубежа в совокупности с сильными вариациями интенсивности

Таблица 12

Компоненты солевого состава воды р. Трубеж в 1984 г.

Место отбора проб	Na	K	Ca	Mg	Жесткость, мг • экв /л	HCO_3^-	SO_4^-	Cl^-	Сумма ионов
	мг/л					мг/л			
	Зима (10 марта)								
У с. Красного	7.3	0.55	89.2	24.9	6.61	383	11.0	4.2	520
Устье	10.0	0.98	93.2	30.3	7.15	420	18.5	9.9	583
	Весна (7 мая)								
У с. Красного	–	–	73.4	19.3	5.26	–	7.5	7.6	–
Устье	–	–	78.0	16.9	5.29	–	41.0	16.1	–
	Лето (10 августа)								
У с. Красного	–	–	179.2*	36.9	12.0	–	6.3	5.5	–
Устье	–	–	52.6	15.4	3.90	–	23.5	14.3	–

*Существенное, примерно в 3.5 раза, превышение содержания кальция и магния у с. Красного по сравнению с устьем в августе 1984 г. при обратном соотношении сульфатов и хлоридов может быть вызвано залповым выбросом выше мест отбора проб доломитовой муки, используемой в сельском хозяйстве для раскисления почв.

Таблица 13

Содержание биогенных элементов в воде р. Трубеж в 1984 г. (мг/л)

Место отбора проб	$P-PO_4$	$P_{общ}$	$N-NH_4$	$N-NO_2$	$N-NO_3$	$N_{общ}$
	13–17 марта					
У с. Красного	0.060	0.060	0.055	0.004	0.66	0.72
Устье	0.110	0.135	0.135	0.006	0.89	1.25
	7–12 мая					
У с. Красного	0.014	0.103	0.020	–	0.16	0.19
Устье	0.058	0.170	0.220	–	0.42	–
	11–16 июня					
У с. Красного	0.070	0.065	0.035	–	0.11	0.36
Устье	0.172	0.190	0.250	–	0.15	1.03
	16 июля–3 августа					
У с. Красного	0.150	0.174	0.082	–	0.92	1.28
Устье	0.210	0.270	0.990	–	0.50	2.70
	30 августа–6 сентября					
У с. Красного	0.067	0.075	0.035	–	0.04	0.36
Устье	0.100	0.145	0.110	–	0.12	1.00
	17–30 октября					
У с. Красного	0.077	0.086	0.040	0.006	0.10	0.74
Устье	0.164	0.170	0.460	0.017	0.72	1.90

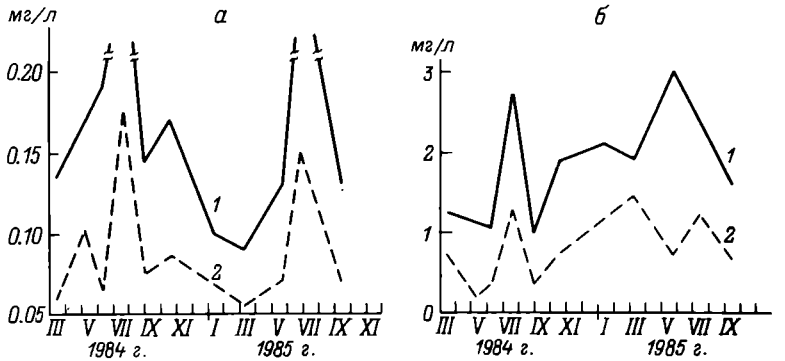


Рис. 21. Динамика общего фосфора (*а*) и общего азота (*б*) в р. Трубеж.
1 – в устье; *2* – у с. Красного.

биохимических процессов превращения веществ определяющим образом сказываются на химизме предустьевой части озера, где при смешении речных и озерных вод создается особый режим. Исследования Е. И. Федоровой (1967) показали, что зимой химические соединения, вносимые рекой, распространяются далеко за пределы предустьевого пространства и могут быть обнаружены на расстояниях до 1–1.5 км от устья. В летний период в результате деятельности ветра создаются условия для быстрого перемешивания вод, и уже в пределах прибрежного мелководья формируется водная масса, состав и минерализация которой неотличимы от аналогичных характеристик основной водной массы озера.

По характеру водного режима к р. Трубеж близки р. Куротня, ручьи Веськовка, Язевка, Большая Слуда. В течение большей части года эти притоки несут более минерализованные воды с повышенным содержанием биогенных элементов, по сравнению с водами озера (табл. 14). Обогащение вод притоков соединениями азота и фосфора происходит, очевидно, в результате хозяйственной деятельности человека. На берегах некоторых речек и ручьев расположены животноводческие комплексы, стоки с которых содержат большое количество биогенных элементов. С началом половодья, в конце марта–начале апреля, концентрация биогенов начинает стремительно падать в результате разбавления вешними водами, и абсолютный минимум концентраций приходится на летние месяцы. Отсутствие подробных сведений не позволяет детально проследить за динамикой суммы азотсодержащих компонентов в этот крайне ответственный период жизни озера. Но несомненно одно – концентрация общего азота и отдельных его форм может подвергаться значительным флуктуациям, связанным как с погодными условиями, так и со многими другими факторами.

Благоприятные температурные условия с наступлением лета приводят к интенсификации микробиологических процессов, и биохимические

Таблица 14

Биогенные элементы в притоках озера в 1983 г., мг/л (по неопубликованным данным М. В. Гапеевой)

Приток	Число определений	Азотсодержащие соединения			Фосфорсодержащие соединения	
		$N-NH_4$	$N-NO_3$	$N_{общ}$	$P-PO_4$	$P_{общ}$
Весна (30 марта–5 мая)						
Р. Куротня	5	0.12–0.55 / 0.20	0.53–1.40 / 0.92	1.85–2.85 / 2.18	0.05–0.15 / 0.09	0.18–0.45 / 0.26
Ручей Веськовка	5	0.02–0.20 / 0.08	0.12–1.20 / 0.62	0.64–2.25 / 1.40	0.03–0.05 / 0.04	0.09–0.50 / 0.21
Ручей Язевка	5	0.05–0.50 / 0.18	0.00–0.33 / 0.12	1.25–2.10 / 1.53	0.03–0.08 / 0.06	0.07–0.13 / 0.10
Ручей Кухмарь	1	–	0.66	1.50	0.07	0.16
Ручей Малая Слуда	1	–	1.38	1.25	0.07	0.16
Лето (27 мая–3 августа)						
Р. Куротня	3	–	0.16–1.25 / 0.66	1.20	0.07–0.09 / 0.08	0.30–0.39 / 0.35
Ручей Веськовка	2	–	0.09–0.20 / 0.16	0.67	0.06–0.07 / 0.07	0.12–0.44 / 0.28
Ручей Язевка	3	–	0.29–0.70 / 0.50	1.40	0.05–0.15 / 0.09	0.24–0.39 / 0.33
Осень (13 сентября–15 октября)						
Р. Куротня	2	0.14–0.37 / 0.26	0.60–1.60 / 1.10	1.66–2.12 / 1.89	0.17	0.26–0.60 / 0.43
Ручей Веськовка	2	0.03–0.10 / 0.07	0.23	0.40–0.60 / 0.50	0.06	0.13–0.25 / 0.19
Ручей Язевка	2	0.05–0.42 / 0.24	0.02–0.09 / 0.06	1.12–1.42 / 1.29	0.08	0.13–0.67 / 0.40

Примечание. Здесь и в табл. 15, 18: над чертой – пределы изменений, под чертой – среднее содержание.

факторы начинают специфически отражаться на динамике биогенных элементов. В устье р. Куротни с начала до конца мая, возможно и далее, концентрация общего азота продолжает падать, тогда как содержание общего фосфора после весенней убыли снова возрастает. Аналогичные изменения этих компонентов наблюдаются и в осенний период (рис. 22). Причиной понижения содержания общего азота могут быть развивающиеся в оптимальных условиях мощные процессы денитрификации. На это указывает резкая убыль нитратов (в 2–3 раза) в рассматриваемый период при одновременном небольшом изменении содержания аммонийного и органического азота.

Таким образом, интенсификация микробиологических процессов в летний и осенний сезоны способствует самоочищению реки и тем самым частично предотвращает поступление весьма опасных загрязнений

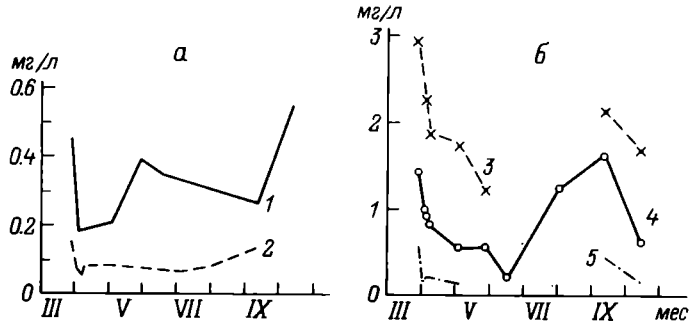


Рис. 22. Динамика фосфорсодержащих (*а*) и азотсодержащих (*б*) соединений в р. Куротня.

1 – $P_{общ}$; *2* – PO_4; *3* – $N_{общ}$; *4* – NO_3; *5* – NH_4.

в озеро. Однако этот, несомненно, положительный фактор не дает никаких оснований для размещения животноводческих комплексов в водоохранной зоне реки, так как даже остающееся после бактериального разрушения количество нитратов значительно превышает естественные концентрации неорганических форм азота в озере и представляет потенциальную угрозу для его рыбного населения.

Отличительной особенностью озера является наличие значительных источников подземного питания. Поверхностные и подземные воды зоны активного водообмена бассейна озера имеют одинаковые гидрокарбонатно-кальциевый состав и минерализацию (табл. 15). Наименьшую минерализацию имеет вода поверхностного стока. Места выхода подземных вод из более глубоко лежащих горизонтов приурочены к юго-восточной и к наиболее глубоководной северо-западной частям озера. Здесь отмечаются концентрации отдельных ионов $(Na + K)^+$, SO_4^{--}, превышающие средние значения в 2–4 раза. Это связано, очевидно, с притоком в озеро подземных вод из клязьминско-ассельского водоносного горизонта.

В пробах, отобранных непосредственно в местах выхода газирующих источников в юго-восточной части озера, отмечено несколько повышенное содержание ионов хлора (17 мг/л). В составе газов этих источников преобладают молекулярный азот и метан (объемная доля, %):

№ пробы	O_2	N_2	CO_2	CH_4
1	12.0	55.4	0.3	32.4
2	9.6	78.0	1.0	5.1

Минерализация воды из эксплуатационных скважин городских водозаборов 1 и 2, расположенных соответственно на восточном и южном побережьях озера, близка к таковой эксплуатируемого московско-днепровского водоносного горизонта. Концентрация ионов Cl и SO_4 повышена в 5–9 раз, что указывает на дополнительный приток в водозаборные скважины подземных вод из более глубоких водоносных горизонтов. Анализы воды из различных горизонтов на территории

Таблица 15

Химический состав подземных вод бассейна озера (мг/л) (по неопубликованным данным В. А. Барона, А. Ф. Савельева)

Водоносный горизонт	Число определений	Na + K	Ca	Mg	HCO_3^-	SO_4^{2-}	Cl^-	$H_2PO_4^-$	Минерализация
Грунтовые воды gQ_{II}^m	5	0–33 / 12	112–154 / 128	2–36 / 26	345–487 / 419	8–35 / 19	17–50 / 35	0.02–2.0 / 0.6	563–712 / 638
Грунтовые воды l_1aQ_{II-III}	7	0–29 / 7	18–74 / 51	1–26 / 16	36–291 / 177	0–49 / 25	3–57 / 16	0–7.2 / 1.6	101–416 / 294
Водоносный горизонт $f_1 lgQ_{II}^{dn-ms}$	26	0–54 / 13	6–106 / 40	5–30 / 16	59–404 / 207	0–25 / 8	3–33 / 8	0.0–0.1 / 0.03	137–519 / 293
Водоносный комплекс I_3v-k_1a	8	4–34 / 18	8–100 / 52	13–28 / 23	125–439 / 289	0–20 / 5	3–19 / 11	Не обнаружено	176–604 / 398
Водоносный горизонт C_3kl-P_1as	5	40–186 / 109	527–609 / 551	34–124 / 72	213–390 / 282	1366–1732 / 1560	25–215 / 60	Не обнаружено	1703–2604 / 2634
Городской водозабор № 1 $f_1 lgQ_{II}^{dn-ms}$	26	0–42 / 19	25–130 / 25	12–43 / 28	40–549 / 408	3–33 / 11	3–34 / 9	–	522–741 / 670
Городской водозабор № 2 $f_1 lgQ_{II}^{dn-ms}$	20	6–11 / 40	82–157 / 107	22–42 / 30	292–488 / 422	17–188 / 94	6–180 / 51	–	– / 744

Таблица 16

Состав воды скважин городского водозабора

Номер скважины	Ca	Mg	Жесткость, мг • экв/л	$P-PO_4$	$P_{общ}$	$N-NO_3$	$N_{общ}$
	мг/л			мг/л			
3	105	48.4	9.25	0.03	0.17	0.005	0.43
6	114	30.3	8.20	0.03	0.20	0.004	0.45
17	123	28.3	8.50	0.03	0.17	0.004	0.35
19	114	18.8	7.25	0.03	0.04	0.003	0.43

водосбора озера показали на сильные вариации в ее запасах и ионном составе: общая жесткость менялась от 0.5 до 10 мг • экв/л, сухой остаток – от 100 до 800 мг/л. Непостоянство дебита и химического состава имеет место и в пределах отдельного водоносного горизонта. Анализы воды из четырех городских эксплуатационных скважин, пробуренных на глубину 30–50 м в непосредственной близости друг от друга и от береговой линии озера (100–150 м) в январе 1985 г., подтверждают значительную дифференцированность состава питающих озеро подземных вод (табл. 16). Воды водозаборов по общей минерализации и концентрации основных ионов резко отличаются от озерных.

Современный уровень содержания солей в озере определяется процессами смешения всех указанных выше вод с очень мягкими водами атмосферных осадков (с учетом испарения), которые вносят заметный вклад в водный баланс (5%). Однако широкая вариабельность ионного состава поверхностных и подземных источников питания в совокупности с недостаточной изученностью гидрогеологической и гидрохимической обстановки не позволяет с достоверностью оценить вклад каждой из составляющих баланса при формировании качественного состава воды озера. Попытка рассчитать концентрации ионов кальция, магния и сульфатов в озере с использованием модели простого смешения всех компонентов приходной части баланса привела к величинам, отличающимся от фактических на 20–50%. Своеобразие водного режима затрудняет осуществление обычных балансовых расчетов и для других, в частности биогенных, элементов.

Химическая характеристика воды озера. Концентрация минеральных солей в оз. Плещеево превосходит таковую большинства озер Ярославской обл. Общая минерализация его вод составляет около 300 мг/л, жесткость 3.5 мг • экв/л. Эти показатели характеризуют воду озера как достаточно хорошую для различных видов водопользования.

Значительная инерционность водоема с периодом водообмена более 5 лет определяет характер горизонтального распределения элементов солевого состава, особенно тех его компонентов, которые лишь в небольшой степени затрагиваются биотическим круговоротом. В зимний период, когда влияние климатических и гидродинамических факторов на водную массу ослабляется, минерализация и ионный состав воды сохраняются практически неизменными по всей акватории озера (табл. 17). Весной и летом это однообразие нарушается. На литоральных

Таблица 17

Солевой состав воды озера в 1984 г.

Место отбора проб	Na	K	Ca	Mg	Жесткость, мг • экв/л	HCO_3^-	SO_4^{--}	Cl^-	Сумма ионов
	мг/л					мг/л			
Зима (10 марта)									
Ст. 2	8.2	1.2	47.2	12.6	3.40	178	27.0	10.1	284
Ст. 3 (центр):									
эпилимнион	8.2	1.2	43.8	13.5	3.30	173	23.8	10.8	275
металимнион	8.0	1.2	45.0	13.7	3.38	177	23.8	10.5	279
гиполимнион	8.0	1.2	47.8	14.3	3.57	193	23.8	10.6	288
Ст. 4	8.2	1.2	48.2	11.9	3.39	178	27.5	10.5	285
Ст. 5	8.2	1.2	47.0	12.6	3.39	174	27.5	10.6	281
Ст. 6:									
поверхность	8.2	1.2	48.2	12.9	3.47	172	27.5	10.2	281
дно (15 м)	8.0	1.2	48.4	12.6	3.46	178	31.0	10.4	289
Р. Векса	8.2	1.2	45.2	13.4	3.36	174	26.0	10.2	278
Весна (7 мая)									
Ст. 3:									
поверхность	–	–	42.0	13.2	3.19	–	23.0	10.0	–
середина	–	–	42.2	13.7	3.24	–	23.0	10.1	–
дно	–	–	42.8	13.9	3.28	–	22.5	10.0	–
Ст. I	–	–	43.6	12.6	3.22	–	23.7	9.9	–
II	–	–	43.6	12.4	3.20	–	24.0	10.1	–
III	–	–	43.2	12.6	3.20	–	25.0	10.2	–
IV	–	–	42.8	13.6	3.26	–	25.0	10.1	–
V	–	–	48.0	13.1	3.48	–	25.0	10.8	–
Р. Векса	–	–	43.8	9.7	2.99	–	22.5	11.9	–
Лето (10 августа)									
Ст. 3:									
поверхность	–	–	41.4	13.4	3.17	–	23.0	9.8	–
середина	–	–	42.6	13.5	3.24	–	23.0	9.6	–
дно	–	–	43.0	12.8	3.20	–	21.3	9.7	–
Ст. I	–	–	38.4	14.0	3.07	–	23.5	10.1	–
II	–	–	38.2	12.6	2.95	–	24.0	9.7	–
III	–	–	38.0	13.2	2.99	–	25.0	9.5	–
IV	–	–	41.0	12.0	3.04	–	24.0	10.0	–
V	–	–	50.4	16.0	3.84	–	24.0	13.7	–
Р. Векса	–	–	37.2	12.9	2.92	–	23.3	9.3	–

станциях сильные нагонные ветры различного направления способствуют интенсивному перемешиванию вод и подъему в водную массу обогащенных минеральными компонентами донных отложений различной дисперсности. В результате этого общая минерализация в воде повышается. Наоборот, обильные дожди приводят к кратковременному разбавлению и локальному понижению концентрации ионов. Совокупность этих противоположно направленных по воздействию на минерализацию

процессов может доводить различия в величинах жесткости на отдельных мелководных станциях до значительных величин. Так, при умеренных ветрах северо-западного направления в августе 1984 г. жесткость воды на литоральной станции V была на 20–23 % выше таковой на станциях II и III (табл. 17). Отсюда следует, что характер горизонтального распределения элементов ионного состава и в целом минерализации на небольших глубинах в безледный период полностью определяется гидродинамическими и климатическими факторами, которые в то же время практически не влияют на минерализацию воды пелагиальной части озера.

Соотношение главных катионов ($Ca > Mg > Na > K$) в воде озера подтверждает общую геохимическую закономерность – стремление к единообразию состава всех пресных вод рек и проточных озер, несмотря на большие различия в литологии их водосборов. Оно отражает изменения, происходящие в процессе ионообменных реакций вод с минералами почв и отложений после первоначального выщелачивания катионов из материнских пород.

Соотношение катионов $HCO_3^- > SO_4^{2-} > Cl^-$ обычное, присущее большинству поверхностных вод суши. В соответствии с этими характеристиками воды озера должны быть отнесены к кальциевой группе гидрокарбонатного класса природных вод.

Анализ всех имеющихся материалов по компонентам солевого состава позволяет выявить тенденции их изменения во времени. В 1919–1930 гг. общая жесткость воды в центральной части озера во все сезоны года и на всех горизонтах практически всегда оставалась ниже 3 мг • экв/л. В поверхностном слое она доходила до 2.27 и не превышала 2.42 мг • экв/л (Россолимо, 1931). Спустя 30 с лишним лет (1963–1964 гг.) даже в периоды летней стагнации, когда содержание солей обычно понижено по сравнению с подледным периодом, жесткость воды в поверхностном слое постоянно держалась на уровне 3 мг • экв/л (Федорова, 1967). В 1980 г. произошло небольшое увеличение содержания суммы ионов кальция и магния по сравнению с 60-ми годами. Более подробные исследования солевого состава в 1984 г. подтвердили устойчивое возрастание концентрации солей в наиболее инертной водной массе пелагиальной части озера. Жесткость поверхностной воды в этом глубоководном районе озера всегда была выше 3.17 мг • экв/л (табл. 17).

Анализ содержания основных анионов (гидрокарбонаты, сульфаты, хлориды) подтверждает вывод о произошедших серьезных изменениях в гидрохимическом режиме озера за рассматриваемый период. Если в 1919–1930 гг. среднее содержание бикарбонатов находилось на уровне 150 мг/л, а сульфатов и хлоридов – в пределах 3–4 мг/л, то к 1984 г. концентрация бикарбонатов на всей акватории озера стала равной примерно 175 мг/л, а сульфатов и хлоридов – соответственно 20–30 мг/л и 10 мг/л, заметно повысилась щелочность воды.

Причины этих изменений связаны с хозяйственной деятельностью человека. Быстрое развитие промышленности, рост численности населения г. Переславль-Залесского и всего Переславского района, введение

в сельскохозяйственный оборот новых площадей на территории водосбора озера особенно в 60–70-е годы потребовали дополнительных источников пресной воды. Изъятие из озера с установившейся системой питания больших объемов (до 10^7 $м^3$/год) вод с низкой и средней минерализацией с последующим выносом их за пределы водосбора озера может компенсироваться только путем дополнительного подтока подземных вод из более глубоколежащих горизонтов, которые обладают повышенной минерализацией. Такое нарушение структуры водного баланса, вызванное активной хозяйственной деятельностью на территории небольшого водосбора, отрицательно сказывается на качестве воды озера. При сохранении современного уровня, а тем более увеличении объема воды на нужды промышленности, бытового пользования и сельского хозяйства можно ожидать медленного, но неизбежного засоления вод озера. Во время летней и зимней стагнаций с глубиной прослеживается постоянное нарастание содержания ионов кальция и магния. Особенно сильно выраженный градиент концентрации отмечался в 1929–1930 гг., когда в центральной части озера жесткость воды на поверхности была ниже, чем у дна на 22–27% (Россолимо, 1931). В последующие годы такого резкого расслоения компонентов солевого состава не наблюдалось, хотя в 80-е годы анализы проводились в периоды ярко выраженной стратификации по температуре, кислороду и биогенным элементам. Аналогичный характер распределения по глубине наблюдается и в содержании гидрокарбонатов. Это указывает на их тесную связь с кальцием и магнием, а также на наличие процессов химического обмена между водой и донными отложениями.

В водоемах, подобных оз. Плещеево, характер распределения серосодержащих соединений во многом определяют микробиологические процессы. При развитом процессе редукции сульфатов содержание серы сульфатов понижено по сравнению с вышележащими аэробными слоями водной толщи. Такой ход в распределении сульфатов по глубине, обратный рассмотренным выше элементам, был отмечен в озере в период летней стагнации в августе 1964 г. К сожалению, в это же время не определялось содержание сероводорода, присутствие значительного количества которого не должно было остаться незамеченным.

Расчет показывает, что при уменьшении концентрации сульфатов с 22.8 до 6.5 мг/л на глубине 21.5 м сероводорода может выделиться 5.7 мг/л. Такое количество его должно обнаружить себя даже без специальных анализов – по специфическому запаху. Впервые в очень больших количествах (до 7 мг/л) сероводород был обнаружен в придонном слое воды озера в 1964 г. в период зимней стагнации (Федорова, 1967). В августе 1981 г., когда водная масса до глубины 15 м находилась в состоянии аноксии и мощность анаэробного гиполимниона в озере была выше, чем в тот же период 1964 г., концентрация H_2S у дна, по данным иодометрических определений, равнялась 1.8 мг/л (Добрынин, 1983). Существенно меньшее количество сероводорода (0.1–0.2 мг/л) выявлено нами колориметрическим методом в конце июля и в сентябре 1985 г. При этом мощность бескислородного слоя была меньше, чем

в 1981 г. Все это свидетельствует о том, что наличие сероводорода в придонных слоях воды озера – явление обычное.

Низкие значения концентрации сероводорода в период наших исследований свидетельствуют о протекании сульфатредукции в небольших масштабах, поэтому обнаружить стратификацию сульфатного иона затруднительно. На всех глубинах содержится одинаковое количество серы сульфатов.

Из элементов солевого состава наиболее однородное распределение по глубине характерно для консервативных элементов натрия, калия и хлора.

По неопубликованным данным И. К. Степановой, в 1985 г. в воде озера содержалось 0.03 мг/л общего железа. Стратификация практически не обнаруживалась. Низка концентрация железа и в илах (22.6 мг/г ила). Из них только 1.5 % представлено подвижными формами, основная часть – гидроксидом трехвалентного железа. Подвижные формы марганца составляли 0.24 мг/г ила.

При изучении водоема как среды обитания гидробионтов и выявлении особенностей функционирования экосистем большое внимание уделяется биогенным элементам, определяющим развитие фитопланктона и высшей водной растительности и оказывающим существенное влияние на формирование качества воды.

На литоральных станциях в зимний период содержание фосфатов и общего фосфора в 1984–1985 гг. находилось на уровне 0.125–0.137 мг/л и было близким к их концентрациям в истоке р. Вексы (табл. 18). Аналогичная ситуация характерна и для аммонийной и нитратной форм азота. В то же время содержание общего азота в воде р. Вексы почти в 2 раза выше, чем на станции, расположенной на противоположной стороне озера в устье р. Трубеж (ст. I). Сохраняющиеся в подледный период сильные течения вблизи истока Вексы, по всей вероятности, способствуют подъему из донных отложений относительно богатых азотом тонкодисперсных илистых частиц и выносу их из мелководной зоны северной части озерного ложа.

К середине мая происходит резкое понижение неорганических форм биогенных элементов, обусловленное потреблением их развивающимися диатомовыми водорослями и высшей водной растительностью. Особенно разительна убыль нитратов – от 0.18–0.26 мг/л до следовых количеств. Тем не менее в водной массе литоральной зоны весной сохраняются ощутимые количества аммонийного азота, фосфатов и лимитирования биогенами первичных продуцентов здесь не происходит. Этому способствуют и частые ветры, которые практически постоянно взмучивают воду и тем самым поставляют в трофогенный слой различные формы биогенов из донных отложений. Нагонные ветры различных румбов могут вызвать резкие различия в содержании форм азота и фосфора на отдельных станциях, как это было на ст. V в мае 1985 г. (табл. 18). Летняя ситуация в режиме биогенных элементов на литоральных станциях напоминает весеннюю и во многом определяется гидродинамической активностью водных масс. Осенняя циркуляция способствует выносу богатых биогенами глубинных вод

Таблица 18

Среднее содержание биогенных элементов в воде литоральной части озера в 1984–1985 гг.

Станция	Число проб	$P-PO_4$	$P_{общ}$	$N-NH_4$	$N-NO_3$	$N_{общ}$
		мг/л				
			Зима			
I	2	0.130–0.130 0.130	0.135–0.140 0.137	–	0.26–0.26 0.26	0.42–0.50 0.46
III	1	0.125	0.125	0.040	0.18	–
Р. Векса	3	0.095–0.125 0.113	0.105–0.130 0.117	0.025–0.100 0.053	0.14–0.33 0.22	0.80–0.82 0.81
			Весна			
I	2	0.028–0.060 0.044	0.105–0.115 0.110	0.035–0.050 0.042	0.010–0.015 0.012	0.67–0.96 0.81
II	2	0.025–0.060 0.042	0.105–0.108 0.106	0.035–0.050 0.042	0.010–0.040 0.025	0.58–0.67 0.62
III	2	0.025–0.045 0.035	0.105–0.112 0.108	0.040–0.070 0.055	0.004–0.022 0.013	0.58–0.84 0.72
IV	2	0.018–0.065 0.041	0.112–0.125 0.117	0.030–0.040 0.035	0.020–0.022 0.021	0.60–0.65 0.62
V	2	0.028–0.070 0.049	0.145–0.420 0.281	0.050–0.070 0.060	0.005–0.022 0.013	0.94–2.16 1.55
Р. Векса	2	0.025–0.055 0.040	0.100–0.150 6.125	0.035–0.070 0.052	0.005–0.050 0.022	0.70–0.80 0.75
			Лето			
I	4	0.017–0.060 0.046	0.070–0.130 0.094	0.020–0.070 0.037	0.002–0.016 0.009	0.68–1.20 0.85
II	4	0.018–0.073 0.052	0.085–0.166 0.114	0.012–0.045 0.029	0.002–0.030 0.011	0.54–0.68 0.63
III	4	0.027–0.060 0.040	0.055–0.100 0.075	0.020–0.065 0.039	0.002–0.070 0.020	0.52–0.80 0.62
IV	4	0.030–0.075 0.051	0.065–0.135 0.094	0.025–0.030 0.028	0.003–0.016 0.008	0.54–0.70 0.64
V	4	0.020–0.050 0.033	0.090–0.175 0.125	0.020–0.080 0.043	0.003–0.016 0.009	0.68–0.94 0.81
Р. Векса	4	0.037–0.050 0.042	0.060–0.090 0.078	0.020–0.060 0.039	0.005–0.012 0.007	0.63–0.70 0.67
			Осень			
I	2	0.135–0.290 0.212	0.140–0.290 0.215	0.110	0.028–0.042 0.035	0.64–0.87 0.75
II	2	0.112–0.240 0.175	0.125–0.250 0.187	0.070–0.110 0.090	0.021–0.038 0.030	0.50–0.80 0.65
III	2	0.125–0.290 0.207	0.130–0.320 0.225	0.065–0.110 0.87	0.026–0.032 0.029	0.55–0.80 0.67
IV	2	0.130–0.290 0.210	0.140–0.320 0.230	0.070–0.090 0.080	0.003–0.028 0.015	0.46–0.87 0.66
V	2	0.112–0.240 0.176	0.125–0.240 0.182	0.090–0.130 0.110	0.037–0.052 0.045	0.75–0.87 0.81
Р. Векса	2	0.100–0.130 0.115	0.135–0.245 0.190	0.040–0.110 0.075	0.004–0.030 0.017	0.55–1.84 1.20

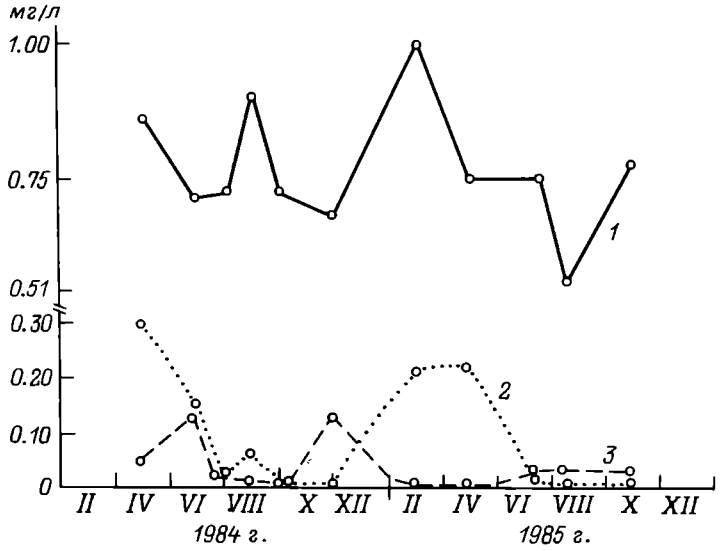


Рис. 23. Динамика азотсодержащих соединений в поверхностном слое воды озера.
1 – $N_{общ}$; *2* – $N–NO_3$; *3* – $N–NH_4^+$.

из анаэробной зоны и рассеиванию их по всей акватории озера. Повышенные концентрации различных форм азота и фосфора в осенний период – результат этого процесса.

В сублиторальной зоне озера концентрация биогенных элементов близка к их содержанию в литоральной и профундальной зонах, что свидетельствует об однородности химических характеристик зимой в значительной толще воды (табл. 19).

В наиболее глубокой профундальной зоне озера среднегодовая концентрация общего азота в поверхностном слое воды в 1984–1985 гг. поддерживалась на уровне 0.75 мг/л. Внутригодовые изменения ее лежат в интервале 0.5–1.0 мг/л и определяются многими факторами, в том числе фотосинтетической деятельностью водорослей (рис. 23).

Таблица 19

Содержание биогенных элементов в сублиторальной зоне озера в зимний период (март 1984 г.)

Номер станции	Глубина станции, м	Глубина отбора проб, м	$P–PO_4$	$P_{общ}$	$N–NH_4$	$N–NO_2$	$N–NO_3$	$N_{общ}$	ХПК
			мг/л						
2	10	1–10	0.095	0.110	0.015	0.001	0.34	0.83	8.94
4	7	1–7	0.095	0.105	0.015	0.001	0.31	0.69	8.74
5	3	1–3	0.095	0.105	0.060	0.001	0.33	0.82	8.02
6	15	1	0.095	0.105	0.025	0.001	0.36	0.69	8.50
6	15	15	0.095	0.110	0.025	0.001	0.33	0.70	8.30

Наиболее существенные изменения присущи отдельным формам азота. Их содержание зависит от уровня развития планктона, динамики водных масс, активности и численности микроорганизмов, принимающих участие в круговороте азота.

Характер внутригодовых изменений концентраций аммонийного и нитратного азота в поверхностной воде (рис. 23) хорошо укладывается в общеизвестную схему. Летом, в период массового развития, фитопланктон практически полностью потребляет неорганические формы азота на построение вещества своих клеток. В растворенном состоянии в небольших количествах остается только аммонийный азот (до 0.04 мг/л).

Осенью становится более выраженным процесс бактериального разложения водорослей. На первой стадии его из мертвого азотсодержащего органического материала выделяется аммиак, который из-за неблагоприятных погодных условий не может в ощутимых размерах повторно вовлекаться в фотосинтез, и поэтому остается в воде. Появление значительных количеств аммонийного азота зафиксировано в октябре 1984 г. (табл. 20). На второй стадии разложения органического вещества бактериальное окисление аммиака ведет к образованию нитритов и в конечном счете нитратов – наиболее окисленной формы азота. Практическое отсутствие нитритов в поверхностных водах свидетельствует о высоких скоростях их превращения в нитраты.

Лабораторные исследования по разложению планктонных организмов показали, что процесс нитрификации начинается спустя 7–10 сут после начала аммонификации (Скопинцев и др., 1979). Такое же, либо несколько большее время запаздывания процесса характерно и для водоемов. В оз. Плещеево в 1984 г. нитрификация в заметных масштабах началась в октябре, через 30 сут после аммонификации (рис. 23). В дальнейшем скорость нитрификации постоянно превышала скорость выделения аммонийного азота, и с января до конца ледостава в воде обнаруживались почти исключительно нитратная и органическая формы азота. Содержание аммонийного азота в течение зимы было очень низким, близким к его значениям летом.

Непосредственно после ледостава создаются благоприятные условия для развития диатомовых водорослей, которые начинают интенсивно использовать нитратную и другие неорганические формы азота, поступающие в озеро с паводочными водами весной. К июню их запасы исчерпываются, и цикл замыкается.

В придонных слоях глубоководных зон озера также наблюдается внутригодовое чередование повышенной и пониженной концентраций аммонийного азота, но причины и характер этих вариаций иные, чем на поверхности водоема. Как и в случае общего азота, изменения аммиачного азота связаны главным образом с биохимическими процессами разложения органических веществ, протекающими в донных отложениях с последующим выносом образовавшихся продуктов распада в вышележащие слои воды. Механизмы этих процессов обстоятельно рассмотрены М. В. Мартыновой (1984).

Таблица 20

Содержание биогенных элементов в профундальной зоне озера, ст. 3

Глубина, м	$P-PO_4$	$P_{общ}$	$N-NH_4$	$N-NO_2$	$N-NO_3$	$N_{общ}$
	мг/л					
			1984 г.			
			15 марта			
0–12	0.095	0.110	0.051	–	0.320	–
12–19	0.115	0.130	0.046	–	0.440	–
20–23	0.220	0.248	0.150	0.003	0.550	0.87
			12 мая			
0–10	0.068	0.150	0.130	–	0.150	0.80
10–15	0.072	0.160	0.130	–	0.210	0.70
15–20	0.068	0.160	0.070	–	0.210	0.70
			15 июля			
0–12	0.042	0.070	0.030	–	0.023	0.58
12–15	0.055	0.076	0.065	–	0.023	0.63
15–20	0.073	0.085	0.110	–	0.049	0.72
			2 августа			
0–6	0.040	0.075	0.035	–	0.075	0.68
7–13	0.069	0.090	0.120	–	0.096	0.66
13–21	0.162	0.190	0.220	–	0.250	0.90
			3 сентября			
0–14	0.115	0.110	0.020	–	0.010	0.70
15	0.350	0.360	0.360	–	0.008	0.74
16–20	0.340	0.340	0.300	–	0.032	0.70
			20 октября			
1	0.135	0.150	0.130	0.008	0.030	0.65
			1985 г.			
			10 января			
1	0.115	0.115	0.045	–	1.00	1.00
14	0.125	0.125	0.045	–	0.180	1.00
			6 марта			
1	0.125	0.125	0.050	–	0.230	–
10	0.125	0.125	0.050	–	0.240	–
16	0.125	0.125	0.090	–	0.280	–
20	0.270	0.270	0.240	–	0.230	–
22	0.280	0.280	0.460	–	0.130	0.75
			20 мая			
0–2	0.055	0.120	0.035	–	0.004	0.76
5–10	0.060	0.125	0.025	–	0.017	0.76
15–20	0.080	0.140	0.060	–	0.105	1.00
			29 июня			
1	0.055	0.090	0.040	–	0.003	0.56
12	0.080	0.110	0.040	–	0.010	0.54
14	0.145	0.145	0.170	–	0.050	–
16	0.175	0.175	0.210	–	0.050	–
18	0.210	0.210	0.240	–	0.070	–
22	0.400	0.400	0.430	–	0.075	0.94
			5 сентября			
1	0.140	0.170	0.030	–	0.019	0.78
14	0.140	0.190	0.030	–	0.020	0.78
21	0.640	0.750	0.720	–	0.003	1.25

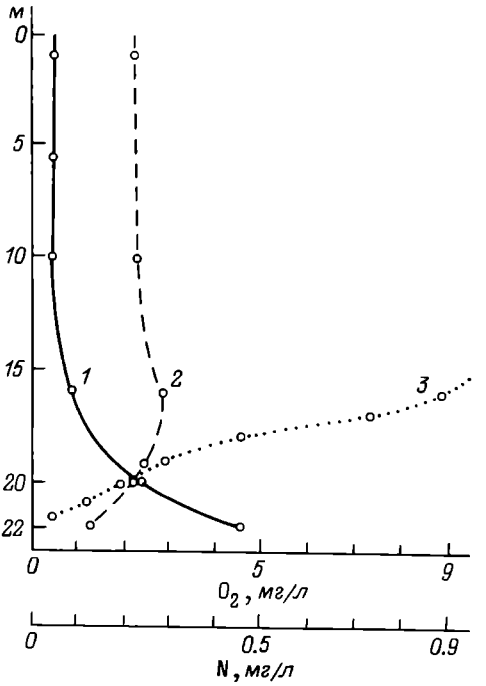


Рис. 24. Вертикальное распределение аммонийного и нитратного азота в период зимней стагнации. *1* – NH_4; *2* – NO_3; *3* – O_2.

Анализ стратификации аммонийного азота указывает на высокие градиенты его концентраций на глубинах 20–22 м, которые достигают 0.1 мг/(л • м) в период зимней стагнации в марте и около 0.08 мг/(л • м) в конце июня (рис. 24, 25). Можно предположить, что градиенты концентраций аммонийного азота в конце периода летней стратификации могут быть выше, чем зимой. На это указывает высокая концентрация NH_4^+ в придонной воде в начале сентября 1985 г. (0.72 мг/л).

Диффузионный поток аммонийного азота из донных отложений поступает в воду и, попадая в аэробную зону, подвергается нитрификации. Особенно интенсивно протекает этот процесс летом на глубинах 12–14 м (рис. 25). Кривая вертикального распределения аммонийного азота зимой, за исключением зоны эпилимниона, где наблюдается равномерное его распределение, носит строго экспоненциальный характер, без каких-либо перегибов, что может быть следствием недостаточного разрешения по глубине. Динамическая активность водных масс в периоды весенней и осенней циркуляций выравнивает по глубине содержание всех элементов химического состава воды, в том числе и аммонийного азота.

Строгая сезонная цикличность в распределении нитратов в придонных слоях отсутствует. Это связано с денитрификацией, которая в озере протекает в значительных масштабах (рис. 24, 25). Максимальная интенсивность денитрификации приурочена к слою придонной воды, в связи с чем концентрация нитратов в нем в 2 раза меньше, чем на поверхности. Постоянный приток нитратов для поддержания денитрификации в озере обеспечивается, по-видимому, не столько выделением их из донных отложений, сколько интенсивным образованием в результате нитрификации на верхней границе металимниона, где имеются оптимальные условия для протекания процесса.

Содержание фосфора в трофогенном слое воды озера за 1984–1985 гг. составило в среднем 110 мкг/л. Максимальные величины характерны для периодов зимней стагнации, минимальные по времени совпадают с периодами наиболее интенсивного развития фитопланктона

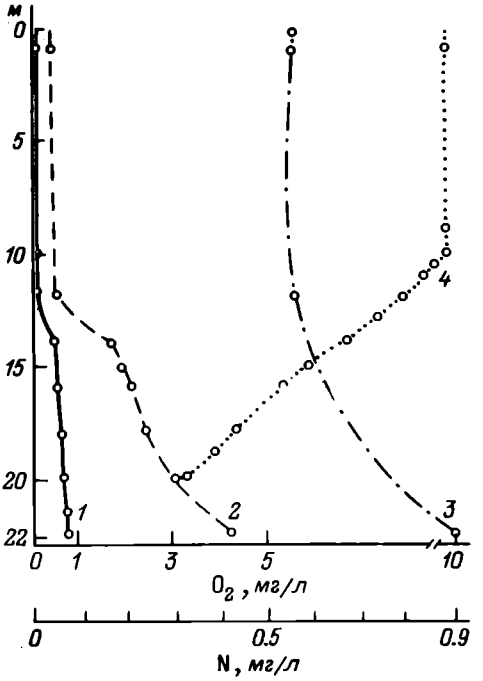


Рис. 25. Распределение азотсодержащих соединений в период летней стагнации.

1 – NH_4; *2* – NO_3^-; *3* – $N_{общ}$, *4* – O_2.

(рис. 26). В связи с этим можно предположить, что уменьшение концентрации общего фосфора обусловлено потреблением фосфатов водорослями, выпадающими из поверхностного слоя при отмирании. Другая причина понижения общего фосфора (и фосфатов) в поверхностной воде может быть физико-химической природы. Подщелачивание воды летом, связанное с процессом фотосинтеза, ведет к образованию малорастворимого карбоната кальция и одновременно к уменьшению растворимости фосфатов кальция, которые в виде взвешенных минеральных частичек кальцита и гидроксиапатита устремляются в нижележащие слои. Значимость этого фактора в понижении содержания фосфора в трофогенном слое установлена и в других водоемах. Известно, что во многих озерах мира до 50% взвешенного фосфора непосредственно связано с кальцием (Vollenweider, 1975).

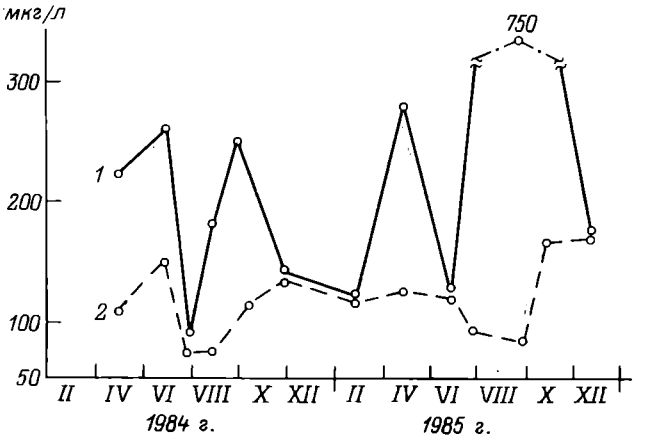


Рис. 26. Динамика общего фосфора в придонной (*1*) и поверхностной (*2*) воде озера.

Весной и летом в поверхностном слое органические фосфорсодержащие соединения составляют около половины общего фосфора, что, несомненно, указывает на их планктонное происхождение. В подледный период и в периоды циркуляций преобладают фосфаты.

Чередование периодов повышенной и пониженной концентраций фосфатов в межгодовом и внутригодовом аспектах в трофогенном слое совпадает с цикличностью в поведении общего фосфора. В придонных же слоях, как и в случае азотсодержащих соединений, оно полностью определяется сменой фаз стратификации: минимальные значения приходятся на периоды полного перемешивания, максимальные – на периоды стагнации, причем летний максимум может превышать зимний в 2–3 раза (табл. 20).

Распределение общего фосфора и фосфатов по глубине имеет ход, типичный для водоемов с анаэробным гиполимнионом, и хорошо согласуется с распределением общего азота, что свидетельствует об общности механизмов, осуществляющих процесс их выноса со дна.

Значительные концентрации фосфатов (40–55 мкг/л), сохраняющихся в трофогенном слое даже в периоды максимального развития фотосинтезирующих организмов, свидетельствуют о том, что для оз. Плещеево фосфор не является лимитирующим элементом процесса развития водорослей.

Дополнительное поступление соединений азота из внешних источников может вовлечь этот остаток фосфатов в биотический круговорот и привести к увеличению первичной продукции и в конечном счете к изменению трофического статуса озера от сегодняшнего мезотрофного (с уже имеющимися признаками эвтрофии) состояния до типично эвтрофного.

Для установления связей между изменением запаса биогенных элементов в экосистеме и показателями первичной продукции, а также для оценки уровня трофии водоема используются различные методы и модели. Наиболее доступным является балансовый метод, не требующий большого числа переменных и позволяющий аналитически выразить зависимость между ними. Теоретические разработки метода Волленвайдером (Vollenweider, 1969) позволили Диллону и Риглеру (Dillon, Rigler, 1974) установить для стационарных условий связи между величинами биогенной (L, г/(м^2 · год)) и водной (q_s, м/год) нагрузок, средней концентрацией элемента в озере (C, г/м^3) и коэффициентом его удержания (R):

$$L = \frac{Cq_s}{1-R}. \qquad (1)$$

Большая неоднородность химического состава и непостоянство дебита подземных вод наряду с резко различной степенью хозяйственной освоенности территории водосбора делают нереальными попытки получения необходимого количества надежных экспериментальных данных для оценки коэффициентов удержания биогенных элементов в озере. Эти обстоятельства вынуждают рассчитывать R по эмпирическим формулам. Во избежание грубых ошибок проведена оценка

коэффициентов удержания биогенных элементов в озере по ряду статистических зависимостей принципиально различного вида.

Исходные данные для расчета следующие: объем озера $V = 582 \cdot 10^6$ м^3, площадь зеркала $S = 51.5 \cdot 10^6$ м^2, среднемноголетний сток (р. Векса) $V_{out} = 80 \cdot 10^6$ м^3/год, испарение с зеркала $\nu = 24 \cdot 10^6$ м^3/год, период водообмена $\tau_w = \frac{V}{V_{out} + \nu} = 5.6$ лет, водная нагрузка $q_s = \frac{V_{out} + \nu}{S} = 2.16$ м.

В результате использования различных методов расчета получены следующие величины коэффициента удержания (R_{pred}): по Ларсену и Мерсье (Larsen, Mercier, 1976), $R_{pred} = \frac{\sqrt{\tau_w}}{\sqrt{\tau_w} + 1} = 0.70$ (2), по Кирхнеру и Диллону (Kirchner, Dillon, 1975), $R_{pred} = 0.426 \cdot \exp(-0.271 \times q_s) + 0.574 \cdot \exp(-0.00949 \cdot q_s) = 0.80$ (3), по Нюрнбергу (Nürnberg, 1984), $R_{pred} = \frac{15}{18 + q_s} = 0.74$ (4).

Относительная близость полученных значений R может оказаться заложенной в самой сути статистических манипуляций, так как исходная выборка водоемов во всех рассматриваемых методах не являлась абсолютно независимой. Поэтому была проведена дополнительная оценка коэффициента удержания. Для этого выбран водоем-аналог, с очень близкими к оз. Плещеево воднобалансовыми и морфометрическими характеристиками. Таким озером со средней глубиной 10.7 м (для оз. Плещеево она равна 11.3 м), периодом водообмена 4.7 года и водной нагрузкой 2.28 м является канадское оз. Раусон (Dillon, Kirchner, 1975). Существенное отличие этого водоема от оз. Плещеево – отсутствие в нем анаэробного гиполимниона. Однако в данном случае это обстоятельство не имеет большого значения, поскольку теоретический расчет ведется для хорошо перемешиваемых озер в предположении, что коэффициент удержания не зависит от внутриводоемных процессов и полностью определяется морфометрическими показателями и составляющими водного баланса.

Экспериментально установленная величина коэффициента удержания (R_{obs}) для оз. Раусон равна 0.72 (Nürnberg, 1984), что очень близко к величинам, полученным в результате вычислений по различным формулам. Таким образом, имеются все основания положить в основу дальнейших расчетов внутренней и внешней нагрузок биогенами оз. Плещеево теоретически полученную по Нюрнбергу величину коэффициента удержания, равную 0.74.

Хорошо известно, что внутренняя нагрузка (L_{int}) в аноксичных озерах обусловлена поступлением в воду биогенных элементов, выделяющихся из донных отложений при существующих там восстановительных условиях. Вычислить эту составляющую баланса можно при наличии данных по скоростям выделения (w, г/(м^2 · сут)), времени существования анаэробного гиполимниона (t_a, сут) и известной площади

поверхности седимента (S_s, м^2), находящейся в контакте с бескислородной зоной (Nürnberg, 1984),

$$L_{int} = \frac{wt_a S_s}{S}. \quad (5)$$

При этом обоснованно принимают, что отдача дном биогенов в аэробной зоне относительно мала. Лабораторные исследования, проведенные на грунтах 20 озер с различными лимнологическими характеристиками, показали, что в аэробных условиях максимальная скорость выделения фосфора не превышает 2.6 мг/(м^2 · сут), а среднемедианное значение (–0.1 мг/(м^2 · сут)) указывает на преобладающую роль процессов сорбции этого элемента (Nürnberg, 1984).

В оз. Плещеево за период с 20 мая по 6 сентября 1985 г. концентрация фосфора в придонной воде повысилась с 0.14 до 0.75 г/м^3 (табл. 20), т. е. за 110 сут с 1 м^2 площади поверхности донных отложений перешло в воду 0.61 г фосфора и скорость выделения (w) составила 5.5 мг/(м^2 · сут). Необходимо заметить, однако, что в сентябре 1985 г. пробы воды на анализ были взяты до горизонта 21 м при общей глубине озера (и станции отбора проб) 23.5 м. Очевидно, в слоях, лежащих ниже этого горизонта, концентрация фосфора должна быть выше и соответственно должна быть более высокой скорость отдачи его дном. Линейная экстраполяция на глубину 23.5 м дает концентрацию фосфора выше 1 мг/л. Рассчитанная с учетом этого скорость десорбции фосфорсодержащих соединений в летний период при средней температуре придонной воды 9 °С (w_9) составила около 10 мг/ (м^2 · сут).

Из литературных источников (Nürnberg, 1984) известно, что величины w в анаэробных озерах варьируют в пределах 6–28 мг/(м^2 · сут) с медианным значением для 15 озер мира 12 мг/(м^2 · сут), а это весьма близко к полученному значению для оз. Плещеево и указывает на отсутствие грубых ошибок в результатах расчета.

При средней площади анаэробного гиполимниона в летний период 13.3 км^2 и средней продолжительности его существования в 80 сут за счет внутренних источников будет обеспечиваться нагрузка фосфором 0.21 г/(м^2 · год)(расчет проведен по формуле 5).

Зимой вследствие пониженных температур придонной воды (в среднем на 6–7 °С) скорость выделения фосфора из донных отложений должна быть априори меньше. При отсутствии кривых вертикального распределения в конце зимней стагнации (апрель) скорость десорбции фосфора из донных отложений при средней температуре придонной воды 2 °С (w_2) можно оценить, опираясь на летние данные и учитывая температурную поправку Вант – Гоффа. Такая оценка дает величину скорости выделения w_2, равную 7 мг/(м^2 · сут). Расчет внутренней нагрузки за зимний период по формуле 5 дает в результате величину 0.044 г/(м^2 · год), которая практически в 5 раз меньше летней как из-за более низких температур, так и меньшей мощности (площадь около 6.3 км^2) и длительности существования (50 сут) анаэробной зоны.

За счет поступления из донных отложений в периоды летней и зимней стагнаций внутренняя фосфорная нагрузка на водную массу озера

составит 0.254 г/(м^2 · год). Около 17% этой нагрузки приходится на зимний период, бóльшая же часть фосфора поступает в водную фазу во время сильно развитого и продолжительного летнего анаэробного гиполимниона.

В то же время при средневзвешенной концентрации общего фосфора в озере 0.136 г/м^3, водной нагрузке 2.16 м и теоретическом коэффициенте удержания 0.74 расчет внешней нагрузки по формуле

$$L_{ext} = \frac{Cq_s - L_{int}}{1 - R_{pred}} \qquad (6)$$

дает величину 0.17 г/(м^2 · год), или около 40% от суммарной фосфорной нагрузки (0.42 г/(м^2 · год)) на водоем.

Совокупность экспериментальных и расчетных данных дает достаточный материал для оценки истинного коэффициента удержания фосфора в озере, который при использовании формулы (1) оказывается равным 0.30 и не выходит за рамки общих представлений. В аноксичных озерах, находящихся в стационарном состоянии, средняя величина измеренных коэффициентов удержания равна 0.33 (n=33), что очень близко к полученному нами значению.

Установленное выше соотношение внутренней и внешней нагрузок, а также полученная величина коэффициентов удержания фосфора указывают на необходимость специфического подхода к решению проблем деэвтрофикации озера. На эти факты должно быть обращено самое серьезное внимание при планировании практических мероприятий по улучшению состояния экосистемы озера.

Глава III. ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ ГИДРОБИОНТОВ И ПОКАЗАТЕЛИ ИХ АКТИВНОСТИ

ФИТОПЛАНКТОН И ЕГО ПРОДУКЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ

Первые единичные сведения о фитопланктоне оз. Плещеево относятся к началу текущего столетия, более подробные – к 20–30-м годам. Обстоятельным изучением фитопланктона занялся Институт биологии внутренних вод АН СССР в 60–80-е годы.

Большинство исследований связаны с характеристикой таксономической принадлежности водорослей и их встречаемости по акватории или в отдельные сезоны (Болохонцев, 1905; Борисов, 1924; Кастальская-Карзинкина, 1934; Генкал, Балонов, 1983). Только в некоторых работах предпринята попытка оценить биомассу водорослей (Ильинский, 1970; Балонов, Ныгес, 1980) и сапробность озера по фитопланктону (Балонов, 1981). Данные о содержании хлорофилла и удельных показателях продукционной способности фитопланктона, широко используемые в системе экологического мониторинга и при математическом моделировании подводного фотосинтеза, получены лишь в последние годы.

Состав и обилие фитопланктона. По результатам исследований фитопланктона, собранного тотально в пределах 2–10-метровых слоев или всей толщи воды, с последующими фильтрацией через мембранный фильтр с порами 2–5 мкм, фиксацией кислым иодно-формалиновым или глицерино-формальдегидным фиксаторами и с обработкой принятыми в институте методами (Кузьмин, 1975), в период 1971–1984 гг. в озере обнаружено 493 вида и разновидностей водорослей. Среди них 59 из отдела синезеленых, 44 – золотистых, 120 – диатомовых, 5 – желтозеленых, 8 – криптофитовых, 20 – динофитовых, 18 – эвгленовых, 219 – зеленых.

Вид	Глубоководная зона	Литоральная зона
Cyanophyta		
Holopedia geminata Lagerh.	0.4*	–
Merismopedia minima G. Beck	30	26
M. tenuissima Lemm.	60	90
M. punctata Meyen	400	400
M. glauca (Ehr.) Näg.	1200	400
Microcystis aeruginosa Kütz. emend. Elenk.	2100	340

M. aeruginosa f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk.	1000	2700
M. pulverea (Wood) Forti emend. Elenk.	3800	2200
M. pulverea f. *incerta* (Lemm.) Elenk.	–	8
Microcystis sp.	10	13
Aphanothece clathrata W. et G. S. West	6700	1500
A. saxicola f. *nidulans* (P. Richt.) Elenk.	30	–
Gloeocapsa magma (Brėb.) Kütz. emend. Hollerb.	–	2
G. alpina Näg. emend. Brand	–	12
G. minuta (Kütz.) Hollerb.	60	–
G. limnetica (Lemm.) Hollerb.	80	15
G. minor (Kütz.) Hollerb.	–	30
G. minima (Keissl.) Hollerb.	80	–
G. turgida (Kütz.) Hollerb.	4	7
Coelosphaerium dubium Grun. (= Microcystis wesenbergii Komarek)	2300	–
C. kuetzingianum Näg.	4000	106000
Gomphosphaeria lacustris Chod. f. *lacustris*	1600	700
G. lacustris f. *compacta* (Lemm.) Elenk.	2	8
Snowella rosea (Snow.) Elenk.	42	–
Sphaeronostoc pruniforme (Ag.) Elenk.	740	1760
Stratonostoc linckia f. *carneum* (Ag.) Elenk.	1000	2860
Anabaena constricta (Szaf.) Geitl.	–	40
A. variabilis Kütz.	2060	–
A. macrospora Kleb.	900	–
A. spiroides Kleb. f. *spiroides*	11400	6000
A. spiroides f. *meyeriana* (Meyer) Elenk.	7000	3000
A. spiroides f. *crassa* (Lemm.) Elenk.	220	200
A. scheremetieviae Elenk. f. *scheremetieviae*	4300	7000
A. scheremetieviae v. *rotundospora* Elenk.	210	–
A. solitaria f. *tenuissima* (Ussatsch.) Elenk.	1000	–
A. circinalis (Kütz.) Hansg.	2000	11000
A. sigmoidea Nygaard	4500	4000
A. flos-aquae (Lyngb.) Breb. f. *flos-aquae*	22400	42000
A. flos-aquae f. *aptekariana* Elenk.	1820	2350
A. hassalii (Kütz.) Wittr.	5000	–
A. lemmermannii P. Richt.	69000	72000
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs	203000	4000
Gloeotrichia natans (Hedw.) Rabenh.	–	Ед.
Oscillatoria willei Gardn.	15000	–
O. simplicissima Gom.	–	8
O. irrigua (Kütz.) Gom.	900	–
O. redekei van Goor	1000	–
O. granulata Gardn.	1	–
O. agardhii Gom.	90000	3000
Phormidium mucicola Hub.-Pestalozzi et Naum.	3000	2170
P. favosum (Bory) Gom.	–	2.5
P. laminosum (Ag.) Gom.	200	–
P. foveolatum Gom.	Ед.	3
Lyngbya lagerheimii (Möb.) Gom.	Ед.	Ед.5
L. limnetica Lemm.	4000	500
L. epiphytica Hieron	100	210
Lyngbya sp.	60	120
Spirulina flavovirens Wisl.	20	350
S. major Kütz.	70	100
Chrysophyta		
Chromulina rosanoffii (Woronin) Bütschli	60	85
C. ovaloides Doflein	100	–

C. crassa Bach.	80	24
C. smoragdina Gickl.	105	135
C. elegans Doflein	170	51
Chrysococcus punctiformis Pasch.	2	–
C. rufescens Klebs	40	50
C. biporus Skuja	15	–
C. minutus (Fritsch) Nygaard	–	40
C. triporus Matv.	10	25
Kephyrion rubri-claustri Conr.	50	30
K. cupuliforme Conr.	5	–
Bicoeca planctonica I. Kiss.	–	10
Microglena punctifera (O. F. Müll.) Ehr.	5	–
M. cordiformis Conr.	10	–
Mallomonas tonsurata Teil. v. *tonsurata*	25	–
M. annulata Harris v. *annulata*	20	8
M. acaroides Perty v. *striatula* Asmund	8	–
M. crassisquama (Asmund) Fott	Ед.	–
M. multiunca Asmund	20	–
M. pumilio Harris et Bradley	Ед.	–
M. caudata Iwan.	15	5
M. striata Asmund v. *striata*	–	2.6
M. acrokomos Ruttn. v. *acrokomos*	4	10
M. punktifera Korsch.	Ед.	–
Uroglenopsis americana (Calk.) Lemm.	5	–
Dinobryon sertularia Ehr.	150	80
D. sociale Ehr.	10	–
D. divergens Imhof	600	9
Synura sphagnicola Korsch.	10	–
S. petersenii Korsch. v. *petersenii*	25	14
Chrysosphaerella rhodei Skuja	6	–
Spiniferomonas trioralis Takahashi	35	–
S. trioralis v. *cuspidata* Balonov	Ед.	4
S. abei Takahashi	–	11
Ochromonas nannos Skuja	4	2
O. ovalis Doflein	–	15
O. neustica Skuja	–	3
O. polychrysis Skuja	20	–
O. vallesiaca Chod.	70	25
O. wislouchii Skv.	18	12
Paraphysomonas vestita (Stouk.) de Saed	40	26
P. imperforata Lucas	20	13
Hymenomonas roseola Stein	5	1
Bacillariophyta		
Melosira varians Ag.	1600	765
M. islandica O. Müll.	800	128
M. granulata (Ehr.) Ralfs. v. *granulata*	22	6
M. granulata v. *angustissima* (O. Müll.) Hust.	2	10
M. italica (Ehr.) Kütz. v. *italica*	38	10
M. italica subsp. *subarctica* O. Müll.	–	1
M. ambigua (Grun.) O. Müll.	3	–
Cyclotella meneghiniana Kütz.	10	16
C. stelligera Hust.	8	14
C. atomus Hust.	3	5
C. comta (Ehr.) Kütz.	3	2
Stephanodiscus sp. (Ø 5–10 мкм)	25000	20000
S. dubius (Fricke) Hust.	380	500
S. astraea (Ehr.) Grun. v. *astraea* (= *S. rotula* (Kütz.) Hendey)	894	620

S. astraea v. *minutulus* (Kütz.) Grun.	Ед.	Ед.
S. hantzschii Grun.	4800	280
S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möll.	3200	2500
S. makarovae Genkal	210	Ед.
S. triporus Genkal et Kuzmin	4	1.6
S. invisitatus Hohn et Hellerman	4	8
Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal	Ед.	Ед.
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	2	14
T. floeculosa (Roth.) Kütz.	2	20
Meridion circulare (Grev.) Ag.	10	15
Diatoma vulgare Bory v. *vulgare*	240	18
D. vulgare v. *productum* Grun.	–	Ед.
D. elongatum (Lyngb.) Ag.	120	56
D. hiemale (Lyngb.) Heib.	2	14
Fragilaria crotonensis Kitt.	1500	950
F. capucina Desm.	325	240
F. intermedia Grun.	22	8
F. constricta Ehr.	Ед.	20
F. construens v. *venter* (Ehr.) Grun.	12	10
F. construens v. *binodis* (Ehr.) Grun.	8	10
F. pinnata Ehr. f. *subrotunda* A. Mayer	53	18
F. pinnata v. *intercedens* Grun.	1	2
Synedra actinastroides Lemm.	–	10
S. beroliensis Lemm.	–	10
S. pulchella (Ralfs) Kütz.	2	4
S. ulna (Nitzsch.) Ehr. v. *ulna*	1	27
S. ulna v. *danica* Kütz.	–	2
S. acus Kütz. v. *acus*	35	120
S. acus Kütz. v. *angustissima* Grun.	–	1
S. tabulata (Ag.) Kütz. v. *tabulata*	–	4
S. tabulata v. *parva* (Kütz.) Grun.	–	2
S. parasitica (W. Smith) Hust.	–	1
Asterionella formosa Hass.	1700	150
Eunotia sp.	–	3
Cocconeis pediculus Ehr.	–	7
C. pediculus v. *minutissima* Poretzky	–	10
C. placentula Ehr.	13	50
C. placentula v. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl.	2	20
C. placentula v. *euglypta* (Ehr.) Cl.	10	14
C. disculus v. *diminuta* (Pant.) Sheshukova	–	1
Eucocconeis elliptica Saveljewa-Dolgova	2	–
Achnanthes microcephala (Kütz.) Grun.	110	110
A. kryophilla Boye P.	20	4
A. lanceolata (Bréb.) Grun. v. *lanceolata*	–	20
A. lanceolata v. *capitata* O. Müll.	4	10
A. lanceolata v. *elliptica* Cl.	8	30
A. lanceolata v. *minuta* (Skv.) Sheshukova	–	11
A. peragalloi Brun. et Herib.	6	16
A. lanceolata v. *rostrata* (Østr.) Hust.	4	20
A. hungarica Grun.	1	–
A. clevei Grun.	–	24
Rhoicosphenia curvata (Kütz.) Grun.	14	30
Diploneis elliptica (Kütz.) Cl.	60	18
Stauroneis anceps Ehr.	–	3
Navicula sp.	Ед.	22
N. cuspidata Kütz.	4	12
N. crucigera (W. Smith) Cl.	–	18
N. bacillum Ehr.	8	10

N. cryptocephala Kütz. v. *cryptocephala*	6	108
N. cryptocephala v. *intermedia* Grun.	–	5
N. rhynchocephala Kütz. v. *rhynchocephala*	40	60
N. rhynchocephala v. *orientalis* I. Kiss.	–	26
N. hungarica v. *capitata* Cl.	–	14
N. peregrica (Ehr.) Kütz. v. *peregrica*	5	12
N. menisculus (Schum.) Hust. v. *menisculus*	Ед.	–
N. placentula (Ehr.) Grun. v. *placentula*	Ед.	Ед.
N. placentula f. *rostrata* A. Mayer	–	26
N. gastrum Ehr.	–	7
N. muralis Grun.	–	5
N. platystoma v. *pantoczekii* Wisl. et Kolbe	1	19
N. pusilla v. *lanceolata* Grun.	1	10
N. scutelloides W. Smith	6	14
Neidium dubium(Ehr.) Cl.	14	14
Caloneis amphisbaena (Bory) Cl.	3	14
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabenh.	12	20
G. attenuatum (Kütz.) Rabenh.	1	10
Amphora ovalis Kütz.	4	80
A. ovalis v. *gracilis* Ehr.	–	30
Cymbella cuspidata Kütz.	1	14
C. ventricosa Kütz.	14	7
C. affinis Kütz.	–	10
C. lanceolata (Ehr.) Van Heurck	10	145
C. tumida (Breb.) Van Heurck	180	–
C. turgida (Greg.) Cl.	–	22
Gomphonema augur Ehr.	1	3
G. constrictum Ehr.	20	220
G. olivaceum (Lyngb.) Kütz.	38	122
G. olivaceum v. *calcareum* Cl.	–	3
Epithemia zebra (Ehr.) Kütz.	4	3
E. argus Kütz. v. *argus*	–	7
E. argus v. *longicornis* Kütz.	–	12
E. sorex Kütz.	1	3
E. intermedia Fricke	2	–
Hantzschia virgata v. *capitellata* Hust.	4	–
Nitzschia palea (Kütz.) W. Smith	4	30
N. sigmoidea (Ehr.) W. Smith	5	20
N. vermicularis (Kütz.) Grun.	4	40
N. acicularis W. Smith	150	150
Cymatopleura solea (Bréb.) W. Smith	10	1
C. elliptica (Bréb.) W. Smith	1	1
Surirella angustata Kütz.	–	4
S. angustata v. *constricta* Hust.	–	3
S. robusta Ehr.	–	1
S. conifera Skv.	1	–
S. ovata Kütz.	5	14
S. linearis W. Smith	12	5
Xanthophyta		
Tribonema affine G. S. West	5	5
T. vulgare Pasch.	500	–
Goniochloris mutica (A. Br.) Fott	12	–
Characiopsis obovoidea Pasch.	–	8
C. subulata (A. Br.) Borzi	–	125
Cryptophyta		
Cryptomonas erosa Ehr.	60	–
C. ovata Ehr.	80	–

C. oborata Skuja	20	–
C. marssonii Skuja	330	40
C. reflexa Skuja	20	–
Chroomonas acuta Uterm.	4500	170
C. minima Czosnowski	440	–
C. nordstedtii Hansg.	–	10
Dinophyta		
Gymnodinium aeruginosum Stein	1	4
G. paraduxum Schill.	3	–
G. eurytopum Skuja	–	1
Gymnodinium sp.	12	32
Peridinium palatinium Lauterborn	3	–
P. cinctum (O. F. Müll.) Ehr.	10	20
P. aciculiferum Lemm.	3	4
P. willei Huitf.-Kaas	4	–
P. umbonatum Stein	2	–
P. bipes Stein	2	–
P. inconspicnum Lemm.	3	–
P. pusillum (Penard) Lemm.	1	–
Peridinium sp.	2	30
Glenodinium dinobryonis (Wolosz.) Schill.	–	1
G. oculatum Stein	1	1
G. kulczynskii (Wolosz.) Schill.	1	–
Ceratium hirundinella (O. F. Müll.) Bergh.	2050	170
C. hirundinella f. *gracile* Bachm.	20	20
C. hirundinella f. *silesicum* Schröd.	20	20
C. hirundinella f. *robustum* (Amb.) Bachm.	22	12
Euglenophyta		
Trachelomonas volvocina Ehr.	15	1
T. intermedia Dang.	6	4
T. lacustris Drez. emend. Balech.	1	2
T. hispida (Perty) Stein emend. Deflendre	15	2
T. hispida v. *crenulatocollis* (Maskell.) Lemm.	–	3
T. hispida v. *granulata* Playf.	3	4
Euglena viridis Ehr.	20	300
E. acus Ehr.	1	4
E. proxima Dang.	5	2
E. ehrenbergii Klebs	–	3
E. fusca (Klebs) Lemm.	–	10
E. spirogyra v. *elengans* Playf.	4	20
E. polymorpha Dang.	7	4
E. limnophila v. *swirenkoi* (Arnoldi) Popova	–	7
Phacus javorkae Hort.	–	12
P. pleuronectes (O. F. Müll.) Duj.	6	20
Colacium cyclopicola (Gickl.) Woronich. et Popova	2	2
C. vesiculosum Ehr.	20	1
Chlorophyta		
Chlamydomonas globosa Snow.	–	1800
C. angulosa Dill.	–	1
C. reinhardii Dang.	2	4
C. pertyi Gorosch.	20	400
C. braunii Gorosch.	Ед.	1
C. cingulata Pasch.	1	4
C. macropyrenoidosa Skuja	12	–
C. elliptica Korsch.	2	–

C. noctigama Korsch.	–	Ед.
C. pertusa Chod.	5	5
Chlamydomonas sp.	12	30
Carteria sp.	–	12
C. radiosa Korsch.	130	5
Phacotus coccifer Korsch.	700	400
Pteromonas angulosa Lemm.	Ед.	10
P. sinuosa Chod.	—	Ед.
Gonium pectorale Müll.	2	12
Pandorina morum (Müll.) Bory	580	870
P. charkowiensis Korsch.	–	10
Eudorina elegans Ehr.	430	220
Golenkinia radiata Chod.	10	85
G. paucispina W. et G. S. West.	–	22
Trochiscia actculifera (Lag.) Hansg.	45	10
T. granulata (Reinsch.) Hansg.	80	27
Schroederia setigera (Schröd.) Lemm.	160	34
S. nitzschioides (G. West.) Korsch.	10	3
Pseudoschroederia robusta Korsch.	390	140
Korschikoviella limnetica (Lemm.) Silva	10	7
K. judayi (G. M. Smith., Korsch.) Silva	30	10
Ankyra ocellata (Korsch.) Fott	40	6
Pediastrum tetras (Ehr.) Ralfs	310	230
P. tetras v. *tetraodon* (Corda) Rabenh.	160	4150
P. biradiatum Meyen	–	20
P. boryanum (Turp.) Menegh.	410	680
P. boryanum v. *longicorne* Racib.	–	50
P. duplex Meyen.	1800	440
P. duplex v. *gracillimum* W. et G. S. West.	10	20
P. duplex v. *clathratum* (A. Br.) Lagerh.	10	8
P. duplex v. *cohaerens* Bohl.	8	10
P. duplex v. *cornutum* Racib.	450	110
P. duplex f. *setigera* (Corda) Rabenh.	8	–
Sorastrum spinulosum Näg.	–	60
Chlorella vulgaris Beijer.	240	95
C. mucosa Korsch.	20	70
C. minutissima Fott et Novakova	2	–
Tetraedron caudatum (Corda) Hansg.	6	–
T. minimum (A. Br.) Hansg.	10	6
T. triangulare Korsch.	8	10
Franceia echidna (Bohl.) Korsch.	–	7
Lagerheimia ciliata (Lagerh.) Chod.	34	10
L. longiseta (Lemm.) Printz	–	7
L. genevensis Chod.	10	14
L. quadriseta (Lemm.) G. M. Smith	2	–
Oocystis borgei Snow.	160	120
O. submarina Lagerh.	440	85
O. elliptica W. West.	10	–
O. pelagica Lemm.	2	5
O. solitaria Wittr.	170	–
O. marssonii Lemm.	240	24
O. lacustris Chod.	1300	470
O. parva W. et G. S. West	55	–
O. crassa Wittr.	220	16
O. crassa v. *marssonii* (Lemm.) Printz	30	–
Oocystidium ovale Korsch.	110	7
Didymogenes palatina Schmidle	240	40
Radiococcus planctonicus (Korsch.) Fott	100	30

Coenocystis subcylindrica Korsch.	12	20
C. planctonica Korsch.	5	20
Coenochloris pyrenoidosa Korsch.	2000	3440
Sphaerocystis schroeteri Chod.	1000	1800
S. polycocca Korsch.	340	110
S. planctonicus (Korsch.) Bourr.	700	130
Quadricoccus ellipticus Hortob.	120	–
Q. verrucosus Fott	45	150
Dictyosphaerium simplex Korsch.	160	280
D. pulchellum Wood.	660	650
D. pulchellum v. *minutum* Defl.	10	–
D. pulchellum v. *ovatum* Korsch.	20	–
D. ehrenbergianum Näg.	1200	280
Coelastrum sphaericum Näg.	200	32
C. sphaericum v. *punctatum* Lagerh.	20	12
C. microporum Näg.	360	870
C. pseudomicroporum Korsch.	20	12
C. cambricum Archer.	1	4
C. reticulatum (Dang.) Senn	55	46
Crucigenia tetrapedia (Kirchn.) W. et G. S. West	700	385
C. quadrata Morren	290	220
C. irregularis Wille	1550	2400
Ankistrodesmus longissimus v. *acicularis* (Chod.) Brunnth. (=*Raphidonema longissimus* Lagerh.)	6	45
A. braunii (Näg.) Brunnth. (=*Monoraphidium braunii* (Näg.) Kom.-Legn.)	10	1
A. mucosus Korsch.	520	4
A. acicularis (A. Br.) Korsch. (=*Monaraphidium griffithii* (Berkely) Kom.-Legn.)	80	40
A. rotundus Korsch.	6	21
A. minutissimus Korsch. (=*Monoraphidium minutum* (Näg.) Kom.-Legn.)	20	10
A. arcuatus Korsch.	170	110
A. pseudomirabilis Korsch. (=*Monoraphidium irregulare* (G. M. Smith) Kom.-Legn.)	250	190
A. closterioides (Bohl.) Printz	20	7
A. angustus (Bern.) Korsch. (=*Monoraphidium contortum* (Thur.) Kom.-Legn.)	1600	70
A. pseudobraunii Belch. et G. M. Smith	20	20
A. bibraianus (Reinsch.) Korsch.	1	–
A. fusiformis Corda	–	20
A. falcatus (Corda) Ralfs	20	22
Kirchneriella obesa (W. West.) Schmidle	710	120
K. lunaris (Kirchn.) Moëb.	25	27
K. contorta (Schmidle) Bohl.	10	27
K. subcapitata Korsch.	40	10
K. irregularis (G. M. Smith) Korsch.	80	27
K. cornuta Korsch.	–	7
K. malmeana (Bohl.) Brunnth.	5	4
Tetrastrum glabrum (Roll) Ahlst. et Tiff.	160	40
T. heteracanthum (Nordst.) Chod.	3	–
T. peterfii Hortob.	60	10
T. staurogeniaeforme (Schröd.) Lemm.	1460	14
Actinastrum hantzschii (L.) Lagerh.	110	90
Scenedesmus ecornis (Ralfs) Chod.	90	340
S. ecornis v. *disciformis* Chod.	–	120
S. ovalternus Chod.	160	–
S. arcuatus Lemm.	80	80

S. arcuatus v. *platydiscus* G. M. Smith	130	–
S. bijugatus (Turp.) Kütz.	2140	220
S. acuminatus (Lagerh.) Chod.	40	70
S. acuminatus v. *biseriatus* Reinh.	–	2
S. acutus (Meyen) Chod.	160	54
S. apiculatus (W. et G. S. West) Chod.	40	–
S. armatus Chod.	12	20
S. armatus v. *bicaudatus* Chod.	20	–
S. columnatus Hortob.	–	20
S. denticulatus Lagerh.	40	220
S. denticulatus v. *linearis* Hansg.	–	270
S. dispar Bréb.	–	1
S. spinosus Chod.	40	27
S. spicatus W. et G. S. West	8	–
S. opoliensis P. Richt.	10	20
S. intermedius Chod.	4	–
S. intermedius v. *acaudatus* Hortob.	5	–
S. longispina v. *asymmetrica* Hortob.	–	28
S. quadricauda (Turp.) Bréb.	700	180
S. quadricauda v. *asymmetricus* (Hortob.) Uherk.	13	130
S. quadricauda v. *longispina* (Chod.) G. M. Smith	150	80
S. quadricauda f. *granulatus* Hortob.	20	20
S. quadricauda v. *quadrispina* (Chod.) Smith	–	50
Micractinium pusillum Fres.	1330	–
Paradoxia multiseta Swir.	20	10
Elakatothrix subacuta Korsch.	40	–
E. acuta Pasch.	25	12
E. genevensis (Reverd.) Hind.	130	40
E. lacustris Korsch.	170	60
E. gelatinosa Wille	20	–
Fernandinella alpina Chod. et Korsch.	–	80
Raphidonema longiseta Vischer	120	6
Binuclearia lauterbornii (Schmidle) Pr.-Lavr.	200	40
B. longiseta Zach.	10	–
B. tectorum (Kütz.) Beger.	–	6
Stigeoclonium setigerum Kütz.	160	–
Stichococcus attomus Skuja	10	–
S. minutissimus Skuja	12	2
Fottea stichococcoides Hind.	16	20
F. minuta Hind.	230	120
Closterium acutum (Lyngb.) Bréb.	175	120
C. acutum v. *linea* (Perty) W. et G. S. West	4	–
C. acutum v. *variabile* (Lemm.) W. Krieg.	185	235
C. aciculare (Tuffen) W. West	455	320
C. pronum Bréb.	55	27
C. pronum f. *brevius* (W. West) Kosinsk.	22	25
C. subulatum (Kütz.) Bréb.	18	10
C. littorale Gay.	20	10
C. siliqua W. et G. S. West	14	6
C. acerosum (Schr.) Ehr.	8	8
C. acerosum f. *minus* (Hantzsch.) Kosinsk.	–	6
C. juncidum Ralfs	–	12
C. parvulum Näg.	20	15
C. leibleinii Kütz.	15	70
C. rostratum Ehr.	9	–
C. setaceum v. *rollii* Kosinsk.	20	–
C. strigosum Bréb.	3	80
Cosmarium undulatum v. *minutum* Wittr.	20	14

C. microsphinctum Nordst.	–	3
C. phaseolus Bréb.	–	3
C. pygmaeum Arch.	–	12
C. bioculatum Bréb.	5	–
C. impressulum Elfv.	–	12
C. impressulum f. *suborthogona* (Racib.) W. et G. S. West	–	80
C. laeve Rabenh.	5	2
C. sportella Bréb.	10	–
C. turpinii Bréb.	40	2
C. trilobulatum Reinsch.	2	1
C. margaritiferum Menegh.	1	–
C. margaritiferum f. *minor* Boldt	20	–
C. punctulatum Bréb.	4	170
C. subcrenatum Hantzch.	80	40
C. formosulum Hoff.	30	12
C. retusiforme (Wille) Gutw.	20	20
C. conspersum Ralfs	10	–
C. vexatum West	–	22
Staurastrum gracile Ralfs	540	60
S. chaetoceros (Schröd.) G. M. Smith.	2	–
S. paradoxum Meyen	80	20
S. paradoxum v. *parvum* West	20	65
S. polymorphum v. *pygmaeum* Grönbl.	3	10
Euastrum sp.	–	6
E. dubium v. *snowdoniense* (Turp.) W. et G. S. West.	–	4
E. inculare v. *exacavatum* Grönbl.	–	12
Micrasterias sp.	–	4
M. truncata (Corda) Bréb.	4	–
Oedogonium sp.	–	130
O. pringsheimii Gramer	3	20
O. undulatum (Bréb.) A. Br.	–	12
Cladophora sp.	–	120
C. glomerata (L.) Kütz.	2	2500
C. fracta (Vanl.) Kütz.	–	20
Zygnema sp.	–	80
Mougeotia sp.	20	230
M. laetevirens (A. Br.) Wittr.	20	300
M. angusta Hass.	3	30
M. scalaris Hass.	20	130
Spirogyra sp.	6	200
S. hassalii (Genner) Petit	4	1560
S. laxa Kütz.	20	320

Примечание. Ед. – единичные клетки, „–" – вид не встречен.
* Указана максимальная численность (тыс. кл./л), зарегистрированная за весь период наблюдений (1971–1984 гг.).

Основной фон фитопланктона во все сезоны, за исключением второй половины лета, создают диатомовые. С середины лета до осени преобладают динофитовые или синезеленые. Водоросли других отделов относятся к сопутствующим, из них наиболее обильны разнообразные представители зеленых.

Смена сообществ водорослей происходит в зависимости от условий сезонов года, прежде всего термического и ветрового режимов и связанной с ними стратификации водной массы озера (рис. 27).

Зимой, когда вегетация подавлена из-за недостатка света под толстым слоем льда и снега (Пырина, 1985), преобладает *Asterionella formosa* Hass. (100–200 тыс. кл./л). Остальную часть сообщества составляют немногочисленные представители динофитовых, криптофитовых, золотистых и зеленых – протококковых водорослей. По мере таяния снега и усиления проникновения под лед солнечной радиации к концу зимы видовое разнообразие и численность подвижных криптофитовых (*Chroomonas* spp.) и золотистых (из родов *Chrysococcus, Kephyrion*) возрастают. Однако господствующее положение по-прежнему занимает *Asterionella formosa.*

Ранней весной (апрель) с увеличением подвижности водной массы подо льдом за счет прогрева и поступления талых вод нарастает численность диатомовых водорослей. Среди них наиболее заметна *Melosira islandica* O. Müll. (до 60 тыс. кл./л), которая благодаря своим крупным клеткам доминирует по биомассе. После вскрытия озера при температуре 6–8 °С (середина мая) в большом количестве отмечаются (20–30 млн. кл./л) мелкоклеточные диатомовые из рода *Stephanodiscus,* преимущественно *S. hantzschii* Grun. (= *S. tenuis* Hust) и *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möll. (Генкал, Балонов, 1983). Эти виды составляют основную долю числа клеток всего фитопланктона, но по биомассе преобладает *Melosira islandica* (до 5 мг/л). Из других водорослей встречаются криптофитовые (*Cryptomonas* spp.) и десмидиевые (*Cosmarium* spp.), составляющие в некоторые годы 20–30% от общей биомассы фитопланктона.

С образованием термоклина и повышением температуры эпилимниона до 16–17 °С (конец мая) обилие весеннего сообщества резко уменьшается. При этом *Melosira islandica* исчезает почти полностью, опускаясь в придонный горизонт, а численность мелкоклеточных *Stephanodiscus* spp. на всех глубинах сокращается до 200–300 тыс. кл./л. Последних, по-видимому, выедают размножающиеся к этому времени растительноядные формы зоопланктона. В верхнем наиболее прогретом слое воды появляются мелкие золотистые (из родов *Chromulina, Ochromonas*), криптофитовые (из родов *Chroomonas, Cryptomonas*) с общей численностью 300–400 тыс. кл./л, а также синезеленые и протококковые водоросли, достигающие 200–400 тыс. кл./л. Сообщество становится полидоминантным с общей биомассой менее 1 мг/л.

Ранним летом (июнь) по мере дальнейшего прогрева и стратификации водной массы мелкоклеточные диатомовые рода *Stephanodiscus* и золотистые выпадают из планктона верхних горизонтов и остаются только в гиполимнионе. В эпилимнионе размножаются синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena spiroides* (Kleb.), *A. lemmermannii* P. Richt, *A. scheremetieviae* Elenk., *A. flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *Aphanothece clathrata* (E. et G. S. West.)), появляются крупные диатомовые (*Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. (= *S. rotula* (Kütz.) Hendey)) и динофитовые (*Ceratium hirundinella* (O. F. Müll.) Bergh.). Синезеленые преобладают по числу клеток, составляя 2–3 млн. кл./л в среднем по вертикали, но в образовании общей биомассы фитопланктона, равной около 1 мг/л, основную роль играют диатомовые и динофитовые водоросли.

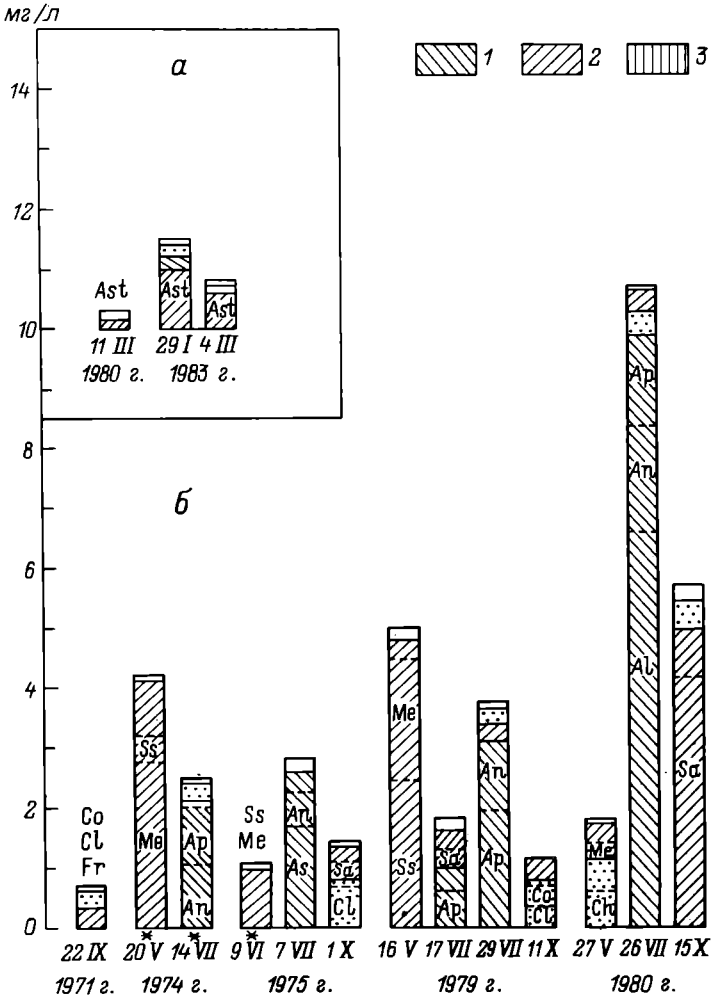


Рис. 27. Биомасса фитопланктона в профундальной зоне, ст. 3, 0 м—дно.

а – зима; *б* – безледный период. *1* – синезеленые; *2* – диатомовые; *3* – криптофитовые; *4* – динофитовые; *5* – зеленые; *6* – прочие водоросли. An – *Anabaena* spp.; Al – *A. lemmermannii*; As – *A. scheremetieviae*; Ap – *Aphanizomenon flos-aquae*; Ast – *Asterionella formosa*; Fr – *Fragilaria crotonensis*; Me – *Melosira islandica*; Ss – *Stephanodiscus* spp. (мелкоклеточные виды); Sa – *S. astraea*; Cr – *Cryptomonas* spp.; Ce – *Ceratium hirundinella*; Ch – *Chlamydomonas* spp.; Cl – *Closterium* spp.; Co – *Cosmarium* spp.; St – *Staurastrum* spp. *Звездочкой* отмечены данные для участка вблизи ст. 3, *двумя звездочками* – для слоя эпилимниона (0–10 м).

В июле, когда водная масса прогревается до 24–25 °С и в эпилимнионе ощущается острый дефицит азота при достаточно высоком содержании фосфора, происходило нарастание количества синезеленых (*Aphanizomenon flos-aquae*) в 1979–1980 гг. до 100 млн. кл./л

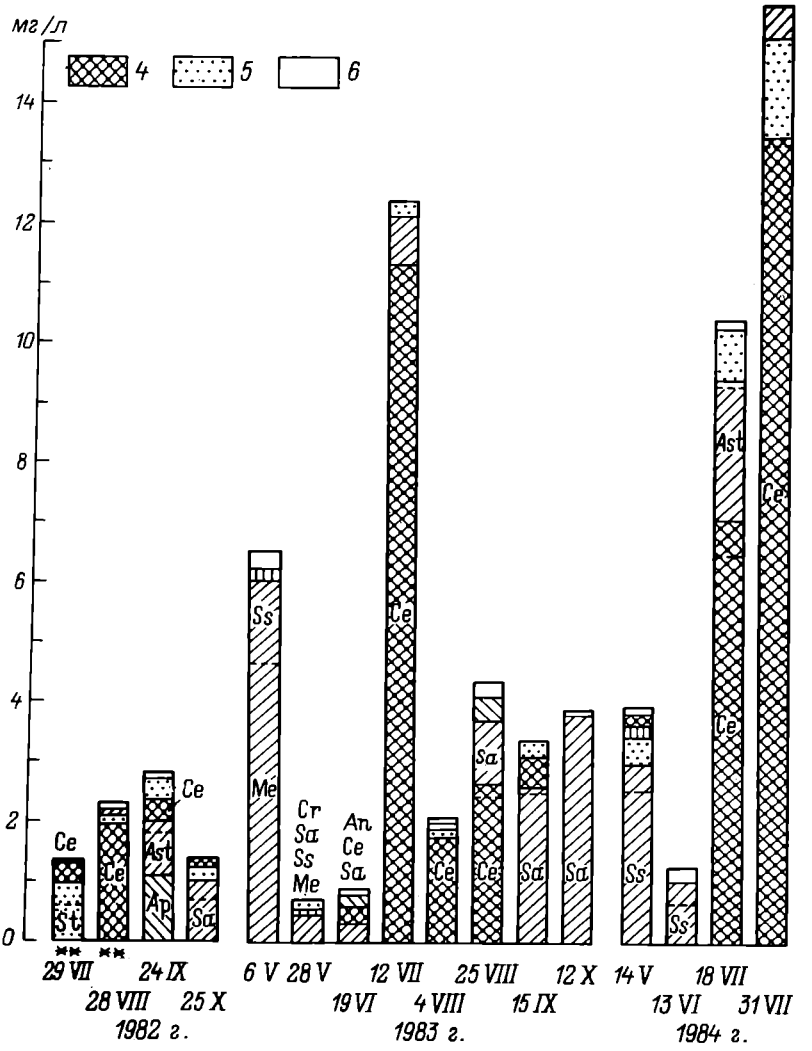


Рис. 27 (*продолжение*).

с биомассой около 10 мг/л в среднем по вертикали или динофитовых (*Ceratium hirundinella*) – до 10–15 мг/л в 1983–1984 гг. За счет них формируется летний пик биомассы фитопланктона и образуется олигодоминантное сообщество. В 1982 г. наблюдалась вспышка вегетации тех и других водорослей – сначала динофитовых, затем синезеленых, но при биомассе не выше 1–2 мг/л и более разнообразном видовом составе. Среди синезеленых, кроме *Aphanizomenon flos-aquae*, были многочисленными виды родов *Anabaena, Microcystis, Phormidium*. В заметном количестве встречались диатомовые – *Asterionella formosa* обычно вместе с *Ceratium hirundinella* и *Stephanodiscus astraea*, а также протококковые,

особенно *Pediastrum duplex* Meyen., виды родов *Sphaerocystis, Oocystis.*

В конце августа–начале сентября, с охлаждением водной массы до 14–16 °С и усилением циркуляции в зоне эпилимниона, вегетация динофитовых и синезеленых, как правило, ослабевает. В формировании фитопланктона возрастает роль водорослей, прежде выступавших в качестве сопутствующих, среди которых выделяются *Stephanodiscus astraea* и *Asterionella formosa* с общей биомассой около 2 мг/л. В незначительном количестве встречаются разнообразные виды синезеленых (*Aphanizomenon flos-aquae, Anabaena circinalis* (Kütz.) Hangs., *Gomphosphaeria lacustris* (Chod.), *Phormidium mucicola* Hub.-Pestalozzi et Naum., *Aphanothece clathrata*), и из зеленых – протококковые (преимущественно виды рода *Sphaerocystis*),вольвоксовые (*Pandorina morum* (Müll.) Bory). Иногда в это время наблюдается размножение синезеленых (до 40 млн. кл./л), достигающих близких с диатомовыми значений биомассы.

С охлаждением озера до 9–13 °С и установлением полной осенней циркуляции (октябрь) нарастает численность *Stephanodiscus astraea*. Этот вид становится доминирующим по биомассе (около 2.5–3 мг/л). Ему сопутствуют *Asterionella formosa*, позднее *Melosira islandica*. Из водорослей других отделов отмечаются зеленые (*Pandorina morum, Sphaerocystis policocca, Pediastrum duplex*), в том числе десмидиевые (из родов *Closterium, Cosmarium*), а также синезеленые (*Aphanothece clathrata, Phormidium mucicola, Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk.). Однако их доля в общей биомассе невелика. В таком составе сообщество остается до замерзания озера.

Таким образом, для сезонной сукцессии фитопланктона озера характерны два пика биомассы, формирующихся за счет олигодоминантных сообществ весенних (преимущественно *Stephanodiscus* spp., *Melosira islandica*) и летних (*Aphanizomenon flos-aquae* или *Ceratium hirundinella*) форм водорослей. Полутора-двухмесячный период между ними охватывает раннелетний минимум фитопланктона из полидоминантных сообществ водорослей с общей биомассой не более 1 мг/л. Осенний подъем биомассы (3–4 мг/л) при образовании сообщества диатомовых с преобладанием *Stephanodiscus astraea* прослеживается слабо из-за достаточно высоких ее значений (2–3 мг/л) в течение всего переходного периода от лета к осени. Зимой общая биомасса водорослей держится на уровне 0.1–0.4 мг/л.

Вертикальное распределение фитопланктона в озере, как и в других водоемах подобного типа, изменяется в годовом цикле и определяется интенсивностью перемешивания водной толщи в отдельные сезоны (рис. 28).

В зимний период видовой состав фитопланктона сходен по всей глубине. Не обнаруживается существенных различий по глубинам и в его численности и биомассе. Только в конце зимы при доминировании во всей водной толще *Asterionella formosa* увеличивается видовое разнообразие водорослей в верхнем 5-метровом слое воды за счет размножения подвижных форм золотистых и криптофитовых (из родов *Kephyrion, Chrysococcus* и *Chroomonas*). В средних же и нижних слоях

водной толщи среди сопутствующих видов выделяются зеленые (из родов *Oocystis, Coelastrum*), а в придонном горизонте также и синезеленые (из родов *Gloeocapsa, Oscillatoria*) водоросли. Наибольшее число клеток фитопланктона находится на глубине 10–20 м.

В начале весны перед вскрытием озера, когда циркуляция воды усиливается и начинает нарастать численность диатомовых, фитопланктон концентрируется в поверхностном слое до глубины 10 м. При этом в верхнем наиболее прогреваемом слое толщиной 2–5 м состав водорослей разнообразнее, чем в придонных горизонтах. Во время весеннего пика фитопланктона, приуроченного к периоду гомотермии, состав водорослей, представленных мелкоклеточными видами рода *Stephanodiscus, Melosira islandica*, однороден по всей вертикали. Однако уже при температуре 5–6 °С отмечается неравномерность в распределении их численности по глубинам. Основная масса клеток обнаруживается в слое между 2 и 10–15 м.

В период раннелетнего минимума биомассы фитопланктона вертикальные различия в составе и обилии водорослей становятся более заметными. В верхнем 2-метровом слое эпилимниона доминируют золотистые (из родов *Chromulina, Ochromonas*), скапливающиеся в штилевые дни в поверхностной пленке воды в виде желтоватого налета. Им сопутствуют диатомовые, криптофитовые, зеленые и синезеленые водоросли. Ниже 2-метрового горизонта основу фитопланктона составляют диатомовые; в остальной части эпилимниона – *Stephanodiscus* spp., в гиполимнионе – *Melosira islandica*. В зависимости от степени стратификации водной толщи, а также от состояния водорослей и их способности поддерживать плавучесть наблюдаются различия и в распределении по глубинам общего количества фитопланктона, биомасса которого бывает повышенной в толще воды от 2 до 10 м или в придонных горизонтах.

С усилением температурной стратификации озера вертикальная неоднородность фитопланктона становится более выраженной. Размножающиеся в это время синезеленые (*Anabaena* spp., *Aphanizomenon flos-aquae*) сосредоточиваются в зоне эпилимниона, часто в его поверхностном слое. В мета- и гиполимнионе преобладают виды рода *Stephanodiscus*, в том числе *S. astraea*. В гиполимнионе встречаются также цисты золотистых водорослей (из родов *Chromulina* и *Ochromonas*). Общая биомасса фитопланктона здесь, как правило, ниже, чем в эпилимнионе.

В середине лета, когда расслоение водной массы наиболее устойчиво и формируется летний пик фитопланктона за счет динофитовых или синезеленых, основное количество водорослей находится в эпилимнионе. При этом в штилевую погоду синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae, Anabaena* spp.) концентрируются в верхнем 2-метровом слое с биомассой до 50 мг/л. Динофитовые (*Ceratium hirundinella*) образуют скопления с биомассой 30–70 мг/л в глубине эпилимниона и только в пасмурные дни собираются у поверхности. На остальных глубинах эпилимниона, а также в мета- и гиполимнионе в период вегетации биомасса и синезеленых, и динофитовых не превышает 1–2 мг/л. Под действием ветрового перемешивания или конвективных токов водоросли

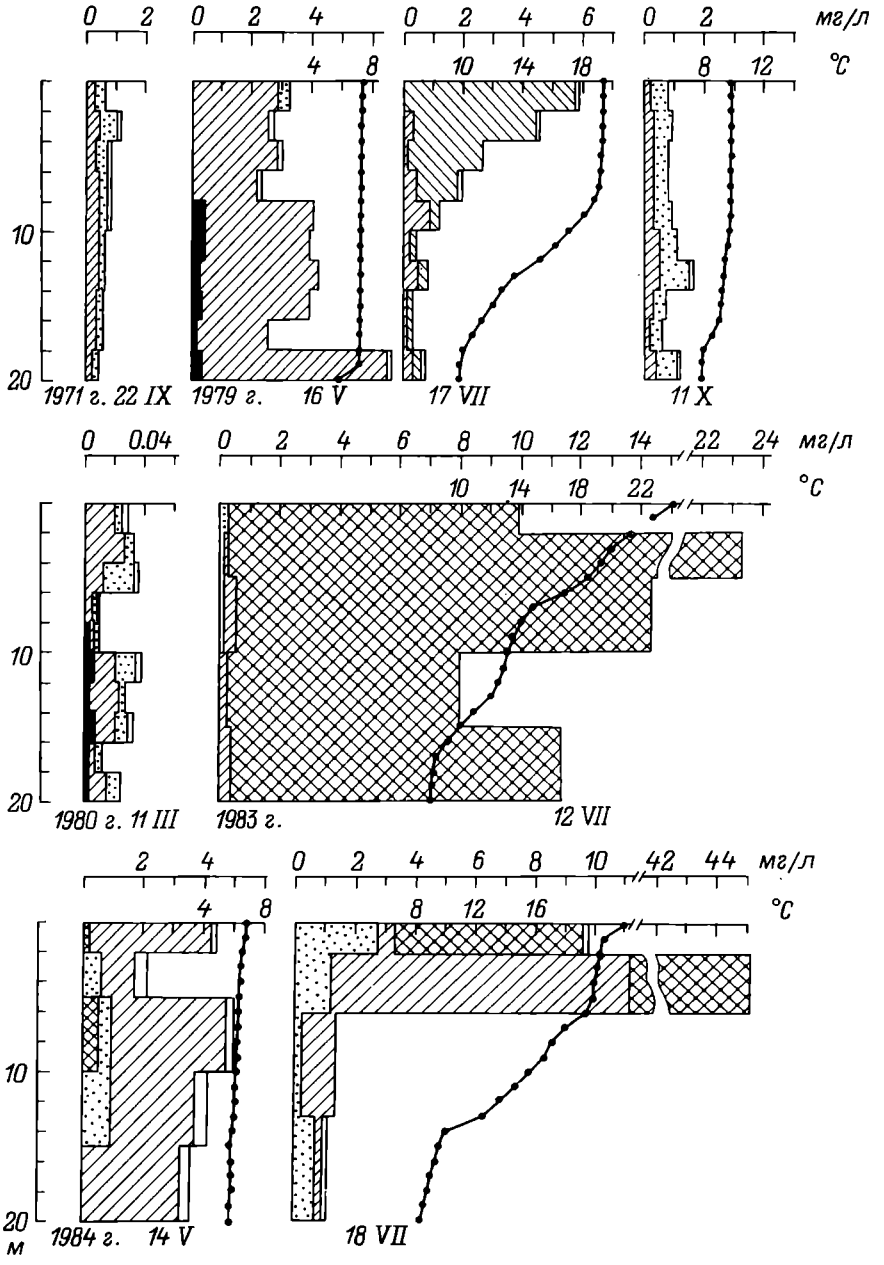
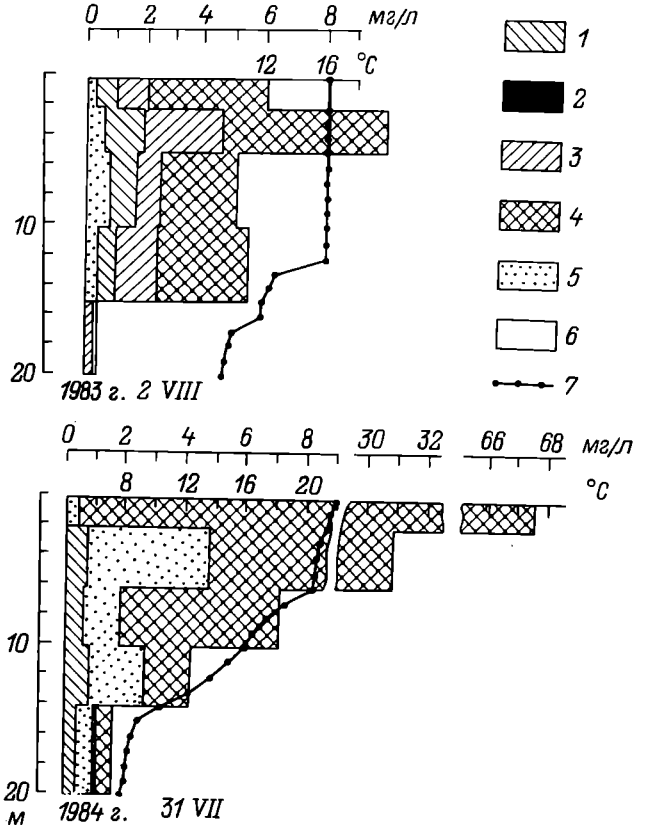


Рис. 28. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в глубоководной части озера, ст. 3.

1 – синезеленые; *2* – золотистые; *3* – диатомовые; *4* – динофитовые; *5* – зеленые; *6* – прочие водоросли; *7* – температура воды.



распределяются более или менее равномерно в пределах всей зоны эпилимниона. В случае одновременной вегетации синезеленых и динофитовых первые могут скапливаться в поверхностном слое, вторые — на глубине 2—5 м, причем обычно в сопровождении зеленых из родов *Sphaerocystis, Oocystis, Crucigenia, Eudorina*. Если *Ceratium hirundinella* вегетирует вместе с *Asterionella formosa*, то основное количество клеток первого вида обычно находится в верхней половине зоны эпилимниона, второго — в нижней ее части и металимнионе. Эти же 2 вида вместе с *Stephanodiscus astraea* составляют основную долю биомассы фитопланктона гиполимниона. В придонном горизонте наряду с ними обнаруживается *Melosira islandica.*

По мере нарушения стратификации водной толщи *Ceratium hirundinella* и *Asterionella formosa* выпадают из планктона эпилимниона. В конце лета—начале осени они встречаются только в мета- и гиполимнионе, а слой эпилимниона занимают синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae, Anabaena circinalis, A. flos-aquae, Microcystis aeruginosa*), которым сопутствуют разнообразные зеленые водоросли. Общая биомасса водорослей в эпилимнионе выше, чем на остальных глубинах.

С установлением осенней гомотермии и с возрастанием в фитопланктоне доли диатомовых состав основных его видов – *Stephanodiscus astraea* в сопровождении *Melosira islandica* и *Asterionella formosa* – достаточно однороден на всех глубинах. Только синезеленые, вегетирующие иногда до поздней осени, а также появляющиеся в конце этого сезона десмидиевые из родов *Cosmarium* и *Closterium*, сосредоточиваются, как правило, в верхнем 5-метровом слое воды. Однако их вклад

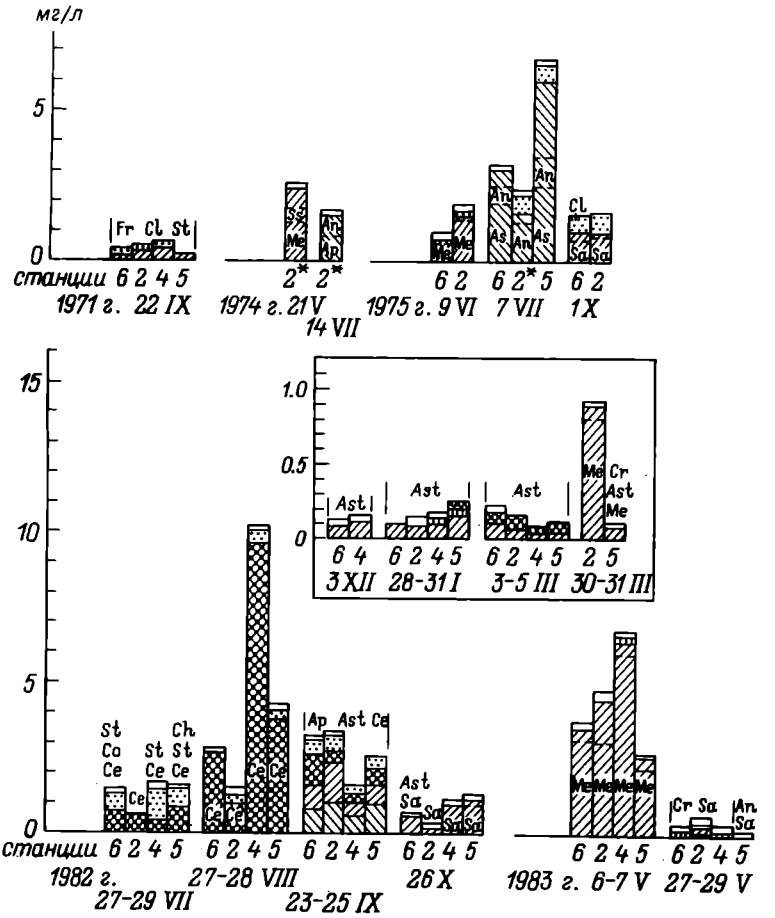


Рис. 29. Биомасса фитопланктона в сублиторальной зоне (0 м–дно).

Звездочками отмечены данные для участка вблизи соответствующей станции. Обозначения те же, что и на рис. 27.

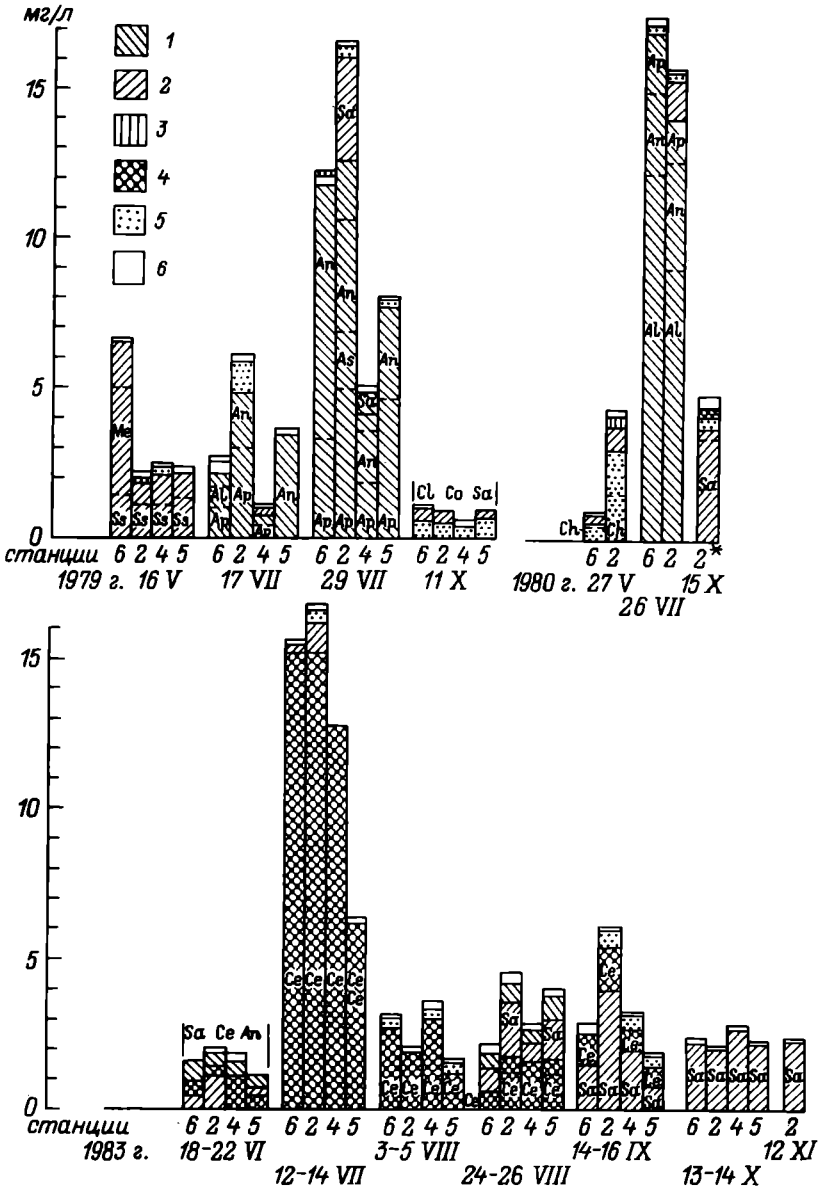


Рис. 29 (*продолжение*).

мало отражается на общей биомассе фитопланктона, более или менее равномерно распределенной по всей глубине.

Распределение фитопланктона по акватории глубоководной части озера в периоды интенсивного перемешивания водной массы весной и осенью характеризуется значительным сходством состава и обилия

основных видов водорослей как в профундальной, так и в сублиторальной зоне (рис. 29). Исключением является южный участок озера против устья р. Трубеж, где встречаются виды, характерные для этой реки (*Melosira varians* Ag., виды родов *Nitzschia, Navicula*) особенно во время весеннего половодья. Различие фитопланктона на остальных участках глубоководной зоны сводится лишь к разному соотношению одних и тех же видов, слагающих общую биомассу. В летний период пространственные различия фитопланктона усиливаются. В штилевые дни при массовой вегетации золотистых, синезеленых или динофитовых водорослей прослеживается пятнистость в их распределении по акватории, которая связана с особенностями горизонтальной циркуляции водной массы (Поддубный и др., 1987).

Фитопланктон литоральной зоны от глубоководной отличается разнообразием сопутствующих видов, среди которых много бентосных диатомовых (из родов *Cymbella, Navicula, Nitzschia*) (особенно вблизи устья р. Трубеж и наиболее крупных ручьев) и зеленых водорослей. Представители последних (*Pandorina morum, Phacotus coccifer* Korsh., *Staurastrum gracile* Ralfs., *Spyrogira* sp.) летом бывают в числе доминирующих форм (рис. 30). Прослеживается неравномерность в распределении фитопланктона по акватории. Наиболее выражена она в середине лета, когда заросли макрофитов способствуют изоляции биотопов. В этот период в литоральной зоне встречаются локальные скопления зеленых и синезеленых с биомассой до 40 и 100 мг/л.

Фитопланктон р. Трубеж характеризуется своеобразным видовым составом водорослей и, как правило, менее обилен, чем в озере. На протяжении большей части вегетационного периода преобладают диатомовые, представленные преимущественно речными и бентосными формами (*Melosira varians*, виды родов *Navicula, Nitzschia, Gomphonema, Gyrosigma*). Значительную долю биомассы слагают зеленые, особенно из рода *Chlamydomonas*, золотистые – виды родов *Synura, Paraphysomonas, Mallomonas, Chrysococcus*, синезеленые – виды родов *Anabaena* и *Oscillatoria*, эвгленовые – виды родов *Trachelomonas, Euglena, Phacus*. Среди них много водорослей, свойственных высокотрофным и загрязненным водам. Наоборот, в истоке р. Вексы фитопланктон обычно сходен с озерным как в количественном, так и в качественном отношении (рис. 31).

Средняя для озера биомасса фитопланктона по данным наиболее подробных наблюдений 1983 г. составила 3.48 мг/л за безледный период и 2.32 мг/л – за год. Около 90% ее приходится на долю диатомовых и динофитовых водорослей при равном их соотношении, 4% составляют зеленые (табл. 21). Профундальная и сублиторальная зоны мало различаются как по средней за безледный период общей биомассе – (3.70 ± 0.31) и (3.43 ± 0.27) мг/л, так и по содержанию в ней диатомовых – (1.87 ± 0.31) и (1.41 ± 0.11) мг/л – и динофитовых – (1.60 ± 0.31) и (1.72 ± 0.21) мг/л соответственно. Такие величины биомассы фитопланктона характерны для водоемов мезотрофного типа.

Анализ данных по фитопланктону за 1902–1984 гг. показывает, что в его составе произошли заметные изменения.

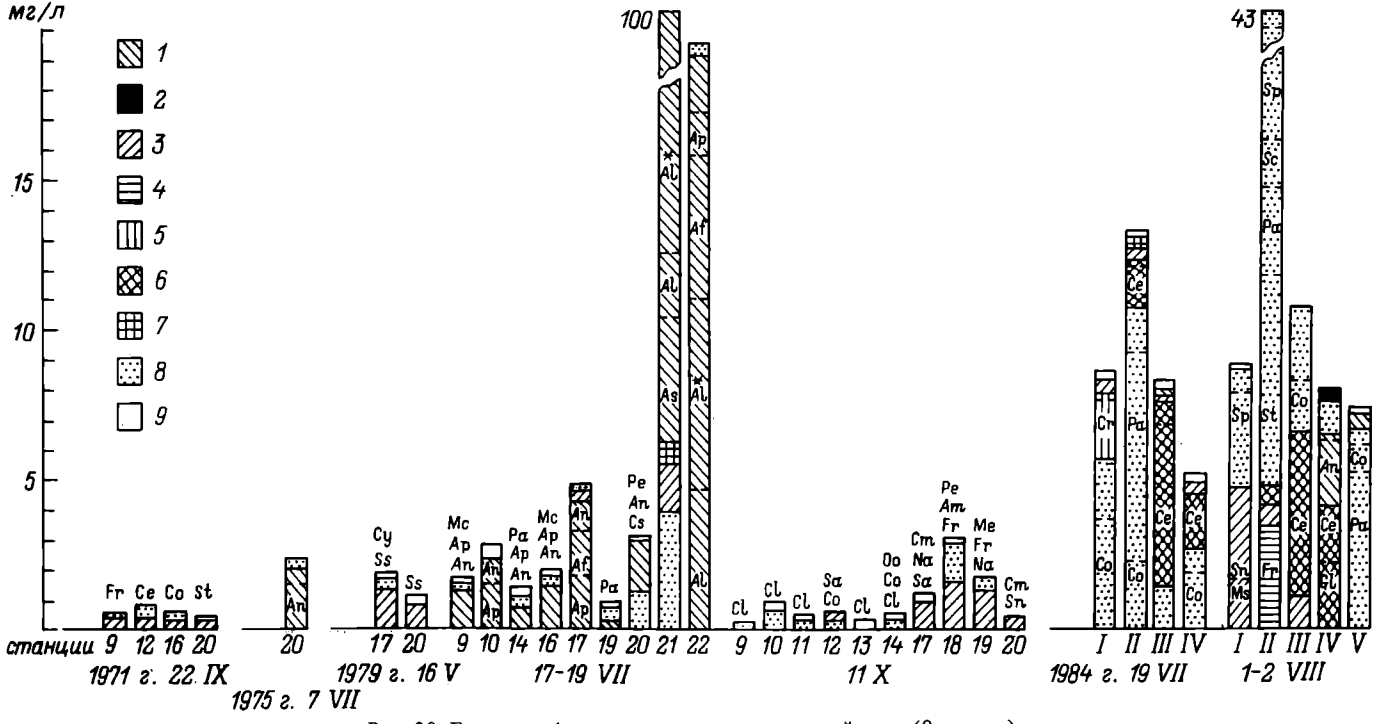


Рис. 30. Биомасса фитопланктона в литоральной зоне (0 м–дно).

1 – синезеленые; *2* – золотистые; *3* – диатомовые; *4* – желтозеленые; *5* – криптофитовые; *6* – динофитовые; *7* – эвгленовые; *8* – зеленые; *9* – прочие водоросли. Af – *A. flos-aquae*; Al* – *A. lemmermannii*, споры; Cs – *Coelosphaerium* spp.; Mc – *Microcystis* spp.; Am – *Amphora* spp.; Cm – *Cymbella* spp.; Cy – *Cyclotella* spp.; Ms – *Melosira* spp.; Na – *Navicula* spp.; Sn – *Synedra* spp.; Cr – *Chroomonas* spp.; Gl – *Glenodinium* spp.; Oo – *Oocystis* spp.; Pa – *Pandorina* morum; Pe – *Pediastrum* spp.; Sc – *Scenedesmus* spp.; Sp – *Spyrogira* spp. Остальные обозначения те же, что и на рис. 27.

Рис. 31. Биомасса фитопланктона в устье р. Трубеж (ст. 1) и истоке р. Векса (ст. 7).

Os – *Oscillatoria* spp.; Sy – *Synura* spp.; Go – *Gomphonema* spp.; Mv – *Melosira varians*; Ni – *Nitzschia* spp.; Ta – *Tabellaria* spp.; Mo – *Mougeotia* spp. Остальные обозначения те же, что и на рис. 27 и 30.

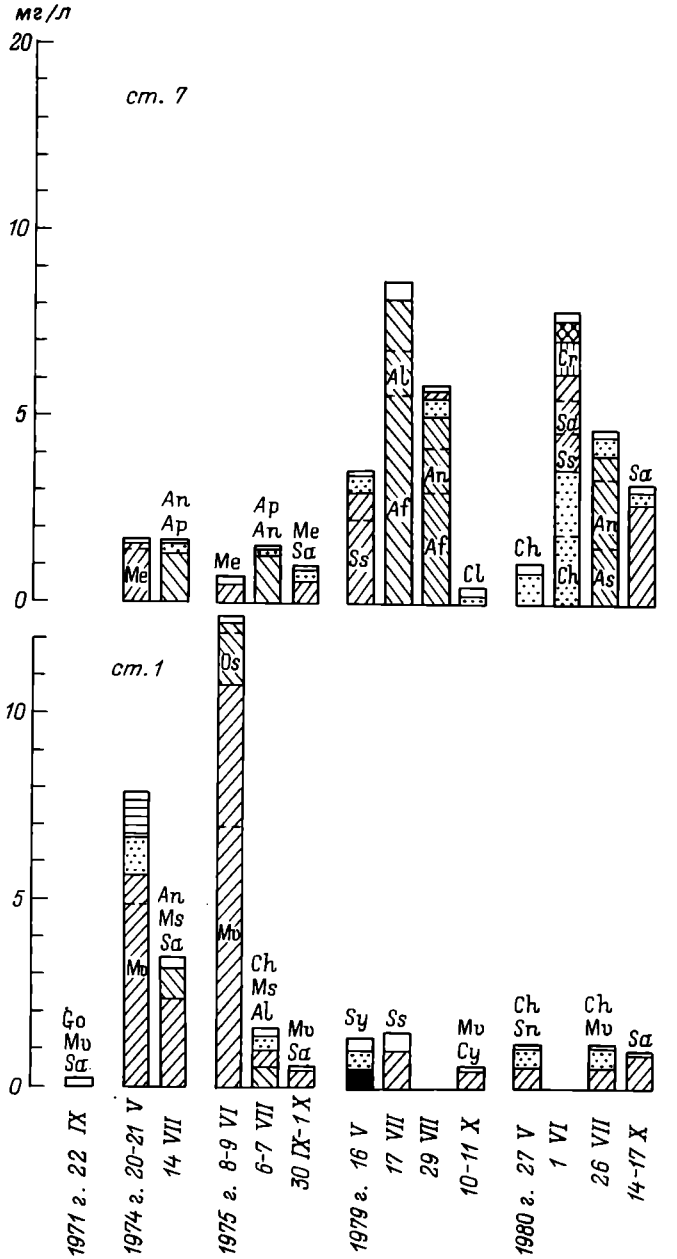


Рис. 31 (*продолжение*).

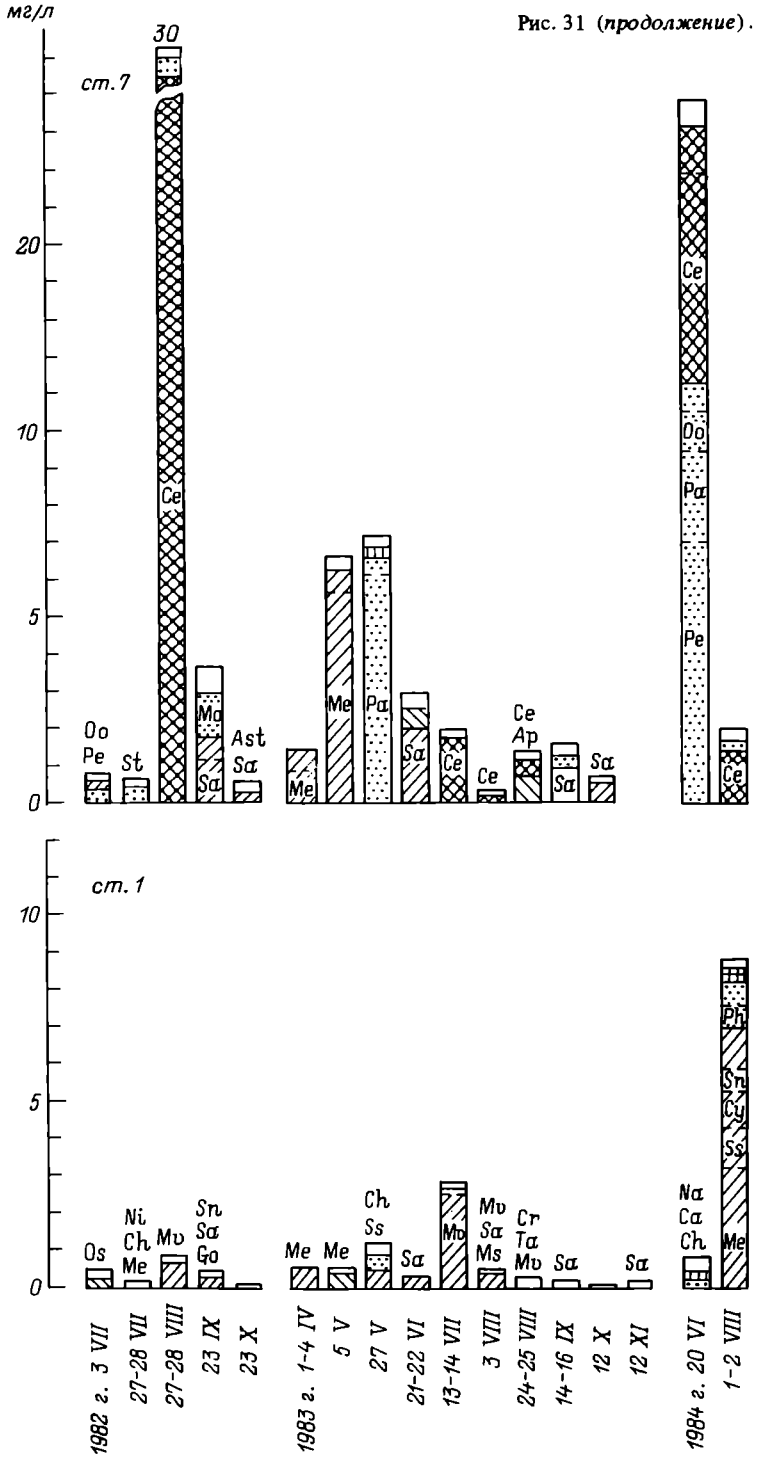


Таблица 21

Средняя для озера биомасса фитопланктона, мг/л (0 м–дно)

Время наблюдения	Общий фитопланктон	Диатомовые	Динофитовые	Зеленые
1 I*	0.15 ± 0.02	0.12 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.00
28–31 I	0.16 ± 0.02	0.10 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.00
3–5 III	0.13 ± 0.03	0.06 ± 0.01	0.05 ± 0.02	0.01 ± 0.00
30–31 III	0.50 ± 0.40	0.48 ± 0.40	0.00 ± 0.00	0.01 ± 0.00
13 IV*	0.50 ± 0.40	0.48 ± 0.40	0.00 ± 0.00	0.01 ± 0.00
6–7 V	4.94 ± 0.77	4.65 ± 0.71	0.04 ± 0.01	0.02 ± 0.00
27–29 V	0.49 ± 0.09	0.18 ± 0.07	0.00 ± 0.00	0.07 ± 0.01
18–19 VI	1.54 ± 0.23	0.46 ± 0.18	0.56 ± 0.16	0.06 ± 0.01
12–14 VII	12.77 ± 1.80	0.49 ± 0.18	12.15 ± 1.65	0.20 ± 0.07
4–5 VIII	2.55 ± 0.37	0.05 ± 0.02	2.16 ± 0.34	0.22 ± 0.05
24–26 VIII	3.60 ± 0.47	1.13 ± 0.23	1.70 ± 0.32	0.20 ± 0.03
14–15 IX	3.54 ± 0.68	2.19 ± 0.55	0.88 ± 0.16	0.43 ± 0.06
12–14 X	2.75 ± 0.30	2.64 ± 0.30	0.01 ± 0.01	0.09 ± 0.02
12 XI	2.46 ± 0.00	2.38 ± 0.00	0.06 ± 0.00	0.01 ± 0.00
3 XII*	0.16 ± 0.02	0.10 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.00
31 XII*	0.16 ± 0.02	0.10 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.00
1 I–31 XII	2.32 ± 0.14	1.02 ± 0.07	1.10 ± 0.11	0.09 ± 0.01
13 IV–3 XII	3.48 ± 0.22	1.50 ± 0.10	1.70 ± 0.17	0.13 ± 0.01

Примечание. Приведены погрешности вычисления средних величин, учитывающие разброс данных отдельных станций.

*На начало и конец года даты таяния и появления льда условно взяты данные ближайших сроков.

Прежде всего изменился состав диатомовых водорослей, определяющих облик фитопланктона озера. До 1931 г. наиболее многочисленными видами весенних и осенних диатомовых были *Asterionella gracillima* Hantzsch. (Heib.) и *Fragilaria crotonensis* (Kitt.) (Болохонцев, 1905; Борисов, 1924; Кастальская-Карзинкина, 1934). В 1963 г. первый вид не был обнаружен, а второй отмечался в небольшом количестве (Ильинский, 1970) и позднее тоже не входил в число водорослей, слагающих основную долю общей численности и биомассы фитопланктона. Вместо *Asterionella gracillima* основной фон создавала *A. formosa*. В последние годы – это один из самых распространенных в озере видов планктонных диатомей. До 70-х годов среди наиболее обильных представителей весенних диатомовых наблюдались также *Melosira italica* и *M. islandica*. В 1971 г. им сопутствовали мелкоклеточные виды рода *Stephanodiscus*, которые в настоящее время господствуют по численности и составляют значительную долю биомассы весеннего фитопланктона. Росту этих видов благоприятствует повышенное содержание биогенных элементов. Их массовое развитие в весенний период, а в продуктивных водах и в более позднее время считают признаком эвтрофирования водоема (Hakansson, Stoermer, 1984).

В первой половине XX в. в весеннем и осеннем фитопланктоне наряду с диатомовыми в значительном количестве встречались десмидиевые,

свойственные олиготрофным водам представители зеленых водорослей. Достаточно заметными они оставались до начала 70-х годов, в последние годы их численность резко снизилась. Среди зеленых водорослей преобладают протококковые и вольвоксовые, более характерные для водоемов повышенного трофического уровня, чем десмидиевые (Отт, 1987).

Состав доминирующих видов летнего фитопланктона, представленного динофитовыми и синезелеными, практически не изменился. Среди наиболее обильных отмечаются *Aphanizomenon flos-aquae*, виды рода *Anabaena* из синезеленых, *Ceratium hirundinella* – из динофитовых. В последнее десятилетие прослеживается массовое развитие этих водорослей с образованием монодоминантного сообщества, характерного для стадии интенсивного „цветения" воды. В 1979–1980 гг. облик сообщества определяли синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae*), в 1983–1984 гг. – динофитовые (*Ceratium hirundinella*). При одновременной вегетации синезеленых и динофитовых в один и тот же год сообщество с выраженным монодоминантным характером не формируется и летний пик его биомассы прослеживается слабо. Такая картина наблюдалась в 1982 г. Формирование летнего пика фитопланктона в различные годы за счет синезеленых или динофитовых водорослей – отличительная черта современного фитопланктона озера.

Несовпадение массовой вегетации указанных представителей синезеленых и динофитовых известно в природе и объясняется особенностями их реагирования на условия светового режима и перемешивания водных масс. При интенсивном поступлении солнечной радиации и резко выраженной стратификации водоема превалируют первые, тогда как вторые конкурентноспособны только в условиях некоторого турбулентного перемешивания (Reynolds, 1984).

Наиболее вероятно, что интенсивное размножение в озере в одни годы синезеленых, а в другие динофитовых связано с гидрометеорологической обстановкой. Летом 1979–1980 гг., когда бурно вегетировали синезеленые, стояла более ветреная и пасмурная погода, чем в этот же период 1983–1984 гг., в течение которого в массе наблюдали динофитовые.

Усиленная вегетация динофитовых в такой же мере как „цветение" синезелеными является признаком эвтрофирования водоема (Lund, 1969). На это же явление указывает тенденция к монодоминантности в сообществах водорослей (Отт, 1987). Прямым признаком эвтрофирования озера служит и увеличение общей биомассы фитопланктона начиная с 1963 г. (рис. 27).

Содержание пигментов и продукционная способность фитопланктона. Основным растительным пигментом и интегральным показателем фотосинтезирующей биомассы фитопланктона является хлорофилл „*a*". Его содержание в озере, по данным спектрофотометрического анализа фитопланктона из 2–5-метровых слоев воды, собранного на мембранном фильтре (поры 2.5 мкм) с подложкой из толченого стекла и мела (SCOR-UNESCO, 1966; Jeffrey, Humphrey, 1975; Пырина, Сигарева, 1986), составляет 1–60 мкг/л в безледный период и не более 1 мкг/л подо льдом.

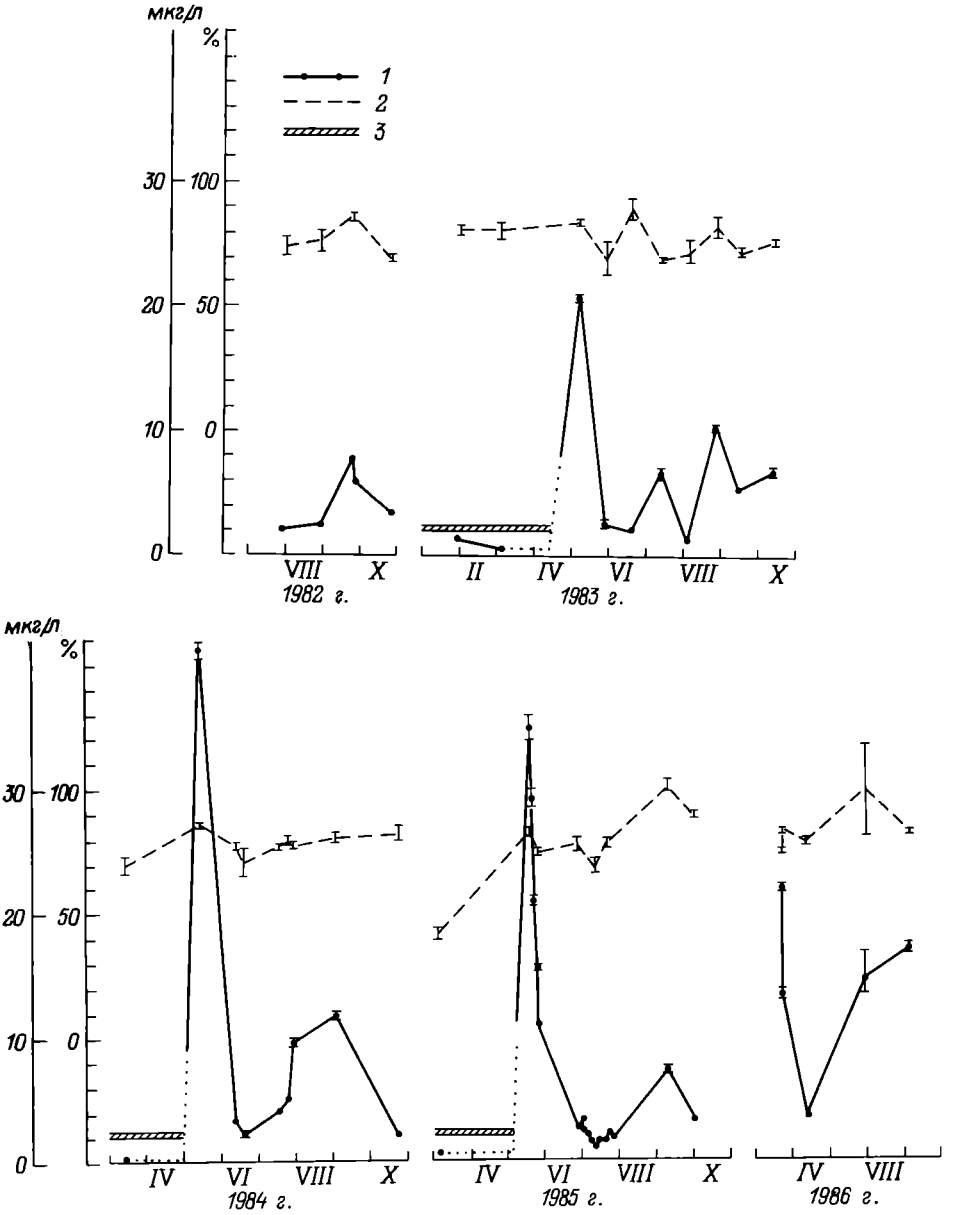


Рис. 32. Содержание хлорофилла „*a*" в профундальной зоне (ст. 3, 0 м–дно).

1 – хлорофилл „*a*", мкг/л; *2* – то же, % от суммы с хлорофиллами „*b*" и „*c*"; *3* – ледяной покров. Здесь и на рис. 33, 35–37 приведена общая погрешность вычисления средних величин содержания пигмента в отдельных слоях и во всей толще воды (по: Пырина, Сметанин, 1982).

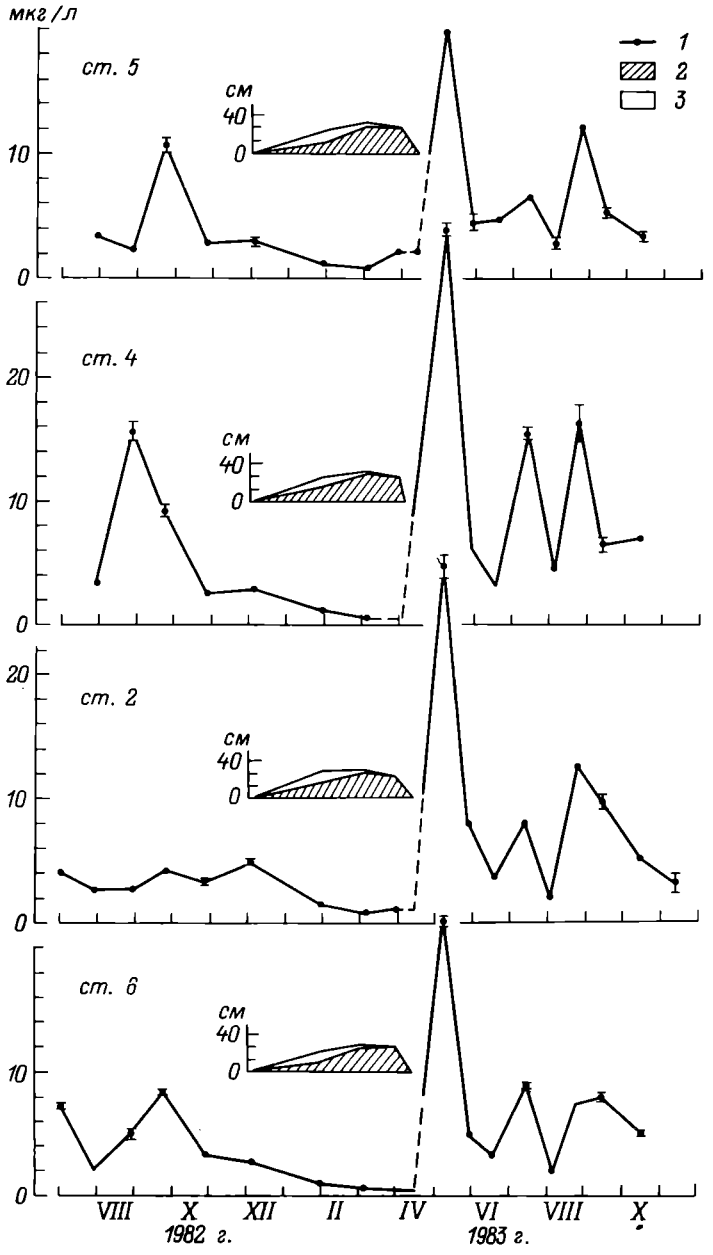


Рис. 33. Содержание хлорофилла „*а*" в сублиторальной зоне (0 м–дно).

1 – хлорофилл; *2* – лед; *3* – снег.

В общих чертах содержание этого пигмента отражает степень развития планктонных водорослей в водоеме, хотя далеко не всегда изменяется синхронно их общей биомассе.

В сезонной динамике хлорофилла „*a*", как и общей биомассы фитопланктона, прослеживаются два пика. Первый совпадает с максимумом биомассы весенних диатомовых, характеризуется наибольшими за вегетационный сезон концентрациями пигмента (20–40 мкг/л в среднем по вертикали) и обычно наблюдается во второй декаде мая (рис. 32, 33). Второй пик приурочен к периоду интенсивного развития летних форм водорослей в конце июля–начале августа. Концентрация хлорофилла (10–15 мкг/л) при этом ниже, чем весной, несмотря на то что общая биомасса водорослей достигает максимальных значений. В промежутке между пиками, совпадающем с раннелетним минимумом фитопланктона, концентрация пигмента не более 2–3 мкг/л. Осенью содержание хлорофилла держится на уровне летнего пика и лишь перед ледоставом снижается до 3–4 мкг/л. Зимой его значение колеблется от нескольких десятых до 1 мкг/л.

Вертикальное распределение хлорофилла „*a*" повторяет особенности изменения биомассы фитопланктона по глубине, связанные с сезонными колебаниями гидрологических условий в озере. Однако по хлорофиллу эта связь прослеживается более четко, чем по биомассе фитопланктона (рис. 34). Зимой неравномерность распределения хлорофилла с глубиной становится заметной в марте при размножении подо льдом ранневесенних форм фитопланктона – подвижных золотистых и криптофитовых водорослей. Основное количество пигмента в это время сосредоточено в поверхностном слое воды толщиной около 2 м. Перед вскрытием озера, когда начинают размножаться диатомовые, повышенное содержание его прослеживается до глубины 10 м.

Во время весенней гомотермии, особенно при ветровом перемешивании, содержание хлорофилла в толще воды выравнивается. Однако с возникновением температурной стратификации и опусканием диатомей в более плотные слои воды наблюдается повышение концентрации хлорофилла на глубинах от 5 до 15 м. В период раннелетнего минимума фитопланктона и усиления стратификации основное количество хлорофилла находится в зоне эпилимниона. Здесь оно распределено более или менее равномерно или несколько увеличивается по глубине в начале периода, пока вегетируют диатомовые, золотистые и криптофитовые водоросли. При появлении синезеленых повышенное содержание хлорофилла наблюдается в поверхностном 2-метровом слое воды.

Наибольшая неравномерность в вертикальном распределении хлорофилла по глубине наблюдается в середине лета, когда водная толща наиболее стратифицирована и в фитопланктоне преобладают динофитовые или синезеленые водоросли. В это время содержание хлорофилла в эпилимнионе в несколько раз выше, чем в гиполимнионе. По мере выхолаживания озера, в августе–начале сентября, и ускорения циркуляции вод содержание хлорофилла в эпилимнионе выравнивается. В гиполимнионе концентрации его по-прежнему ниже, чем в эпилимнионе, даже при значительном ветровом перемешивании водной массы. Только

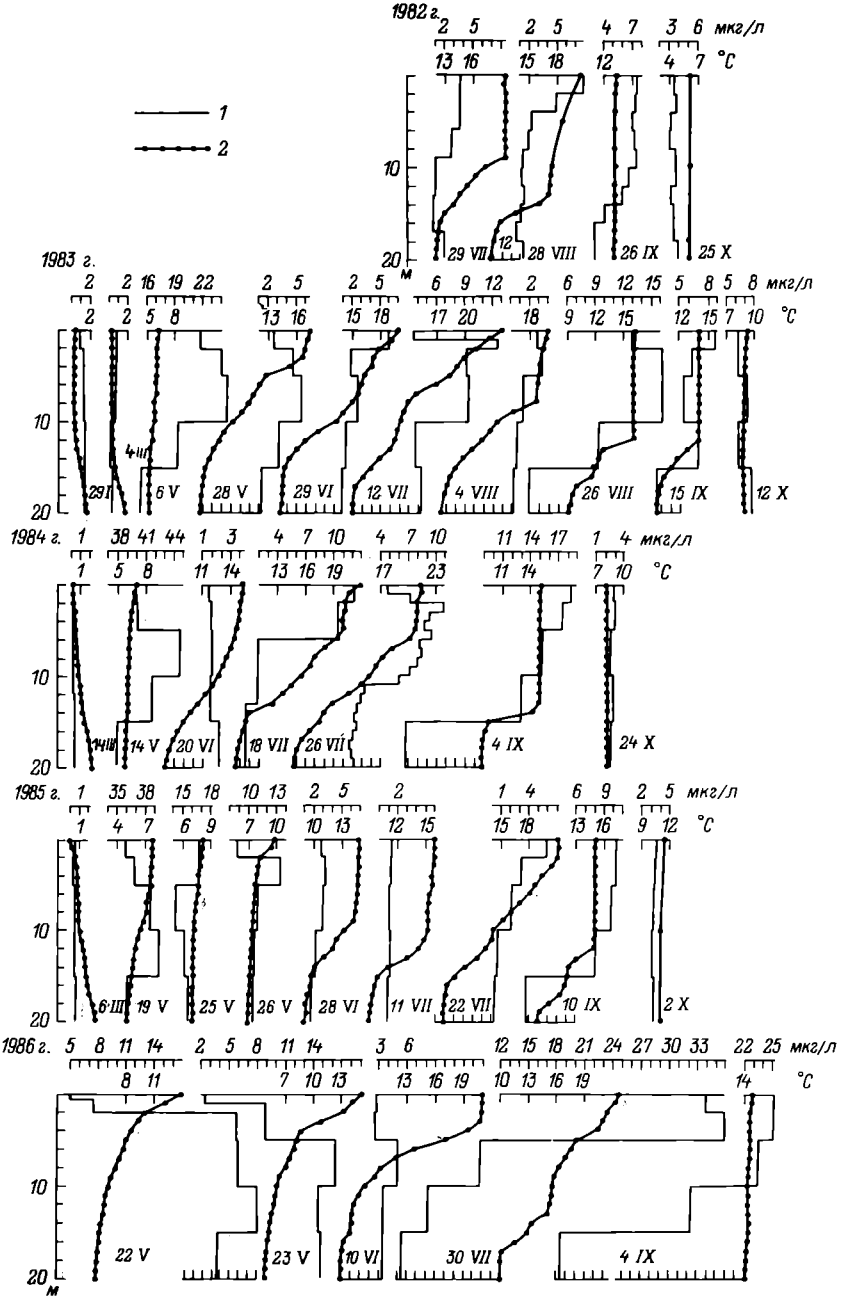


Рис. 34. Вертикальное распределение хлорофилла „*а*" в глубоководной части озера (ст. 3).

1 – хлорофилл; *2* – температура воды.

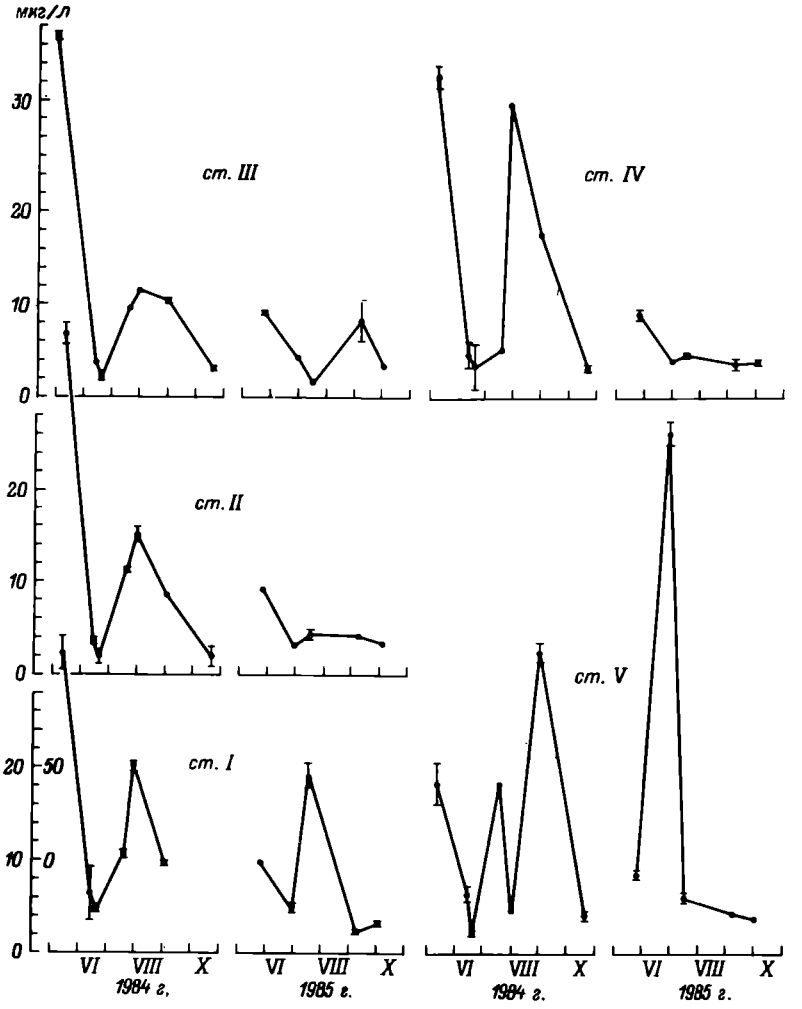


Рис. 35. Содержание хлорофилла „*а*" в литоральной зоне.

в условиях осенней гомотермии при полной циркуляции вод, в октябре, содержание хлорофилла во всей толще воды одинаково. Такая ситуация сохраняется на протяжении большей части зимнего периода.

Распределение хлорофилла „*а*" по акватории глубоководной части озера в холодный период года довольно равномерно. Летом же в пределах сублиторальной зоны среднее содержание хлорофилла во всей толще воды несколько выше, чем в центральной части водоема, и на отдельных ее участках иногда существенно различается (рис. 33). Еще более высокие концентрации хлорофилла наблюдаются летом в литоральной зоне. В скоплениях водорослей, образующихся в отдельных местах прибрежья под действием ветра, они достигают 30–60 мкг/л (рис. 35).

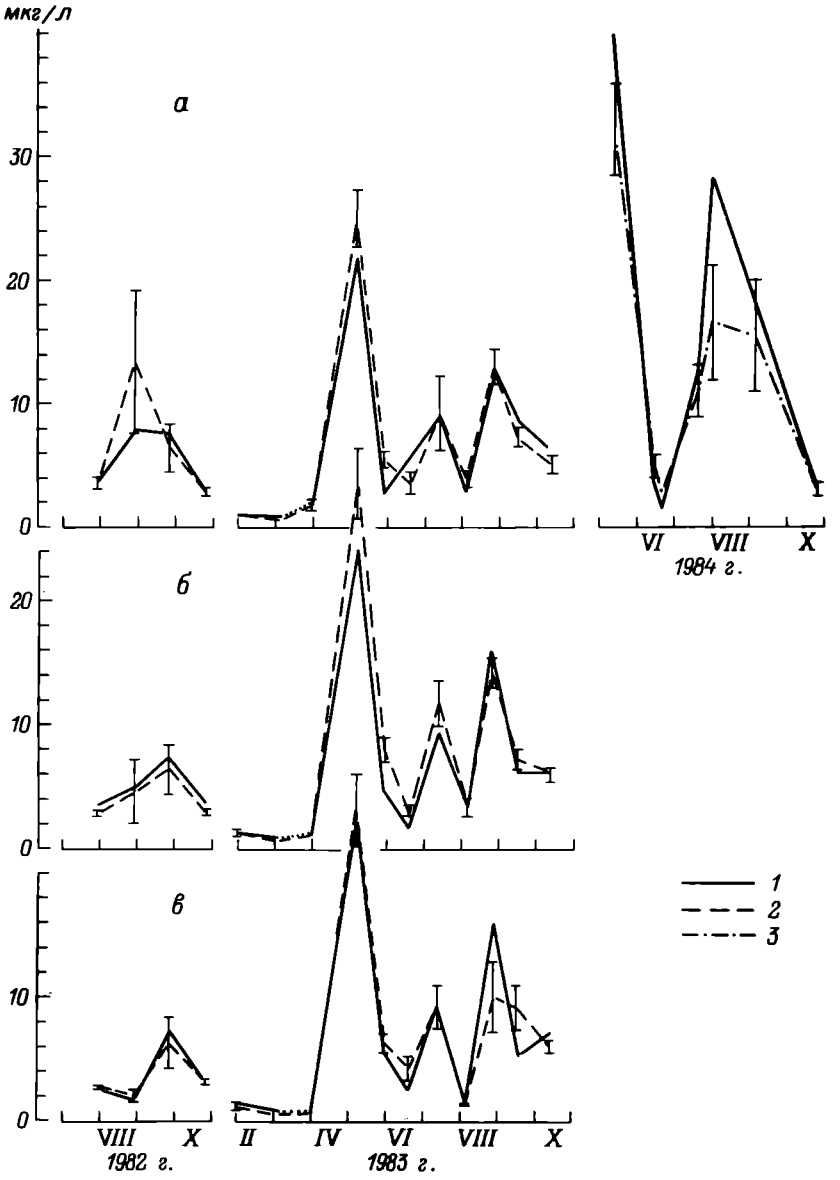


Рис. 36. Среднее содержание хлорофилла „*а*" в отдельных слоях воды.

а – 0–2 м; *б* – 2–5 м; *в* – 5–10 м. *1* – профундальная зона, ст. 3; *2* – сублиторальная зона, ст. 2, 4, 5, 6; *3* – литоральная зона, ст. I–V.

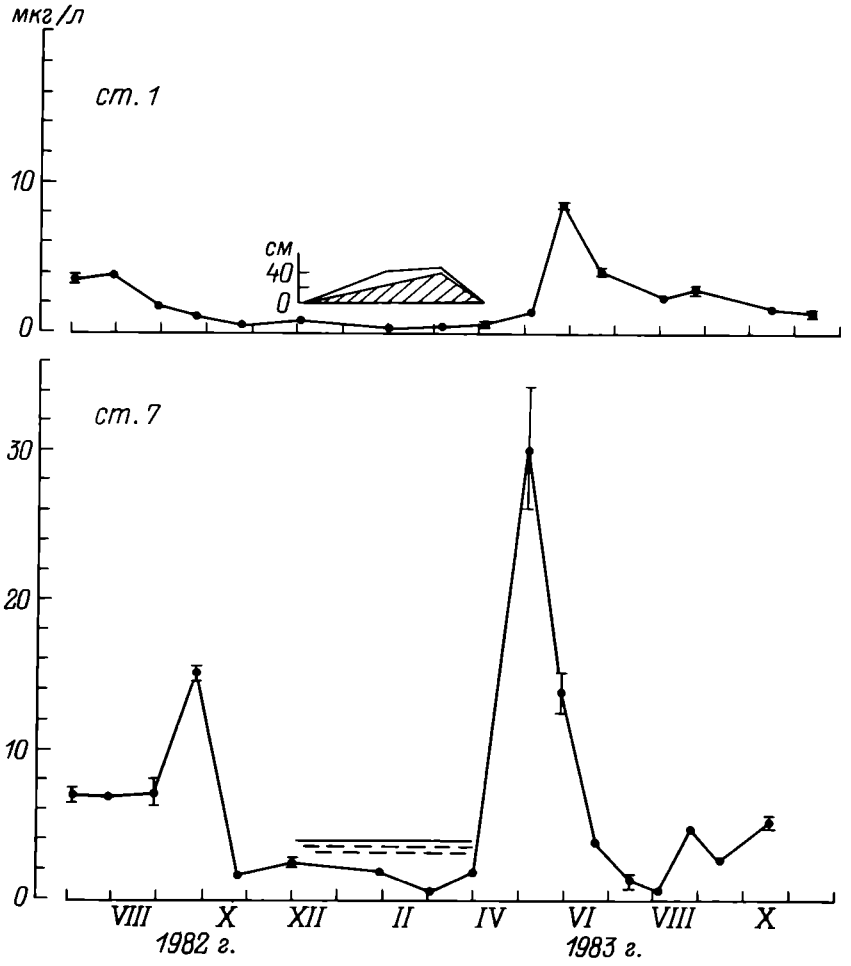


Рис. 37. Содержание хлорофилла „*а*" в устье р. Трубеж (ст. 1) и в истоке р. Векса (ст. 7).

1 – хлорофилл; *2* – лед; *3* – снег; *4* – вода.

Неравномерность распределения пигментов по участкам с разной глубиной сглаживается, если рассматривать определенный слой воды (рис. 36). Так, концентрации хлорофилла в поверхностном 2-метровом слое близки по всему озеру, за исключением мест образования скоплений водорослей. Аналогичная картина наблюдается в 2–10-метровой толще воды глубоководной части. Это происходит за счет горизонтальных циркуляционных потоков, охватывающих указанные слои воды (Поддубный, Литвинов, 1983) и обусловливающих интегральный перенос фитопланктона преимущественно по акватории водоема, а не по вертикали.

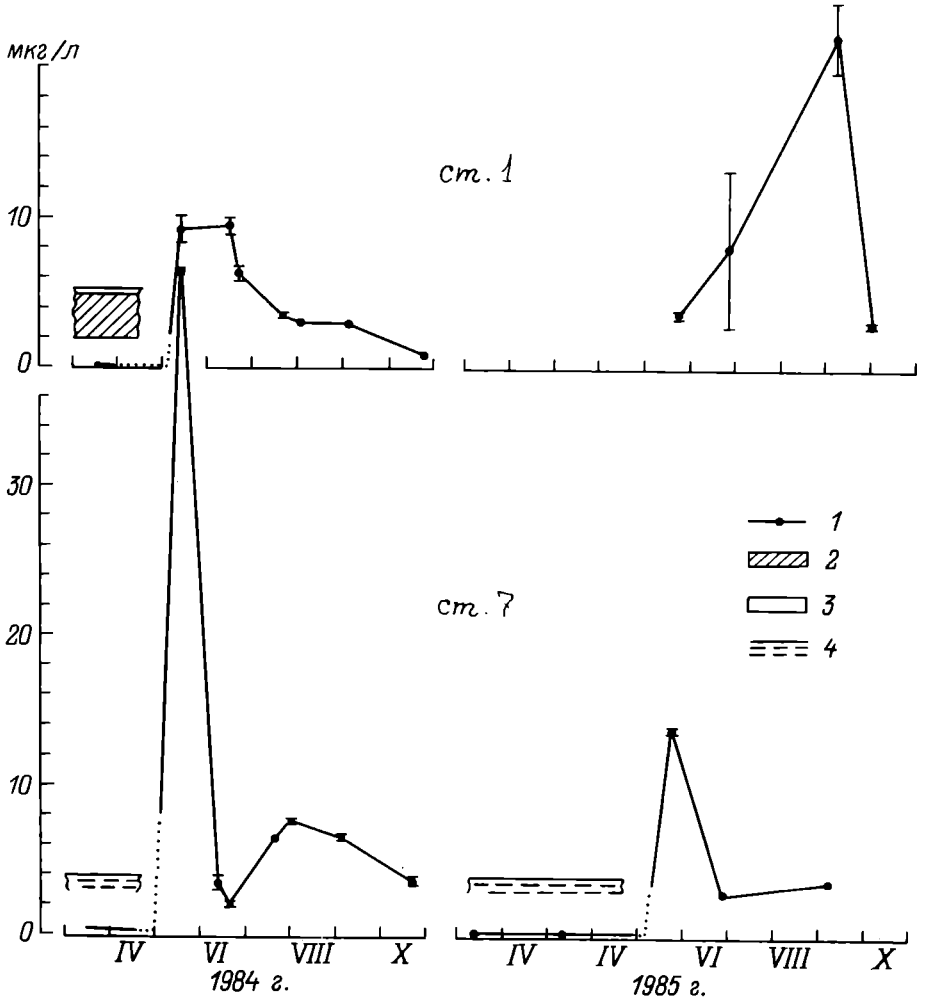


Рис. 37 (*продолжение*).

В устье р. Трубеж концентрации хлорофилла обычно ниже, чем в озере, наибольшие из них наблюдаются весной. В истоке р. Вексы они держатся на том же уровне, что и на прилегающем участке озера (рис. 37).

Среднее для озера содержание хлорофилла „*a*", рассчитанное по наиболее полным данным за 1983 г., в течение вегетационного сезона составляет 1.8–23 мкг/л, за безледный период – 6.8 мкг/л, за год – 4.8 мкг/л (табл. 22). В профундальной зоне оно ниже, чем в сублиторальной и литоральной, при этом заметно изменяется от года к году (табл. 23). Такие величины характерны для водоемов мезотрофного типа.

Таблица 22

Среднее для озера содержание хлорофилла „*a*" (мкг/л)

Время наблюдения	Слой воды, м					
	0–2	2–5	5–10	10–15	15–24	0–24
1 I	–	–	–	–	–	1.32 ± 0.06
28–31 I	0.86 ± 0.04	1.36 ± 0.15	1.31 ± 0.16	1.54 ± 0.03	1.44 ± 0.14	1.32 ± 0.06
3–5 III	0.66 ± 0.09	0.68 ± 0.09	0.66 ± 0.08	0.45 ± 0.13	0.46 ± 0.02	0.59 ± 0.04
30–31 III	1.76 ± 0.40	1.71 ± 0.46	0.84 ± 0.04	–	–	1.16 ± 0.11
13 IV (очищение ото льда)	–	–	–	–	–	1.16 ± 0.11
6–7 V	24.30 ± 1.91	28.19 ± 2.42	24.97 ± 1.70	19.39 ± 0.44	15.47 ± 0.21	22.99 ± 0.76
27–29 V	4.91 ± 0.77	7.20 ± 1.14	6.08 ± 0.51	2.96 ± 0.35	1.42 ± 0.19	4.83 ± 0.31
18–19 VI	4.06 ± 0.81	2.74 ± 0.39	3.76 ± 0.81	1.78 ± 0.50	1.04 ± 0.14	2.81 ± 0.30
12–14 VII	9.26 ± 2.42	11.19 ± 1.46	9.34 ± 1.02	4.82 ± 1.00	4.38 ± 0.02	8.07 ± 0.61
4–5 VIII	3.62 ± 0.51	3.40 ± 0.52	1.40 ± 0.07	0.54 ± 0.08	0.32 ± 0.02	1.83 ± 0.14
24–26 VIII	13.02 ± 1.08	14.64 ± 0.96	12.03 ± 2.57	5.70 ± 3.58	1.81 ± 0.07	10.02 ± 1.11
14–15 IX	7.62 ± 0.65	6.99 ± 0.62	7.92 ± 1.69	7.77 ± 1.01	2.42 ± 0.06	6.94 ± 0.56
12–14 X	5.30 ± 0.65	5.97 ± 0.44	6.44 ± 0.47	4.67 ± 1.56	7.59 ± 1.11	5.93 ± 0.42
12 XI	3.33 ± 0.80	3.33 ± 0.80	3.33 ± 0.80	–	–	3.33 ± 0.80
3 XII (появление льда)	–	–	–	–	–	3.33 ± 0.80
31 XII	0.42 ± 0.12	0.30 ± 0.06	0.25 ± 0.03	0.25 ± 0.04	0.25 ± 0.04	0.29 ± 0.03
13 IV–3 XII	–	–	–	–	–	6.84 ± 0.17
1 I–31 XII	–	–	–	–	–	4.81 ± 0.11

Примечание. Здесь и в табл. 23: При расчете средних величин за год и за безледный период для 1 I и 31 XII, дат таяния и появления льда взяты данные ближайшего срока наблюдений; приведена общая погрешность осреднения данных на разных этапах вычисления (по: Пырина, Сметанин, 1982).

Таблица 23

Среднее содержание хлорофилла „*a*" в отдельных зонах озера (мкг/л)

Время наблюдения	Зона		
	профундальная, ст. 3	сублиторальная, ст. 2, 4, 5, 6	литоральная, ст. I–V
1982 г.			
2 VII	–	5.67 ± 1.54	–
27–29 VII	2.14 ± 0.03	2.86 ± 0.30	–
27–28 VIII	2.42 ± 0.16	6.37 ± 3.14	–
23–25 IX	7.89 ± 0.10	8.13 ± 1.34	–
25–26 X	3.46 ± 0.11	2.98 ± 0.22	–
3 XII	–	3.40 ± 0.51	–
27 VII–26 X	4.37 ± 0.06	5.75 ± 1.10	–
1983 г.			
30–31 III	–	1.62 ± 0.55	–
6–7 V	20.70 ± 0.22	25.62 ± 2.86	–
27–29 V	3.56 ± 0.24	5.88 ± 0.81	–
18–19 VI	2.08 ± 0.05	3.73 ± 0.36	–
12–14 VII	6.71 ± 0.37	9.77 ± 1.98	–
4–5 VIII	1.33 ± 0.03	2.80 ± 0.58	–
24–26 VIII	10.45 ± 0.18	12.10 ± 1.88	–
14–15 IX	5.44 ± 0.04	7.35 ± 0.99	–
12–14 X	6.79 ± 0.31	5.17 ± 0.75	–
12 XI	–	3.33 ± 0.80	–
13 IV–3 XII (безледный период)	6.20 ± 0.12	7.67 ± 0.42	–
1984 г.			
11–14 V	41.12 ± 0.58	–	32.20 ± 3.69
13–14 VI	3.16 ± 0.08	–	4.96 ± 0.90
20 VI	2.10 ± 0.18	–	2.82 ± 0.73
18–19 VII	4.05 ± 0.04	–	10.96 ± 2.13
31 VII–1 VIII	9.53 ± 0.21	–	16.69 ± 4.54
2–4 IX	11.74 ± 0.22	–	15.62 ± 4.49
20–24 X	2.79 ± 0.07	–	3.09 ± 0.50
1 V–4 XI (безледный период)	10.00 ± 0.09	–	11.70 ± 1.22
1985 г.			
19 V	37.64 ± 0.98	–	–
25 V	15.48 ± 0.15	–	9.10 ± 0.24
29 VI–1 VII	3.00 ± 0.03	–	14.50 ± 10.41
15–16 VII	1.39 ± 0.03	–	4.59 ± 1.10
25 VII	1.59 ± 0.06	–	–
8–10 IX	7.24 ± 0.18	–	3.55 ± 0.13
28 IX	6.15 ± 0.10	–	–
2 X	3.31 ± 0.08	–	7.20 ± 3.10
5 V–11 XI (безледный период)	6.44 ± 0.06	–	–

Хлорофилл „*a*" в большинстве случаев составляет 70–80% от суммарного количества с дополнительными хлорофиллами „*b*" и „*c*", которые свойственны водорослям отдельных систематических групп (первый – зеленым и эвгленовым, второй – диатомовым, динофитовым, криптофитовым и золотистым водорослям). Летом содержание хлорофилла „*a*" в сумме зеленых пигментов снижается до 60% (рис. 32). Только в сентябре 1982 г. были отмечены случаи, когда в некоторых пробах из эпилимниона оно превышало 90% от суммарного, что объясняется преобладанием в них синезеленых водорослей, содержащих лишь один хлорофилл „*a*". Подобное явление для водной массы озера в период наблюдений над пигментами (1982–1986) было редким и свидетельствует о незначительной роли синезеленых в фитопланктоне водоема в это время.

Содержание дополнительных хлорофиллов „*b*" и „*c*" достоверно измерено лишь при интенсивной вегетации имеющих эти пигменты водорослей. При значительном количестве таких водорослей хлорофилл „*b*" составляет около 10% от суммы зеленых пигментов, а хлорофилл „*c*" – до 20–30%. Содержание того и другого изменяется параллельно с таковым хлорофилла „*a*". Наиболее четко это прослеживается по хлорофиллу „*c*" во время весеннего пика диатомового планктона, достаточно обильного и однородного по видовому составу во всей водной массе озера. Летом подобной зависимости между дополнительными хлорофиллами и хлорофиллом „*a*" не наблюдается (рис. 38).

Интересные данные получены по содержанию феопигментов – продуктов превращения хлорофилла, определяемых вместе с ним, по результатам спектрофотометрического анализа (Lorenzen, 1967; Marker et al., 1980). Наиболее высокое содержание их (40–60% от суммы с чистым, т. е. без феопроизводных, хлорофиллом „*a*") наблюдается в период раннелетнего минимума фитопланктона, в июне–начале июля. К концу лета оно снижается до 20–30%, а глубокой осенью, зимой и весной составляет не более 10% (рис. 39).

Летом прослеживаются заметные различия в содержании феопигментов по глубине водоема. В начале лета бывает резкое увеличение их (иногда до 80%) в верхнем 2-метровом слое воды, отличающемся от остальной водной массы высокой численностью мелких водорослей и растительноядного зоопланктона. Содержание чистого хлорофилла „*a*" при этом резко снижается (рис. 38). Феофитинизация хлорофилла в данном случае происходит, очевидно, в процессе переваривания водорослей питающимися ими животными. Позднее, при устойчивой стратификации водной толщи, максимальное количество феопигментов (до 100%) обычно находится в гиполимнионе и связано главным образом с их накоплением в детрите. В другие сезоны доля феопигментов в суммарном содержании с хлорофиллом „*a*" более или менее одинакова на всех глубинах.

Существенных различий в содержании феопигментов (в %) по акватории в глубоководной части озера не прослеживается (рис. 39). В литоральной зоне весной и осенью оно такое же, как и в центральной части водоема, а летом отличается пониженными величинами. Это связано

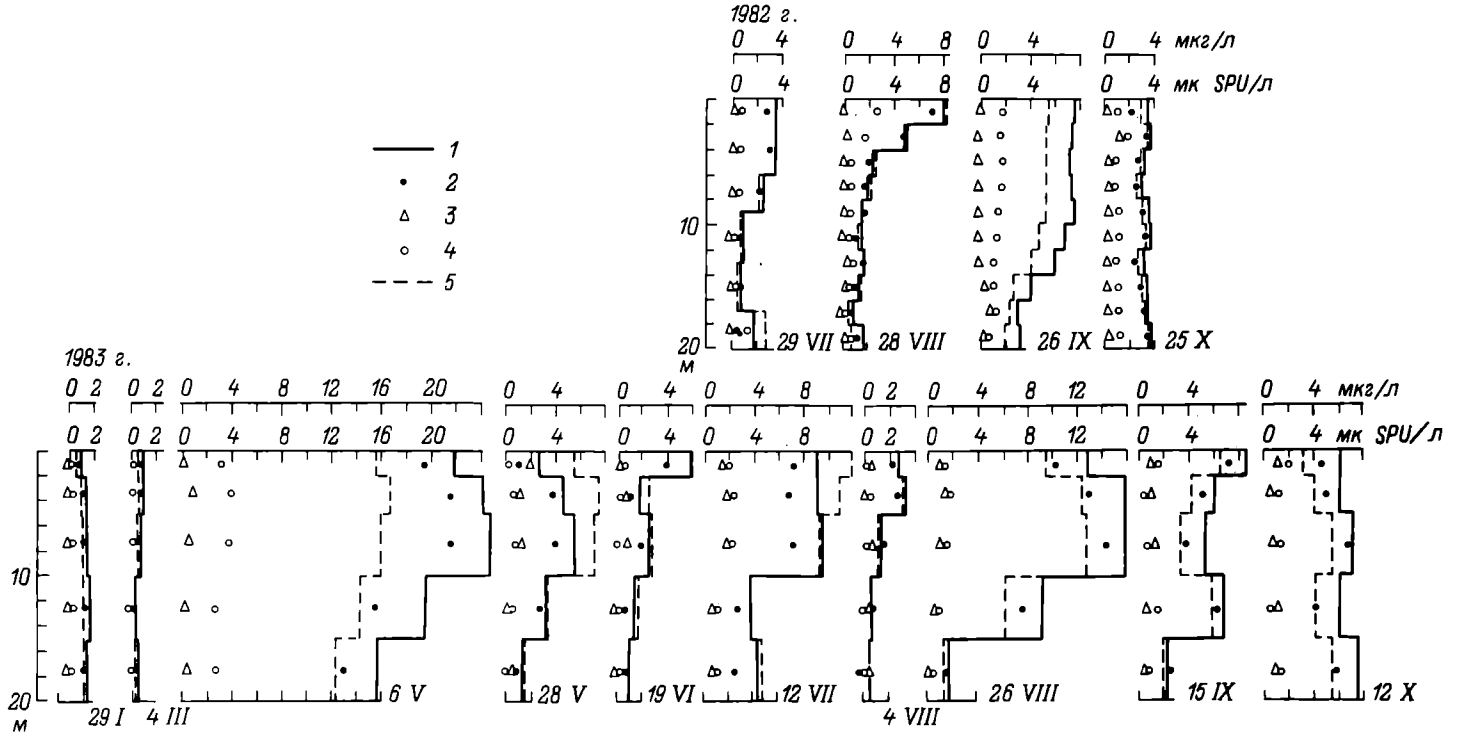


Рис. 38. Содержание отдельных хлорофиллов и общих каротиноидов в водной толще озера, ст. 3.

1 – хлорофилл „*a*" с феопигментами; *2* – чистый хлорофилл „*a*"; *3* – хлорофилл „*b*"; *4* – хлорофилл „*c*"; *5* – каротиноиды; мк SPU – условная единица массы пигментов, близкая к 1 мкг.

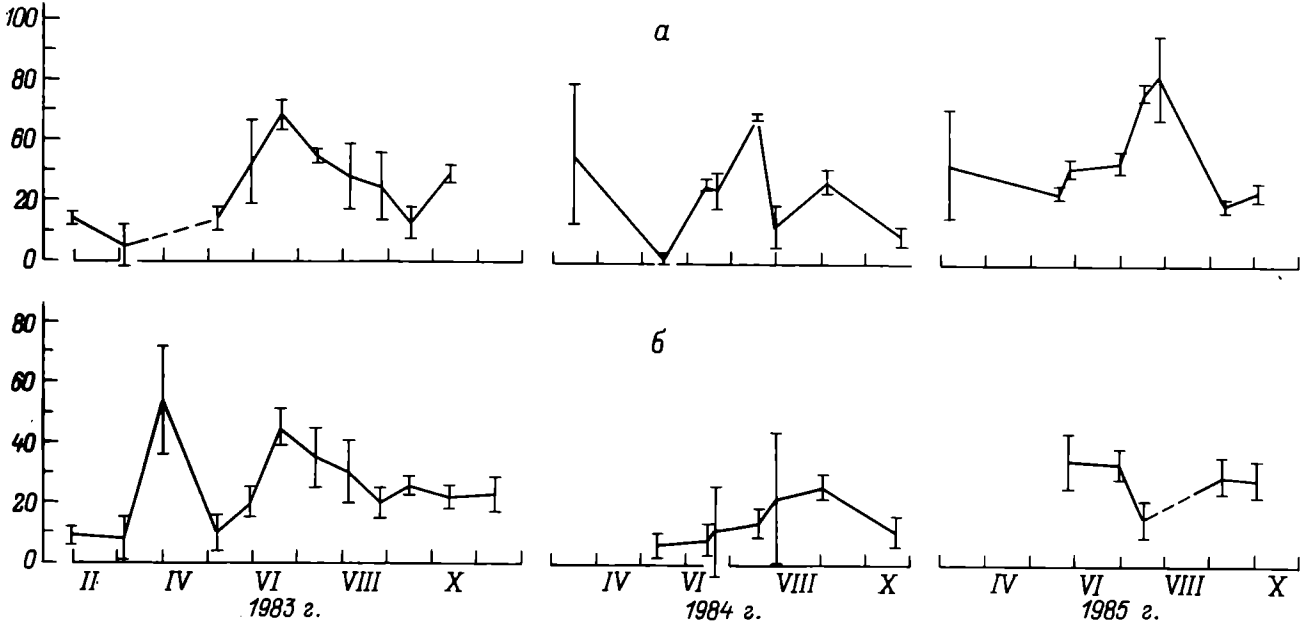


Рис. 39. Среднее содержание феопигментов (% от суммы с чистым хлорофиллом „*а*") в отдельных зонах озера.
а – профундальная зона; *б* – сублиторальная (1983 г.) и литоральная (1984–1985 гг.) зоны.

с особенностями светового режима на мелководье, где солнечный свет проникает до дна, что и ограничивает накопление феопигментов (Moreth, Yentsch, 1970). Кроме того, определенное значение имеют особенности гидрологического режима этой зоны, в результате которых происходит перенос наиболее легких частиц, содержащих феопигменты, в глубоководную часть озера.

Среднее за безледный период процентное содержание феопигментов от суммы с чистым хлорофиллом „*a*" в профундальной зоне озера составило в 1983 г. 28.5 ± 1.8, 1984 г. – 21.7 ± 1.8 и 1985 г. – 35.0 ± 3.1, что выше, чем в изученном по этому признаку Рыбинском водохранилище (Пырина, Сигарева, 1986). Повышенное количество феопигментов в прозрачных водах озера свидетельствует о том, что основным их источником здесь являются продукты пищеварения растительноядного зоопланктона.

Содержание желтых пигментов – каротиноидов, измеренное спектрофотометрическим методом, применительно к диатомовому планктону (Parsons, Strickland, 1963) в общем экстракте с хлорофиллом на протяжении большей части годового цикла держится на уровне хлорофилла „*a*" и только в первой половине лета заметно его превышает (рис. 38). Последнее наиболее выражено в верхних слоях эпилимниона, характеризующихся обильным растительноядным зоопланктоном. Подобное явление в скоплениях зоопланктона отмечено и в Рыбинском водохранилище (Пырина, 1985). Поскольку в животном организме каротиноиды не синтезируются заново, а образуются из содержащихся в растительной пище (Prézelin, 1981), возрастание их количества в озере при массовом развитии зоопланктона подчеркивает его значительную роль в элиминировании фитопланктона.

Удельное содержание хлорофилла „*a*", рассчитанное на единицу биомассы водорослей, значительно варьирует в течение года, отражая тем самым отмеченное выше несоответствие сезонных изменений уровня концентраций пигмента и биомассы фитопланктона в озере. В начале безледного периода, при массовой вегетации весенних диатомовых с преобладанием мелких видов из рода *Stephanodiscus* и *Melosira islandica,* а затем золотистых и криптофитовых водорослей, содержание хлорофилла в биомассе фитопланктона наибольшее – 3–10 мкг/мг биомассы. К середине лета оно постепенно снижается, и при достижении максимальной численности летнего доминанта *Ceratium hirundinella* составляет не более 1 мкг/мг. Осенью содержание хлорофилла в фитопланктоне вновь возрастает до 3–5 мкг/мг и зимой остается на уровне этих величин (рис. 40).

Сезонная изменчивость содержания хлорофилла в единице биомассы фитопланктона отмечена многими исследователями. Среди причин этого явления может быть изменение физиологического состояния планктонных водорослей в процессе нарастания их популяций (Елизарова, 1983) и условий минерального питания, в частности обеспеченности соединениями азота (Трифонова, Десортова, 1983). Влияние этих факторов на содержание хлорофилла в фитопланктоне, очевидно, имеет место и в озере, особенно может сказываться отрицательный эффект дефицита

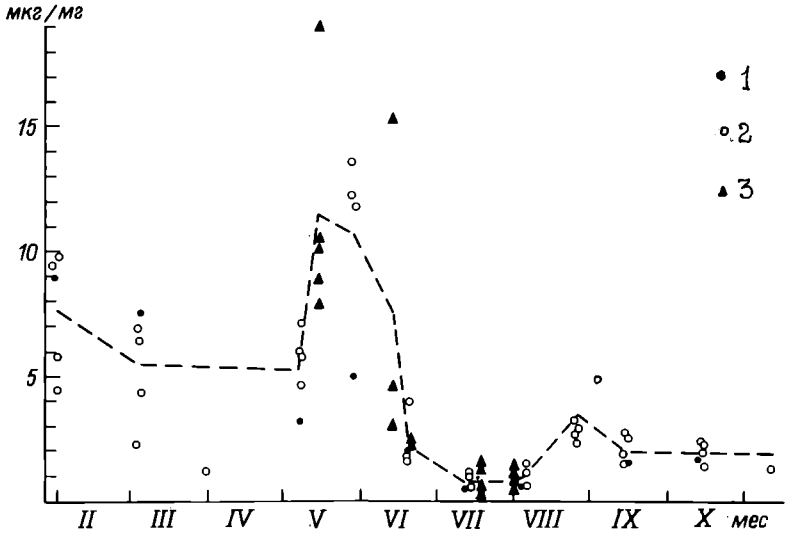


Рис. 40. Сезонные изменения содержания хлорофилла „*a*" в единице биомассы фитопланктона.

1 – 1983 г., 0 м–дно, профундальная зона, ст. 3; *2* – то же, для станций сублиторальной зоны; *3* – 1984 г., ст. 3, отдельные слои воды.

азота в летнее время. Кроме того, возможно, что типичные для озера весенние виды водорослей генетически богаче хлорофиллом, чем летние (табл. 24). На превышение содержания хлорофилла в весеннем фитопланктоне с преобладанием *Stephanodiscus hantzschii* и других мелких диатомовых и криптофитовых водорослей (5–11 мкг/мг) по сравнению с летним, в котором преобладает *Ceratium hirundinella* (1 мкг/мг), указывают и литературные источники (Елизарова, 1974; Tolstoy, 1979; Шкундина, Минибаев, 1983; Schellenberger et al., 1985).

С содержанием хлорофилла в озере тесно связана максимальная по вертикали интенсивность фотосинтеза фитопланктона. Эта характеристика показывает наибольший выход фотосинтеза на единицу объема воды в конкретных условиях водоема и позволяет судить о возможностях его водной массы в отношении образования первичного органического вещества.

Интенсивность максимального фотосинтеза, измеренного кислородным методом при суточном экспонировании проб в озере в слое оптимального освещения (Пырина, 1975а), в течение вегетационного сезона меняется от 0.2 до 3.1 мг O_2/(л•сут), наибольшие значения наблюдаются в периоды весеннего и летнего пиков фитопланктона (табл. 25). Относительно высокая интенсивность фотосинтеза наблюдается во время раннелетнего минимума фитопланктона, а также на спаде его летнего пика, когда общая биомасса водорослей сравнительно невелика. Осенью же (сентябрь и октябрь) интенсивность фотосинтеза составляет всего 0.2–1.0 мг O_2/(л•сут), несмотря на то что содержание хлорофилла

Таблица 24

Удельное содержание хлорофилла „*a*" в олигодоминантных сообществах водорослей

Время наблюдения	Станция	Глубина отбора проб, м	Общий фитопланктон, мг/л	Доминирующий вид (% от общей биомассы)		Хлорофилл, мкг/мг общей биомассы
6–7 V 83	3	0–дно	6.5	*Melosira islandica*	(71)	3.18
	4		6.8	Тот же	(88)	4.69
	5		2.8	„	(79)	7.04
	6		3.8	„	(82)	5.81
14 V 84	3	0–2	4.4	*Stephanodiscus* spp.	(75)	9.04
		5–10	5.0	Тот же	(70)	8.92
		15–20	3.6	„	(71)	10.52
12–14 VII 83	3	0–дно	12.3	*Ceratium hirundinella*	(91)	0.54
	2		16.7	Тот же	(91)	0.48
	4		12.8	„	(98)	1.21
	5		6.4	„	(98)	1.02
	6		15.6	„	(97)	0.57
31 VII 84	3	0–2	67.5	„	(99)	0.42
		2–6	30.9	„	(84)	0.79
		6–7	3.9	„	(74)	1.47
12–14 X 83	3	0–дно	3.9	*Stephanodiscus astraea*	(95)	1.74
	2		2.2	Тот же	(95)	2.39
	4		2.9	„	(97)	2.42
	5		2.4	„	(92)	1.40
	6		2.4	„	(96)	2.10

и биомасса фитопланктона довольно высокие. Это снижение обусловлено в основном слабым поступлением в озеро солнечной радиации, из-за недостатка которой фотосинтез ограничивается уже в поверхностном горизонте и не достигает максимально возможной для данной водной массы скорости. Глубокой осенью, как и ранней весной, скорость фотосинтеза лимитируется также низкой температурой воды.

Пространственные различия максимального фотосинтеза незначительны и связаны в основном с распределением по акватории фитопланктона и хлорофилла. В центре озера (ст. 3) иногда отмечается пониженная интенсивность фотосинтеза по сравнению с остальной акваторией (табл. 25). Однако эти отличия не закономерны, и в целом отдельные участки озера по уровню максимального фотосинтеза достоверно не различаются. Величины максимального фотосинтеза фитопланктона оз. Плещеево лежат в пределах таковых для умеренномезотрофных водоемов.

Ассимиляционное число или максимальная интенсивность фотосинтеза на единицу содержания хлорофилла „*a*" (мг), которое представляет одну из наиболее показательных характеристик продукционной способности фитопланктона, составляет от 50 до 480 мг O_2 на миллиграмм хлорофилла „*a*" в сутки, при наиболее частых значениях – до 300 мг O_2/(мг·сут).

Таблица 25

Интенсивность максимального фотосинтеза фитопланктона* глубоководной части озера, мг O_2/(л·сут)

Время наблюдения	Профундальная зона, ст. 3	Сублиторальная зона				Время наблюдения	Профундальная зона, ст. 3
		ст. 6	ст. 2	ст. 4	ст. 5		
1982 г.						1984 г.	
27–29 VIII	1.42 ± 0.26	1.86 ± 0.14	0.86 ± 0.05	1.54 ± 0.06	0.44 ± 0.06	13 VI	0.99 ± 0.07
1983 г.						25 VII	1.76 ± 0.10
6–7 V	1.58 ± 0.04	2.14 ± 0.06	1.95 ± 0.16	2.64 ± 0.12	2.12 ± 0.02	1985 г.	
27–29 V	1.14 ± 0.04	1.37 ± 0.05	0.43 ± 0.22	0.22 ± 0.24	0.93 ± 0.10	23 V	1.56 ± 0.20
18–19 VI	0.95 ± 0.02	1.18 ± 0.13	0.80 ± 0.03	1.23 ± 0.31	1.51 ± 0.01	25 V	2.25 ± 0.03
12–14 VII	1.15 ± 0.52	1.50 ± 0.13	3.14 ± 0.35	1.98 ± 0.26	1.79 ± 0.18	2 VII	1.02 ± 0.08
4–5 VIII	0.75 ± 0.40	1.37 ± 0.12	1.02 ± 0.10	1.00 ± 0.08	0.90 ± 0.09	22 VII	0.64 ± 0.06
24–26 VIII	1.58 ± 0.07	1.34 ± 0.07	1.67 ± 0.04	1.86 ± 0.04	1.68 ± 0.03	3 X	0.27 ± 0.06
14–15 IX	0.63 ± 0.08	0.48 ± 0.08	0.16 ± 0.00	0.75 ± 0.02	0.97 ± 0.09		
12–14 X	0.28 ± 0.01	0.39 ± 0.02	0.44 ± 0.08	0.31 ± 0.01	0.12 ± 0.03		

Примечание. Приведена общая погрешность определения фотосинтеза с учетом повторных измерений кислорода в светлых и темных склянках, найденная по методу оценки косвенных погрешностей (Зайдель, 1974).

*Фитопланктон отбирали из 0–2-метрового (1982–1983 гг.) и 0–5-метрового (1984–1985 гг.) слоев воды.

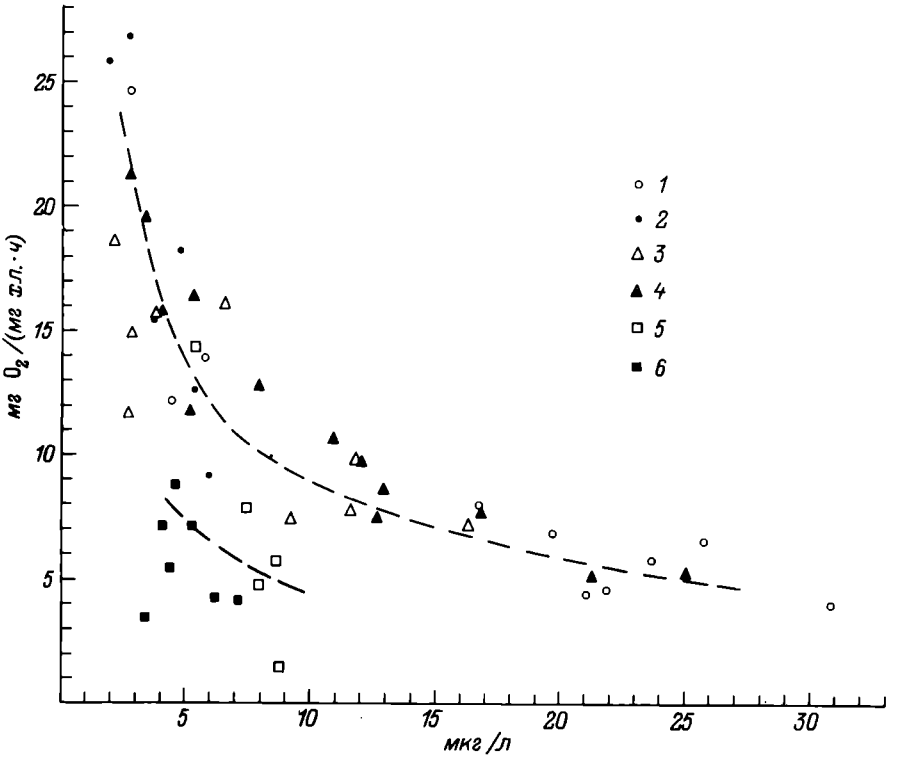


Рис. 41. Ассимиляционные числа фитопланктона при различных концентрациях хлорофилла „*a*".

1 – май; *2* – июнь; *3* – июль; *4* – август; *5* – сентябрь; *6* – октябрь. В 1982–1983 гг. для фитопланктона из слоя 0–2 м, 1984–1985 гг. – 0–5 м.

Величины суточного ассимиляционного числа значительно изменяются по сезонам. В начале безледного периода при массовой вегетации весенних диатомовых оно не более 100 мг O_2/(мг • сут). Затем наблюдается резкий подъем до максимальных значений – 200–400 мг O_2/(мг • сут), совпадающий с раннелетним минимумом фитопланктона из полидоминантных сообществ водорослей. Причем повышение ассимиляционной активности хлорофилла происходит несмотря на то, что значительная часть его превращается в феопигменты. В дальнейшем по мере нарастания биомассы летнего фитопланктона с превалированием *Ceratium hirundinella* ассимиляционное число снижается до 100–300 мг O_2/(мг • сут). Такие же величины сохраняются и в августе. Осенью они уменьшаются до 100 мг O_2/(мг • сут) и менее, что вызвано в основном сокращением светлого периода суток. Часовое ассимиляционное число, высчитанное с учетом долготы светового дня, изменяется от лета к осени, так же как и от весны к лету, в меньшей степени, чем суточное. По акватории озера закономерных различий в величинах ассимиляционного числа не прослеживается.

Сезонные и особенно пространственные различия ассимиляционного числа в значительной степени связаны с изменением количества фитопланктона (хлорофилла) в единице объема воды. С возрастанием концентраций хлорофилла ассимиляционное число снижается независимо от видовой принадлежности доминирующих водорослей, температурных и других условий (рис. 41). Обратная связь между ассимиляционной активностью хлорофилла и его содержанием в воде установлена в целом ряде исследований, в том числе выполненных в ближайших к озеру Иваньковском и Рыбинском водохранилищах (Сигарева, 1984). Однако в озере такая закономерность проявляется отчетливее, т. е. здесь сильнее, чем в других водоемах, выражено подавление фотосинтеза по мере возрастания плотности популяций водорослей и изменения химических свойств водной среды.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

Первичная продукция фитопланктона в озере до последнего времени характеризовалась единичными данными (Добрынин, 1983; Пырина и др., 1986).

Эксперименты, выполненные в озере кислородным методом по схеме in situ при суточной экспозиции (Пырина, 1975а), показали, что при благоприятном подводном световом режиме фотосинтез возможен до глубин 10–13 м. Обычно это наблюдается в середине лета при сочетании максимального поступления солнечной энергии и большой прозрачности воды. Весной зона фотосинтеза уменьшается до глубин 5–6 м из-за невысокой прозрачности воды, а осенью до 4–5 м вследствие недостаточной интенсивности приходящей солнечной радиации и повышенного отражения ее от поверхности озера (рис. 42).

Максимальный фотосинтез наблюдается на глубине, на которой энергия радиации составляет 1.5–3.0 МДж/(м^2•сут). В солнечные весенние и летние дни при равномерном распределении фитопланктона это бывает на глубине 1–2 м, в пасмурные дни и ранней осенью – у поверхности воды. В периоды с незначительным поступлением солнечной радиации, характерным для поздней осени, фотосинтез не достигает наибольших значений даже в поверхностном горизонте. В сублиторальной зоне максимум фотосинтеза не опускается ниже глубины 1 м, а в более прозрачных водах центральной части озера расположен глубже (рис. 42).

При неравномерном распределении водорослей особенно в период летней стратификации классический тип изменения фотосинтеза с глубиной искажается. Обычно это происходит во время массовой вегетации *Ceratium hirundinella*, который способен активно перемещаться по вертикали в поисках оптимальных условий освещения или питания и создавать скопления в тонких слоях воды (Heaney, Talling, 1980). Если водоросли собираются в зоне оптимального освещения, становится более резким прослеживаемый на этих глубинах основной пик вертикального профиля фотосинтеза. Интенсивность солнечной радиации

(1.6–1.7 МДж/(м^2 • сут)[1]) здесь соответствует световому оптимуму фотосинтеза *C. hirundinella* (140 мкЕ/(м^2 • с) в расчете на ФАР), установленному экспериментально (Harris et al., 1979). Если же водоросли опускаются к нижней границе эпилимниона, появляется еще один пик фотосинтеза, расположенный глубже основного (рис. 43). Последняя ситуация более характерна для второй половины лета, когда сильнее выражен дефицит азота в верхних слоях воды.

Интенсивность фотосинтеза на отдельных глубинах озера сравнительно невысокая и в максимуме по вертикали в большинстве случаев составляет 1.0–1.5 мг O_2/(л • сут) весной и летом и не более 1 мг O_2/(л • сут) осенью. Такие величины характерны для умеренно мезотрофных водоемов. Однако благодаря большой глубине фотосинтезирующей зоны интегральная продукция фотосинтеза под 1 м^2 в озере достигает значительных величин: от 3–5 г O_2/(м^2 • сут) весной до 13 г O_2/(м^2 • сут) летом в период максимума сезонного хода. Только поздней осенью из-за недостатка поступающей в озеро солнечной энергии и сокращения глубины зоны фотосинтеза его интегральная продукция на единицу водной поверхности не превышает 1 г O_2/(м^2 • сут) (табл. 26).

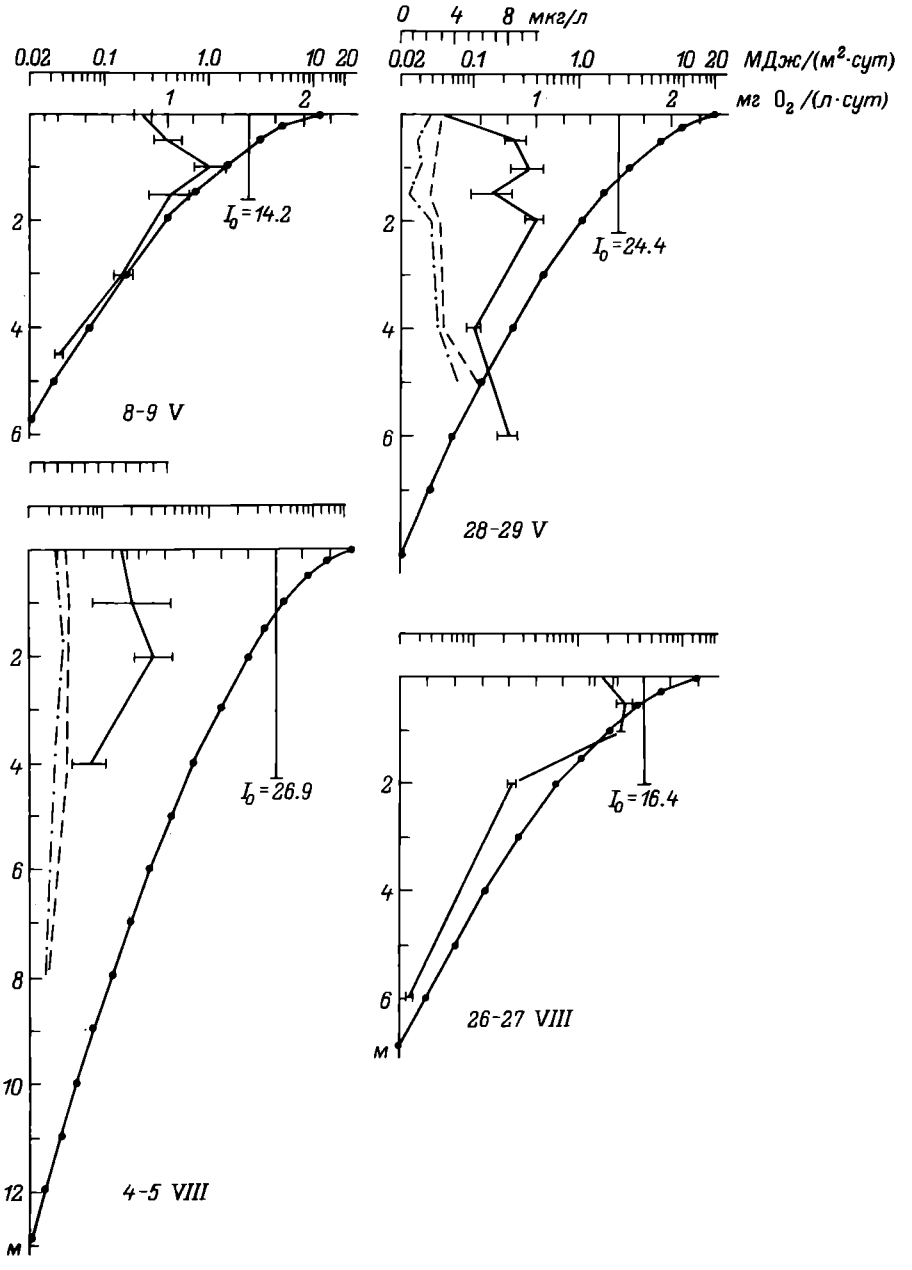
Наибольшие величины первичной продукции наблюдаются в профундальной зоне. В сублиторальной зоне они несколько ниже и разнообразнее, что связано главным образом с прозрачностью воды. Еще ниже первичная продукция фитопланктона литоральной зоны, в которой из-за небольших глубин фотосинтезирующий слой резко ограничен дном.

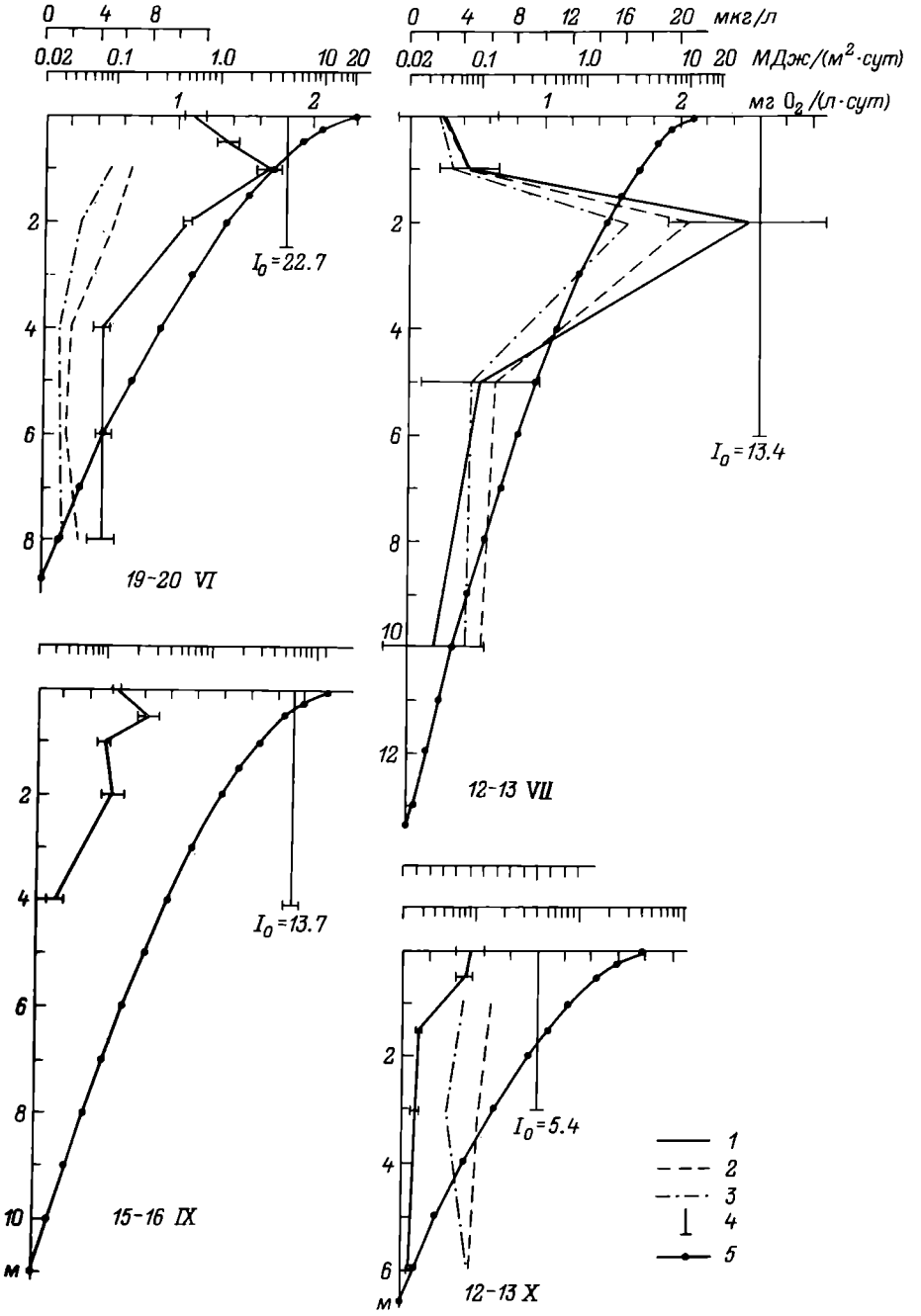
В среднем за безледный период первичная продукция фитопланктона в глубоководной зоне составляет 4–5 г O_2/(м^2 • сут), в литоральной – 1 г O_2/(м^2 • сут) (табл. 26). Это соответствует 200 т O_2/сут в расчете на всю акваторию глубоководной зоны (104 т – в профундальной зоне, 95.4 т – в сублиторальной) и 11.5 т – в литоральной. Как видно, в литоральной зоне по сравнению с глубоководной в процессе фотосинтеза фитопланктона продуцируется в 20 раз меньше кислорода и соответственно первичного органического вещества, хотя площади их различаются лишь в 5 раз.

Средняя для озера первичная продукция, рассчитанная с учетом вклада каждой зоны (на примере 1984 г.), равна 4.11 г O_2/м^2 за сутки безледного периода и 773 г O_2/м^2 за весь этот период или 25.9 тыс. т органического вещества смешанного состава (при коэффициенте перехода от кислорода равном 0.65 (Бульон, 1983)). Близкие среднегодовые величины первичной продукции фитопланктона получены для эвтрофного Иваньковского водохранилища – наиболее продуктивного водоема волжского каскада (Иваньковское водохранилище..., 1978), а также приводятся в литературе для других эвтрофных водоемов Мира (Westlake et al., 1980).

---

[1] 1.6–1.7 МДж/(м^2 • сут) эквивалентны 120–140 мкЕ/(м^2 • с) ФАР, если допустить, что до глубины 2 м, где расположен максимум фотосинтеза, доходит в основном фотосинтетически активная радиация и долгота дня в период наблюдений равна 16–17 ч.


0 4 8 мкг/л
0.02 0.1 1.0 10 20 МДж/(м²·сут)
1 2
мг O₂ /(л·сут)
I₀ = 14.2
8-9 V
I₀ = 24.4
28-29 V
I₀ = 26.9
4-5 VIII
I₀ = 16.4
26-27 VIII
м


0 4 8
0.02 0.1 1.0 10 20
1 2
I_0=22.7
19-20 VI
0 4 8 12 16 20 мкг/л
0.02 0.1 1.0 10 20 МДж/(м²·сут)
1 2
мг O_2/(л·сут)
I_0=13.4
12-13 VII
I_0=13.7
15-16 IX
I_0=5.4
12-13 X
м
1
2
3
4
5

Высокий уровень первичной продукции фитопланктона в озере подчеркивается эффективным использованием солнечной энергии в процессе ее образования. Энергия, заключенная в синтезированном фитопланктоном органическом веществе, составляет 0.2–0.9% от интегральной по спектру суммарной солнечной радиации, падающей на поверхность озера (табл. 27). Наибольшая эффективность утилизации (0.7–0.9%) наблюдается летом, когда особенно велики глубина фотосинтезирующей зоны и первичная продукция под 1 м^2. Достаточно эффективно утилизируется энергия радиации и осенью, чем подтверждается лимитирующее влияние светового фактора на фотосинтез фитопланктона этого периода. Величины утилизации солнечной энергии, полученные для озера, соответствуют наибольшим из известных для пресных водоемов (Talling et al., 1973).

Эффективность утилизации солнечной энергии в озере в значительной степени зависит от содержания хлорофилла. Зависимость между ними описывается кривой с максимумом 0.9% при концентрациях хлорофилла 9–10 мкг/л. После этого эффективность утилизации снижается до минимальных значений, которые лежат в области концентрации пигмента порядка 40 мкг/л, соответствующих весеннему пику фитопланктона (рис. 44).

Резкое снижение эффективности использования лучистой энергии солнца с возрастанием концентраций хлорофилла можно объяснить уменьшением удельной фотосинтетической активности густых популяций водорослей. Другой причиной может быть эффект самозатенения, проявляющийся в ограничении доступа световой энергии для фитопланктона нижних горизонтов за счет поглощения и рассеивания света клетками самих водорослей и сокращения фотосинтезирующей зоны в целом (Talling, 1960). В озере этот эффект более всего наблюдается в период массового развития весенних диатомей из рода *Stephanodiscus*, мелкие клетки которых (порядка 10 мкм в диаметре) способствуют, очевидно, интенсивному рассеиванию солнечных лучей.

Таким образом, первичная продукция в озере создается при благоприятном для подводного фотосинтеза сочетании сравнительно невысокого обилия фитопланктона и содержания хлорофилла с глубоким проникновением солнечного света, чем обусловливается большой ее выход на единицу площади водоема. В результате по уровню первичной продукции фитопланктона под 1 м^2 озеро попадает в разряд типично эвтрофных водоемов, хотя биомасса фитопланктона, содержание хлорофилла и интенсивность фотосинтеза на единицу объема водной массы в нем не выше, чем в умеренно мезотрофных водоемах.

Рис. 42. Интенсивность фотосинтеза в озере в зависимости от распределения по глубине хлорофилла и солнечной радиации (1983 г., ст. 3).

1 – фотосинтез; *2* – хлорофилл „*a*"; *3* – „чистый" хлорофилл „*a*"; *4* – прозрачность воды по диску Секки; *5* – энергия радиации на глубинах (вычисленная по формуле Ф. Э. Арэ и Д. Н. Толстякова (1969) при $z^{0.6}$). I_0 – энергия приходящей суммарной солнечной радиации (общий спектр).

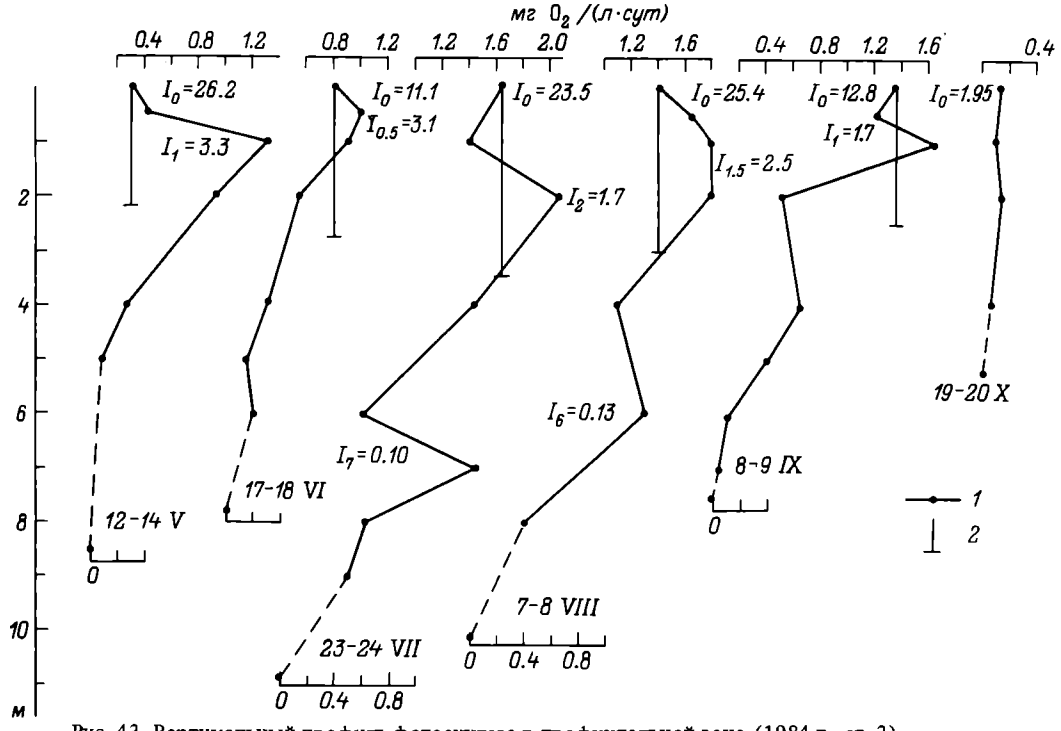


Рис. 43. Вертикальный профиль фотосинтеза в профундальной зоне (1984 г., ст. 3).

1 – фотосинтез; *2* – прозрачность воды по диску Секки. I_0 – энергия приходящей суммарной солнечной радиации (МДж/(м² •сут) общий спектр); $I_{0.5-7}$ – энергия радиации (МДж/(м² •сут)) на глубинах расположения пиков фотосинтеза (0.5–7 м), вычисленная так же, как и для рис. 42; *пунктирная линия* – фотосинтез до глубины его прекращения, найденной по проникновению 0.02 МДж/(м² •сут) энергии радиации.

Таблица 26

Первичная продукция фитопланктона, г O_2/(м^2 ·сут)

Участок озера	1983 г.								
	8 V	29 V	19 VI	12 VII	4 VIII	25 VIII	15 IX	12 X	13 IV–3 XII (безледный период)
Профундальная зона, ст. 3	3.68 ± 0.17*	5.27 ± 0.25	5.21 ± 0.17	8.62 ± 2.68	4.76 ± 0.77	7.15 ± 0.06	2.50 ± 0.33	0.96 ± 0.07	3.67 ± 0.27
	1984 г.								
		10–12 V	17–18 VI		23–24 VII	7 VIII	4–8 IX	19–20 X	1 V–4 XI (безледный период)
Тот же		3.33	3.15		11.94	10.85	4.51	0.48	4.95
Сублиторальная зона, ст. 2, 6		3.06	5.07		9.58	–	5.74	0.57	4.87
Литоральная зона, ст. I, III, IV		0.68	0.59		1.61	–	2.12	0.11	1.05

Примечание. Для 1983 г. приведена общая погрешность осреднения данных на разных этапах вычисления (Пырина, Сметанин, 1982).

* Между станциями 2 и 3.

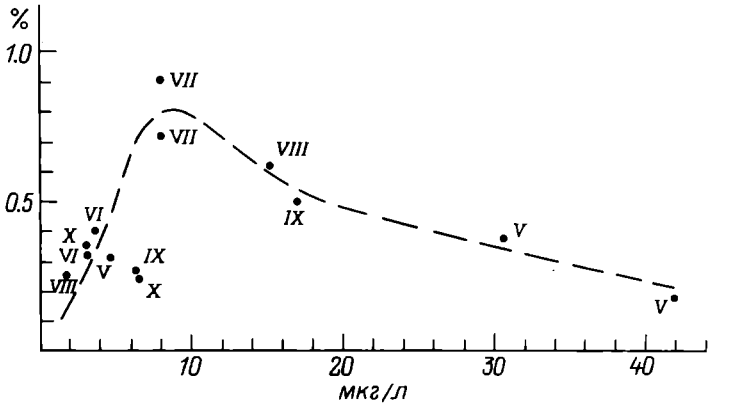


Рис. 44. Эффективность утилизации фитопланктоном суммарной солнечной радиации (% от энергии общего спектра) при различном содержании хлорофилла в зоне фотосинтеза.

Римские цифры – месяцы.

Свойственный озеру разрыв между продуцированием первичного органического вещества и имеющейся фотосинтезирующей биомассой может быть связан с интенсивным выеданием ее зоопланктоном, для которого характерна высокая численность растительноядных форм. Вместе с тем многочисленные организмы зоопланктона, по-видимому, поддерживают высокую прозрачность воды в озере путем фильтрации и участвуют в минерализации органических соединений, обеспечивая тем самым значительную глубину фотосинтезирующей зоны и достаточно интенсивный фотосинтез в летнее время.

Таблица 27

Эффективность утилизации фитопланктоном энергии общей солнечной радиации, приходящей на поверхность озера, %

Участок озера	1983 г.							
	8 V	29 V	19 VI	12 VII	4 VIII	25 VIII	15 IX	12 X
Профундальная зона, ст. 3	0.38	0.31	0.33	0.91	0.25	0.62	0.26	0.25
	1984 г.							
	10–12 V	17–18 VI	23–24 VII	7 VIII	4–8 IX	19–20 X		
Тот же	0.18	0.40	0.72	0.61	0.50	0.35		
Сублиторальная зона, ст. 2, 6	0.24	0.59	0.61	–	0.54	0.51		
Литоральная зона, ст. I, III, IV	0.06	0.05	0.14	–	0.22	0.09		

Рассмотренные результаты исследований разнообразных характеристик фитопланктона подтверждают высказанное ранее мнение об изменении уровня трофии озера в течение текущего столетия (Фортунатов, Московский, 1970). Если в начале века по количеству планктонных водорослей и структуре их ценозов озеро классифицировалось как олиготрофное, то в 30-е годы в нем появились черты мезотрофии, а в 60-е годы этот водоем стали относить к мезотрофным. В последние годы состав и обилие фитопланктона, содержание хлорофилла, интенсивность фотосинтеза на единицу объема водной массы озера держатся на уровне, характерном для умеренно мезотрофных вод. Однако интегральная продукция фотосинтеза под 1 м^2 достигла величин типично эвтрофных водоемов.

При такой интенсивности образования первичного органического вещества озеро может быстро перейти в эвтрофную стадию и по количеству фотосинтезирующего планктона в единице объема водной массы, характеризующегося накоплением остаточной биомассы и ухудшением качества воды.

Темп эвтрофирования ускорится, если тем или иным путем нарушится дефицит азота, который представляется единственным фактором, в настоящее время сдерживающим нарастание численности фитопланктона в озере.

ВЫСШАЯ ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Первые сведения о водной растительности озера относятся к концу прошлого века (Флеров, 1899, 1908), а более поздние к середине текущего (Ласточкин, 1927; Первухин, 1927; Московский, 1965). Систематические исследования ее начаты Институтом биологии внутренних вод АН СССР в 1979 г. и продолжены в 1982–1985 гг. Они связаны с изучением флористического состава высших водных растений, частоты их встречаемости, характера зарастания мелководий, а также с определением продуктивности основных ассоциаций и выявлением их роли в круговороте веществ в водоеме.

В зарастании озера участвуют 84 вида растений, из них 2 вида высших споровых, 1 вид водорослей. Наиболее полно представлены семейства *Cyperaceae* – 12 видов, *Poaceae* – 10, *Potamogetonaceae* – 6, *Polygonaceae* – 5 видов; *Lamiaceae, Asteraceae* и *Apiaceae* – по 4 вида, *Boraginaceae, Ranunculaceae, Onograceae* и *Lemnaceae* – по 3. Остальные 19 семейств включают по 1–2 вида. За истекшие десятилетия состав флоры изменился. На озере исчезла наяда гибкая (*Najas flexilis* (Willd.) Rostk.), отмеченная Т. Д. Колесниковой (1965). Появились новые, редкие для области виды: камыш Табернемонтана (*Scirpus tabernaemontanii* Gmel.), звездчатка толстолистная (*Stellaria crassifolia* Ehrh.), вероника ключевая (*Veronica anagallis-aquatica* L.), кипрей мелкоцветный (*Epilobium parviflorum* Schreb.), клубнекамыш скученный (*Bolboschoenus compactus* (Hoffm.) Drob.).

В эколого-фитоценотическом отношении в составе флоры выделяются три группы. Истинно водные растения, или гидатофиты, насчитывают

16 видов. В эту группу входят все виды семейств *Potamogetonaceae, Lemnaceae, Hydrocharitaceae, Ceratophyllaceae, Haloragaceae*. Эдификаторами и доминантами являются рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.) и уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum* L.).

Группа воздушно-водных растений, или гидрофитов, включает 33 вида. Она представлена семействами *Equisetaceae, Typhaceae, Cyperaceae*, некоторыми видами из сем. *Poaceae*. Ценозообразователями выступают 9 видов: камыш озерный (*Scirpus lacustris* L.), хвощ приречный (*Equisetum fluviatile* L.), манник большой (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.), тростник обыкновенный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), тростянка овсяничная (*Scolochloa festucaceae* (Willd.) Link.), рогоз узколистный (*Typha angustifolia* L.), стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia* L.), сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.), ситняг болотный (*Eleocharis palustris* (L.) R. Br.). В сложении воздушно-водной растительности принимает участие и формация рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.), однако больших площадей она не занимает, хотя встречается довольно часто.

Группа растений влажных местообитаний, или гигрофитов, насчитывает 34 вида. Чаще всего встречаются чистец болотный (*Stachys palustris* L.), сабельник болотный (*Comarum palustre* L.), кипрей болотный (*Epilobium palustre* L.), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.), зюзник европейский (*Lycopus europaeus* L.), подмаренник болотный (*Galium palustre* L.), череда трехраздельная (*Bidens tripartita* L.) и др. Ценозообразователями являются осока острая (*Carex acuta* L.) и двукисточник тростниковидный (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch.).

В настоящее время площадь зарослей составляет 6% от акватории озера и $^1/_4$ его литоральной зоны. Примерно та же степень зарастания (5% акватории) наблюдалась в 1965 г. (Полякова, 1968). Общий характер растительности за исследованный период остался прежним, хотя и наблюдались некоторые изменения. Произошло увеличение площади воздушно-водной и уменьшение погруженной растительности. Так, в 1979 г. *Potamogeton perfoliatus* опоясывал все озеро сплошным кольцом, тогда как в 1984 г. он встречался прерывистыми и разреженными пятнами. Хара в 1979 г. отсутствовала, а в 1984 г. занимала обширные площади. Некоторые неведущие виды появлялись и исчезали, либо же сужали или расширяли область своего распространения.

Наиболее интенсивно зарастают водной и воздушно-водной растительностью западная и северо-западная части озера, где по краю заболоченного берега неширокой полосой отмечены группировки осоки острой, манника большого с вкраплениями отдельных куртин рогоза широколистного. Этот узкий бордюр граничит со сплошной зоной тростника обыкновенного с многокоренником обыкновенным (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid). С нарастанием глубины располагаются ассоциации тростянки овсяничной и хвоща приречного. Завершается профиль рдестом пронзеннолистным. Кроме того, на этом участке литорали отмечены большие куртины ситняга болотного и сусака зонтичного, которые чередуются с сообществами растений с плавающими на

поверхности воды листьями – кубышкой желтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith.) и гречишкой земноводной (*Polygonum amphibium* L.).

Северный берег озера зарос слабо. Водная растительность представлена только погруженным ярусом – рдестом пронзеннолистным.

На восточном берегу наряду с погруженным ярусом, состоящим из рдеста пронзеннолистного и урути колосистой, ближе к суше появляются воздушно-водные сообщества. Ассоциации манника большого сменяются хвощом приречным и тростянкой овсяничной.

Зарастание юго-восточного берега происходит иным путем. Сразу от берега заливной луг переходит в манниковую и хвощово-осоковую сплавины. Края сплавин окаймляют группировки двукисточника тростниковидного, манника большого, рогоза узколистного. Сплавины переходят в разреженные заросли тростянки овсяничной, камыша озерного и ежеголовника прямого (*Sparganium erectum* L.). Профиль заканчивается погруженной растительностью, представленной рдестом пронзеннолистным, урутью колосистой и харой. Отсюда начинаются и продолжаются на юг сплошные заросли харовых водорослей.

Для южного берега, примыкающего к г. Переславль-Залесскому, характерны обширные заросли стрелолиста обыкновенного. Со стороны суши они граничат с узкой полосой манника большого и камыша озерного, а со стороны воды – с группировками рдеста пронзеннолистного, элодеи канадской (*Elodea canadensis* Mich.), роголистника темнозеленого (*Ceratophyllum demersum* L.). Заросли хары простираются на глубинах 30–40 см.

Сравнение полученных данных с результатами более ранних исследований свидетельствует о стабильности растительности озера. Наличие характерного для водоема сплошного пояса *Potamogeton perfoliatus* отмечалось Д. А. Ласточкиным (1927) и М. Первухиным (1927). С конца прошлого века (Флеров, 1899) в северо-западной части озера существуют обширные заросли *Scirpus lacustris*. Уже в тридцатых годах в северо-западной части озера наблюдались мощные заросли камыша и тростника, часто превышающие рост человека (Первухин, 1927). Таким образом, упомянутая часть озера давно характеризуется как наиболее заросшая, что подтверждается наблюдениями последних лет. В тот же период прослеживалось зарастание устья р. Трубеж стрелолистом. По данным Первухина (1927), в этом районе повсеместно встречались хара и заникелия болотная (*Zanichelia palustris* L.), которые в последнее время отмечались лишь в отдельные годы и не на всех участках прибрежной зоны.

Растительность озера образует 13 формаций и 31 ассоциацию и подразделяется на три типа:

Болотная	Формация осоки острой, двукисточника тростниковидного
Воздушно-водная	Формация хвоща приречного, камыша озерного, рогоза узколистного, тростника обыкновенного, манника большого, тростянки овсяничной, стрелолиста обыкновенного, ситняга болотного, сусака зонтичного
Погруженная	Формация рдеста пронзеннолистного, урути колосистой

Формация осоки острой. Сообщества осоки острой встречаются в прибрежной полосе водоема, образуя пояс осочника шириной от 5 до 10 м. Глубина стояния вод 10–20 см. Грунты илистые или илисто-песчаные. Общее проективное покрытие в среднем 90%. Травостой одноярусный высотой 80–100 см. Обилие доминанта составляет cop 1–2. В состав травостоя входят манник большой с обилием cop 1, тростник обыкновенный, двукисточник тростниковидный, чистец болотный, череда трехраздельная, хвощ приречный, подмаренник болотный и другие преимущественно болотные виды с обилием каждого sol–sp. На глубине 20 см в сообществе осоки острой появляются ряска малая, водокрас обыкновенный, с обилием sol. Всего в составе формации зарегистрировано 19 видов.

Формация двукисточника тростниковидного. Сообщества встречаются довольно редко и занимают небольшую площадь. Приурочены к более высоким уровням, на илистых грунтах, на глубине до 60 см. Проективное покрытие 80–90%. Травостой двухъярусный. Первый ярус образован доминантой высотой 120–140 см и обилием cop 2–3. Второй ярус состоит из манника большого, хвоща приречного, ежеголовника прямого с обилием каждого sol. Формация состоит из 7 видов.

Формация хвоща приречного. Хвощ распространен в прибрежной зоне на глубине от 50 см до 130 см. Грунты песчаные или песчано-илистые. Травостой одноярусный высотой 120–130 см и общим проективным покрытием 20–60%. Основу его образует хвощ приречный с обилием cop 1–2. В травостой входят кубышка желтая, ряска малая, тростянка овсяничная и другие растения с обилием каждого вида sol–sp. В сложении травостоя участвуют 12 видов, но чаще всего встречаются ассоциации почти чистого хвоща.

Формация камыша озерного. Сообщества образуют куртинный и кольцевидный типы зарослей. Преобладающие глубины от 70 до 110 см. Грунты песчаные, реже илистые. Травостой чаще одноярусный высотой 120–150 см. Общее проективное покрытие колеблется от 10–20 до 50–60%. Обилие составляет cop 1–2. В травостой входят кубышка желтая, ряска малая, тростянка овсяничная и др., всего 7 видов с обилием каждого вида sol.

Формация рогоза узколистного. Рогоз узколистный образует поясково-куртинный и куртинный тип зарослей. Приурочен к глубинам 40–50 см. Грунт песчаный. Высота растений достигает 200 см. Общее проективное покрытие 40–60%. Обилие доминанта cop 1–2. Из других видов отмечено 12 с обилием sol–sp. Это – хвощ приречный, тростянка овсяничная, стрелолист, рдест пронзеннолистный и др. Чаще она состоит из ассоциаций почти чистого рогоза.

Формация тростника обыкновенного. Тростник образует куртинный и поясково-куртинный тип зарослей. Сообщества приурочены к глубинам от 60 до 100 см. Грунты песчаные, иногда твердоилистые. Высота растений достигает 120–215 см. Общее проективное покрытие колеблется от 20 до 100%. Обилие доминанта cop 1–2. В травостой входят хвощ приречный, стрелолист, тростянка овсяничная, элодея канадская

и др., всего 11 видов с обилием каждого сор 1–sol–sp. Формация представлена ассоциациями чистого тростника.

Формация манника большого. Сообщества образуют прибрежно-поясковый тип зарослей или растут пятнами среди группировок рогоза широколистного, двукисточника тростниковидного. В сторону берега они обычно граничат с осочником. Приурочены к глубине 45–70 см. Грунты илистые или песчано-илистые. Травостой одноярусный высотой 115–150 см, иногда до 210 см. Общее проективное покрытие 90–100%. Обилие доминанта сор 1–2. Из других видов с обилием sol–sp встречается осока острая, рогоз широколистный, хвощ приречный, канареечник тростниковидный, череда трехраздельная, частуха подорожниковая и др. Всего отмечено 20 видов.

Формация тростянки овсяничной. Тростянка овсяничная занимает на озере обширные площади. Тип зарослей поясково-куртинный или куртинный. Приурочены к глубинам от 30–40 до 95 см. Грунты в основном песчаные, иногда твердоилистые. Высота растений достигает 120–180 см. Общее проективное покрытие от 30 до 80%. Обилие доминанта сор 1–2. В травостой входят хвощ приречный, стрелолист, кубышка желтая, ряска малая и др. с обилием каждого sol–sp–un. Всего отмечено 13 видов.

Формация стрелолиста обыкновенного. Стрелолист обыкновенный не имеет существенного значения в сложении растительности озера. Встречается редко на глубине 40–80 см. Грунт песчаный. Обилие доминанта сор 2, реже сор 1. Из других видов встречаются рдест пронзеннолистный, элодея канадская, роголистник темнозеленый и др. с обилием каждого sol–sp. Всего отмечено 6 видов.

Формация ситняга болотного. Ситняг образует куртинный тип зарослей. Сообщества приурочены к глубинам 70–80 см. Грунт песчаный. Травостой одноярусный высотой 90–100 см, обилие сор 1. Проективное покрытие 10–20%. Формация представлена почти чистыми ассоциациями ситняга.

Формация сусака зонтичного. Сусак обычно образует куртинный тип зарослей. Сообщества приурочены к глубинам от 50 до 100 см. Грунт песчаный. Травостой одноярусный высотой 100–120 см. Обилие сусака сор 2. Общее проективное покрытие 40–50%. Формация представлена ассоциациями почти чистого сусака.

Формация рдеста пронзеннолистного. Сообщества этого вида образуют куртины площадью до нескольких десятков квадратных метров на глубинах 80–100 см, иногда до 150 см. Грунт песчаный. Общее проективное покрытие 20–30%. Обилие доминанта сор 1–2. Из других видов с обилием каждого sol встречается стрелолист, роголистник темнозеленый, элодея канадская, сусак и др. Всего отмечено 5 видов.

Формация урути колосистой. Уруть встречается не часто, но образует обширные площади до нескольких сотен квадратных метров. Преобладающие глубины 100–150 см. Общее проективное покрытие 50–60%, иногда до 80 %. Обилие сор 2–3. Формация сложена чистыми ассоциациями урути.

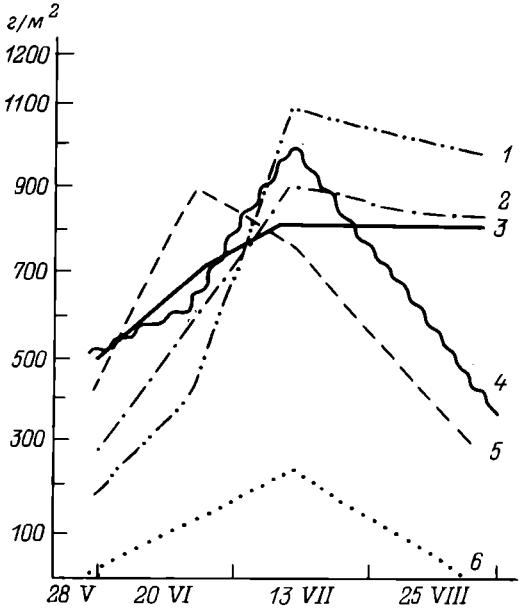


Рис. 45. Изменение фитомассы за вегетационный период 1983 г.

1 – Scolochloa festucacea; 2 – Phragmites australis; 3 – Carex acuta; 4 – Typha angustifolia; 5 – Equisetum fluviatile; 6 – Potamogeton perfoliatus.

Для подсчета годовой продукции макрофитов с помощью аэрофотосъемки были определены площади основных группировок. Отбор проб и расчет фитомассы осуществляли по общепринятой методике (Программа..., 1966; Довбня, 1972, 1979а). При подсчете продукции коэффициентом 1.2 вводилась поправка на опад (Распопов, 1973).

На примере вегетационного сезона 1983 г. рассмотрена динамика фитомассы (рис. 45). У всех изучаемых сообществ наибольшая фитомасса приходится на июль, за исключением *Equisetum fluviatile*, у которого максимум зарегистрирован в июне. У *Carex acuta* незначительное накопление фитомассы продолжалось до конца августа.

Продукционные характеристики растительности озера представлены в табл. 28. Наибольшую фитомассу на единицу площади в водоеме, как и в ряде других, например в Иваньковском и Угличском (Довбня, 1979б), образуют заросли рогоза узколистного. С учетом же площадей зарастания наибольший вклад в продукцию органического вещества дает *Equisetum fluviatile*.. В целом воздушно-водная растительность озера, занимая в 2 раза меньшую площадь, чем погруженная, создает в 3 раза большую продукцию, чем последняя. Вклад растений с плавающими листьями незначителен.

Как показали исследования ряда авторов (Wetzel, 1975), высшие водные растения до 10% общей продукции выделяют прижизненно в форме растворенного органического вещества. С учетом этих данных

Таблица 28

Фитомасса и продукция фитоценозов макрофитов

Фитоценоз	Площадь, км²	Фитомасса, кг/м²			Продукция, т			
		воздушно-сухая	абсолютно сухая	органическое вещество	воздушно-сухая	абсолютно сухая	органическое вещество	углерод
Воздушно-водный								
Scirpus lacustris	0.249	0.839	0.634	0.594	208.8	157.8	148.0	74.0
Equisetum fluviatile	0.233	0.998	0.890	0.574	232.6	208.3	133.7	66.8
Glyceria maxima	0.193	0.971	0.881	0.828	187.2	170.0	159.8	79.9
Phragmites australis	0.087	1.172	1.061	0.970	102.0	88.0	84.4	42.2
Scolochloa festucacea	0.087	0.848	0.760	0.694	73.8	66.0	60.4	30.2
Typha angustifolia	0.053	1.543	1.100	1.031	81.8	58.3	54.6	27.3
Sagittaria sagittifolia	0.033	0.445	0.311	0.246	14.6	10.2	8.2	4.1
Carex acuta	0.029	0.893	0.823	0.774	25.9	23.9	22.4	11.2
Typha latifolia	0.017	0.853	0.804	0.754	14.4	13.7	12.8	6.4
Butomus umbellatus	0.005	0.120	0.100	0.083	0.6	0.5	0.4	0.2
Погруженные								
Potamogeton perfoliatus	1.534	0.197	0.177	0.143	301.9	272.4	219.0	109.5
Myriophyllum spicatum	0.087	0.244	0.238	0.174	21.2	20.6	15.1	7.6
Ranunculus circinatus	0.012	0.284	0.227	0.167	3.4	2.8	2.0	1.0
Хара	0.470	0.055	0.052	0.038	2.6	2.4	1.8	0.9
С плавающими листьями								
Polygonum amphibium	0.006	0.209	0.194	0.176	0.1	0.1	0.1	0.05
Всего	3.095				1270.9	1094.8	922.7	461.4

Таблица 29

Содержание азота и фосфора в прибрежно-водных и водных растениях (т)

Вид растения	N	P
Воздушно-водные		
Scirpus lacustris	3.2	0.5
Equisetum fluviatile	2.9	0.6
Glyceria maxima	5.1	0.5
Phragmites australis	2.0	0.2
Scolochloa festucacea	1.6	0.2
Typha angustifolia	0.9	0.2
Sagittaria sagittifolia	0.29	0.02
Carex acuta	0.53	0.07
Typha latifolia	0.22	0.05
Butomus umbellatus	0.01	0.002
	16.8	2.3
Погруженные		
Potamogeton perfoliatus	7.6	1.3
Myriophyllum spicatum	0.33	0.04
Ranunculus circinatus	0.05	0.006
Хара	0.05	0.006
	8.0	1.4
Всего	24.8	3.7

макрофиты в озере создают 1025 т органического вещества в год. Средняя первичная продукция фитопланктона составляет 28 804 т органического вещества (Пырина и др., 1986). Таким образом, высшие водные растения создают 3.5% от общей первичной продукции. Чтобы определить вклад макрофитов в баланс биогенных элементов озера, рассчитано их содержание в основных представителях воздушно-водной и погруженной растительности (табл. 29). Водная растительность ежегодно при отмирании отдает в воду озера 24.8 т N и 3.7 т P. Таким образом, высшая водная растительность является существенным компонентом экосистемы озера, активно участвующим в важных процессах круговорота биогенных элементов в этом водоеме.

МИКРОФЛОРА

Микробиологическая характеристика озера до последнего времени отсутствовала. Регулярные микробиологические исследования были начаты на нем в 1982 г. и развернуты по полной программе в 1984–1985 гг. Основное внимание в этих исследованиях было уделено функциональной характеристике бактериопланктона и бактериобентоса и в особенности процессам трансформации органического вещества.

Схемой микробиологических исследований водной толщи предусматривалось обследование наиболее характерных участков водоема, изучение

Таблица 30

Общее количество бактерий в поверхностных слоях воды (млн. кл./мл)

Зона	1983 г.							
	5 V	6 V	1 VI	20 VI	10 VII	15 VIII	14 IX	12 X
Литоральная (р. Векса)	1.15	3.23	3.21	2.60	2.42	2.65	2.35	2.25
(р. Трубеж)	3.61	4.35	3.01	3.18	2.92	3.11	4.02	2.87
Профундальная (15 м)	–	2.28	2.97	1.94	2.86	2.12	2.24	2.30
(22 м)	1.23	2.42	2.03	1.92	1.59	1.62	1.88	1.65

	1984 г.						1985 г.		
	9 III	12 V	17 VI	23 VII	8 IX	19 X	5 III	20 V	20 VII
Профундальная (22 м)	0.90	3.93	2.21	1.45	0.95	1.58	0.55	2.42	–
Сублиторальная (5–10 м)	1.05	3.90	2.05	1.94	1.40	1.42	0.51	4.00	–
Литоральная (1 м)	–	4.98	2.50	2.84	1.40	4.82	1.05	4.25	2.40

вертикального распределения бактериопланктона и его активности в зависимости от особенностей структуры водной толщи, определение сезонной динамики численности микрофлоры и интенсивности микробиологических процессов.

Общее количество бактерий в воде озера варьирует в зависимости от участка, горизонта отбора проб, а также от сезона года в широких пределах (0.5–5.1 млн. кл./мл) и в минимуме соответствует уровню олиготрофных, а в максимуме – высокотрофных водоемов (Кузнецов, 1970).

В распределении бактерий по акватории озера отмечается характерная зональность. Наибольшая плотность микрофлоры независимо от сезона года отмечается в мелководной литоральной зоне, в особенности на участке впадения р. Трубеж (табл. 30). Общая численность бактерий в поверхностном слое воды пелагической зоны ниже на 0.3–3.2 млн.кл./мл, причем различия между сублиторальными и профундальными участками обычно невелики. Выявленная особенность обусловлена рядом факторов: смыв терригенной микрофлоры, особенно в паводок, поступление биогенных веществ со склоновым стоком, взмучивание осадков прибойным волнением, поступление бытовых загрязнений.

Водные массы литоральной зоны в пределах отдельных сезонов в результате постоянного перемешивания достаточно однородны по своим характеристикам. Структура же бактериоценоза пелагиальной зоны зависит в первую очередь от температурного и кислородного режимов, которые в озере являются типичными для продуктивных димиктических водоемов. В период осенней и весенней циркуляций

Таблица 31

Вертикальное распределение бактериопланктона в 1984–1985 гг. (млн. кл./мл)

Горизонт, м	1984 г.						1985 г.
	12 V	17 VI		23 VII	8 IX	19 X	5 III
		Ст. 2	Ст. 3				
0	3.93	2.05	2.50	1.45	0.95	1.58	0.55
2	–	2.96	2.56	–	–	–	–
5	–	2.12	2.44	1.55	–	1.02	0.79
6	–	2.40	–	–	–	–	–
9	–	–	–	3.62	–	–	0.61
10	3.08	2.00	–	1.55	1.02	1.21	–
13	–	–	1.53	3.42	–	–	0.88
14	–	–	–	–	–	–	1.19
15	–	–	2.80	–	3.20	0.92	0.70
16	–	–	–	3.75	0.92	–	0.89
17	–	–	2.73	2.02	–	–	1.34
20	3.35	–	2.20	3.44	1.06	1.40	0.69

бактериопланктон равномерно распределен по всей водной толще. В остальные же сезоны картина гораздо сложнее. В летние месяцы максимум общего количества бактерий обычно приурочен к нижней зоне эпилимниона, т. е. над термоклином, где плотность бактериопланктона по сравнению с поверхностью возрастает в несколько раз и достигает 3–4 млн. кл./мл. Иногда появляются менее выраженные пики либо в поверхностных слоях, либо в микроаэрофильном металимнионе. В период зимней стагнации основная часть бактерий концентрируется в самых глубоких слоях воды, в 2–3 м ото дна (рис. 46; табл. 31).

Максимальная численность сапрофитных бактерий, к которым относится сборная группа аэробных микроорганизмов, потребляющих легкоусвояемые соединения белковой природы, постоянно приурочена к участку, куда поступают загрязненные воды р. Трубеж. По мере удаления от устья реки развитие сапрофитной микрофлоры снижается в 5–6 раз (в пробах из поверхностного слоя воды пелагиальной зоны вырастает не более 100–300 колоний в 1 мл). В период летней и зимней стагнаций распределение сапрофитных бактерий в водной толще озера идет неравномерно. Максимумы их численности приходятся обычно на слой температурного скачка (рис. 46).

В сезонной динамике численности бактериопланктона озера отмечаются как общеводоемные закономерности, так и некоторые особенности на отдельных участках. В целом максимум общего количества бактерий приходится на начало мая, когда в водоем поступает терригенная микрофлора; минимум регистрируется в подледный период (рис. 47; табл. 30).

Изменения численности бактерий в озере еще не определяют их состояния и роли в водоеме как звена экосистемы. На эти вопросы можно ответить лишь с привлечением функциональных показателей.

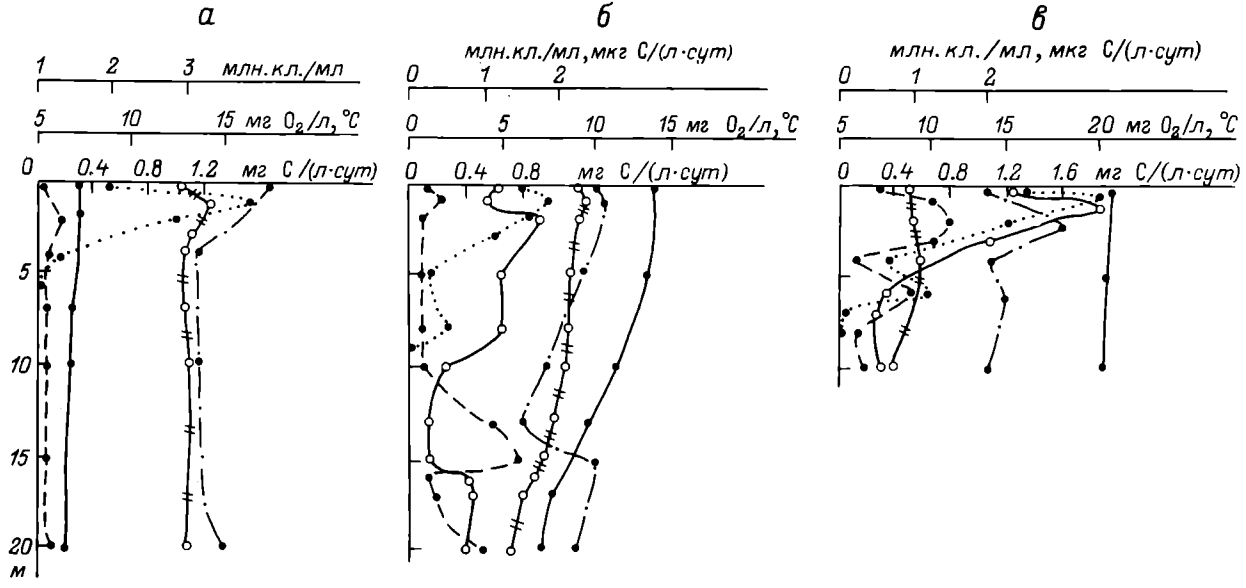


Рис. 46. Вертикальное распределение микробиологических и некоторых физико-химических показателей в водной толще озера в различные сезоны 1984–1985 гг.

1984 г.: *а* – 12 мая, ст. 3; *б* – 17 июня, ст. 3; *в* – 17 июня, ст. 2; *г* – 23 июля, ст. 3; *д* – 6 сентября, ст. 3; *е* – 19 октября, ст. 3. 1985 г.: *ж* – 5 марта, ст. 3. *1* – первичная продукция органического вещества; *2* – деструкция; *3* – общее количество бактерий; *4* – темновая ассимиляция CO_2; *5* – температура; *6* – концентрация растворенного кислорода; *7* – то же метана; *8* – то же нитратов; *9* – то же солей аммония; *10* – численность гетеротрофных бактерий, растущих на РПА : 10.

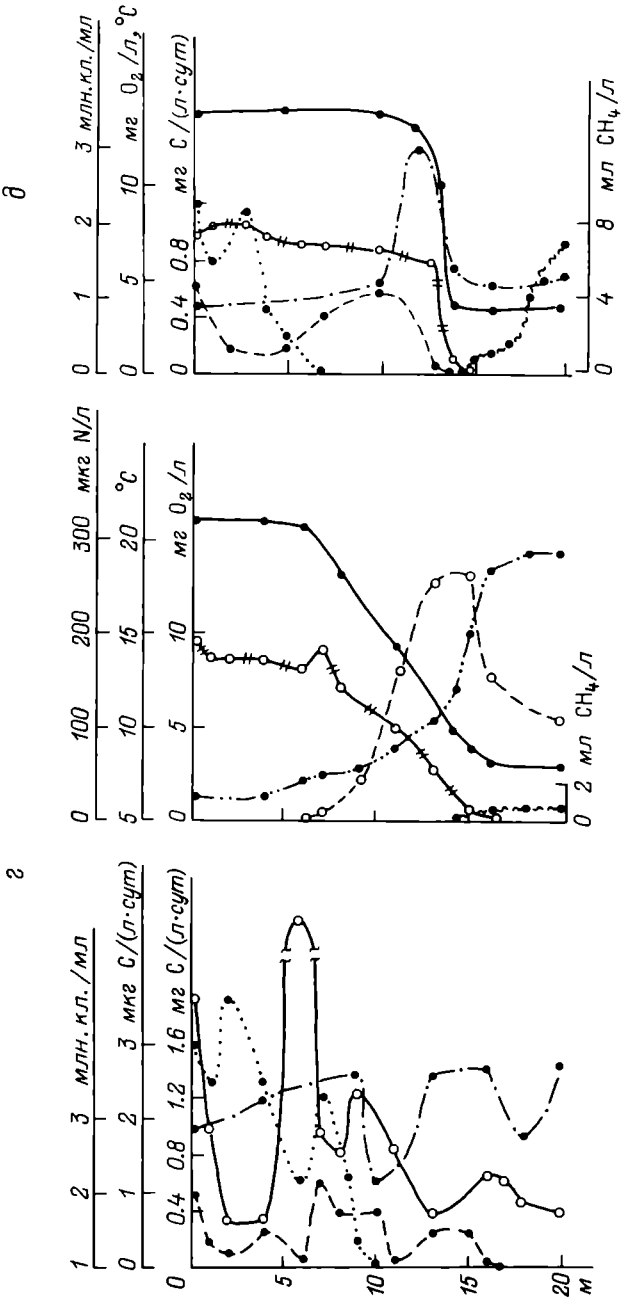


Рис. 46 (*продолжение*).

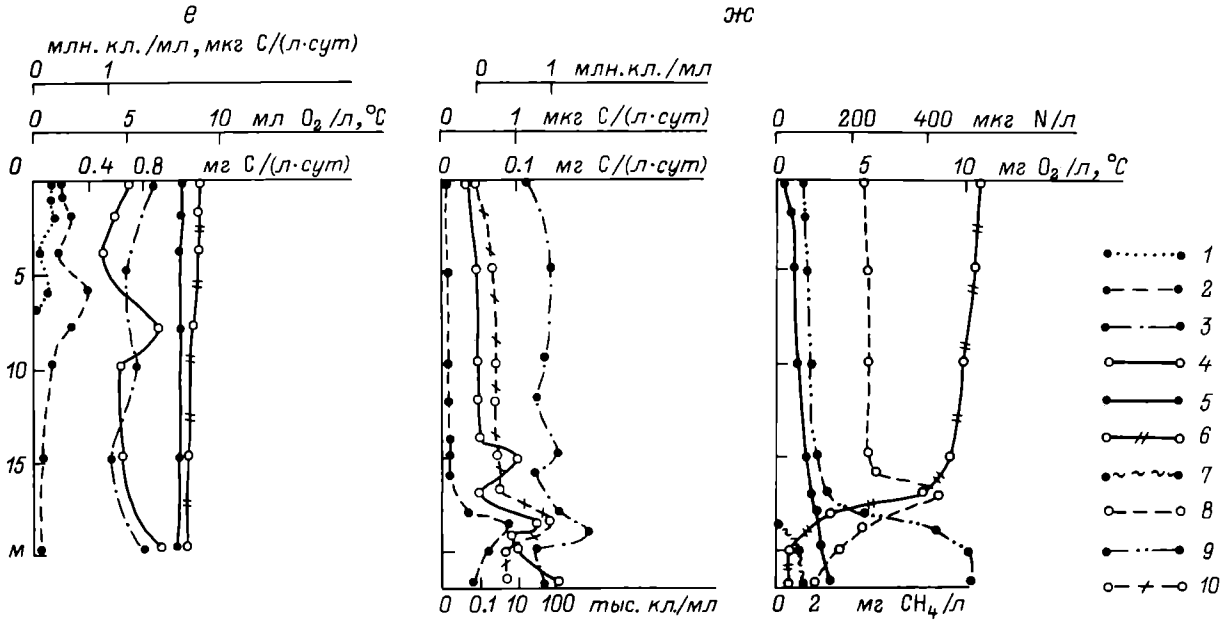


Рис. 46 (*продолжение*).

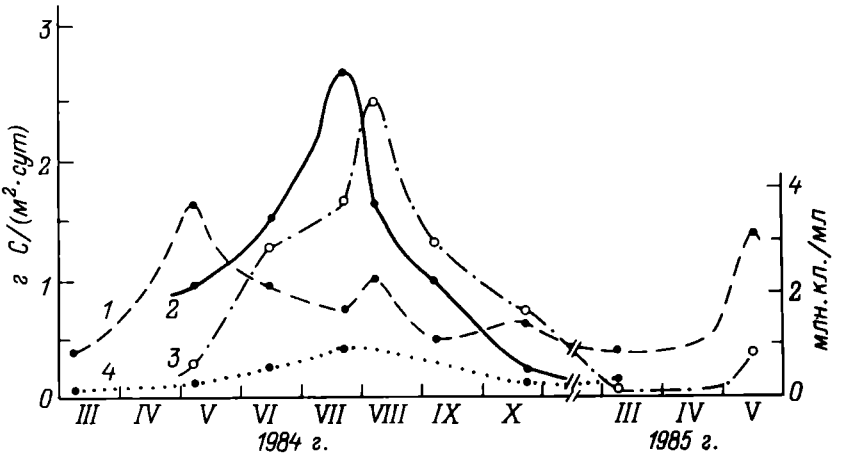


Рис. 47. Сезонная динамика процессов образования и трансформации органического вещества в воде озера в среднем на всю площадь.

1 – общее количество бактерий; *2* – первичная продукция за счет фотосинтеза фитопланктона; *3* – деструкция органического вещества; *4* – продукция биомассы бактерий.

Для оценки активности микрофлоры водной толщи важно знать интенсивность ее размножения, причем не отдельных видов микроорганизмов, а всего совокупного бактериопланктона. Время удвоения общего количества бактерий в воде озера колеблется в зависимости от сезона года и участка. В летний период оно составляет от 9–12 ч в прогретой литоральной зоне до 15–30 ч в пелагиальной,в зимний – увеличивается до 300 ч и более. Значительные колебания времени удвоения бактерий отмечаются также по глубине. Так, в июле 1981 г., при максимальном прогреве эпилимниона, оно у поверхности было в 2–4 раза меньше, чем в холодных водах гиполимниона, где составляло 60–80 ч (Добрынин, 1983).

Одним из интегральных показателей жизнедеятельности микрофлоры служит интенсивность поглощения ею растворенного кислорода, так как известно, что расход кислорода в воде водоемов происходит в основном за счет дыхания бактериопланктона (Кузнецов, 1952; Константинов, 1977). В отдельных зонах он может тратиться на окисление ряда неорганических соединений, как например аммиака при нитрификации, однако для водоема в целом интенсивность поглощения кислорода отражает напряженность аэробных процессов деструкции органических веществ.

Аэробная деструкция в воде озера бо́льшую часть года протекает во всей толще. Только при образовании бескислородной зоны в гиполимнионе во время полной летней стагнации, с июля до середины сентября, аэробные процессы в придонном слое воды приостанавливаются. Мощность этого слоя достигает к концу августа–началу сентября (в центре) 5–8 м. В период зимней стагнации в нижних слоях воды

Таблица 32

Деструкция органического вещества в воде профундальной зоны (мг O_2/(л·сут))

Горизонт, м	1983 г.							
	8 V	28 V	19 VI	12 VII	4 VIII	25 VIII	15 IX	12 X
0	0.45	0.28	0.51	1.34	0.86	0.35	0.17	0.15
0.5	0.14	0.42	0.35	–	–	0.32	0.32	0.18
1	0.40	0.48	0.15	1.04	0.72	0.47	0	–
1.5	0.11	0.27	–	–	–	–	–	0.01
2.0	–	0.35	0.39	1.30	0.80	0.49	0.37	–
3	0.43	–	–	–	–	–	–	0.05
4	–	0.22	0.09	–	0.83	–	0.16	–
5	0.20	–	–	1.19	–	–	–	–
6	–	0.52	0.02	–	–	0.42	0.39	0.05
8	–	–	0.32	–	0.44	–	–	0.02
10	–	0.26	0.30	0.20	–	–	–	–
12	0.30	–	–	–	–	0.42	0.39	–
14	–	–	–	–	0.16	0	–	–
15	–	0.17	0.24	0.16	–	–	0	0.10
17	–	–	–	0	0	–	–	–
19	0.20	–	0.26	–	–	–	–	–
20	0.20	0.16	0.26	–	–	–	–	0.10

Горизонт, м	1984 г.						1985 г.		
	11 V	17 VI	20 VII	5 VIII	6 IX	19 X	5 III	20 V	20 VII
0	0.06	0.16	0.53	1.65	0.61	0.16	0.005	0.15	1.02
0.5	0.06	0.19	–	1.52	–	–	–	0.26	–
1	0.07	0.27	0.14	1.40	0.23	0.16	–	0.13	1.96
2	0.12	0.15	0.04	0.87	0.18	0.19	0.005	0.13	0.84
4	0.06	–	0.25	2.06	–	0.15	–	0.19	0.28
5	–	0.16	–	–	0.15	–	–	–	–
6	–	–	0.06	0.92	–	0.28	–	0.10	0.61
7	–	–	0.75	–	–	–	0.005	–	0.48
8	0.04	0.16	0.28	0.30	0.40	0.25	–	–	1.80
10	0.04	0.04	0.45	0.48	0.62	0.12	–	0.11	0.84
11	–	–	0.04	–	–	–	0.005	–	–
13	–	0.59	0.31	0.07	0.07	–	–	–	0.14
14	–	–	–	–	0.02	–	0.005	–	–
15	0.04	0.75	0.31	0.04	0	0.07	0.005	–	–
16	–	0.19	0.13	0	–	0.07	0.005	–	0.12
18	–	–	0	–	–	–	0.018	–	–
19	–	–	–	–	–	–	0.036	–	–
20	0.06	0.53	–	–	–	0.07	0.087	0.05	0.04
22	0.12	0.04	–	–	–	0.22	0.070	0.05	0

Таблица 33

Деструкция органического вещества в сублиторальной и литоральной зонах (мг O_2/(л·сут))

Станция	Горизонт, м	1984 г.					1985 г.		
		11 V	17 VI	23 VII	6 IX	19 X	5 III	20 V	18 VII
		Сублиторальная зона							
2	0	0.06	0.36	0.74	0.65	0.15	0.003	0.23	–
	0.5	0.02	0.68	–	–	–	–	0.27	–
	1	0.12	0.78	0.63	0.20	0.12	–	0.13	–
	2	0.16	–	0.23	0.20	0.20	0.005	0.19	–
	4	0.04	0.06	0.28	0.68	0.17	0.005	0.07	–
	5	–	–	0.53	–	–	–	–	–
	6	0.03	0.50	0.64	0.34	0.07	–	0.15	–
	7	–	–	–	0.19	–	–	–	–
	8	–	0.17	0.32	–	0.10	0.009	0.08	–
	9	–	–	–	–	–	–	–	–
	10	0.04	0.22	0.47	0.22	0.28	0.028	0.21	–
		Литоральная зона							
I	0.5 (погруженная растительность)	0.36	0.86	1.78	0.75	0.19	0.005	0.18	0.78
III	0.5 (воздушно-водная растительность)	0.38	0.22	2.40	0.39	0.32	0.010	0.26	–
IV	0.5 (открытый участок)	0.31	0.53	0.68	0.41	0.28	–	–	0.60

анаэробиоз обычно не отмечается, но формируется обширная микроаэрофильная зона.

Интенсивность потребления кислорода бактериопланктоном и его численность колеблются в широких пределах (табл. 32, 33). Анализ трехлетнего цикла наблюдений показывает, что наивысшая активность микрофлоры в разрушении органических веществ проявляется во второй половине лета, а наименьшая – в подледный период. Однако конкретная ситуация в отдельные годы бывает различной. Особенно заметны колебания активности этих процессов в весенний период. Такие различия обусловлены сроками вскрытия ледового покрова, мощностью паводка и, конечно, развитием весеннего фитопланктона, который обеспечивает микрофлору легкоусвояемыми веществами. Летний максимум деструкционной активности в пелагиальной зоне обычно наступает позже, чем в прибрежье.

По интенсивности процессов минерализации при сравнении за один период наблюдений акватория озера неоднородна. В поверхностных водах пелагиальной зоны деструкция на единицу объема во все сезоны в 1.5–6 раз ниже, чем в литоральной, где микрофлора „перерабатывает" органические вещества, не только продуцируемые в водоеме, но и поступающие с водосборной площади. Особенно энергично идет потребление кислорода бактериопланктоном на зарастающих участках при отмирании макрофитов. Деструкция в поверхностных слоях воды сублиторальной зоны заметно ниже, чем в литоральной, но все же несколько

выше, чем в открытой части озера, что обусловлено уменьшением влияния береговой зоны.

Если в перемешиваемых мелководьях процессы минерализации протекают равномерно до дна, то в глубоководных участках в период стратификации водной толщи активность бактериопланктона зависит от большого набора биотических и абиотических факторов, поэтому вертикальная динамика аэробной деструкции сложней. Даже в условиях гомотермии и полной оксигенации всей толщи, как это наблюдается на участках до глубины 7–12 м, минерализация органического вещества в воде протекает крайне неравномерно (рис. 46; табл. 33), что обычно упускается исследователями и может привести к большим ошибкам в конечных расчетах. Единичные анализы без учета подобных особенностей не позволяют характеризовать уровень трофии водоема однозначно.

Темновая ассимиляция углекислоты также является интегральным показателем физиологического состояния микрофлоры, поскольку этим свойством в разной степени обладают все группы микроорганизмов. Интенсивность ассимиляции CO_2 в воде (анализы проведены А. И. Сараловым) в 1984–1985 гг. колебалась от 0.1 до 9.8 мкг С/(л •сут), но значительных сезонных изменений не наблюдалось, т. е. воздействие температуры нивелировалось другими экологическими факторами, среди которых, несомненно, выделяется трофический. Действительно, максимальная интенсивность этого процесса отмечена на мелководных участках, богатых органическим веществом, таких как литоральный, примыкающий к р. Трубеж, или заросли погруженной растительности, где в июле 1984 г. фиксировалось за сутки 8.6–9.8 мкг С/л. В пелагиальной зоне наиболее активная темновая ассимиляция углекислоты регистрируется в разных слоях воды в зависимости от гидрологических условий. Летом в период полной температурной и кислородной стратификаций ее максимум наблюдается в аэробных слоях над термоклином; осенью и зимой – у дна в микроаэрофильных условиях (табл. 34). На мелководье, а также в аэробных слоях пелагиальной зоны темновая ассимиляция CO_2 отражает, по-видимому, активность гетеротрофной микрофлоры, а при пониженной концентрации кислорода – миксотрофных и хемосинтезирующих бактерий. Об этом свидетельствует отношение между количеством ассимилированного углерода (мкг) и потребленного за то же время кислорода (мг). В аэробных слоях водной толщи оно составляло 2–9, что соответствует гетеротрофному обмену (Романенко, Кузнецов, 1974), а в придонном горизонте осенью и зимой достигало 19–60, т. е. величин, наблюдающихся при хемоавтотрофной фиксации углекислоты.

Независимо от типа обмена и источника энергии микрофлора водоемов в процессе темновой ассимиляции CO_2 включает минеральный углерод в свою биомассу путем удлинения углеродной цепи клеточных биополимеров и, следовательно, наряду с фототрофами участвует в созидании органического вещества. Наблюдения над интенсивностью этого процесса на разных глубинах, вертикальные разрезы, проделанные в различные сезоны, позволили оценить величину темновой ассимиляции под 1 $м^2$ площади водного зеркала. В котловине

Таблица 34

Темновая ассимиляция CO_2 в воде (мкг С/(л • сут))

Горизонт, м	17 VI 1984		23 VII 1984		19 X 1984	5 III 1985
	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 3	Ст. 3
0	2.4	1.2	4.2	3.7	1.2	0.4
0.5	3.5	1.1	–	–	–	–
1	–	1.9	3.8	1.7	–	0.3
2	2.1	1.5	–	0.6	1.0	–
4	1.0	–	1.8	0.7	0.7	0.4
6	0.8	1.5	2.1	6.3	0.6	–
7	–	–	–	1.6	–	0.5
8	0.4	1.5	0.7	1.3	1.7	–
9	–	–	–	2.4	–	–
10	0.3	0.5	0.9	1.6	1.1	0.5
13	–	0.1	–	0.8	–	0.5
15	–	0.2	–	1.6	1.1	0.7
16	–	1.0	–	1.0	–	1.2
17	–	1.1	–	1.1	–	0.7
18	–	–	–	0.8	–	0.4
19	–	–	–	–	–	1.3
20	–	–	–	0.6	1.2	0.8
22	–	1.1	–	–	4.3	1.9

озера в июле 1984 г. она составляла 29.8 мг С/(м^2 • сут), в марте 1985 г. – 14.2 мг, а на остальных участках – не превышала 1–10 мг С/(м^2 • сут) во все сезоны.

Подвергая деструкции различные органические и минеральные вещества, часто трудноусвояемые, а порой и токсичные, микрофлора водоемов преобразует их в белок бактериальной массы, являющийся ценным кормом для многих гидробионтов. Продукция бактериопланктона в 1982–1985 гг. в поверхностном слое колебалась от 4 мкг С/(л • сут) в позднеосенний и ранневесенний периоды до 67.2 мкг С/л – в июле (табл. 35, 36). Отмеченная ранее вертикальная неоднородность плотности микрофлоры глубоководной зоны проявилась и в ее продуктивности. В период летней стагнации она достигала максимума в зоне над термоклином, зимой – у дна. Применение различных методик дало сходные результаты для продукции бактериальной биомассы, кроме осенне-зимнего периода, когда продукция бактерий, рассчитанная по темновой ассимиляции CO_2 (Романенко, Кузнецов, 1974) оказалась завышенной. По-видимому, на нижней границе аэробной зоны (расчет по ассимиляции CO_2 делался лишь для аэробного слоя воды) роль хемосинтезирующих бактерий еще достаточно велика, и это необходимо учитывать.

Для определения вклада различных микробиологических процессов в круговорот органического вещества в водоеме необходимо знать их количественную оценку на всю площадь озера и сезонную динамику. Провести подобную оценку на мелководных участках, водная масса которых по основным характеристикам однородна, сравнительно легко.

Таблица 35

Продукция бактериальной биомассы в поверхностных слоях во всей толще озера

Участок	1983 г.						
	6–10 V	1–5 VI	20–22 VI	10–14 VII	10–15 VIII	14–18 IX	10–15 X
Профундальный (20 м)	4.2 / 0.04	17.1 / 0.09	18.6 / 0.32	20.1 / 0.37	17.8 / 0.29	13.6 / 0.23	4.0 / 0.06
Сублиторальный (12 м)	10.6 / 0.16	21.4 / 0.26	23.2 / 0.24	42.0 / 0.28	33.4 / 0.19	20.8 / 0.17	6.4 / 0.12

Примечание. Расчет биомассы произведен по Винбергу (1971). Над чертой – мкг С/(л • сут), под чертой – г С/(м^2 • сут).

Таблица 36

Продукция бактериальной биомассы в толще воды без учета микроаэрофильной и анаэробной зон (мкг С/(л • сут))

Горизонт	17 VI 1984		23 VII 1984		19 X 1984	5 III 1985
	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 3	Ст. 3
0	38.4	19.2	67.2	59.2	19.2	6.4
0.5	56.0	17.6	–	–	–	–
1	–	30.4	60.8	27.2	–	4.8
2	33.6	24.0	–	9.6	16.0	–
4	16.0	–	28.8	11.2	11.2	6.4
6	12.8	24.0	33.6	100.8	9.6	–
7	–	–	–	25.6	–	8.0
8	6.4	24.0	11.2	20.8	27.2	–
9	–	–	–	38.4	–	–
10	4.8	8.0	14.4	25.6	17.6	8.0
13	–	1.6	–	12.8	–	8.0
15	–	3.2	–	–	17.6	11.2
16	–	16.0	–	–	–	19.2
17	–	17.6	–	–	–	11.2
18	–	–	–	–	–	6.4
20	–	17.6	–	–	19.2	–

Примечание. Расчет биомассы произведен по Романенко, Кузнецову (1974).

Рассчитать суммарный вклад микробиологических процессов пелагической зоны озера значительно сложнее из-за сезонной изменчивости вертикальной структуры водной толщи, обусловливающей резкие колебания в ходе отдельных процессов.

В период весеннего половодья в водоем со взвесями поступает много терригенной микрофлоры. В результате даже при наличии весеннего перемешивания вод у поверхности наблюдается повышенная численность бактерий. Но эта микрофлора малоактивна,

и микробиологические процессы в начале мая протекают в водной толще слабо (рис. 46, *а*).

С прогревом поверхностных вод и началом формирования термоклина в июне микробиологические показатели в толще воды пелагиальной зоны начинают приобретать характерную неоднородность. В это время аэробные процессы протекают во всем ее столбе, но по количеству бактерий и их активности выделяются отдельные слои, особенно над термоклином, где скапливается оседающий детрит. Максимум же первичной продукции наблюдается у самой поверхности, возле которой деструкционный пик выражен слабее (рис. 46, *б*). В сублиторальной зоне озера при полной однородности водной толщи также прослеживается резкая „биологическая стратификация" (рис. 46, *в*), обусловленная высокой активностью бактерий в слое скопления фитопланктона.

Структура бактериоценоза пелагиальной зоны становится еще более сложной в период летней стагнации, когда вычленяется анаэробный гиполимнион. В июле в результате массового развития фитопланктона у поверхности ощущается резкий дефицит азотистых биогенных веществ. В то же время из гиполимниона поступает постоянный поток этих соединений, что приводит к образованию помимо эпилимниального второго – металимниального пика развития фитопланктона (рис. 46, *г*). Микрофлора „отвечает" на подобную структуру альгоценоза формированием также двух последовательных пиков численности и активности бактерий. В июле в анаэробном гиполимнионе появляется метан, который в концентрации, не превышающей 0.5–1 мл/л воды, поднимается до 15–16-метровой изобаты. В зоне его соприкосновения с аэробными слоями воды формируется третий максимум численности и активности микрофлоры, обусловленный развитием метан- и аммонийокисляющих бактерий, численность которых в это время достигает 1000 тыс. кл./мл воды.

В конце летней стагнации граница между аэробной и анаэробной зонами пелагиали становится еще резче, и растянутый микроаэрофильный металимнион исчезает. Основная масса бактериопланктона концентрируется над термоклином, где происходит распад оседающего детрита и окисление поступающего метана, концентрация которого у дна к этому времени достигает 8–10 мл CH_4/л воды (рис. 46, *д*).

Осенняя циркуляция вновь обусловливает однородность водной толщи озера. Восстановленные соединения, накопившиеся за время существования анаэробного гиполимниона, окисляются, и биогенные вещества проникают в фотическую зону. Однако ввиду естественного снижения солнечной радиации фотосинтез протекает слабо и зона наиболее активных микробиологических процессов расположена на глубине 6–8 м, где происходит отмирание фитопланктона. Некоторое увеличение численности бактериопланктона и темновой ассимиляции CO_2 вновь отмечается лишь у дна (рис. 46, *е*).

Функционирование микрофлоры водоемов в подледный период изучено слабо. В озере на него приходится более 30% годового цикла и поэтому любые балансовые расчеты и оценки происходящих зимой процессов без фактических данных крайне приблизительны. Учитывая это,

Таблица 37

Результаты микробиологических процессов, протекающих в водной массе в среднем на весь водоем (г С/(м² • сут))

Месяц	Деструкция органического вещества			Продукция биомассы бактерий			Темновая ассимиляция CO_2	
	1983 г.	1984 г.	1985 г.	1983 г.	1984 г.	1985 г.	1984 г.	1985 г.
Март	–	–	0.05	–	–	0.08	–	0.007
Май	1.01	0.23	0.41	0.07	–	–	–	–
Июнь	0.50	1.30	–	0.16	0.20	–	0.013	–
Июль	2.05	1.63	2.02	0.23	0.35	–	0.024	–
Август	1.28	2.47	–	0.17	–	–	–	–
Сентябрь	0.88	1.38	–	0.14	–	–	–	–
Октябрь	0.22	0.71	–	0.06	0.19	–	0.017	–

в марте 1985 г. были выполнены соответствующие наблюдения, которые позволили выявить важные особенности функционирования микрофлоры в этом сезоне.

В начале марта в глубоководной части озера наблюдалась обратная температурная и кислородная стратификации. Растворенный кислород отмечен до дна, но в 2-метровом слое над илом его концентрация не превышала 0.5–1 мг/л. Здесь же был обнаружен метан и рекордно высокое содержание солей аммония – до 600 мкг N/л. Над этой зоной, на глубине 17–18 м, происходили резкое снижение концентрации растворенного кислорода, убыль аммония и метана, нарастание содержания нитратов. В этих же слоях воды отмечались пики численности бактериопланктона, аэробной деструкции и ассимиляции CO_2 (рис. 46, *ж*). В остальной части водной толщи микробиологические процессы протекали слабо. Таким образом, в придонных слоях в период зимней стагнации при температуре 4 °С происходят активные микробиологические процессы окисления органического вещества, выделяющихся из илов метана и аммония, которые сопровождаются высокой интенсивностью фиксации CO_2 и высокой продукцией бактериальной биомассы (табл. 36). В то же время повышенная активность придонной микрофлоры приводит к снижению концентрации кислорода в воде профундальной зоны. В водной толще остальных участков аэробная деструкция не превышает 0.02 мг O_2/(л • сут), а ассимиляция углекислоты – 0.8 мкг С/(л • сут) (табл. 33, 34).

Подробное изучение вертикальной структуры микрофлоры водной толщи позволило рассчитать с учетом соотношения объемов и площадей наиболее характерных участков водоема интенсивность микробиологических процессов для всего водоема (табл. 37). Оказалось, что в летний период определяющим фактором функционирования бактериопланктона служит автохтонное органическое вещество, продуцируемое фитопланктоном. Зимой, используя накопленные в водной толще и поступающие из илов органические и минеральные соединения, микрофлора не только трансформирует их в легкоусвояемую биомассу бактериальных клеток, но, ассимилируя при этом CO_2, продуцирует новое для экосистемы органическое вещество.

Характерной особенностью донных отложений водоемов является существование двух противоположно направленных потоков – накопления и выноса различных соединений. Интенсивность этих потоков, влияющая на состояние экосистемы озера в целом, в большей степени зависит от жизнедеятельности иловой микрофлоры.

Принимая во внимание пятнистость грунтового комплекса озера и тесную зависимость развития микрофлоры от состава илов, предварительно был выполнен анализ органического комплекса грунтов в точках отбора проб для микробиологических опытов. По содержанию валового органического углерода ($C_{орг}$) ложе озера можно разделить на две части: литоральную, песчанистые грунты которой бедны $C_{орг}$, и глубоководную (сублиторальную и профундальную), с более высокой концентрацией $C_{орг}$ (табл. 38). Внутри этих крупных зон имеются отдельные характерные участки. В литоральной они обусловлены степенью зарастания и типом ассоциаций растений. Отложения открытой литоральной зоны (ст. IV) содержат минимальное количество органических соединений во все сезоны. Пески, зарастающие погруженными растениями (ст. I), также бедны $C_{орг}$, но в июле его концентрация в поверхностном слое резко возрастает. Мелководья, занятые воздушно-водными макрофитами (ст. III), обогащаются органическими веществами в осенний период. В черных илах профундального участка глубоководной зоны содержание органического углерода во все сезоны достаточно ровное и соответствует илам мезотрофных озер (Дзюбан, 1983). Наиболее богаты органическим веществом сублиторальные грунты, но в них отмечаются заметные сезонные колебания концентрации $C_{орг}$ (табл. 38).

Для жизнедеятельности донной микрофлоры решающее значение имеет не столько валовое количество органических соединений, сколько обеспеченность легкоусвояемыми фракциями (Дзюбан, 1983), куда входят сахара, гемицеллюлозы, крахмал, аминокислоты, амиды. Доля усвояемого углерода ($C_у$) от общего количества в различных грунтах озера за период наблюдений колебалась от 3 до 31 %. Конкретное время года, когда отложения пополняются свежим органическим материалом, обогащенным $C_у$, на отдельных участках различно. Обилие этого вещества зависит от источников поступлений. В профундальных илах содержание $C_у$ достигает 25 % и его колебания по сезонам невелики. Небольшой подъем наблюдается в июле, когда в период максимального развития летнего фитопланктона значительная часть детрита достигает дна. На автохтонное происхождение органического комплекса этих илов указывают соотношения C/N и C/H, которые здесь варьируют также незначительно. Участки зарастающей литоральной зоны обеспечиваются органическим веществом в основном за счет макрофитов. В скоплениях „мягкой" погруженной растительности (ст. I) песчанистые грунты обогащаются легкоусвояемыми соединениями лишь на короткий период в июле, однако их доля в это время достигает 31 %, что соответствует высокопродуктивным озерам. В зарослях воздушно-водных ассоциаций (тростник, камыш, рогоз), которые разлагаются очень медленно, период поступлений усвояемых веществ более растянут,

Таблица 38

Содержание органического углерода (С), мг С/см³ сырой пробы, легкоусвояемой фракции (C_y), %, соотношение органического углерода с общим азотом (С/N) и водородом (С/Н) в грунтах

Станция	Анализ	1984 г.						1985 г.	
		III	V	VI	VII	IX	X	III	V
3	C	10.9	10.4	14.4	15.7	8.5	14.8	14.0	12.6
	C_y	19.0	16.0	20.0	25.0	22.0	22.0	20.0	17.0
	C/N	8.2	14.9	13.1	10.5	10.7	13.5	12.4	14.5
	C/H	3.7	5.5	5.5	6.0	4.7	6.2	5.2	6.0
2	C	12.9	10.8	12.6	10.9	11.6	18.1	23.4	14.2
	C_y	–	15.0	17.0	20.0	22.0	32.0	26.0	18.0
	C/N	9.9	13.5	9.7	10.9	7.3	18.1	4.9	10.6
	C/H	3.6	4.9	5.5	6.1	3.9	6.7	9.5	9.1
I	C	–	4.8	7.0	13.0	5.6	2.4	4.1	3.2
	C_y	–	5.0	8.0	31.0	17.0	6.0	4.0	5.0
	C/N	–	24.0	35.0	13.0	17.2	22.1	20.1	28.0
	C/H	–	24.0	5.1	9.6	12.4	22.0	10.4	19.0
II	C	–	5.1	6.5	5.7	10.7	24.6	11.7	9.8
	C_y	–	7.0	6.0	8.0	11.0	22.0	16.0	10.0
	C/N	–	10.2	16.3	15.3	11.9	22.4	16.7	21.2
	C/H	–	8.5	5.9	6.3	5.9	8.7	9.0	9.2
IV	C	–	3.2	4.2	6.7	4.7	4.9	–	2.2
	C_y	–	3.0	6.0	6.0	5.0	6.0	–	4.0
	C/N	–	10.4	8.4	–	43.5	22.3	–	18.9
	C/H	–	16.0	4.2	–	7.3	8.1	–	19.0

поэтому максимум приходится на октябрь. Грунты сублиторальной зоны получают легкоусвояемые соединения из обоих источников: летом это в основном водорослевый детрит, осенью – разлагающиеся макрофиты, поступающие из литорали со склоновым стоком, поэтому доля C_y в них постоянно велика, а низкая величина соотношений С/N и С/Н свидетельствует о восстановленности органического комплекса и обеспеченности азотом. Противоположную крайность представляют песчанистые пляжи открытых мелководий. Они бедны усвояемыми соединениями во все сезоны года, а имеющиеся органические вещества, судя по значению отношений С/N и С/Н, находятся в малодоступном окисленном состоянии (табл. 38).

Общее количество бактерий в поверхностном слое грунтов озера в период 1984–1985 гг. колебалось от 0.17 до 5.0 млрд. кл./см³ сырой пробы грунта. Минимальным оно оказалось в песках литоральной зоны ранней весной, максимальным – на всех обследованных участках в конце июля–начале сентября (табл. 39), что хорошо корррелирует с характерными изменениями состава органического вещества грунтов (рис. 48). Сезонные колебания численности бактериобентоса в отложениях профундальной и сублиторальной зон не столь велики, как

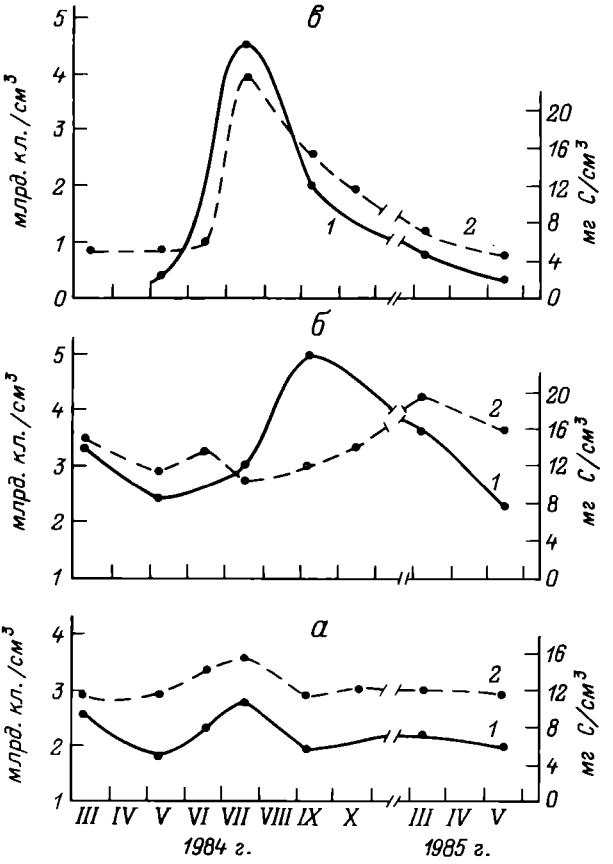


Рис. 48. Сезонные изменения численности бактериобентоса (*1*) и концентрации в сыром грунте озера суммарного органического вещества (*2*).

а – профундаль; *б* – сублитораль; *в* – зарастающая литораль (ст. III).

в песках зарастающих мелководий, где в периоды поступления свежего органического вещества общее количество бактерий возрастало в 5–10 раз.

Сапрофитная микрофлора, как и в водной толще, – основной потребитель белковых соединений в аэробных условиях. Поэтому максимальной численности она достигает в богатых легкоусвояемыми веществами донных отложениях различных участков сублиторальной и профундальной зон (табл. 40). Однако трофический фактор не всегда определяет развитие этой микрофлоры. Исчезновение кислорода в придонных слоях воды во время летней стагнации приводит к резкому снижению количества сапрофитов в илах профундальных и глубоких сублиторальных участков, несмотря на высокое содержание легкоусвояемого органического вещества. В аэрируемых грунтах литоральных участков в это время аэробные бактерии, растущие на белковых

Таблица 39

Общее количество бактерий в грунтах (млрд. кл./см³ сырой пробы)

Участок	Глубина, м	1984 г.				1985 г.		
		13 III	10 V	22 VII	10 IX	8 III	20 V	20 VII
Профундальный	20	2.15	1.87	2.65	1.98	2.22	2.08	–
Сублиторальный	10	3.06	2.05	2.87	4.80	3.72	1.95	–
	5	2.24	–	2.65	–	3.12	–	–
Литоральный, ст. I	1	–	0.42	4.53	1.98	0.80	0.37	2.34
ст. III	1	–	0.37	2.12	5.04	1.95	1.05	–
ст. IV	1	–	0.17	0.95	0.67	–	0.22	1.20

Таблица 40

Численность аэробных сапрофитных бактерий в грунтах (тыс. кл./см³)

Участок	Глубина, м	1984 г.					1985 г.	
		13 III	10 V	18 VI	22 VII	10 IX	8 III	20 V
Профундальный	20	850	1650	1450	200	1200	980	1300
	15	350	820	–	–	–	1640	–
Сублиторальный	10	9600	1400	400	550	2960	4200	840
	5	6300	–	840	300	–	–	–
Литоральный, ст. I	1	–	15	130	80	90	120	290
ст. III	1	–	125	270	320	2340	–	650
ст. IV	1	–	10	45	40	35	–	45

средах, достигают своего максимума. Постоянно низкая численность сапрофитов наблюдается лишь в песках открытых пляжей.

К главным потребителям свежего органического вещества в анаэробных условиях следует отнести различные виды маслянокислых бактерий из рода *Clostridium*, сбраживающих широкий спектр углеводов и некоторые белковые соединения. Условия, достаточные для активной жизнедеятельности клостридий, существуют не только в бескислородной зоне профундали. Уже в 0.5–1-сантиметровом слое аэрируемых отложений, богатых органическим веществом, свободный кислород исчезает (Горленко и др., 1977) и активно функционируют анаэробные бактерии. Более того, большое количество бактерий рода *Clostridium*, находящихся в активном вегетативном состоянии, обнаружено в поверхностных слоях аэрируемых отложений волжских водохранилищ (Дзюбан, 1978).

Маслянокислые бактерии в озере отмечены на разнообразных участках донного ложа, причем главным экологическим фактором, определяющим их развитие, оказалось обилие легкоусвояемых соединений. Наиболее многочисленными из бродильщиков в грунтах были представители *C. butyricum*, которые усваивают полисахариды типа крахмала. Численность *C. pasteurianum*, сбраживающих такие подвижные моносахариды,

как глюкоза, значительно ниже (табл. 41), так как бо́льшая часть глюкозы, по-видимому, успевает потребиться микрофлорой воды. В зарослях погруженной растительности (ст. I), где разлагающиеся макрофиты массированно поступают непосредственно в грунты, количество этих бактерий достигает 700 тыс. кл./см^3. Но и там все же превалируют *C. butyricum*. Микрофлора, сбраживающая пектин, которым богаты покровные и скелетные клетки растительных тканей, наиболее многочисленна в начале осени на зарастающих макрофитами мелководьях. При сносе растительных остатков в более глубокие участки водоема пектинолитические бактерии обнаруживаются в большом количестве в грунтах сублиторали. Представители *C. acetobutylicum*, способного обитать в условиях резко повышенной кислотности, оказались в грунтах озера малочисленными.

Из остальных групп бактерий, которые участвуют в круговороте органического вещества и могут оказать влияние на экосистему водоема, эпизодически изучались сульфатвосстанавливающие и метанобразующие. Количество первых в летний период не превышало 5–8 тыс. кл./см^3 сырого ила профундальной котловины, вторая же группа гораздо многочисленней и к осени достигает 50–100 тыс. кл./см^3.

Одним из важнейших микробиологических процессов, происходящих в грунтах благодаря иловой микрофлоре, является деструкция органического вещества, на долю которой в озерах средней полосы и лесной зоны европейской территории СССР (Дзюбан, 1983; 1987) приходится до 25–40% от общего распада в водоеме органических соединений (что очень важно учитывать в балансовых расчетах). Деструкция в донных отложениях протекает как аэробным, так и анаэробным путем, при этом в водную толщу поступают аммоний, метан, углекислота, сероводород и др. Грунты озера населены разнообразной микрофлорой, и какими путями идет в них распад органических соединений, зависит от комплекса биотических и абиотических факторов.

На примере годового цикла 1984–1985 гг. установлено, что интенсивность аэробных процессов в озере на отдельных участках и в различные сезоны колеблется от 25 до 730 мг С/(м^2 •сут). Наиболее энергичной минерализации подвергаются грунты сублиторальной зоны, на поверхности которых всегда имеются благоприятные условия для многочисленной аэробной микрофлоры, в особенности в периоды массовых поступлений свежего органического вещества. В илах профундальной зоны при постоянной обеспеченности легкоусвояемыми соединениями аэробные процессы лимитированы наличием кислорода. С началом летней стагнации деятельность аэробного бактериобентоса здесь резко снижается, а затем прекращается вплоть до перемешивания водной толщи в октябре. Сходная картина наблюдается и в подледный период, когда отмечается дефицит кислорода (табл. 42). Литоральные участки весьма неоднородны, и аэробная деструкция протекает в них по-разному. В песках открытых пляжей она не превышает 200 мг С/(м^2 •сут) без заметных сезонных колебаний, в зарастающих участках деструкция выше и в летний период достигает 300–380 г С/(м^2 •сут).

Таблица 41

Численность маслянокислых бактерий в грунтах (тыс. кл./см³)

Зона	Вид	1984 г.						1985 г.	
		11–17 III	8–17 V	13–20 VI	20–29 VII	1–12 IX	19–29 X	6–10 III	18–25 V
Профундальная	*Clostridium pasteurianum*	25	300	250	200	35	120	90	50
	C. butyricum	240	700	120	700	30	335	240	60
	C. pectinovorum, C. felsineum	70	15	10	240	10	70	95	240
	C. acetobutylicum	0.01	0.1	0.01	0.03	0.01	0.09	–	0.01
Сублиторальная	*C. pasteurianum*	240	130	130	180	5	100	55	55
	C. butyricum	2500	600	240	60	55	710	1100	120
	C. pectinovorum, C. felsineum	6	13	40	15	45	65	225	280
	C. acetobutylicum	1.0	0.01	0.02	0.25	2.5	0.65	–	0.01
Литоральная, ст. I	*C. pasteurianum*	–	5	10	245	680	20	30	35
	C. butyricum	–	2	50	2300	2450	65	10	5
	C. pectinovorum, C. felsineum	–	2	130	60	630	25	55	50
	C. acetobutylicum	–	0	0.01	0.01	–	24.7	6.8	0
Та же, ст. III	*C. pasteurianum*	–	50	2	45	3	20	30	55
	C. butyricum	–	50	5	20	110	700	120	220
	C. pectinovorum, C. felsineum	–	70	2	15	60	120	135	100
	C. acetobutylicum	–	0	0	0.01	0.01	0	–	0.05
Та же, ст. IV	*C. pasteurianum*	–	0.3	3	30	5	10	–	55
	C. butyricum	–	20	5	10	15	25	–	3
	C. pectinovorum, C. felsineum	–	0.5	5	10	25	10	–	55
	C. acetobutylicum	–	0	0	0.01	0.01	0	–	0.05

Таблица 42

Аэробная (*над чертой*) и анаэробная (*под чертой*) деструкция органического вещества в грунтах (мг С/(м² • сут))

Зона	1984 г.					1985 г.		
	8–12 V	13–20 VI	25–30 VII	1–5 IX	20–25 X	4–10 III	18–25 V	15–25 VII
Профундальная, 20 м	245 / 130	25 / 200	0 / 210	0 / 220	165 / 210	40 / 190	255 / 160	60 / 180
Сублиторальная, 10 м	190 / 130	145 / 115	170 / 70	260 / 140	240 / 210	100 / 80	210 / 100	170 / 100
5 м	–	180 / 60	730 / 540	–	–	300 / 10	–	–
Литоральная:								
ст. I	100 / 0	160 / 20	370 / 205	95 / 160	80 / 60	80 / 5	220 / 30	375 / 370
ст. III	230 / 65	160 / 10	300 / 650	90 / 165	110 / 140	60 / 110	280 / 275	190 / 155
ст. IV	145 / 10	95 / 15	170 / 60	80 / 120	95 / 75	–	210 / 75	145 / 40

Анаэробный распад в грунтах озера регистрируется повсеместно, и его колебания велики. Активность анаэробной микрофлоры в первую очередь зависит от количества и состава органических веществ. В рассматриваемом годовом цикле анаэробная деструкция была минимальной в литоральных песках особенно весной. К концу лета, по мере накопления растительного детрита в грунтах зарастающих участков мелководий, несмотря на постоянную аэрацию, численность и активность анаэробных бактерий резко возрастает и анаэробная деструкция начинает превалировать в процессах распада, достигая 300–600 мг С/(м² • сут). В илах глубоководной зоны анаэробные процессы протекают без особенных перепадов, а после образования анаэробного гиполимниона органические вещества профундали разрушаются исключительно анаэробным путем.

Суммарная величина деструкции слагается из двух потоков распада. Максимальных значений она достигает летом в отложениях сублиторальной зоны и зарастающих мелководий, где оба потока протекают одинаково энергично. Это происходит благодаря сложной структуре бактериоценоза в условиях непрерывного поступления легкоусвояемых соединений: на поверхности илов развивается многочисленная аэробная микрофлора, активно поглощающая растворенный кислород, а в более глубоких микрослоях функционируют анаэробы. Суммарный распад достигает в таких илах 0.9–1.2 г С/(м² • сут), что соответствует высокоэвтрофным водоемам (Дзюбан, 1983). Минимальная суммарная деструкция наблюдается на участках открытой литорали, где оба потока деструкции идут слабо из-за бедности органического комплекса песков (рис. 49).

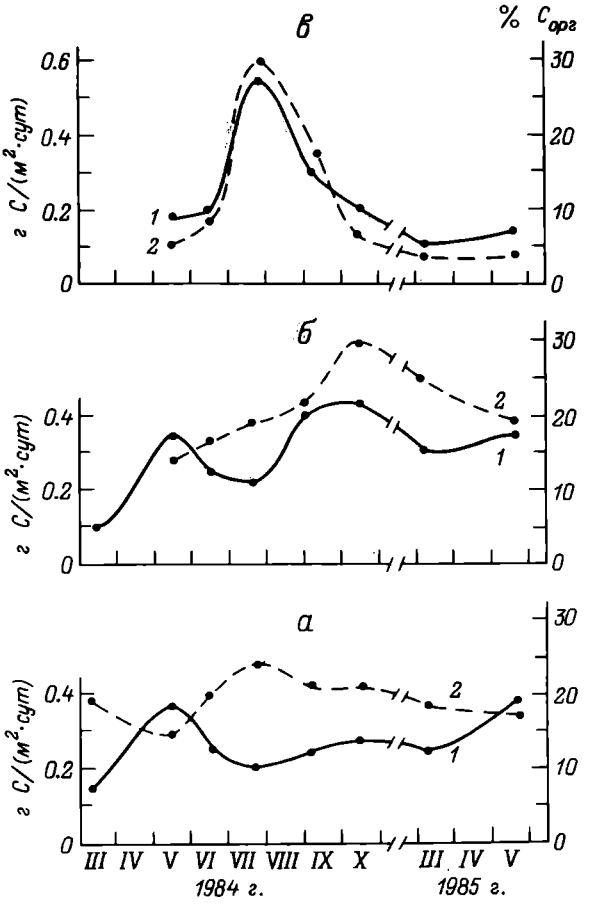


Рис. 49. Зависимость сезонной динамики деструкции органического вещества в грунтах озера (*1*) от содержания легкоусвояемых соединений (*2*).

Обозначения те же, что и на рис. 48.

Промежуточное положение занимают биотопы, где в результате сложившейся экологической обстановки преобладают либо аэробные, либо анаэробные процессы (табл. 42). В целом деструкция в донных отложениях озера благодаря запасу легкогидролизуемых соединений протекает интенсивно и даже в подледный период составляет 200–300 мг C/(м^2 • сут).

Один из результатов энергичной деструкционной деятельности иловой микрофлоры – постоянный вынос в водную толщу биогенных веществ, и в частности азота, лимитирующего в озере развитие фитопланктона. Используя данные по деструкции органического вещества (*Д*) и по показателю его состава (отношению C/N), можно рассчитать вынос азота по формуле, взятой из работы М. В. Мартыновой (Мартынова, 1984),

$$\frac{Д,\ мг\ C/(м^2 \cdot сут)}{C/N} = N,\ мг/(м^2 \cdot сут).$$

Суточная величина такого выноса в июле 1984 г. из профундальной зоны составила 20 мг $N/м^2$, сублиторальной – 65, зарастающей литоральной – 50 мг $N/м^2$.

Многочисленная и разнообразная микрофлора грунтов озера в процессе метаболизма ассимилирует углекислоту. В отложениях процессы темновой фиксации идут гораздо энергичней, чем в воде, но интенсивность их на разных горизонтах неодинакова. Высокая активность ассимиляции CO_2 отмечается в поверхностных слоях илов, богатых органическими веществами.[1] Так, например в сублиторальной зоне (табл. 43), она летом и осенью составляет 1–2 мг C/(л •сут). В более глубоких слоях бактериальная фиксация углекислоты снижается. Наибольшей величины этот показатель достигает в подледный период, когда в илах профундальной зоны создаются благоприятные условия для хемосинтезирующих бактерий. Хотя слой иловых отложений, где происходят процессы ассимиляции CO_2, несопоставим с огромной толщей воды, результирующая величина синтезированного бактериями органического вещества в расчете на площадь 1 $м^2$ в илах составляет 20–160 мг C/сут (табл. 44), что значительно выше, чем в воде (табл. 37).

Одним из конечных продуктов анаэробного распада органических веществ является метан, поступление которого в водную толщу оказывает существенное влияние на кислородный режим водоемов (Кузнецов, 1970). Предшественники метана (водород, CO_2, жирные кислоты) образуются в процессах сбраживания углеводов, которые, судя по высокой численности маслянокислых бактерий, находящихся в активном вегетативном состоянии, протекают в озере на большей части донного ложа. Поэтому были предприняты попытки определить интенсивность образования в грунтах метана по разнице его концентрации в иловой болтушке в начале и конце опыта.[2] Ориентировочные данные показывают, что метаногенез (мг $C/(м^2 \cdot сут)$) в поверхностных слоях илов профундальной зоны невелик:

1984 г.	
май	22.0
июнь	24.6
июль	34.0
сентябрь	72.4
октябрь	187.1
1985 г.	
март	24.4
май	18.0

При балансовом подходе к изучению водоема важно ясное представление о возможных ошибках в оценке отдельных звеньев и путей

[1] Анализы выполнены А. И. Сараловым.
[2] Анализы выполнены Э. Г. Добрыниным.

Таблица 43

Интенсивность темновой ассимиляции CO_2

Участок	Глубина, м	0–2	2–5	5–10	10–15
		13–20 VI 84			
Литоральный, ст. I	1	–	–	–	–
ст. IV	1	–	–	–	–
	3	–	–	–	–
Сублиторальный	5	–	–	–	–
	10	0.42	0.13	0.11	0.07
	12	–	–	–	–
Профундальный	15	–	–	–	–
	22	1.12	0.10	0.07	0.07
	24	–	–	–	–

Таблица 44

Суммарное количество ассимилированной грунтами углекислоты (мг С/(м² • сут))

Зона	Глубина, м	1984 г.			1985 г.
		13–20 VI	25–30 VII	20–25 X	4–10 III
Литоральная:					
ст. I	1	–	83.1	17.8	59.2
ст. IV	1	–	32.4	45.0	49.6
	3	–	132.7	22.7	–
Сублиторальная	5	–	58.2	28.4	36.6
	10	23.3	56.9	9.5	45.8
	12	–	25.8	–	–
Профундальная	15	–	34.0	59.5	161.4
	22	34.0	45.8	25.7	23.6
	24	–	23.6	–	–

их устранения. В расчете суммарной деструкции основой служит количество выделившейся во время опыта углекислоты, однако часть ее вновь ассимилируется иловой микрофлорой, и недоучет этого факта может привести к заниженным результатам. Величина темновой ассимиляции CO_2 в поверхностном слое илов показывает такие потери. Весной и осенью они несущественны, а в подледный период достигают 25–60% (табл. 45). То же относится и к метаногенезу, который следует считать частью анаэробной деструкции.

Экологические условия и их изменения в годичном цикле на разных участках ложа озера различны, и это определяет особенности в сезонной динамике микробиологических процессов. Весной с прогревом и полным перемешиванием водной массы микрофлора глубоководной части озера, где запасы органического вещества еще достаточно велики,

в различных слоях грунтов (мг С/(л • сут))

Слой, см							
0–2	2–5	5–10	10–15	15–20	0–2	2–5	0–2
25–30 VII 84					20–25 X 84		4–10 III 85
1.04	0.93	0.69	–	–	0.45	0.21	2.96
0.53	0.21	0.13	0.08	0.10	2.04	0.14	2.48
1.84	0.88	0.46	0.30	0.63	1.00	0.09	–
1.13	0.18	0.24	0.29	0.09	1.27	0.10	1.83
1.68	0.35	0.12	0.08	0.07	0.73	0.07	2.29
0.70	0.16	0.08	0.03	0.03	–	–	–
1.15	0.22	0.09	0.05	0.05	2.36	0.41	8.07
0.63	0.19	0.23	0.14	0.18	1.33	0.07	1.18
0.13	0.10	0.10	0.13	0.13	–	–	–

Таблица 45

Суммарная деструкция органического вещества (*Д*) и величина темновой ассимиляции CO_2 (*А*) в поверхностном слое грунтов

Участок	*Д*, мг С/(м² • сут)	*А*, % от *Д*	*Д*, мг С/(м² • сут)	*А*, % от *Д*	*Д*, мг С/(м² • сут)	*А*, % от *Д*
	Июль 1984 г.		Октябрь 1984 г.		Март 1985 г.	
Профундальный, 20 м	210	3	375	7	230	10
15 м	–	–	–	–	250	64
Сублиторальный, 10 м	240	14	450	3	180	25
5 м	1270	2	–	–	310	12
Литоральный:						
ст. I	950	2	250	4	170	35
ст. IV	230	5	140	29	85	59

начинает активно их разрушать. При этом „работают" как анаэробные, так и аэробные бактерии. Окислительно-восстановительные условия в это время неблагоприятны для метаногенеза, и он регистрируется на минимальном уровне. В литорали запасы усвояемых веществ к весне исчерпываются, и в это время микробиологические процессы протекают здесь слабо. С началом летней стагнации содержание растворенного кислорода в котловине резко падает и деструкция осуществляется в основном за счет анаэробов, что приводит к значительному уменьшению суммарной деструкции. Метанобразующие бактерии по-прежнему малоактивны. Во время максимального прогрева и резкой стратификации водной толщи резко усиливаются деструкционные процессы в литорали, особенно на участках с погруженной растительностью. Это приводит также к увеличению темновой ассимиляции CO_2. К концу лета

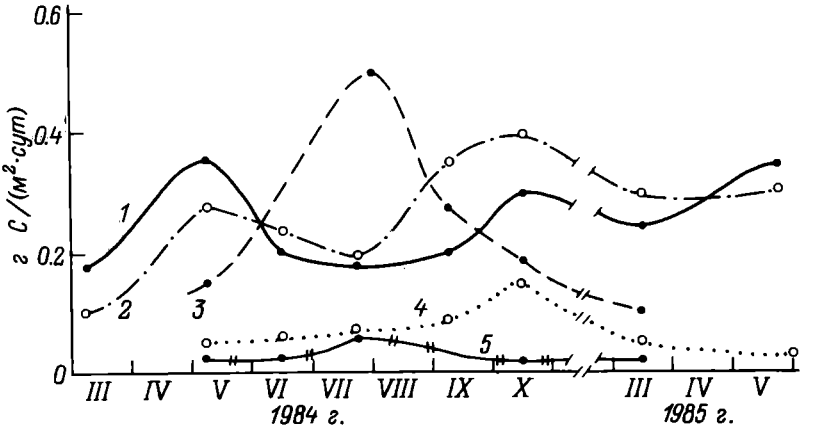


Рис. 50. Сезонная динамика микробиологических процессов в донных отложениях озера.

1 – деструкция органического вещества в отложениях профундали; *2* – то же в сублиторали; *3* – то же в литорали; *4* – метаногенез; *5* – темновая ассимиляция CO_2 в профундали.

органическая масса разрушающихся макрофитов через свал озера начинает сноситься в более глубокие участки, что вызывает вспышку деструкционных процессов в грунтах сублиторальной зоны, а также повышенную ассимиляцию углекислоты. Лишь во время осенней циркуляции, когда в придонные слои воды поступает кислород, а растительный детрит достигает профундальной зоны, здесь вновь усиливаются деструкционные процессы. Метаногенез в этот период достигает максимума (рис. 50). В подледный период, несмотря на низкую температуру, микробиологические процессы в глубоководной зоне идут весьма активно, а на некоторых участках даже интенсивнее, чем летом.

Подробные сезонные наблюдения на различных участках позволили сделать расчеты скорости микробиологических процессов в илах водоема в целом. Усредненные данные показывают, что в 1984 и 1985 гг. максимум деструкции приходится на лето, темновой ассимиляции CO_2 – на подледный период, метаногенеза – на осень (рис. 50; табл. 46). Выявлено, что в процессах распада важная роль принадлежит грунтам литоральной зоны, где перерабатываются не только автохтонные соединения, но и поступающие с водосборной площади. Оказалось, что иловые отложения поставляют значительную долю азотистых веществ, попадающих в водную толщу.

Таким образом, изучение микрофлоры озера позволило оценить масштабы отдельных звеньев трансформации органического вещества как в целом по озеру, так и на отдельных участках. Расчеты, сделанные за вегетационный период и за годовой цикл показали, что процессы деструкции в водной толще протекают активно, соответственно продуктивным водоемам, 30% суммарной годовой деструкции в озере приходится на долю грунтов (табл. 47). При этом за период с мая по октябрь

Таблица 46

Результаты микробиологических процессов в донных отложениях в среднем на все ложе, мг С/(м² • сут)

Месяц	Деструкция органического вещества		Темновая ассимиляция CO_2		Метаногенез в профундальной зоне	
	1984 г.	1985 г.	1984 г.	1985 г.	1984 г.	1985 г.
Март	–	210	–	59	–	24
Май	310	360	–	–	22	18
Июнь	220	–	28	–	24	–
Июль	540	250	54	–	34	–
Сентябрь	300	–	–	–	72	–
Октябрь	370	–	30	–	187	–

Таблица 47

Суммарные результаты микробиологических процессов

	Вегетационный период 1984 г. (180 сут)		Годовой цикл 1984–1985 гг. (365 сут)	
	г/м²	т/водоем	г/м²	т/водоем
Деструкция в воде	210	10710	225	11470
То же в грунтах	56	2850	90	4540
Темновая ассимиляция CO_2 в воде	3	150	5	260
То же в грунтах	7	360	12	610
Продукция биомассы бактериопланктона	40	2040	54	2750
Вынос азота	4	240	7	370

распад органических веществ происходит преимущественно в воде, а в подледный – в донных отложениях. По ориентировочным данным, метаногенез в озере невелик и составляет за год в илах профундали лишь 10% от анаэробной деструкции. Следовательно, вынос углерода из донных отложений происходит в виде CO_2, что обусловливает отсутствие в озере обширных зимних заморных зон и сравнительно небольшую мощность анаэробного гиполимниона летом. Результатом микробиологических процессов в грунтах оказывается также вынос из них соединений азота, достигающий летом 50–80 мг N/(м² • сут). При стратификации водной толщи окисление этих соединений способствует созданию дефицита кислорода в гиполимнионе, а их поступление в эвфотную зону стимулирует развитие фитопланктона. Микрофлора озера, разрушая в процессах деструкции различные трудноусвояемые, а порой токсичные соединения, около 20% исходного углерода использует на биосинтез, что за годовой цикл составляет 50 тыс. т сырой бактериальной биомассы. При этом бактериопланктон и бактериобентос ассимилируют около 900 т углерода CO_2, т. е. создают более 17 тыс. т биомассы нового для экосистемы озера органического вещества.

ЗООПЛАНКТОН

Первые фрагментарные сведения о составе и численности зоопланктона озера и его притоков относятся к 20–30-м годам текущего столетия (Борисов, 1924; Ласточкин, 1927, 1928; Кордэ, 1928; Кастальская-Карзинкина, 1934). Они существенно дополнены в результате комплексных гидробиологических исследований водоема в 70–80-е годы, выполненных Институтом биологии внутренних вод АН СССР.

В озере отмечено 132 вида организмов зоопланктона. Наиболее богата группа Rotatoria. Из 80 видов постоянно встречаются в планктоне 38, среди них истинно пелагических видов – 24. Это представители семейств Synchaetidae, Asplanchniidae, Brachionidae, Filiniidae. Среди Cladocera, насчитывающих 37 видов, пелагических 12 (семейства Sididae, Daphniidae, Bosminidae, Cercopagidae, Leptodoridae). Из Copepoda встречено 15 видов, 5 из которых обитают в пелагиали. Это виды родов Cyclops, Acanthocyclops, Mesocyclops и Eudiaptomus.

За последние годы список видов планктонных животных озера пополнили 20 видов коловраток, среди которых α–β-мезосапробы из рода Brachionus, а также 4 вида ракообразных (Столбунова, 1983). Не указанный ранее, но преобладающий в настоящее время в озере холодолюбивый Cyclops kolensis, по всей вероятности, в 20–30-е годы описывался как C. strenuus (Рылов, 1948), а Daphnia galeata, возможно, ранее не разделялась с D. longispina. Это же можно предположить и для таких коловраток, как Keratella hiemalis, которая, вероятно, учитывалась одновременно с морфологически близкой K. quadrata; K. cochlearis macracantha – вместе с K. cochlearis; Filinia maior – с F. longiseta; Euchlanis lucksiana – с E. dilatata.

В глубоководной зоне из коловраток доминируют Keratella quadrata, K. hiemalis, K. cochlearis, K. coch. macracantha, Polyarthra dolichoptera, P. vulgaris, Filinia longiseta, F. maior, Synchaeta oblonga, S. pectinata, Conochiloides natans, Conochilus unicornis, Pompholyx sulcata; из ракообразных – Eudiaptomus graciloides, Cyclops kolensis, Daphnia cucullata, D. cristata, D. longispina, Bosmina coregoni coregoni, Diaphanosoma brachyurum.

В прибрежной, заросшей макрофитами зоне озера доминируют фитофильные виды коловраток – Cephalodella gracilis, C. ventripes, C. forficula, Colurella colurus, Brachionus quadridentatus и его формы и др., из ракообразных – Pleuroxus truncatus, Ceriodaphnia reticulata, C. pulchella, Alonella excisa, A. exigua, Eurycercus lamellatus, Graptoleberis testudinaria, Sida crystallina, Eucyclops macrurus и др.

На чистой воде в литорали с глубинами 1.5–2.0 м преобладают в основном пелагические коловратки – Keratella quadrata, K. cochlearis, Polyarthra vulgaris, Filinia longiseta, Conochilus unicornis и ракообразные – Eudiaptomus graciloides, Daphnia cucullata, Bosmina coregoni coregoni. Слабо заросшая литораль, доступная волновому перемешиванию, заселена как пелагическими, так и фитофильными формами.

Горизонтальная структура планктонного сообщества свидетельствует о неравномерности распределения зоопланктона по акватории водоема.

Таблица 48

Вертикальное распределение зоопланктона зимой 1984 г.

Слой, м	Глубина станции, м					
	22–20	15	10	7	3	1
0–2	4.9 / 0.17	24 / 0.95	8.2 / 0.36	26 / 0.93	13 / 0.61	16 / 0.70
2–5	12.3 / 0.57	22.9 / 0.68	19 / 1.14	49 / 2.22		
5–10	15.1 / 0.58	27.2 / 0.47	14.1 / 0.82			
10–12	15.3 / 0.47	21.8 / 0.37				
13–19	36.3 / 0.84					
19–22	50.5 / 0.96					
Среднее для толщи воды	22.4 / 0.60	24 / 0.62	13.8 / 0.77	37.5 / 1.57	13 / 0.61	16 / 0.70

Примечание. *Над чертой* – численность, тыс. экз./м^3; *под чертой* – биомасса, г/м^3.

В зимне-весенний период его основу в поверхностном слое озера составляют холодолюбивые коловратки и копеподы (рис. 51), зимой – диаптомус, весной – Cyclops kolensis. Зимой наиболее богаты планктоном участки озера с глубинами до 7 м (табл. 48), где летом располагается эпилимнион. В котловине озера высокие численность и биомасса наблюдаются в придонных слоях. На прибрежных участках с глубинами 1–3 м зоопланктона меньше.

С наступлением лета происходит размножение теплолюбивых форм, возрастает роль кладоцер (рис. 51) и увеличивается численность летних веслоногих (Mesocyclops). В центральной части озера, а также на свале глубин образуются наиболее плотные скопления зоопланктона (биомасса до 5 г/м^3 и более) (рис. 52). Наблюдается тенденция к увеличению его биомассы в двух вихревых зонах циркуляции вод в озере и разрежения плотности между ними (Поддубный, Литвинов, 1983) (рис. 52).

В осенний период сохраняется состав летнего планктона, который с понижением температуры пополняется холодолюбивыми видами. Распределение зоопланктона в поверхностном слое определяется погодными условиями, и при ветровом перемешивании воды размах колебаний его численности меньше, а распределение более равномерно (рис. 51).

Зимой в открытых центральных частях озера планктон сосредоточен у дна, где выше температура воды, достаточно кислорода и много бактерий. Исключение составляют виды рода Keratella и Eudiaptomus graciloides, скапливающиеся в слое 0–4 м (рис. 53).

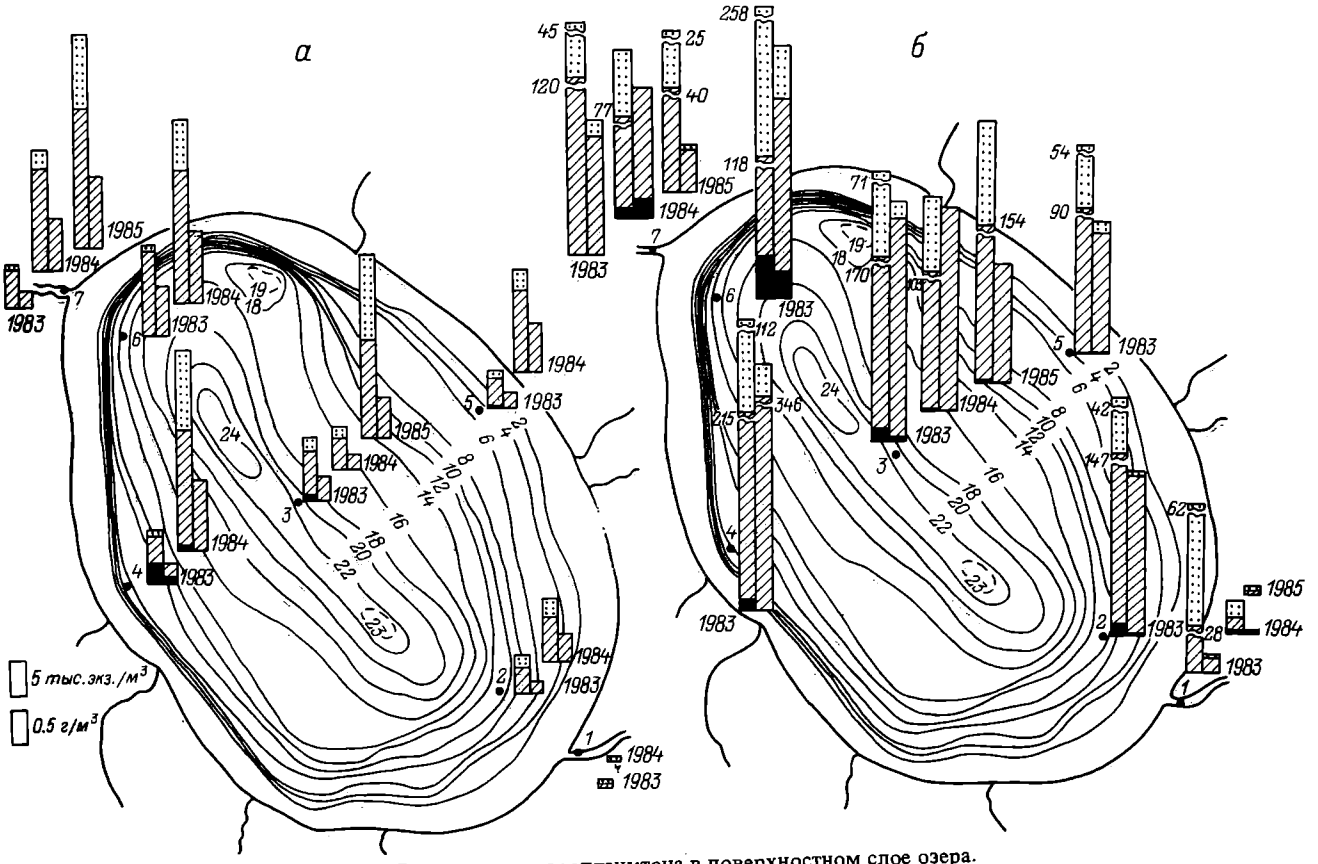


Рис. 51. Распределение зоопланктона в поверхностном слое озера.

а – зима; *б* – весна; *в* – лето; *г* – осень. *1* – Rotatoria; *2* – Copepoda; *3* – Cladocera. *Столбцы: слева* – численность, тыс. экз./м³; *справа* – биомасса, г/м³. *Цифры у точек* – номера станций.

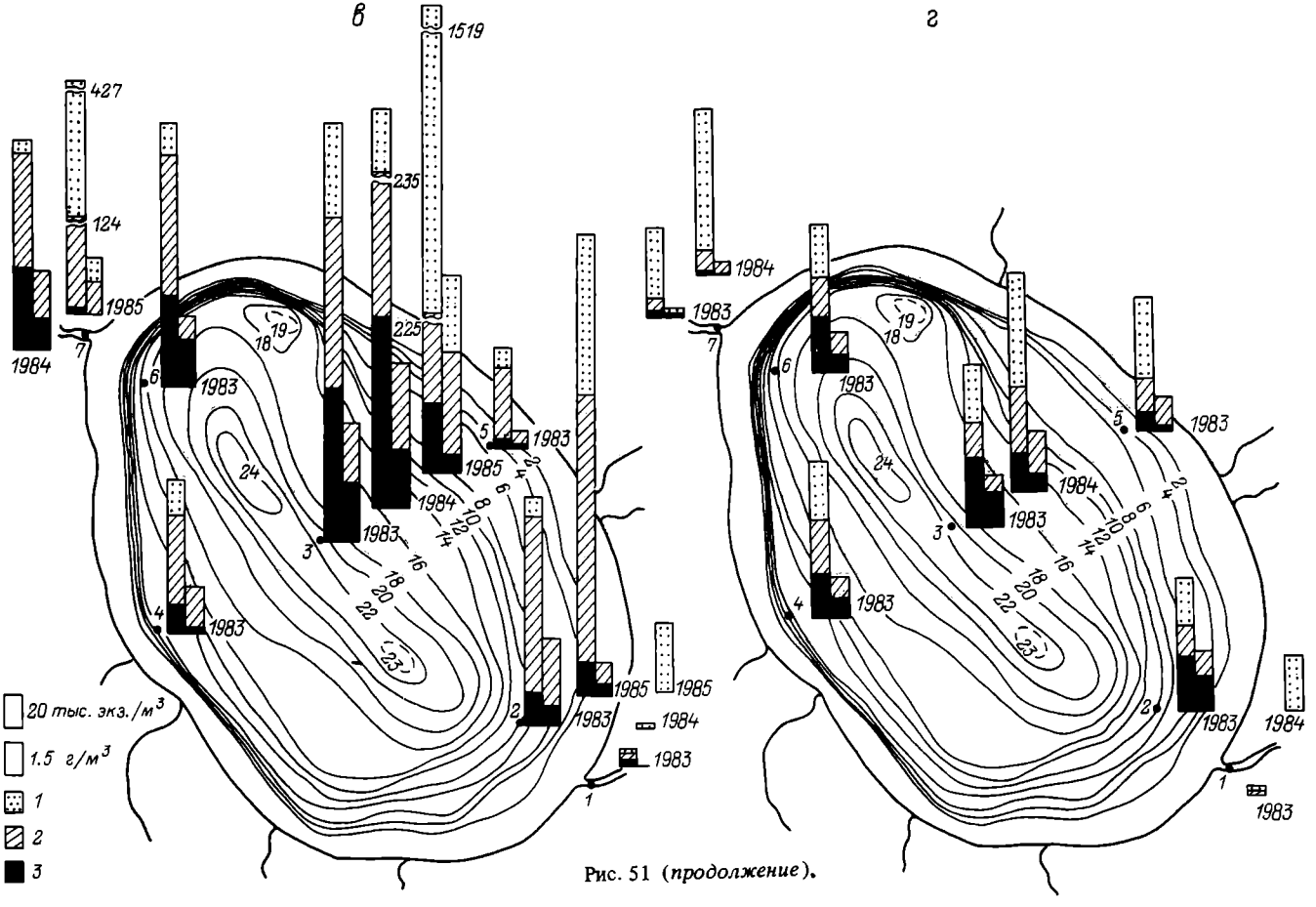


Рис. 51 (*продолжение*).

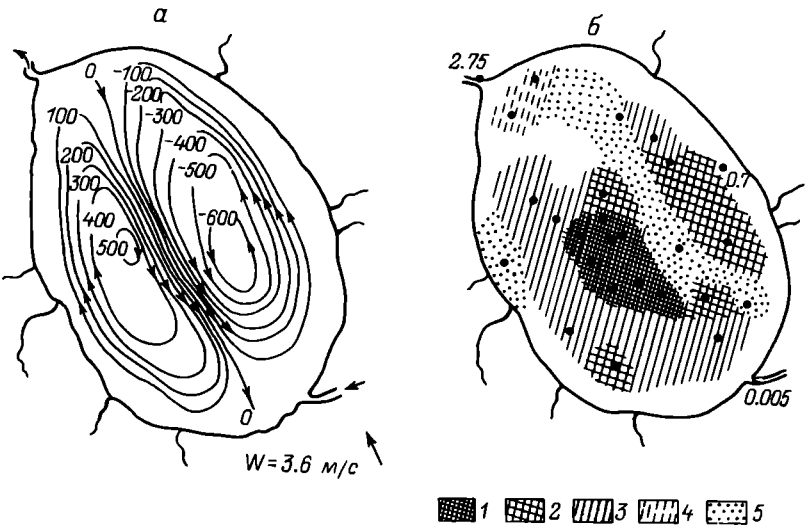


Рис. 52. Схема интегральной циркуляции вод (*а*, по: Поддубный, Литвинов, 1983) и горизонтальное распределение зоопланктона (*б*) в слое 0–2 м в летнее время.
1 – > 5 г/м³; *2* – ~ 5; *3* – ~ 4; *4* – ~ 3; *5* – ~ 2 г/м³.

В период полного перемешивания и гомотермии при температуре воды у поверхности 6.2–9.1 °С, а у дна 5.2–8.7 °С коловратки и ракообразные распределяются равномерно, только численность Cyclops kolensis и Eudiaptomus graciloides несколько возрастает к поверхности. В конце мая, когда температура воды повышается до 17.4 °С, коловратки и ракообразные сосредоточиваются в слоях 0–8 и 0–10 м. Чувствительный к слабому волнению Conochilus unicornis имеет наибольшую численность в слое, не затрагиваемом ветровым перемешиванием (рис. 53).

Во время летней стагнации, в середине июня, весь зоопланктон имеет наибольшую плотность в эпилимнионе, особенно в верхнем 4–6-метровом слое, к августу он смещается глубже (в 10–12-метровый слой) (рис. 53), где в это время много метанокисляющих бактерий.

Таким образом, основной кормовой планктон держится в эпилимнионе.

Сезонная динамика зоопланктона определяется изменениями численности и биомассы его руководящих видов.

Зимой средняя многолетняя численность зоопланктона составляет 27 тыс. экз./м³, а биомасса – 0.66 г/м³. В планктоне в этот период доминируют холодолюбивые коловратки Keratella hiemalis, K. cochlearis macracantha, Conochiloides natans, Filinia maior, Asplanchna priodonta и др., численность которых колеблется от 4.5 до 16 тыс. экз./м³ при биомассе

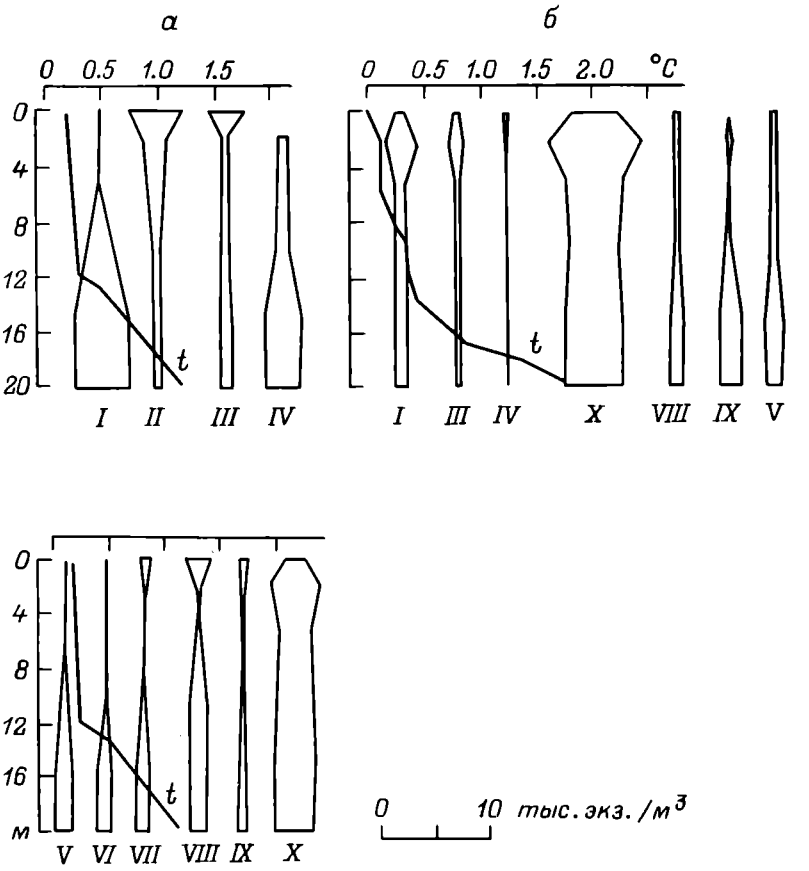


Рис. 53. Вертикальное распределение зоопланктона в центральной части озера в 1983 г.

а – 29 января; *б* – 4 марта; *в* – 6 мая; *г* – 12 октября; *д* – 29 мая; *е* – 19 июня; *ж* – 4 августа. *I* – Asplanchna priodonta; *II* – Keratella hiemalis; *III* – Conochiloides natans; *IV* – Filinia maior; *V* – Daphnia longispina; *VI* – Bosmina coregoni; *VII* – науплии; VIII – копеподиты Cyclops kolensis; *IX* – C. kolensis; *X* –Eudiaptomus graciloides; *XI* – Keratella quadrata; *XII* – K. cochlearis macracantha; *XIII* – K. cochlearis; *XIV* – Conochilus unicornis; *XV* – копеподиты Cyclopoida; *XVI* – Daphnia cucullata; *XVII* – D. cristata; *XVIII* – Brachionus angularis + B. calyciflorus; *XIX* – Mesocyclops leuckarti; *XX* – Daphnia galeata; *XXI* – копеподиты Calanoida. *t* – температура. *Косой штриховкой* выделена зона металимниона.

0.002–0.02 г/м³. Из ракообразных (взрослые и копеподиты) преобладают диаптомусы (тыс. экз./м³):

	1983 г.		1984 г.	1985 г.
	январь	март	март	март
Eudiaptomus graciloides	4.4	5.3	12.4	9.0
Cyclops kolensis	1.5	1.0	2.3	2.0

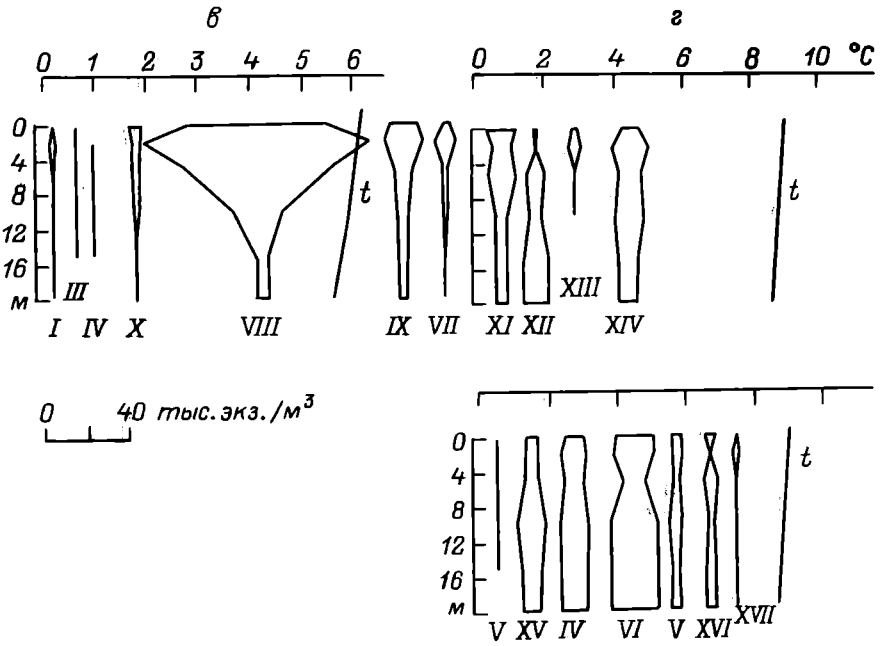


Рис. 53 (*продолжение*).

Средняя многолетняя зимняя биомасса диаптомуса составляет 0.6 г/м³ при максимуме 1.55 г/м³, а Cyclops kolensis – 0.06–0.09 г/м³.

Из 2 близких видов Eudiaptomus gracilis и E. graciloides озеро населяет последний как более устойчивый к низким концентрациям кислорода (Маловицкая, 1961). Зимой диаптомус представлен половозрелыми рачками (самок 47%, самцов 46%) и только в виде исключения попадаются единичные науплиусы и копеподиты (1%), самки с яйцами и сперматофорами (6%). Самцы держатся больше в поверхностном слое, а самки без яйцевых мешков сосредоточены у дна. Яйцевые мешки у самок появляются уже перед вскрытием озера, а в начале мая нарастает интенсивность размножения и быстро увеличивается количество науплиусов, затем копеподитов, превращающихся во взрослых рачков, дающих летнюю генерацию (рис. 54). Численность взрослых рачков по всему озеру составляет 25 тыс. экз./м³. В это время наблюдается первый подъем биомассы (рис. 55). Численность копеподитов и науплиусов превосходит таковую взрослых особей. К концу лета наблюдается их второй максимум. Осенняя популяция состоит из взрослых рачков, которые зимуют в озере, составляя значительную часть зимнего планктона (рис. 54, 55).

Численность Cyclops kolensis зимой в среднем по озеру составляет около 2 тыс. экз./м³. Массовое размножение наступает после вскрытия водоема, и уже в начале мая численность его в отдельные годы достигает в среднем по озеру 120 тыс. экз./м³, биомасса – 2.54 г/м³ (рис. 55).

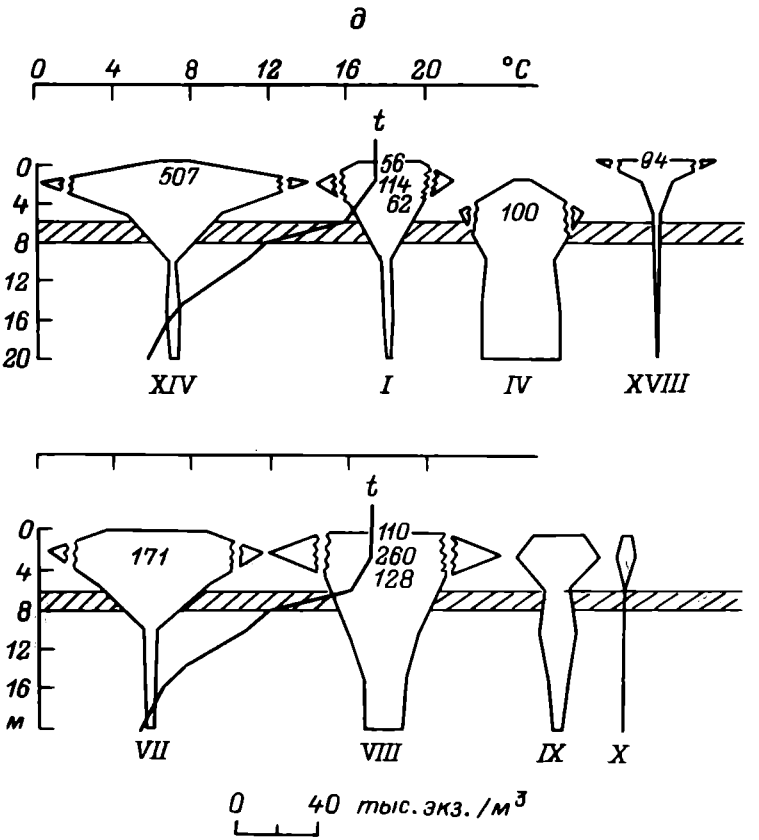


Рис. 53 (*продолжение*).

Наиболее благоприятные условия для развития рачка – глубоководные участки озера с низкими температурами воды. Средняя плодовитость самок 44 яйца, максимальная 73. Высокая численность циклопа в мае довольно скоро снижается, и к июню встречаются одни копеподиты, а летом рачки уходят в придонные слои озера.

В летнем планктоне довольно много Mesocyclops leuckarti, но из-за малых размеров рачка его биомасса невелика – 0.4–0.5 г/м^3 (рис. 55). Численность циклопа быстро нарастает в мае за счет перезимовавших копеподитов. Первый пик биомассы наблюдается в середине июня. В июле обилие циклопид снижается, и вторичный подъем биомассы наступает в середине сентября. В октябре биомасса практически близка к нулю.

Сезонная динамика ветвистоусых рачков в озере характеризуется рядом особенностей. Кладоцеры приступают к массовому размножению уже с прогревом водоема и составляют значительную биомассу в летний период. Наибольшие величины ее у Daphnia cucullata отмечаются в июле–августе, у D. cristata – в июле, у D. longispina – в июне–июле и в октябре,

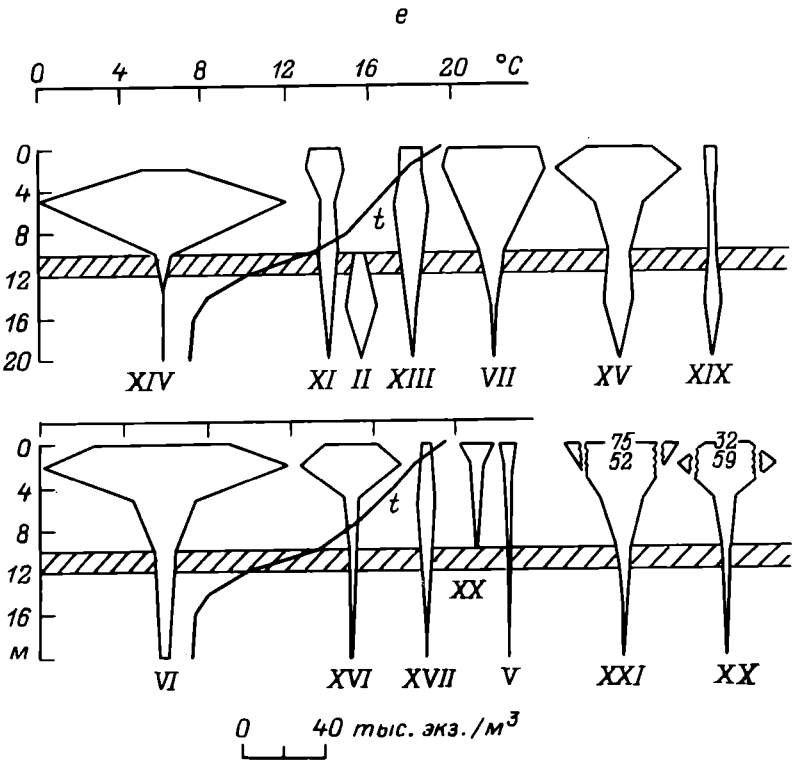


Рис. 53 (*продолжение*).

за исключением 1979 г., когда численность рачков во все месяцы была довольно низкой (рис. 56). Весной количество Bosmina coregoni coregoni заметно нарастает, и в июне–августе биомасса их достигает максимума. С похолоданием, в сентябре–октябре, босмина дает второй пик биомассы. К ноябрю численность рачка падает. С конца июня–начала июля появляется летняя Diaphanosoma brachyurum, биомасса которой максимальна в августе. К октябрю количество ее снижается.

В озере во все месяцы по численности преобладают коловратки. На отдельных станциях их количество достигает 2 млн. экз./м^3 (85% от общей численности зоопланктона). Максимум зимнего Conochiloides natans наблюдается в марте–мае, а холодолюбивых Keratella hiemalis, K. cochlearis macracantha, Filinia maior – в мае–начале июня и вторично в сентябре–октябре (рис. 57).

Численность коловраток Keratella quadrata и K. cochlearis возрастает в мае, а в июне–августе – достигает максимальной величины (рис. 57). Вторичное нарастание численности наблюдается в сентябре. Типичные летние Filinia longiseta и Pompholyx sulcata имеют максимумы в июле–августе, Asplanchna priodonta – в июне и в августе–сентябре. Отдельные особи колониальной коловратки Conochilus unicornis встречаются уже

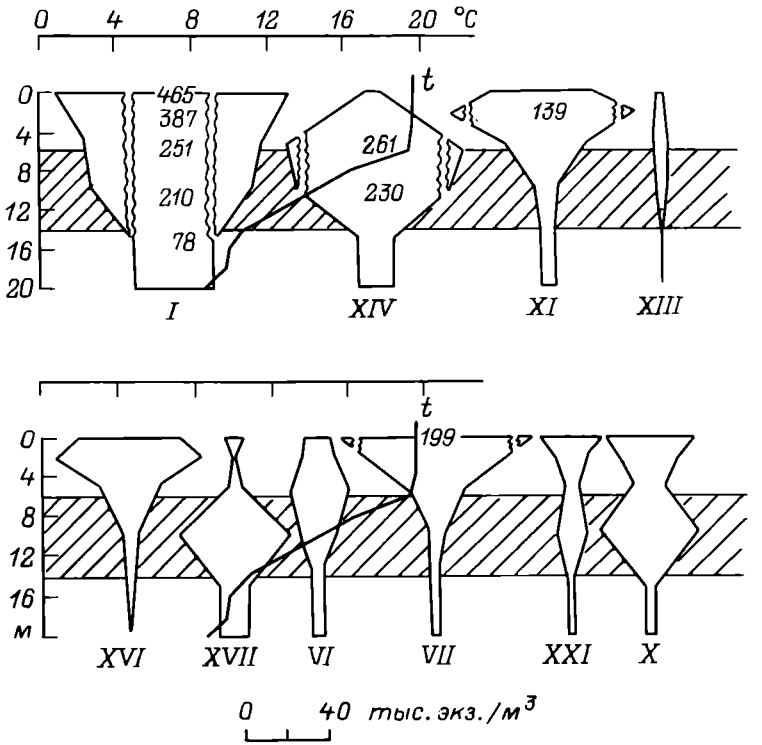


Рис. 53 (*продолжение*).

в мае, первый максимум численности наблюдается в июне, второй – в июле–августе. Весенне-летние виды рода Synchaeta максимальной численности достигают в мае и июле–августе (в 1984 г. роль этой коловратки была мало ощутима).

Таким образом, для сезонной динамики численности и биомассы зоопланктона озера характерны весенне-летний и летне-осенний максимумы (рис. 58). По численности в озере преобладают коловратки. Роль веслоногих в водоеме более значительна, чем ветвистоусых (рис. 59).

Основную биомассу зоопланктона образуют ракообразные-фильтраторы – Eudiaptomus graciloides, Daphnia cucullata, Bosmina coregoni coregoni, а также хищный рачок Cyclops kolensis. Высокие показатели биомассы свидетельствуют о значительных трофических ресурсах озера (табл. 49). Особенно большие величины биомассы зоопланктона отмечаются в глубоководной зоне в летнее время. На участке литорали озера, доступном ветровому перемешиванию, зоопланктон беднее, чем в глубоководных зонах водоема (табл. 50). Наиболее богата ракообразными (до 21 г/м^3) литораль озера в зарослях гречихи и кувшинки желтой.

Таблица 49

Многолетние средние величины общей биомассы (*над чертой*, г/м³) и общей численности (*под чертой*, тыс. экз./м³) зоопланктона пелагиали озера

Месяц	1979 г.	1980 г.	1983 г.	1984 г.	1985 г.
Январь	–	–	0.31 / 15	–	–
Март	–	–	0.36 / 8	0.89 / 24	0.75 / 49
Апрель	–	–	0.48 / 12	–	–
Май	1.45 / 243	0.90 / 178	3.20 / 162	2.50 / 117	1.91 / 177
Июнь	3.47 / 1478	3.00 / 1197	3.66 / 361	4.38 / 346	3.46 / 724
Июль	3.72 / 673	3.56 / 698	3.66 / 164	5.26 / 387	3.97 / 859
Август	–	–	3.92 / 394	3.86 / 195	–
Сентябрь	–	–	2.04 / 157	2.12 / 214	–
Октябрь	1.64 / 306	0.95 / 196	1.97 / 87	1.82 / 150	2.17 / 206
Ноябрь	–	–	1.09 / 54	–	–
Средние за май–июль, октябрь	2.57 / 675	2.10 / 567	3.12 / 194	3.49 / 250	2.88 / 492

Таблица 50

Биомасса (г/м³) зоопланктона на литоральных участках в 1984 г.

Станция	Глубина, м	Месяц						Среднее
		V	VI	VII	VIII	IX	X	
I	1.3	0.53	1.23	1.71	0.26	0.70	0.32	0.96
II	1.0	0.06	1.61	2.45	0.91	1.08	0.18	1.05
III (открытое мелководье)	1.2	0.49	1.52	1.36	0.54	0.49	0.16	0.81
III (защищенное мелководье)	–	–	2.32	3.06	0.65	0.57	0.27	1.37
IV	1.0	0.15	2.61	1.49	0.72	0.71	0.48	1.03
V	1.0	0.13	2.06	1.63	0.71	0.32	0.40	0.87

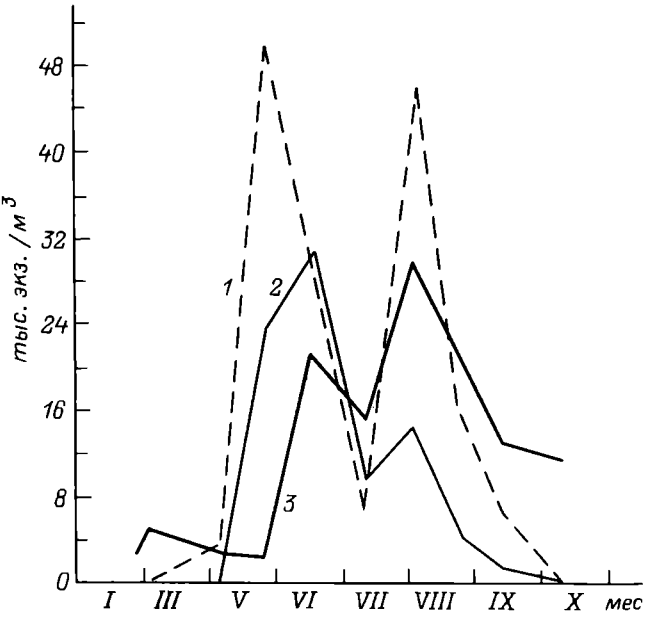


Рис. 54. Сезонная динамика численности отдельных стадий развития Eudiaptomus graciloides.

1 – науплии; *2* – копеподиты; *3* – взрослые особи.

На основании данных по биомассе зоопланктона сделана попытка ориентировочно рассчитать его продукцию (табл. 51). М. Б. Иванова (1985) на обширном материале показала высокую устойчивость П/Б-коэффициентов различных групп зоопланктеров независимо от трофического статуса водоемов. Это явление, по-видимому, можно объяснить тем, что виды, развивающиеся в массе, находятся в пределах своего экологического оптимума, где их продукционные потенции проявляются наиболее полно. Такие расчеты, даже если они имеют оценочный характер, позволяют установить ряд интересных особенностей, присущих планктонной части экосистемы озера. Весной продукция мирных кормовых ракообразных явно не покрывает пищевых потребностей хищных зоопланктеров. Если принять, что K_2 (коэффициент использования пищи на рост) для хищников равен 0.4, то для удовлетворения их пищевых потребностей в месяц необходимо около 26 г/м^3 сырого вещества зоопланктона при условии приблизительной эквивалентности химического состава всех групп зоопланктонных организмов. Таким образом, рацион в 24.5 г/м^3 (26–1.5 г/м^3, рацион хищников минус продукция мирного зоопланктона) может быть обеспечен только за счет потребления коловраток, простейших и, возможно, частично бактерий. Биомасса коловраток в это время близка к 0.25 г/м^3. Чтобы их было достаточно для питания хищных зоопланктеров, суточный П/Б-коэффициент ротаторий должен приближаться к 3.3. Это нереально высокая величина. Следовательно, существенную роль

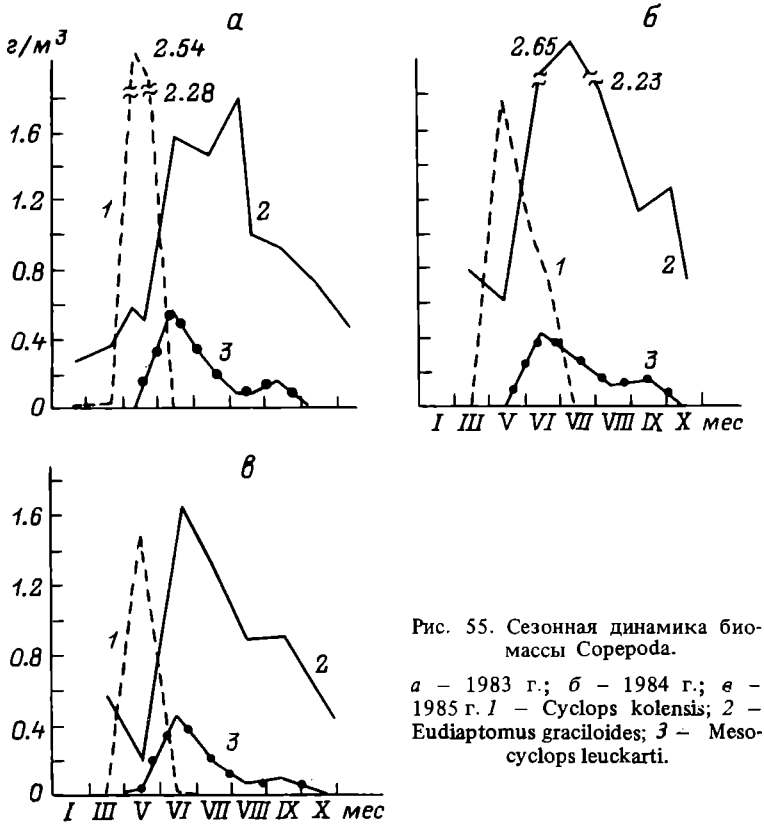


Рис. 55. Сезонная динамика биомассы Copepoda.

а – 1983 г.; *б* – 1984 г.; *в* – 1985 г. *1* – Cyclops kolensis; *2* – Eudiaptomus graciloides; *3* – Mesocyclops leuckarti.

Таблица 51

Продукция кормовых ракообразных в пелагиали озера в 1983 г. (г/(м³ ·мес))

Ракообразные	Месяц							
	I–II	III	V	VI	VII	VIII	IX	X
Cyclopoida	0.03	0.01	10.2	1.82	0.76	0.49	0.42	0.45
Diaptomidae	0.67	0.79	1.37	6.06	7.00	6.73	3.32	2.47
Daphnia	0.03	0.07	0.10	5.42	9.21	5.62	0.77	2.07
Bosmina	0.01	0.01	0.09	2.09	2.19	0.70	1.44	1.40
Diaphanosoma	–	–	–	0.01	0.28	1.73	0.60	0.19
Leptodora	–	–	–	0.01	0.24	0.23	0.05	0.01
Σ, хищные	0.03	0.01	10.2	1.83	1.00	0.72	0.46	0.46
Σ, мирные	0.71	0.87	1.56	13.58	18.68	14.78	6.13	6.13

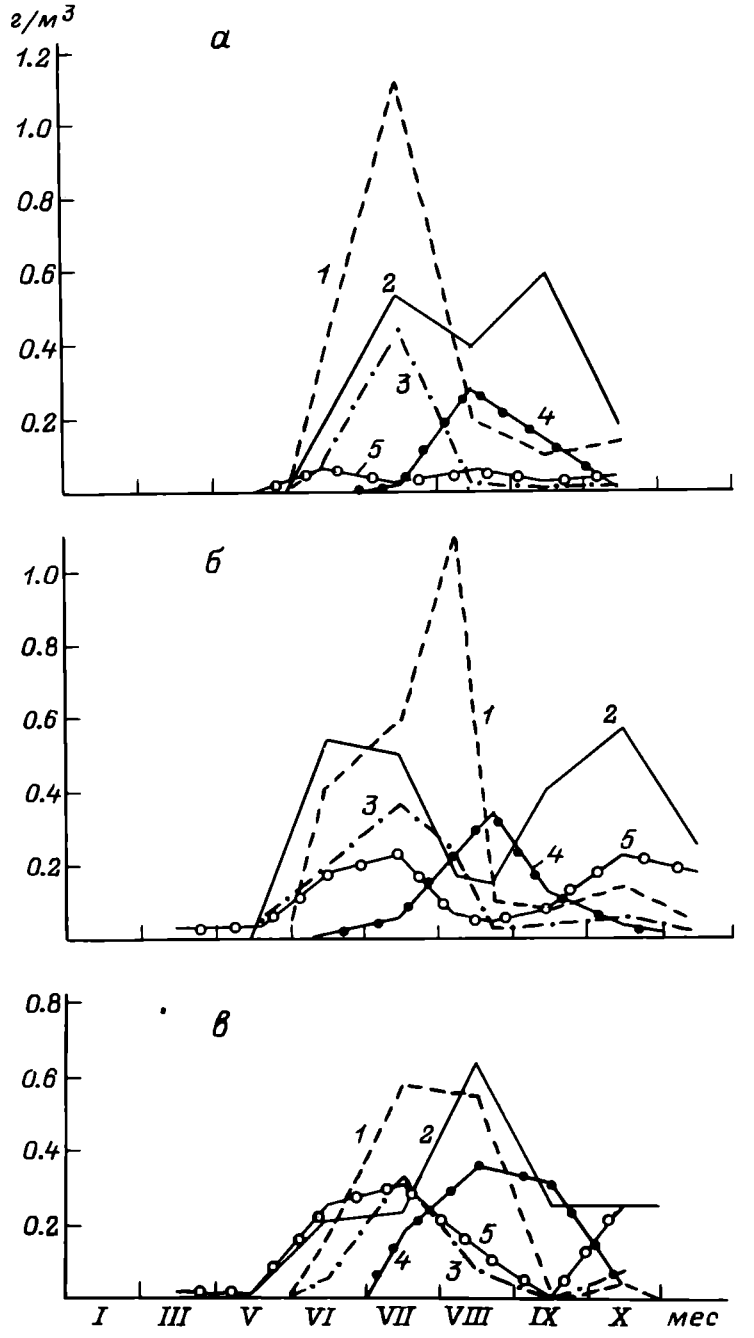


Рис. 56. Сезонная динамика биомассы Cladocera.

а – 1979 г.; *б* – 1983 г.; *в* – 1984 г. *1* – Daphnia cucullata; *2* – Bosmina coregoni; *3* – Daphnia cristata; *4* – Diaphanosoma brachyurum; *5* – Daphnia longispina.

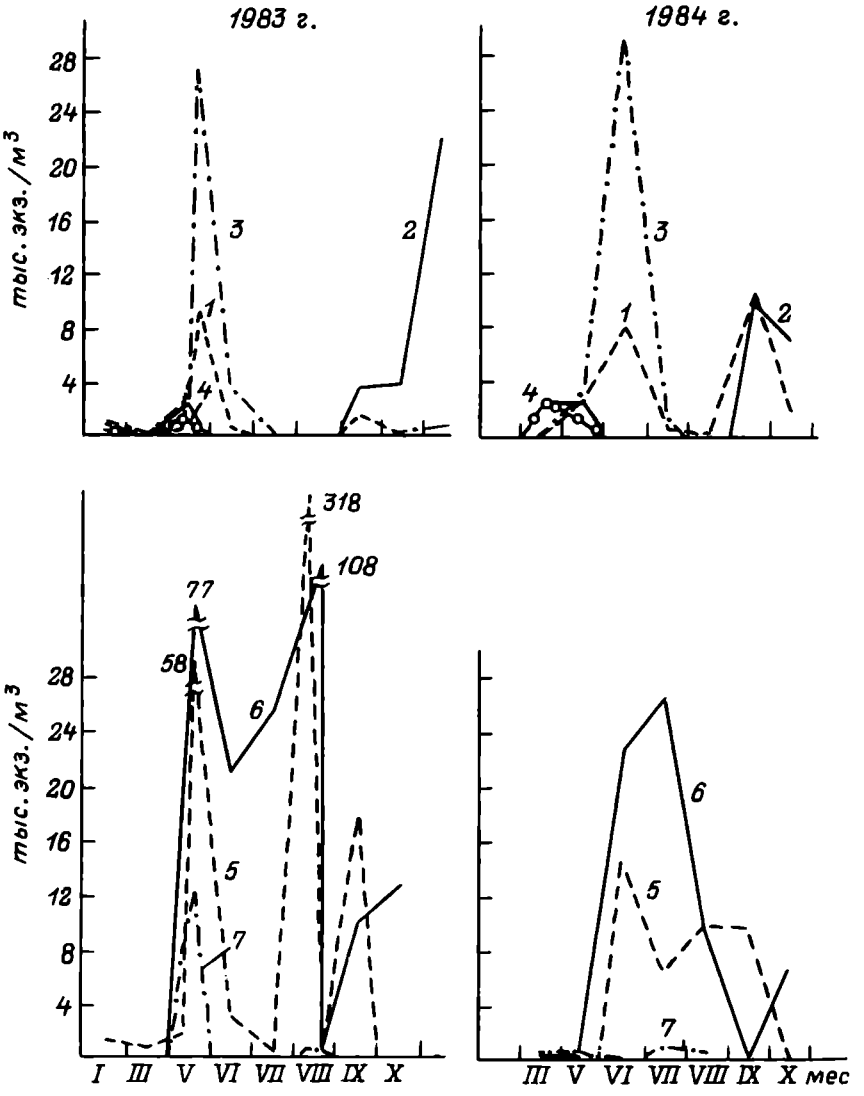


Рис. 57. Сезонная динамика численности коловраток.

1 – Keratella hiemalis; *2* – K. cochlearis macracantha; *3* – Filinia maior; *4* – Conochiloides natans; *5* – Asplanchna priodonta; *6* – Conochilus unicornis; *7* – виды рода Synchaeta; *8* – Keratella quadrata; *9* – K. cochlearis; *10* – Filinia longiseta; *11* – Pompholyx sulcata.

в питании хищников должны играть простейшие, данные по которым, к сожалению, отсутствуют. Однако сходная картина, когда пищевые потребности хищников в отдельные периоды превышают продукцию мирного зоопланктона, известна и для других водоемов.

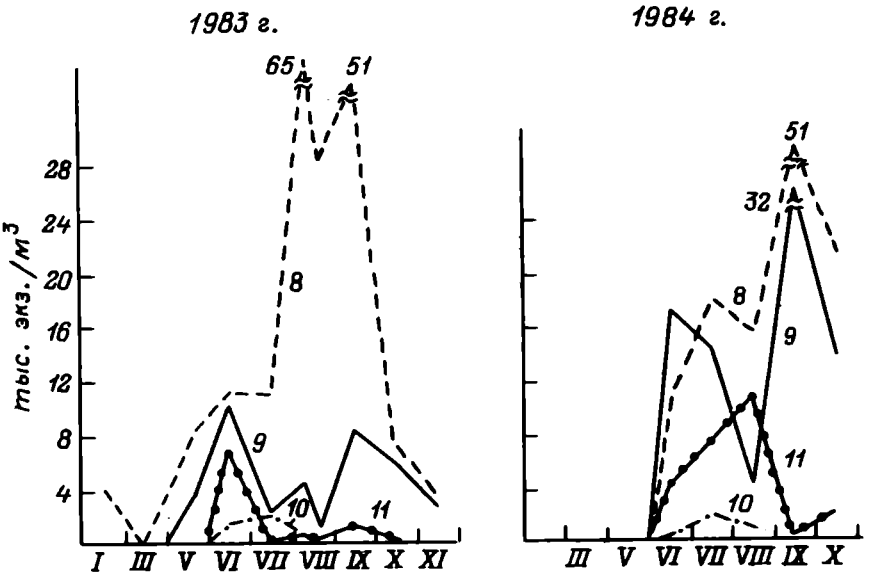


Рис. 57 (*продолжение*).

Максимум продуцирования кормового мирного зоопланктона приходится на лето, на период максимального развития кормовой базы. Причем основу продукции составляют виды-фильтраторы Daphnia, Bosmina, Eudiaptomus. Осенью (сентябрь–октябрь) продукционные показатели несколько снижаются, хотя и остаются на довольно высоком уровне.

Экосистема озера за последние полвека испытывала постоянное эвтрофирующее воздействие со стороны окультуренного ландшафта и г. Переславль-Залесского. В озере появились и в настоящее время достигают высокой численности коловратки, характерные для эвтрофных водоемов: β-мезосапробы – Synchaeta oblonga, S. pectinata, Filinia maior, F. longiseta, Pompholyx sulcata, Brachionus quadridentatus и различные его формы (B. diversicornis homoceros), а также β–α-мезосапробы: B. angularis, B. calyciflorus. В настоящее время возросли численность и биомасса видов рода Daphnia (в 3.5–4 раза по сравнению с 30-ми годами), а также общая численность зоопланктона (в 2.2–3.6 раза).

Индекс сапробности по зоопланктону уменьшается от весны к лету. Весной он составляет 1.71, летом, когда идут процессы самоочищения, индекс снижается до 1.55. Озеро можно охарактеризовать как β-мезосапробный водоем.

Пополнение видового состава зоопланктона озера, в том числе и значительное развитие брахионусов, существенные изменения в соотношении видов, появление видов рода Daphnia и увеличение количественных показателей планктона даже зимой (Ривьер, 1986) свидетельствуют об эвтрофировании водоема.

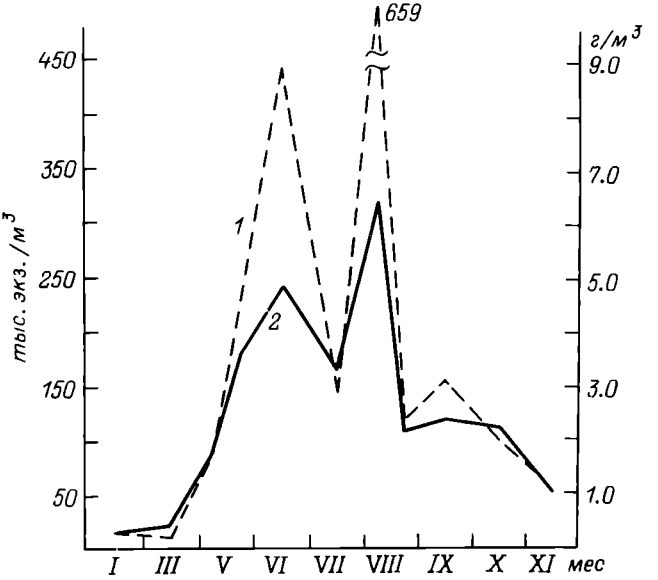


Рис. 58. Сезонная динамика общих численности (*1*) и биомассы (*2*) зоопланктона.

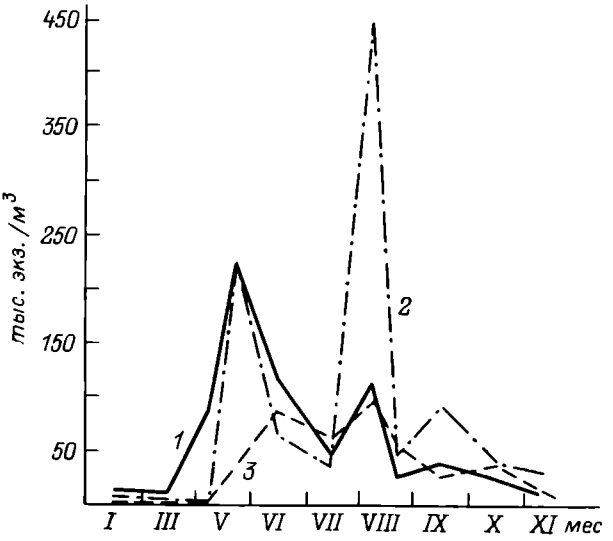


Рис. 59. Сезонная динамика численности групп зоопланктона в озере.

1 – Copepoda; *2* – Rotatoria; *3* – Cladocera.

Падение уровня, осушение мелководий, общее эвтрофирование водоема вызывают сокращение нагульных участков молоди рыб в прибрежье, а также в глубоководных участках, где благоприятная для развития планктона и питания рыб зона прогрессивно уменьшается вследствие распространения заморных явлений.

БЕНТОС

Изучение донной фауны озера начато в 1920 г. Д. А. Ласточкиным (1927). Списки фауны хирономид составили известные специалисты в этой области М. Л. Грандилевская-Дексбах с соавторами (1928) и Н. Н. Липина (1928). Эти исследования носили рекогносцировочный характер и касались только фауны прибрежной зоны. В дальнейшем Ласточкин (1930) с использованием количественной методики подробно описал „ассоциации животного населения" литорали озера, а Грандилевская-Дексбах (1931) исследовала некоторые особенности биологии хирономид.

Первые бентосные съемки всего озера выполнены в 1929–1930 гг. (Дексбах, Грандилевская-Дексбах, 1931). В июле 1929 г. были взяты пробы на 143 станциях, в ноябре того же года – на 33 станциях и в начале апреля 1930 г. – на 36 станциях (эту съемку авторы относят к зимнему периоду). При этом отмечается, что использованный ими в качестве орудия сбора легкий дночерпатель Экмана–Берджа на песчаных грунтах работал плохо, поэтому соответствующие данные они рассматривают как качественные. В последующий почти 50-летний период подобных работ не проводилось, и только в октябре 1978 г. нами выполнено предварительное обследование состояния бентоса для статистически обоснованного планирования дальнейших исследований. Было обнаружено, что по сравнению с 1929–1930 гг. в бентосе произошли значительные изменения (Баканов, 1980). Данные с 27 станций позволили рассчитать, что для получения средних значений биомассы бентоса с точностью не менее 20% необходимо за 1 раз собрать на озере примерно 50 проб.

В 1979 г. были выполнены три бентосные съемки – в мае, июле и октябре. Пробы отбирали на 50 станциях, на глубинах до 2 м, используя модифицированный трубчатый пневматический дночерпатель Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1958) с площадью захвата 50 $см^2$, которым брали по 2 пробы на станции и обрабатывали их совместно. На глубинах свыше 2 м применяли дночерпатель ДАК-250 (Баканов, 1979б), на станции брали по одной пробе. Из-за отсутствия достаточно точной карты грунтов размещение сетки станций по водоему (рис. 60) производили по принципу неограниченного случайного отбора (Баканов, 1979а), который позволяет получить несмещенную оценку средних показателей.

Для решения некоторых вопросов необходимо знать характер статистического распределения бентоса. Гистограммы плотности распределения биомассы бентоса по пробам (рис. 61) свидетельствуют о его резкой асимметричности. Проверка по критерию χ^2 показала, что весной

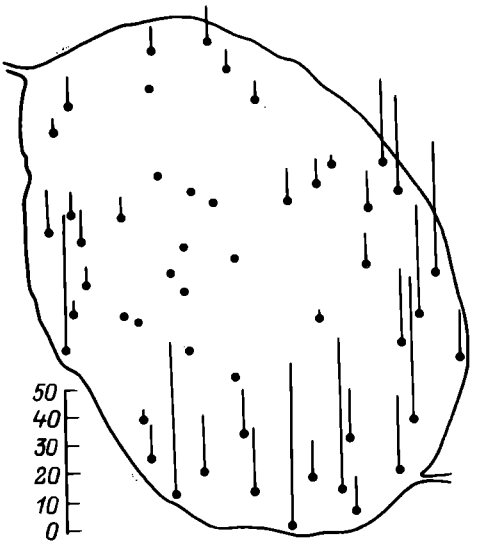


Рис. 60. Размещение станций и распределение биомассы бентоса (г/м²) летом 1979 г.

и осенью эмпирическое распределение бентоса соответствует отрицательному биномиальному (ОБР) на уровне значимости $\alpha = 0.05$, летом же появляется бимодальность, объясняемая тем, что на 5 станциях, расположенных в южной и западной частях литорали, олигохеты дают высокую биомассу, свыше 50 г/м². Соответствие ОБР говорит, во-первых, о том, что бентос размещается агрегированно, во-вторых, о том, что его обилие зависит от нескольких решающих факторов, а данном случае от глубин и грунтов.

Всю площадь озера по уровню обилия бентоса можно разделить на две резко различающиеся части. Глубинная зона с изобат 12–13 м в южной части озера и с изобат 17–18 м в северной характеризуется крайне низкими средними величинами биомассы зообентоса: весной 1.5 г/м²,

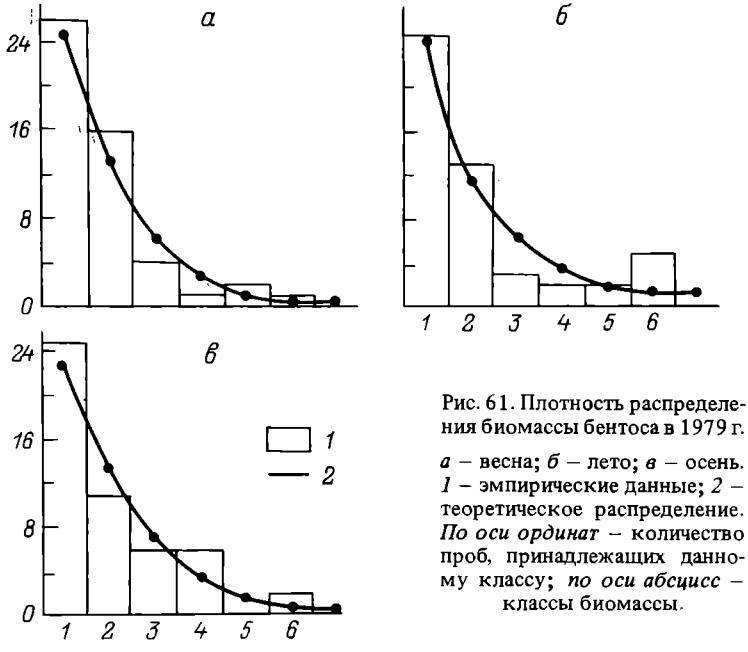


Рис. 61. Плотность распределения биомассы бентоса в 1979 г.

а – весна; *б* – лето; *в* – осень. *1* – эмпирические данные; *2* – теоретическое распределение. *По оси ординат* – количество проб, принадлежащих данному классу; *по оси абсцисс* – классы биомассы.

Таблица 52

Количественные показатели бентоса нагульной зоны

Сезон	Хирономиды	Олигохеты	Общий бентос
Весна	2123 $^{+318}_{-277}$	3294 $^{+685}_{-567}$	5468 $^{+793}_{-692}$
	11.7 $^{+1.7}_{-1.5}$	13.8 $^{+2.9}_{-2.4}$	26.0 $^{+3.3}_{-2.9}$
Лето	4783 $^{+928}_{-777}$	3010 $^{+412}_{-363}$	7813 $^{+1102}_{-965}$
	6.1 $^{+1.3}_{-1.1}$	14.1 $^{+2.7}_{-2.3}$	20.3 $^{+3.1}_{-2.7}$
Осень	9686 $^{+2567}_{-2029}$	5851 $^{+807}_{-710}$	16559 $^{+2567}_{-2222}$
	16.5 $^{+2.6}_{-2.3}$	17.3 $^{+2.7}_{-2.3}$	39.0 $^{+5.0}_{-4.4}$
Среднее	5531 $^{+1271}_{-1028}$	4052 $^{+635}_{-547}$	9947 $^{+1487}_{-1293}$
	11.4 $^{+1.9}_{-1.6}$	15.1 $^{+2.8}_{-2.3}$	28.4 $^{+3.8}_{-3.3}$

Примечание. Здесь и в табл. 53: *над чертой* – численность и ее стандартная ошибка, экз./м^2; *под чертой* – биомасса и ее стандартная ошибка, г/м^2.

летом 0.8, осенью 1.7 г/м^2. На многих станциях этой зоны донные животные отсутствуют. Хирономиды, дающие здесь 54% биомассы, представлены исключительно личинками Chironomus f. l. plumosus (L.), ранее же здесь доминировал Ch. f. l. bathophilus Kieff. Остальную биомассу дают олигохеты, моллюсков не обнаружено. Слабое развитие бентоса в этой зоне объясняется неблагоприятным кислородным режимом, где летом наблюдаются концентрации сероводорода и метана (Федорова, 1967; Добрынин, 1983). Грунт этой зоны представлен черным илом, причем за последние 50 лет эта зона значительно расширилась, ранее она начиналась с глубины 18–19 м (Дексбах, Грандилевская-Дексбах, 1931).

Остальную часть озера, включающую литораль, сублитораль и верхнюю профундаль, можно рассматривать как нагульную для рыб-бентофагов зону со средней биомассой кормового бентоса не ниже 20 г/м^2, осенью она достигает 39 г/м^2 (табл. 52).

Поскольку распределение бентоса соответствует ОБР, то стандартная ошибка средних показателей рассчитана по методу Эллиотта (Elliott, 1977).

По характеру бентоса эту зону можно разделить на две подзоны: с глубинами 0–2 м и 2–16 м. В первой подзоне грунты песчаные, на которых во все сезоны года наибольшую биомассу дают олигохеты, главным образом Isochaetides newaensis (Mich.), хирономиды по биомассе составляют 19–22%. Общая биомасса бентоса весной – 32.2 г/м^2, летом –

Таблица 53

Количественные показатели бентоса озера

Сезон	Хирономиды	Олигохеты	Общий бентос
Весна	1581 +493 −376	2511 +711 −554	4131 +1219 − 941
	8.9 +3.8 −2.7	10.4 +3.9 −2.8	19.6 +7.4 −5.4
Лето	3456 +1393 − 993	2236 +651 −504	5710 +2136 −1554
	4.5 +1.8 −1.3	10.2 +4.1 −2.9	14.8 +6.3 −4.4
Осень	7001 +2260 −1928	4494 +993 −813	12232 +3364 −2638
	12.1 +4.3 −3.2	12.7 +3.7 −2.8	28.6 +9.3 −7.0
Среднее	4013 +1515 −1099	3080 +785 −624	7358 +2240 −1711
	8.5 +3.3 −2.4	11.1 +3.9 −2.8	21.0 +7.7 −5.6

31.7, осенью – достигает 53 г/м^2. В увеличении осенней биомассы большую роль играет фитофильная фауна, попадающая на грунт после отмирания макрофитов. Биомасса пиявок достигает 5.5 г/м^2, кормовых моллюсков – 4.2, личинок насекомых (исключая хирономид) – 3.4 г/м^2. От 32 до 91% биомассы хирономид приходится на долю видов рода Stictochironomus, богато представлены также виды родов Tanytarsus, Cladotanytarsus, Glyptotendipes, Endochironomus. Средняя за вегетационный сезон биомасса бентоса равна 39.0 г/м^2. Несмотря на то что 78.4% биомассы хирономид и 65.6% биомассы олигохет находится в грунте на глубине 0–5 см (Баканов, 1983), доступность кормовых организмов для рыб невелика. Установлено, что обитающие в этой подзоне плотва и густера практически не потребляют олигохет (Кияшко, Половкова, 1983).

Во второй подзоне характер бентоса иной. По биомассе весной и осенью преобладают хирономиды (64–65%), лишь во время летнего вылета их доля снижается до 45%. Общая биомасса бентоса составляет весной 22.6 г/м^2, летом – 13.9, осенью – 30.1 г/м^2, а в среднем за вегетационный сезон 22.2 г/м^2. Среди хирономид доминируют виды рода Chironomus, дающие 84–95% их биомассы, среди олигохет – Isochaetides newaensis.

Несмотря на то что центральную часть озера занимает биотоп черного ила со слабым развитием бентоса, средние по озеру показатели обилия бентоса во все сезоны года остаются высокими (табл. 53). Кормовой бентос представлен практически двумя группами организмов – хирономидами и олигохетами. Первые дают весной 45.2%, летом – 30,

осенью 42.4% биомассы бентоса, вторые – 52.8, 69.0 и 44.3% соответственно. Количество кормовых моллюсков незначительно, в основном это Euglesa henslowana (Schepp.) и Valvata piscinalis (Müll). Гаммариды и водяной ослик встречаются в открытой части водоема единично.

Видовой состав организмов позволяет охарактеризовать бентос как весьма ценный в кормовом отношении для рыб-бентофагов. Среди хирономид – излюбленный объект питания леща, Chironomus f. l. plumosus, дающий 60–72% биомассы. Высокая величина средней за сезон биомассы кормового бентоса позволяет отнести этот водоем к категории „весьма высококормных", по классификации ГосНИОРХ (Пидгайко и др., 1968). Биомасса бентоса в нем значительно выше, чем средняя биомасса (8.9 г/м^2) для озер зоны смешанных лесов (Китаев, 1984). Хотя биомасса хирономид летом вследствие вылета снижается примерно в 2 раза, все же она остается достаточно высокой, а биомасса олигохет по сезонам меняется слабо.

Провести детальное сравнение наших данных с величинами, полученными во время бентосных съемок 1929–1930 гг., не представляется возможным. Можно сравнить данные лишь по совпадающим на местности станциям, относящимся к нагульной зоне. Общая биомасса бентоса практически не изменилась, но соотношение основных групп организмов (в процентах) стало другим:

	Лето		Осень	
	1929 г.	1979 г.	1929 г.	1979 г.
Хирономиды	70.0	22.7	76.3	50.7
Олигохеты	20.9	75.9	21.1	46.9
Моллюски	8.4	0.3	2.4	0
Прочие	0.7	1.1	0.2	2.4

Доля хирономид упала летом в 3 раза, осенью – в 1.5 раза, соответственно возросла доля олигохет. Значительно снизился процент моллюсков. Такое изменение сообщества бентоса характерно для антропогенной сукцессии, наблюдающейся в эвтрофирующихся водоемах. Хотя цифры общей биомассы бентоса практически не изменились, но это объясняется недооценкой бентоса литоральной зоны в результате использования ранее дночерпателей, плохо работающих на плотных грунтах. Можно полагать, что средняя биомасса бентоса 50 лет назад была значительно выше, чем сейчас. Кроме того, если раньше в зоне черных илов биомасса бентоса летом равнялась 8.1 г/м^2, то в настоящее время – 0.8 г/м^2. Следовательно, значительная часть площади озера перестала быть местом нагула рыб-бентофагов.

Сильные изменения произошли в бентосе р. Трубеж. Если раньше ее фауна была бедна, а биомасса бентоса составляла 0.2–3.2 г/м^2 (Дексбах, Грандилевская-Дексбах, 1931), то вследствие заиления и зарастания ложа средняя биомасса бентоса осенью 1978 г. на участке

Таблица 54

Макроагрегированность бентоса

Сезон	Организмы	C_L	S_C	$\mathring{X}$	$\overset{*}{X}$	$\overset{*}{X}/\mathring{X}$	K_A	S_K
Весна	Хирономиды	2.34 / 2.11	0.42 / 0.32	20 / 110	149 / 710	7.3 / 6.4	0.85 / 0.81	0.05 / 0.06
	Олигохеты	3.49 / 3.15	0.94 / 0.76	36 / 151	437 / 1593	12.0 / 10.6	0.93 / 0.92	0.04 / 0.04
	Мотыль	2.74 / 2.99	0.61 / 0.69	3.1 / 57	35 / 655	11.3 / 11.5	0.79 / 0.83	0.06 / 0.05
	Общий бентос	2.38 / 2.01	0.43 / 0.35	62 / 34	465 / 1025	7.4 / 30.2	0.90 / 0.54	0.04 / 0.07
Лето	Хирономиды	3.37 / 2.53	0.88 / 0.49	47 / 51	540 / 429	11.4 / 8.4	0.92 / 0.84	0.04 / 0.05
	Олигохеты	3.11 / 2.85	0.75 / 0.63	35 / 108	378 / 1079	10.7 / 10.0	0.94 / 0.85	0.03 / 0.05
	Мотыль	3.76 / 4.24	1.11 / 1.34	3.8 / 26	54.5 / 423	14.5 / 16.2	0.88 / 0.90	0.05 / 0.04
	Общий бентос	2.28 / 2.28	0.39 / 0.39	75 / 147	525 / 1154	7.0 / 7.9	0.85 / 0.78	0.05 / 0.06
Осень	Хирономиды	6.57 / 2.18	2.86 / 0.35	86 / 141	2090 / 974	24.3 / 6.9	0.96 / 0.81	0.03 / 0.06
	Олигохеты	2.20 / 2.44	0.36 / 0.45	71 / 158	480 / 1229	6.7 / 7.8	0.90 / 0.85	0.04 / 0.05
	Мотыль	2.76 / 3.33	0.61 / 0.85	4.4 / 78	49 / 1005	11.1 / 12.9	0.80 / 0.85	0.06 / 0.05
	Общий бентос	4.09 / 2.00	1.25 / 0.28	181 / 317	2624 / 1999	14.5 / 6.3	0.95 / 0.76	0.03 / 0.06

Примечание. C_L – индекс Ллойда, S_C – его стандартная ошибка, $\mathring{X}$ – плотность организмов на фоне, $\overset{*}{X}$ – то же, в агрегациях, K_A – индекс Романовского-Смурова, S_K – его стандартная ошибка. *Над чертой* – характеристики численности, *под чертой* – биомассы.

от Троицкого моста до устья реки равнялась 40.0 г/м^2, причем 53.2% ее давали олигохеты-тубифициды.

Для правильного суждения об условиях питания для рыб помимо биомассы кормовых организмов необходимо знать степень их агрегированности, которая, как известно, существенно влияет на возможности потребления корма рыбами: чем более агрегированы организмы, тем выше обеспеченность рыб пищей. Изучена агрегированность на трех уровнях: макроагрегированность, мезоагрегированность и микроагрегированность. Первая характеризует неоднородность распределения организмов по акватории всего озера. Для ее количественной оценки применены индекс Ллойда (Lloyd, 1967), описывающий агрегированность одним числом, и методика Романовского–Смурова (1975),

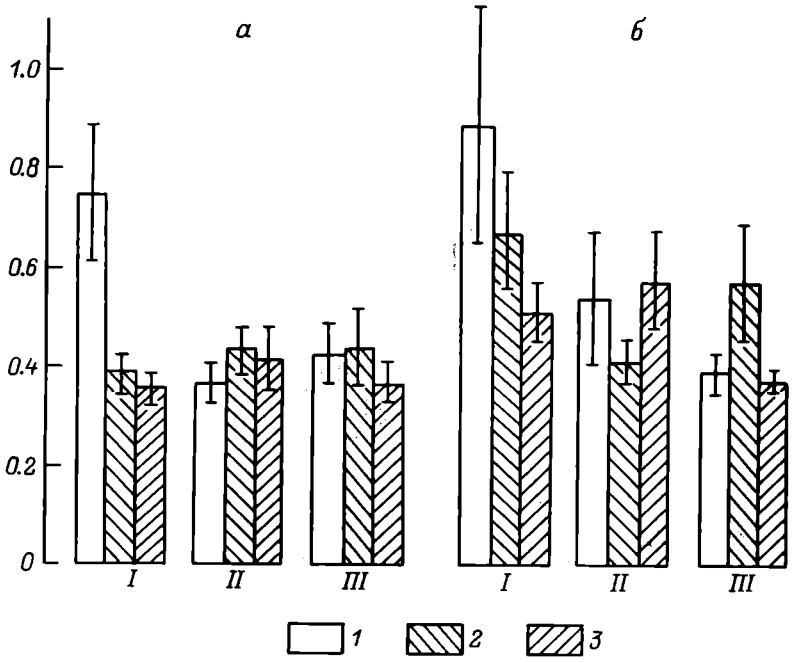


Рис. 62. Сравнение агрегированности бентоса трех водоемов.

а – агрегированность численности; *б* – то же биомассы. *I* – Рыбинское водохранилище; *II* – Чебоксарское водохранилище, *III* – оз. Плещеево. *1* – хирономиды; *2* – олигохеты; *3* – общий бентос. ***Вертикальная линия*** – доверительный интервал при $\alpha = 0.05$. ***По оси ординат*** – индекс агрегированности.

дифференцированно описывающая разные аспекты агрегированности (табл. 54). Сравнение индексов агрегированности можно проводить по критерию Стьюдента. Поскольку макроагрегированность в первую очередь определяется крупномасштабной структурой биотопов, которая в течение года меняется мало, то и агрегированность бентоса по сезонам почти не меняется. Только индекс K_A, показывающий долю площади водоема, не занятую агрегациями, позволяет сделать вывод, что весной биомасса общего бентоса сконцентрирована на 46% его площади, а летом и осенью – на 22–24%.

Для сравнения агрегированности бентоса озера с бентосом Рыбинского и Чебоксарского водохранилищ использован информационный индекс агрегированности, A_H (Баканов, Сметанин, 1981) (рис. 62). По критерию Стьюдента установлено, что агрегированность численности хирономид озера достоверно (при $\alpha = 0.05$) ниже, чем в Рыбинском водохранилище. Агрегированность биомассы хирономид и общего бентоса озера достоверно ниже, чем таковая обоих сравниваемых водохранилищ, а агрегированность биомассы олигохет достоверно не различается, т. е., с точки зрения биологии олигохет, гетерогенность биотопической структуры всех трех водоемов примерно одинакова,

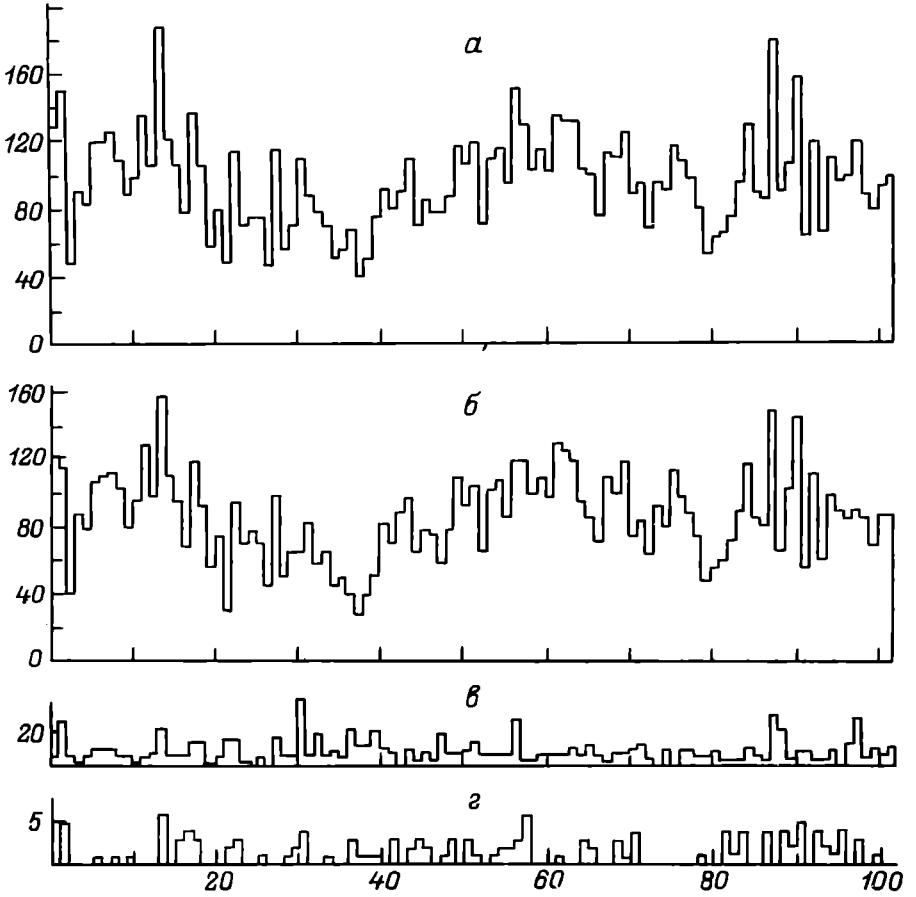


Рис. 63. Колебания численности организмов в литорали.

а – общий бентос; *б* – хирономиды; *в* – олигохеты; *г* – моллюски. *По оси ординат* – численность, экз./пробу; *по оси абсцисс* – номера проб.

личинки же хирономид предъявляют к биотопу более жесткие требования, чем олигохеты.

Мезоагрегированность бентоса, характеризующая его распределение в пределах относительно однородных биотопов, подробно характеризовалась нами ранее (Баканов, 1983). Зафиксировано ее сезонное изменение: летом она выше, чем весной и осенью, что до некоторой степени компенсирует снижение биомассы бентоса в это время года.

Изучение особенностей микрораспределения бентоса в литорали озера на глубине 0.5 м при однородном песчаном грунте без макрофитов с использованием трубчатого штангового дночерпателя с квадратным сечением площадью 50 см^2 показало, что средняя биомасса его равнялась 25.1 г/м^2, в том числе хирономид – 20.1, олигохет – 4.0, кормовых моллюсков 0.5 г/м^2.

Даже на таком сравнительно гомогенном биотопе распределение организмов бентоса весьма неоднородно (рис. 63). Наиболее характерной чертой изменения численности и биомассы организмов вдоль некоторого направления по биотопу является наличие нерегулярных колебаний, поэтому такое изменение плотности можно рассматривать как стохастический процесс и применять к нему спектрально-корреляционный анализ (Баканов, Сметанин, 1982). С помощью этого метода были установлены размеры агрегаций основных групп бентоса. Наиболее сложной оказалась пространственная структура олигохет и моллюсков, которые образовывали агрегации четырех различных размеров, тогда как биомасса общего бентоса характеризовалась наличием агрегаций диаметром около 21 см (Баканов, 1983).

Если все пробы бентоса разделить на два класса в зависимости от того, превышает ли плотность организмов в них среднюю плотность для всей выборки или нет, то для этого материала можно применить критерий серий Вальда-Вольфовица (Siegel, 1956), который показал, что участки с высокой плотностью олигохет и моллюсков случайным образом чередуются с участками с низкой плотностью, а у хирономид и общего бентоса чередование участков не случайно, что говорит о наличии агрегаций большего масштаба, не улавливаемых при такой длине трансекты.

В целом можно сказать, что бентос озера богат в количественном и качественном отношении и может обеспечить откорм более многочисленного стада леща, чем сейчас. Недостаточное количество моллюсков, возможно, негативно сказывается на питании и росте прибрежной группировки плотвы (Стрельников, Пермитин, 1983). В период наших исследований (1978–1980 гг.) в озере не было обнаружено моллюска дрейссены, но в последние годы он появился. Известно, что в зависимости от ряда факторов дрейссена может влиять как положительно, так и отрицательно на обилие хирономидно-олигохетного бентоса и зоопланктона (Баканов, 1985). Можно предположить, что этот моллюск, неумышленно занесенный человеком, не окажет отрицательного влияния на кормовую базу рыб, но положительно повлияет на качество воды.

РЫБЫ

За период исследований 1976–1985 гг. в озере зарегистрировано 16 видов рыб из 6 семейств. Наиболее широко представлено семейство карповых, насчитывающее 11 видов: язь, плотва, верховка, уклея, лещ, густера, линь, щиповка, пескарь, серебряный и золотой караси. В озере также обитают ряпушка, налим, щука, ерш и окунь. Состав ихтиофауны озера, несмотря на его постоянную и давнюю связь с бассейном Верхней Волги, довольно своеобразен. Прежде всего, это наличие крупной формы ряпушки и отсутствие в составе рыбного населения синца, чехони, судака и ряда других видов, широко распространенных в соседних водоемах бассейна Волги. В видовом составе ихтиофауны

Таблица 55

Изменение соотношения видового состава рыб в озере

Вид	1888 г.	1900 г.	1920 г.	1950 г.	1986 г.
Ряпушка	+++	++	++	++	+
Щука	++	++	++	++	+
Язь	+	+	+	+	+
Плотва	+++	+++	+++	+++	+++
Верховка	+	+	+	+	+
Уклея	+	+	++	+++	+++
Лещ	++	+	+	+	+
Густера	++	++	++	++	++
Линь	+	+	+	Ед.	Ед.
Пескарь	+	+	+	+	+
Серебряный карась	+	+	+	Ед.	Ед.
Золотой карась	+	+	+	Ед.	Ед.
Щиповка	+	+	+	+	+
Налим	+	+	+	+	+
Окунь крупный (хищник)	+++	++	++	++	+
Окунь мелкий (планктофаг)	+	+	++	++	+++
Ерш	+++	+++	+++	++	++

Примечание. +++ – высокая численность, ++ – средняя численность, + – малая численность, Ед. – единично встречающиеся экземпляры.

за последнее столетие изменений не произошло, так как аналогичный видовой состав рыбного населения в озере отмечали исследователи и в предыдущие периоды (Гримм, 1888; Борисов, 1926; Ласточкин, 1927). Изменения произошли в основном в распределении, численности, темпе роста, возрастной структуре популяций некоторых видов и в их пищевых взаимоотношениях (табл. 55).

В последние годы в озере стало меньше ряпушки, ерша, единично в уловах встречаются оба вида карася, очень редок линь. В то же время резко увеличилась численность уклеи, окуня и плотвы, причем плотвы тугорослой, обитающей в толще воды и питающейся зоопланктоном.

Одними из факторов, ограничивающих разнообразие рыбного населения, на наш взгляд, являются специфика гидрологического и гидрохимического режимов водоема и его морфометрия. Об этом свидетельствует безуспешная попытка местных рыбоводов в начале 70-х годов нашего столетия акклиматизировать в нем судака. Выпускались в водоем и небольшие партии леща из соседнего оз. Неро, но так как в оз. Плещеево издавна обитает лещ, оценить влияние этой интродукции на популяцию местного леща не представляется возможным.

Европейская ряпушка широко распространена во многих озерах Карелии, Прибалтики. Она многочисленна в таких крупных озерах, как Ладожское, Онежское, Чудское, Селигер, встречается в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Всего в СССР учтено около 500 озер, где обитает этот вид. В большинстве водоемов ряпушка

Таблица 56

Линейный рост ряпушки, мм

Годы	Возраст, лет						Литературный источник
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
1917–1920	108.0	170.0	232.0	264.0	288.0	306.0	Борисов, 1924
1925–1928	100.0	155.0	203.0	231.0	254.0	271.0	Суетов, 1934
1959–1961	122.1	177.6	220.9	251.3	272.8	–	Макковеева и др.,1964
1979	–	177.0	216.0	233.0	247.0	263.0	Наши данные

представлена типичной мелкой формой, отдельные особи которой имеют массу менее 50 г, чаще 10–20 г. В оз. Плещеево обитает только крупная ряпушка, которую выделили в подвид (Борисов, 1926).

В прошлом столетии (Гримм, 1888) отдельные экземпляры ряпушки в озере достигали 400 г. В промысловых уловах „мерной сельдью" считалась рыба длиной 27 см. В 20-х годах нашего столетия отмечается заметное снижение показателей длины и массы тела этого вида. В уловах стали преобладать особи длиной 24 см. В настоящее время их средняя длина 22–23 см, а масса около 100 г. Таким образом, за последние 100 лет средний размер рыб уменьшился на 14%, а масса на 36% (Стрельников, Пермитин, 1983). Отмечены изменения в темпе ее роста и в возрастном составе популяции. Раньше ряпушка доживала в озере до 9 лет. В последние годы таких долгоживущих особей нет, максимальный возраст не превышает 7 лет, а основу стада составляют рыбы 2–3-летки. Количество 5–6-леток не превышает 6% от общего количества взрослых рыб, тогда как в 20-е годы (Ласточкин, 1927) эти возрастные классы составляли 40–45% всего стада.

Судя по годовым приростам тела, в последние десятилетия снизился и темп роста (табл. 56), особенно у старшевозрастных особей. Так, если раньше годовой прирост у ряпушки в возрасте 4–5 лет составлял 24–32 мм/год, то сейчас – 14–17 мм/год, а прирост по массе уменьшился с 22–33 до 18–24 г/год.

Созревает ряпушка в озере в 2-, 3-летнем возрасте. Это одна из наиболее скороспелых рыб водоема. Плодовитость в значительной степени определяется размерами рыб и варьирует в довольно значительных пределах – от 1 тыс. до 25 тыс. икринок.

Ряпушка относится к осенненерестующим рыбам. Сроки нерестовой миграции, т. е. время выхода на нерестилища, определяются температурным режимом и гидрометеорологическими условиями. В связи с этим начало нереста из года в год не совпадает. Обычно икрометание происходит в конце октября–ноябре, но нередко и в начале декабря, когда температура воды снижается до 0.5 °С. Период икрометания обычно совпадает с началом образования ледяного покрова озера. Основная масса рыб выметывает икру в течение 2–3 сут преимущественно в ночное время. Нерестится ряпушка на песчаных грунтах над глубинами 2–4 м. Основные нерестилища раньше простирались от притока Колыберка до р. Вексы. П. Г. Борисов (1926) считал, что выбор ряпушкой

для нереста этих участков предопределяется близостью р. Вексы, как бывшего миграционного пути, по которому в отдаленные времена ряпушка проникла из Волги в озеро.

Икра у ряпушки донная, но к грунту она не приклеивается, а свободно лежит на песчаном субстрате. Массовое вылупление личинок из икры происходит к моменту вскрытия водоема, затем они постепенно распределяются по всему озеру, дрейфуя с потоками воды. В июле–августе окрепшая молодь сосредоточивается в глубоководной зоне, ближе к слою температурного скачка.

Во время икрометания ряпушка расходует значительную часть (до 40%) своих жировых запасов. Зимой рыба почти не питается, и восполнения истраченных энергоресурсов до весны не происходит. Пищевая активность постепенно возрастает к моменту распаления льда. Основное восполнение энергии, интенсивный рост и накопление жировых запасов происходит летом.

Использование современных рыбопоисковых приборов позволило детально уточнить многие особенности пространственного распределения ряпушки. Оказалось, что, когда в озере нет дефицита кислорода, ряпушка придерживается наиболее глубоких участков, где занимает нижние слои воды. Зона ее обитания часто ограничивается 5–6 км^2 (около 10% от акватории водоема).

В мае и сентябре, когда температура во всей толще воды выравнивается, днем ряпушка распределяется как в средних, так и в нижних слоях воды.

В начале июня, после интенсивного прогрева поверхностных вод, в озере начинает формироваться слой температурного скачка. Разница в температуре эпилимниона и гиполимниона достигает 7–10 °С, а содержание кислорода в гиполимнионе еще достаточно высокое. Ряпушка в светлое время суток держится в нижних слоях воды, в 1–5 м ото дна. Вечером, после захода солнца, часть скоплений поднимается в средние и даже в верхние слои воды, а утром опускается обратно. Такие суточные вертикальные миграции – явление, широко распространенное у многих видов рыб как в пресных водах, так и морях, а ритм суточного поведения имеет явно пищевой характер, обусловленный неравномерным распределением по вертикали кормового зоопланктона в разные часы суток.

В июле в придонных слоях происходит уменьшение содержания O_2, а верхний слой воды прогревается до 18–20 °С. Дефицит кислорода вызывает резкое снижение численности зоопланктеров ниже слоя температурного скачка (Столбунова, 1983). В связи с нехваткой O_2 вынуждена подняться выше и ряпушка. По нижней границе ее нахождения можно проследить скорость нарастания зоны дефицита кислорода, которая в последние десятилетия занимает в озере практически весь гиполимнион. В глубоководной котловине это охватывает всю придонную толщу воды мощностью 12–15 м. В результате этого во время жаркого июля 1981 г. зона жизненного пространства ряпушки уменьшилась до 1.5–2-метровой толщи воды: сверху ее ограничивала высокая температура воды (20–23 °С), снизу – отсутствие

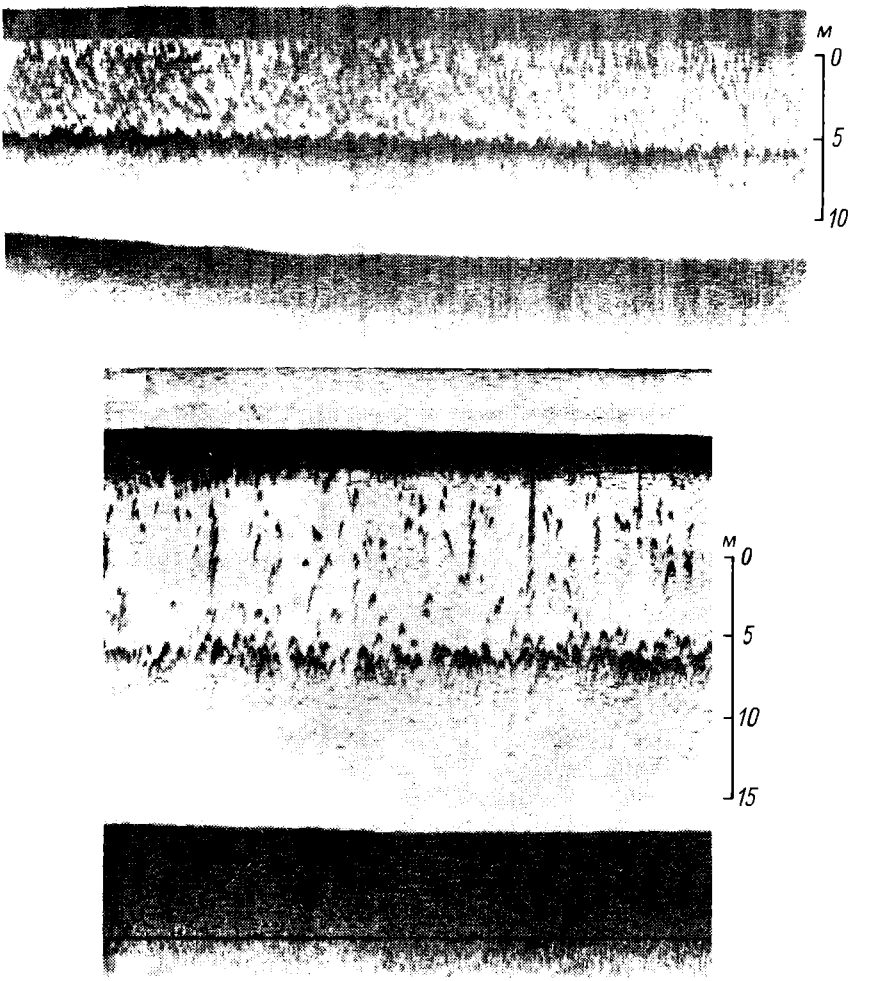


Рис. 64. Эхозапись скоплений ряпушки в августе 1981 г. (эхолот „Fishfinder-5000").

кислорода (рис. 64). Концентрирование в очень узком слое вызывает резкое увеличение плотности рыбы в нагульных скоплениях. Интересна суточная динамика вертикального распределения ряпушки в этот период. Днем она образует небольшие стайки, которые питаются в нижнем горизонте эпилимниона, после захода солнца стайки распадаются и отдельные особи ровной линией сосредоточиваются в слое температурного скачка. Получается, что вечером рыба не поднимается вверх,

как это наблюдается при нормальных кислородных условиях, а наоборот на 1–3 м опускается к термоклину. Ряпушка настолько ровно рассредоточивается в одном горизонте, что при контрольных обловах тралом хороший улов был только тогда, когда точно задавали глубину проводки трала. Ошибка на 0.5 м – и улов ряпушки в 5–10 раз меньше.

Устойчивое низкое содержание кислорода в гиполимнионе может вызвать и замор рыб, однако летних заморов в озере пока не было отмечено. Дефицит кислорода держится 1–2 мес, и уже во второй половине августа содержание его в гиполимнионе заметно увеличивается. Вслед за этим и ряпушка опускается обратно в нижние слои воды, успешно миновав неблагоприятный период дефицита кислорода.

В настоящее время ряпушка имеет сравнительно невысокую численность. Общая ее биомасса колеблется от 200 до 300 ц, а численность половозрелых рыб от 200 до 300 тыс. экз. В плотных скоплениях, образующихся в котловине озера, на каждые 100 м^2 приходится по 2–3 особи. При вынужденном подъеме рыб к линии термоклина во время дефицита O_2 ее плотность в зоне нахождения возрастает до 15 экз. на 10 м^2, т. е. при неблагоприятном кислородном режиме зона с подходящими для жизни условиями сокращается в 5–10 раз, составляя всего лишь 2–3 % от объема всего водоема (Малинин, Линник, 1983).

В пищевом комке ряпушки в возрасте 2+ и старше размером 177–243 мм обнаружены только планктонные организмы. В июле пищевой комок ее состоит из видов родов Leptodora и Bosmina (рис. 65). У ряпушки из южных участков озера в пище встречается только Leptodora kindtii, а из центральных – кроме нее присутствует Bosmina coregoni. Единично отмечены B. longirostris и Limnosida frontosa. В октябре количество зоопланктона в водоеме уменьшается, а питание ряпушки становится более разнообразным. Пища на 35–52 % в разных районах озера состоит из Bosmina coregoni, на 1–28.8 % – из видов рода Eudiaptomus, на 12–29 % – из рачков копеподитных стадий.

В связи с большой прозрачностью воды в озере отлов ряпушки возможен только ночью. В это время суток она питается малоинтенсивно, поэтому накормленность исследованных рыб низкая; в среднем летом (22.5 ± 13.9) ‰ и осенью – (16.9 ± 5.9) ‰.

У к л е я, широко распространенная в Волге и ее притоках в начале нашего века, в озере не относилась к видам, доминирующим в уловах (Ласточкин, 1927), а начиная с 1945–1946 гг. превратилась в один из главных их компонентов (Борисов, 1953). В последующие годы и сейчас численность этого вида остается неизменно высокой, что, видимо, связано с улучшением условий ее обитания и с увеличением биомассы зоопланктона. Если раньше основная часть ее популяции была привязана к биотопам литорали, то сейчас она занимает и глубоководную часть водоема, образуя здесь значительные скопления.

Нерест обычно происходит в конце мая, иногда – в начале июня. Отмечаются большие нерестовые скопления. Нерестится уклея на мелких песчаных участках литорали, покрытых зарослями редкой водной растительности, соотношение полов на нерестилищах обычно 1 : 1. Прослеживается несколько подходов рыбы на нерестилища. Нерест

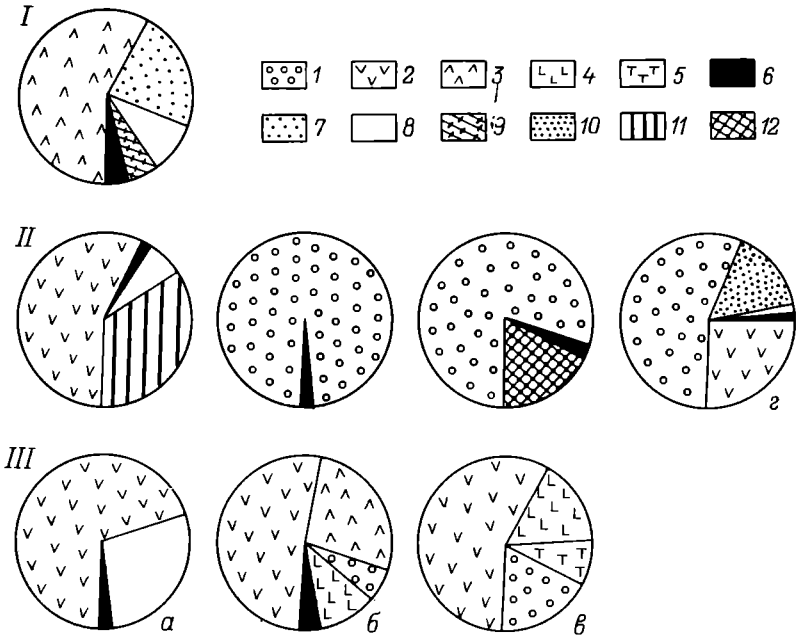


Рис. 65. Состав пищи уклеи (*а*), ряпушки (*б*), окуня (*в*), плотвы (*г*), % по массе. *I* – весна; *II* – лето; *III* – осень. *1* – Leptodora; *2* – Bosmina; *3* – копеподиты; *4* – Daphnia; *5* – Eudiaptomus; *6* – прочие; *7* – икра рыб; *8* – жуки-плавунцы и их личинки; *9* – Tanytarsini; *10* – Chydorus; *11* – фитопланктон; *12* – куколки хирономид.

при каждом подходе проходит быстро. В теплые безветренные дни он длится 10–12 ч, начинаясь ранним утром и заканчиваясь во второй половине дня. К вечеру обычно все производители отходят в сублитораль. Нерестилища уклеи расположены почти по всему периметру водоема. Это хорошо прослеживается по уловам ранней молоди, которая появляется в прибрежных уловах в середине или в конце июня. В это время ее распределение вдоль побережья довольно равномерно. Количество сеголетков в уловах обычно невелико (табл. 57).

По мере роста личинок происходит их пространственное перераспределение, в результате которого основные скопления молоди уклеи сосредоточиваются в местах интенсивного развития высшей водной растительности, характеризующихся богатой фитофильной фауной. Одновременно наблюдается увеличение количества уклеи в уловах, что, очевидно, объясняется появлением в озере личинок более поздних генераций. К концу лета происходит некоторое снижение численности молоди в связи с элиминацией части молоди и прессом хищников. В последующие осенние месяцы количество молоди уклеи стабилизируется. В то же время доля сеголетков уклеи в уловах растет и достигает максимума в октябре (табл. 57).

Таблица 57

Количество молоди уклеи в уловах волокуши в прибрежной зоне озера, по данным 1980–1981 гг.

Показатель	Май*	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Численность, экз.	24–1926 409 ± 265	54–192 113 ± 20	64–2800 642 ± 375	3–1666 293 ± 115	8–449 201 ± 51	4–2148 296 ± 146
Доля в уловах, %	21–99 59 ± 11	39–67 53 ± 4	23–99 77 ± 11	12–99 56 ± 9	12–99 78 ± 11	9–100 86 ± 6

Примечание. Здесь и в табл. 64: *над чертой* – пределы колебаний, *под чертой* – средняя арифметическая и ее стандартная ошибка.

* – годовики, а в остальные сроки – сеголетки.

Наблюдающееся в октябре увеличение количества сеголетков уклеи в северо-западной части озера объясняется активным перемещением мальков в этот район из прилегающих к нему участков литорали озера и эстуария р. Вексы. Последнее обусловливается понижением уровня воды в озере и температуры воды на мелководьях (0.5–1.5 м), отмиранием большей части водной растительности и ухудшением кормовых условий в литорали.

Таким образом, скопления молоди уклеи сохраняются в прибрежной зоне озера в течение всего летне-осеннего периода. В открытой части озера сеголетки и годовики уклеи не встречаются, что позволяет считать мелководные прибрежья основными зонами обитания молоди. Выход уклеи в пелагиаль происходит, видимо, на более поздних этапах онтогенеза. Максимальный возраст уклеи 7–8 лет при длине тела 135–136 мм и массе 25–30 г. До 80% улова составляют особи 4–5 и 6 лет. В водоеме доминируют две возрастные группы – 4 и 6 лет. Нахождение в озере значительного количества особей, близких к предельному возрасту, с одной стороны, свидетельствует о высоком и стабильном пополнении стада, с другой – о слабом освоении уклеи промыслом.

Рост уклеи в озере заметно хуже, чем в других водоемах, в частности в Рыбинском водохранилище и некоторых озерах Карелии (табл. 58). В 1980 г. наблюдалось замедление линейного роста уклеи по сравнению с 1960 г., что, возможно, вызвано быстрым ростом численности популяции.

Уклея играет важную роль в экосистеме озера не только как один из основных компонентов ихтиофауны этого водоема и важный объект промысла, велика ее роль и как объекта питания хищных рыб. Она составляет значительную долю в питании окуня, щуки и налима.

Следует заметить, что в условиях высокой прозрачности воды в светлое время суток уклея, как и ряпушка, успешно избегает попадания в трал и сети, поэтому уловы ее днем незначительны. Ночные уловы в 2–10 раз больше дневных. Улов тралом в 1–2 м от поверхности колеблется от 1–2 до 30–40 кг на 20 мин лова. Наиболее высокая плотность уклеи чаще всего приходится на места свала глубин над

Таблица 58

Темп линейного роста уклеи из различных водоемов, мм

Водоем	Возраст, лет							Литературный источник
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Оз. Плещеево	67	94	114	127	144	–	–	Макковеева и др., 1964
Оз. Плещеево	–	94	110	120	128	–	–	Наши данные (1980)
Онежское оз.	86	117	140	–	–	–	–	Решетников и др., 1982
Сямозеро	80	105	127	145	153	166	180	Милинский, 1946
Оз. Суоярви	–	100	119	129	139	145	156	Озера Карелии, 1959
Святозеро	98	109	123	128	130	134	147	Тот же
Рыбинское водохранилище	83	97	116	–	–	–	–	Наши данные (1979)

отметками 6–12 м. Здесь она иногда образует сплошные скопления протяженностью несколько сотен метров. Обычно такие скопления состоят из сотен мелких стаек. Плотность рыб в них достигает 2–5 экз./м^2, но акватория участков со столь высокой плотностью не превышает 5–7 % от общей площади озера. На остальной части водоема плотность уклеи обычно невелика (рис. 66).

Наиболее плотные скопления уклея образует над глубинами 6–8 м в сентябре–октябре. Структура этих скоплений несколько отличается от летних: в них уже нельзя выделить отдельные стаи (рис. 66). Зимует уклея в виде плотных скоплений. Об этом свидетельствуют большие уловы промысловыми неводами в зимнее время (до 1 т уклеи за притонение 500-метровым неводом). Зимние скопления уклеи пространственно отделены от скоплений других рыб, так как в разовых промысловых уловах обычно доминирует только этот вид рыбы.

В период летнего нагула уклея перемещается исключительно в поверхностных слоях эпилимниона и пространственно отделена от основных скоплений ряпушки на 3–8 м во время летней стагнации и 15–17 м – в остальное время года. Уловы уклеи в этот период в горизонте 1–2 м составляют 22–35 кг за 10 мин траления, тогда как в слое 3–7 м – 0.5–3 кг, глубже 7 м уклея в уловах отсутствует. Вариации температуры воды между нижней и верхней границами вертикального расположения уклеи незначительны и составляют 1–3 °С. Обычно днем стайки перемещаются в 1–5 м от поверхности воды, после захода солнца они распадаются и особи рассредоточиваются в этом же слое воды. В штиль уклея поднимается в самый верхний слой. Осенью при наступлении гомотермии горизонт ее нахождения увеличивается до 10–11 м, но максимальные уловы (16 кг на 1 траление), так же как и в летний период, приурочены к горизонту 1–3 м.

Таким образом, зона основных перемещений взрослой уклеи охватывает поверхностный горизонт почти по всей площади озера. Она избегает глубинных слоев мета- и гиполимниона. В целом

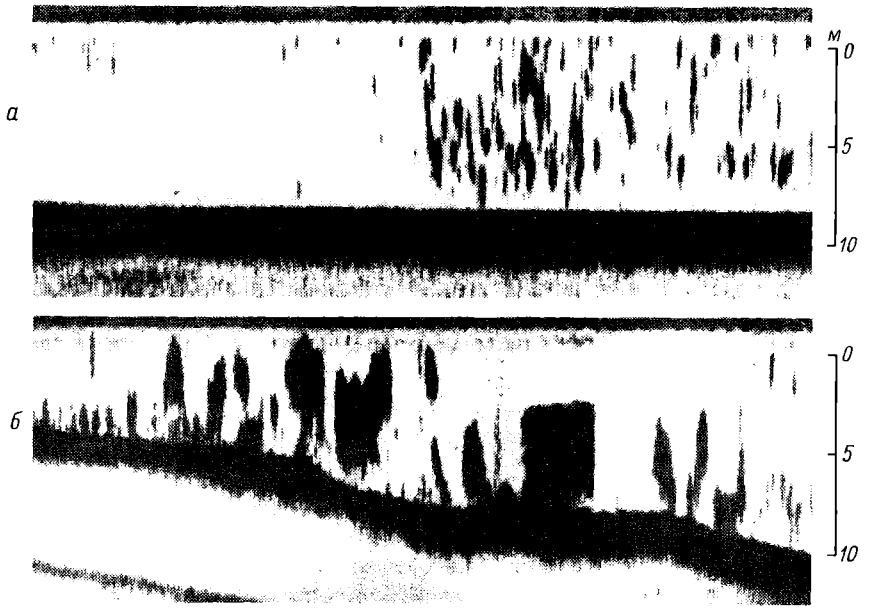


Рис. 66. Эхозаписи скоплений уклеи (*верхний горизонт*) и плотвы (*нижний горизонт*) в августе (*сверху*) и в октябре (*снизу*) (гидролокатор „Лещ").

зона обитания уклеи составляет около 50% от общего объема воды в озере.

Средняя плотность уклеи в 1979–1980 гг. была (0.25 ± 0.05) экз./м^2, а летом 1981 г. – в 1.3 раза меньше. При пересчете на биомассу получается 2.3 тыс. и 1.7 тыс. ц соответственно, что значительно выше биомассы ряпушки в эти годы (242–306 ц).

На первом месяце жизни в пище уклеи доминирует зарослевый планктон. Сеголетки и годовики питаются главным образом зарослевыми личинками хирономид и прочими насекомыми (Халько, 1983). В пище рыб в возрасте 3+ и старше преобладают планктонные ракообразные. Наряду с ними в кишечниках обнаружена икра рыб, личинки хирономид, жуки-плавунцы и их личинки, фитопланктон, макрофиты и другой корм.

В мае на нерестилищах пищевой комок половозрелых особей уклеи более чем на 50% представлен молодью веслоногих рачков. Значительная доля рациона (более 30%) приходится на икру рыб и личинок жуков-плавунцов (около 10%). Встречаются личинки рода Tanytarsus и Harpacticoidae (рис. 65).

В июле отметавшие икру особи держатся в пелагиали, в верхних горизонтах. В пищевом комке обнаружены босмины, фитопланктон и макрофиты. Уклея продолжает потреблять жуков-плавунцов и их личинок.

Осенью уклея питается в основном босминами и жуками-плавунцами.

Таблица 59

Рост леща в разных водоемах

Водоем	Возраст, лет									Литературный источник
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
Рыбинское водохранилище	168	202	235	262	286	313	336	354	373	Остроумов, 1955
	58	144	257	336	425	678	749	1058	1057	
Оз. Плещеево	216	252	270	342	356	376	415	443	461	Наши данные (1979)
	206	360	455	951	1094	1296	1800	1810	2230	
Сямозеро	145	184	215	227	245	259	272	293	306	Решетников и др., 1982
	65	125	218	260	312	363	500	525	600	

Примечание. Здесь и в табл. 61: *над чертой* – длина, мм, *под чертой* – масса, г.

Накормленность рыб высокая, индекс наполнения кишечника колеблется от (105.4 ± 17.2) до (141.0 ± 23.2) ‰.

Лещ, как и ряпушка, принадлежит к числу ценных рыб, но численность его в озере незначительна, а в промысловых уловах он составляет 0.2 %.

Низкий уровень воспроизводства леща в водоеме связан со слабой изрезанностью береговой линии, малыми площадями мелководий с высшей водной растительностью, а также значительной загрязненностью р. Трубеж, что и определяет недостаточное количество нерестовых участков.

Молодь леща появляется в уловах в конце лета и составляет в среднем менее 1 %. Наибольшее количество мальков встречается в эстуарии р. Трубеж (56.6 % улова), где расположены основные нерестилища.

Значительная биомасса бентоса (Баканов, 1983) благоприятно сказывается на нагуле леща, о чем свидетельствует его высокий темп роста, который значительно выше, чем в других водоемах (табл. 59).

Популяция леща озера состоит в основном из 16 возрастных групп. Очень редко в уловах встречаются особи 17–19 лет. Отсутствие младших возрастных групп в уловах 1979–1981 гг., по-видимому, объясняется неблагоприятными условиями в период нереста. Так, в 1979 г. при биологическом анализе леща была отмечена резорбция икры у 85 % самок. Основу стада леща составляли особи 6–9 лет.

Половой зрелости лещ в озере достигает в полных 7 лет. Неполовозрелые самки иногда встречаются и в 8-летнем возрасте. Самцы созревают быстрее самок, и среди зрелых особей в 7-летнем возрасте они составляют 77 %, а все 8-летки являются половозрелыми. По-видимому, богатая кормовая база, высокий темп роста и упитанность обусловливают и более ранние сроки созревания леща.

В период нагула производители леща распределяются в сравнительно узкой полосе глубин от 5 до 12–16 м по всей окружности озера. Об этом же свидетельствуют и данные биотелеметрических наблюдений

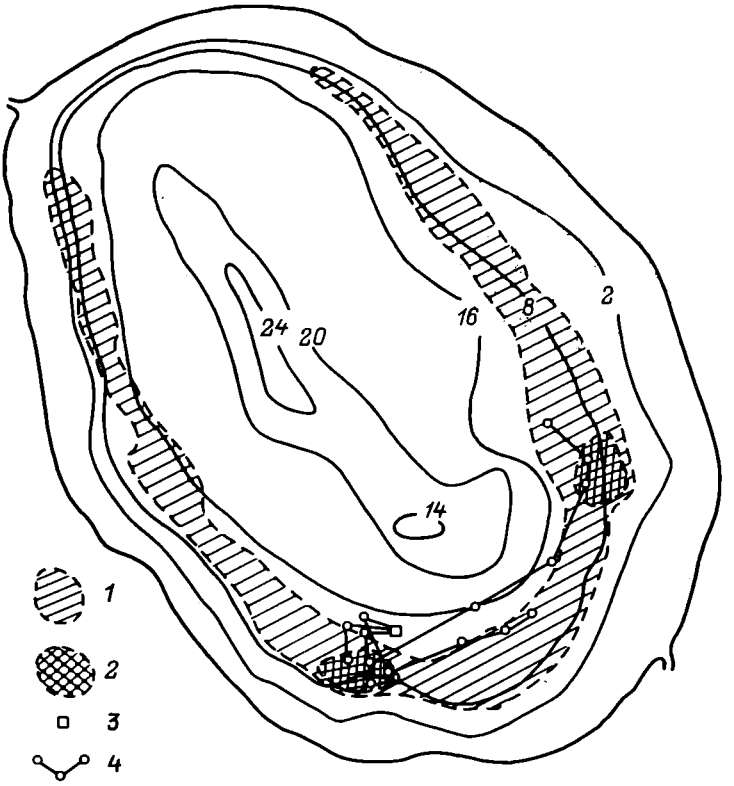


Рис. 67. Распределение леща.

1 – улов 1–5 экз./сеть; *2* – улов 10–20 экз./сеть; *3* – места выпуска меченых рыб; *4* – путь меченых рыб за 5 сут наблюдений.

в июле–августе 1981 г. за лещами, мечеными ультразвуковыми передатчиками (рис. 67). За все время наблюдений (5 сут) меченые особи перемещались по прямой линии со скоростью 1.5–21 см/с в полосе глубин 8–16 м. Интересно отметить, что скорость перемещений лещей, меченных ультразвуковыми передатчиками, близко соответствует средней скорости движения рыб (2–25 см/с), рассчитанной по эхограммам. Избегание рыбой глубоководных зон обусловлено дефицитом кислорода в гиполимнионе и наличием сероводорода, который особенно был заметен в жаркое лето 1981 г.

По сетным уловам скопление, на котором проводились измерения скорости плавания, состояло в основном из леща с плотностью 0.02–0.03 экз./м^2, что соответствует его общей численности в оконтуренном скоплении, равной 1.6–2.4 тыс. Плотность леща на других участках озера была в 20–40 раз меньше. Общая численность взрослого леща в озере летом 1979 г. составляла 10–15 тыс., биомасса – 120–180 ц.

В нерестовые притоки из озера лещ мигрирует преимущественно в той же полосе глубин, где он нагуливается в летний период.

Не исключается и миграция рыб по более глубоководным участкам, о чем свидетельствуют единичные попадания производителей леща в сети, выставленные на глубинах 17–18 м в мае 1980 г. В этом году 29 мая–5 июня отмечался массовый заход леща на нерест в р. Трубеж.

Температура воды в озере во время миграции была 7–9 °С, в прибрежье и в устье р. Трубеж – 12–14 °С. Ориентировочно в р. Трубеж зашло 2–5 тыс. производителей, т. е. 10–30% от общего стада взрослых рыб. Тем не менее воспроизводство леща в 1980 г. оказалось более значительным, чем в предыдущие годы. Летом этого года в озере неоднократно отлавливали его сеголетков.

Как следует из опубликованных данных (Чванкина, Макковеева, 1969), молодь леща первого года жизни (размер 17–20 мм) питается донными и планктонными организмами. Личинки хирономид обрастателей и минеров (виды родов Cricotopus, Psectrocladius) по массе составляют 48.6%, Cladocera – 30% (из родов Bosmina, Ceriodaphnia, Eurycercus, Sida). Основной пищей лещей длиной 250–504 мм в возрасте 5–16 лет, по нашим данным, служит донная фауна. Пища этих рыб более чем на 95% состоит из олигохет и личинок хирономид (рис. 68). Из олигохет в кишечниках преобладают виды родов Psammoryctides, Esochaetides, Limnodrilus, составляющие по частоте встречаемости основу бентоса литорали и сублиторали (Поддубная, 1983). Видовой состав личинок хирономид литорали и сублиторали резко различается, что находит отражение и в спектре питания леща. В литорали на глубине до 4 м в кишечнике преобладают личинки рода Stictochironomus, а на серых илах – Chironomus. Доля зоопланктона в питании взрослого леща очень незначительна.

В течение весенне-осеннего сезона видовой состав олигохет в пищевом комке остается постоянным, хирономид – расширяется летом, так как изменяется видовое соотношение личинок хирономид в бентосе водоема в летний период.

Песок, детрит и слизь обнаружены в небольших количествах у 30–70% рыб. Внутрикишечный паразит рода Cariofileus до 24 экз. в одном кишечнике встречался весной. Летом и осенью среднее количество его снижалось до 1 на один кишечник.

Индексы наполнения кишечников сеголетков (Чванкина, Макковеева, 1969) выше, чем у леща Рыбинского водохранилища. Накормленность рыб 5 лет и старше, по нашим данным, колеблется от 65.7 ‰ весной до 3–14 ‰ летом. Большая биомасса бентоса, горизонтальное и вертикальное распределение его (Баканов, 1983) дают основание полагать, что низкие значения индексов наполнения кишечников лещей летом и осенью не связаны с недостатком корма, а обусловлены тем, что материал на анализ взят из сетных уловов. Хороший темп роста, высокая упитанность и жирность лещей свидетельствуют о благоприятных условиях откорма вида в этом озере.

Густера распространена в озере повсеместно, но численность ее невелика. Нерестится она в прибрежной зарослевой зоне. Половой зрелости достигает на четвертом году жизни. Соотношение полов в нерестовом стаде 1 : 1. В экспериментальных сетных и неводных уловах

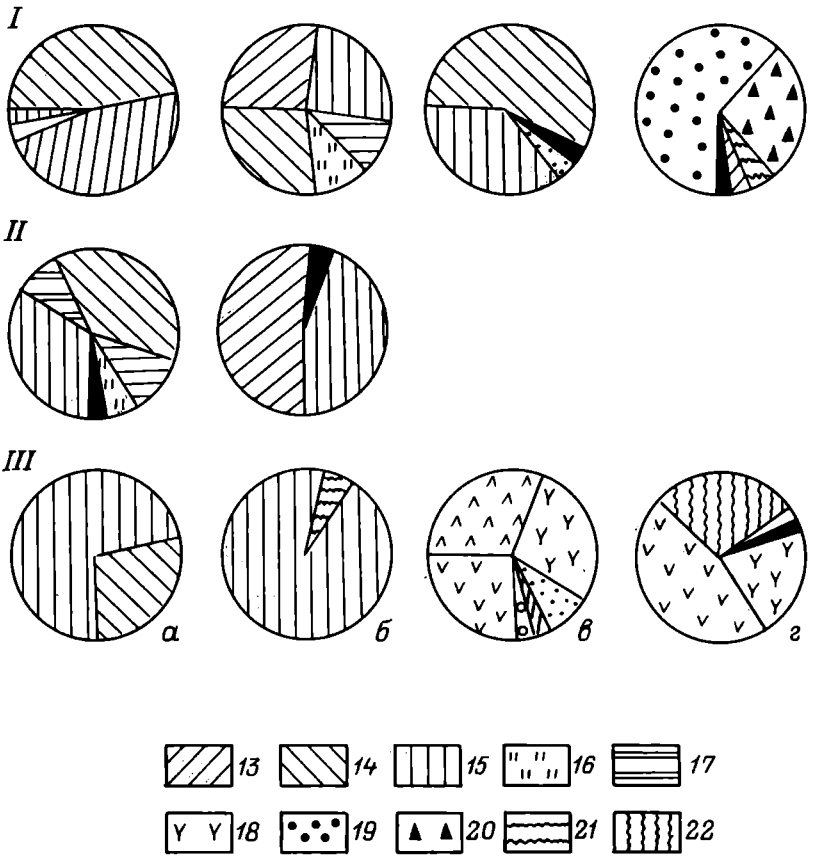


Рис. 68. Состав пищи леща (*а*), ерша (*б*), густеры (*в*) и плотвы (*г*), % по массе.

13 – Stictochironomus; *14* – Oligochaeta; *15* – Chironomus; *16* – Cryptochironomus; *17* – Procladius; *18* – Alona; *19* – Valvata; *20* – Bithynia; *21* – Polypedilum; *22* – грунт. Остальные обозначения те же, что и на рис. 65.

до 60% составляют особи в возрасте 5–6 лет. В целом стадо густеры в озере представлено особями от 1 до 11 лет с преобладанием половозрелых рыб. В промысловых уловах густера занимает весьма скромное место (6–10% от общего вылова рыб). Сдерживающим фактором роста численности густеры является, видимо, сильное поражение особей лигулезом, охватывающее значительную часть стада. Однако темп ее роста не испытывает значительных колебаний (табл. 60). Максимальные размеры густеры в наших уловах колебались от 240 до 266 мм.

Приведенные данные по линейному росту густеры свидетельствуют о том, что он не претерпел значительных изменений за последние 15–16 лет, однако стало заметным некоторое улучшение роста младших возрастных групп (2–3 лет) и незначительное замедление роста особей старше 7 лет. По сравнению с густерой из Рыбинского водохранилища

Таблица 60

Линейный рост густеры из различных водоемов, мм

Водоем	Возраст, лет							Литературный источник
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Оз. Плещеево	76	102	125	144	159	172	187	Макковеева и др., 1964
Оз. Плещеево	102	114	126	147	159	165	176	Наши данные (1980)
Рыбинское водохранилище	115	134	174	193	213	225	237	Наши данные (1981)
Средняя Волга	60	81	103	123	145	167	–	Поддубный, 1959

в озере она растет хуже, но опережает особей из Средней Волги. Обитает густера преимущественно в районах озера с глубинами 4–12 м. По приблизительной оценке ее биомасса в озере составляет около 300 ц.

Густера, так же как и плотва, широко распространена в водоеме, встречается как в глубоководной, так и в литоральной зонах. В связи с этим пищевой спектр изученных рыб в возрасте 1+ и старше насчитывает 23 компонента донных и пелагических животных. В прибрежье весной густера длиной 122–278 мм потребляет донных животных, главным образом личинок рода Stictochironomus и виды подсем. Tanytarsini (рис. 68).

В кишечниках особей, выловленных в глубоких участках озера (размер 62–82 мм), осенью доминируют пелагические рачки из рода Bosmina, копеподиты родов Alona, Chydorus, но присутствуют и типично донные животные – олигохеты (4%).

Индексы наполнения кишечников в прибрежье весной – (122.8 ± ± 13)‰, в батиали осенью – (30.9 ± 12.2)‰.

Плотва – один из наиболее массовых видов рыб озера. Она нерестится в прибрежной зоне почти по всему периметру озера. Раньше заходила на нерест и в р. Трубеж. На примере 1980 г. нерест плотвы продолжается с 20 по 25 мая при температуре воды 14–19 °С. Судя по встречаемости ранней молоди, наиболее продуктивные нерестилища ее приурочены к устьям рек Трубеж и Векса. Глубина на нерестилищах обычно колеблется от 0.3 до 1 м. Икру плотва откладывает на водной растительности.

В озере обитают две группировки плотвы, имеющие расхождение по спектру питания и темпу роста. Плотва, обитающая в литоральной зоне, питается в основном фауной зоны зарослей, частично бентосными организмами и растительной пищей. Другая часть стада почти постоянно обитает в открытой зоне водоема, и основу ее питания составляет зоопланктон (Кияшко, Половкова, 1983).

Темп роста плотвы из литоральной зоны выше, что, видимо, связано с условиями нагула. Максимальные размеры плотвы колебались от 215 до 220 мм. Возрастная структура плотвы, обитающей в литорали и пелагиали, о чем можно судить по траловым и неводным уловам, довольно сходна (от 1 до 13 лет). Для плотвы из литорали характерно доминирование 5–8-летних особей, а для плотвы из центральной части озера – 4–7-летних.

Таблица 61

Рост плотвы

Место сбора	Возраст, лет									
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
Литораль		133 40	149 48	170 100	190 140	210 160	–	–	–	–
Пелагиаль	98 14	113 23	125 31	138 38	144 46	156 56	157 65	171 79	187 111	194 130

Таблица 62

Линейный рост плотвы в различных водоемах, мм

Водоем	Возраст, лет								Литературный источник
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Оз. Плещеево	51	86	120	152	176	198	216	–	Суетов, 1934
Оз. Плещеево	52	80	104	128	150	166	179	196	Макковеева и др., 1964
Оз. Плещеево	–	–	–	133	149	170	190	210	Наши данные (1979)
Рыбинское водохранилище	–	–	–	220	231	244	257	276	Наши данные (1981)
Куйбышевское водохранилище	64	103	134	189	199	227	249	–	Королева, 1960

Анализ плотвы из литоральной и пелагической зон водоема свидетельствует о довольно существенных различиях в росте между этими двумя группировками (табл. 61).

При сравнении материала по линейному росту плотвы с данными прошлых лет (Суетов, 1934; Макковеева и др., 1964) оказалось, что у плотвы из литоральной зоны отмечается тенденция к ухудшению линейного роста по сравнению с 30-ми годами нашего столетия и улучшение его после 1964 г. (табл. 62). В то же время плотва в озере по сравнению с популяциями из водохранилищ характеризуется замедленным ростом.

Данные последних исследований (Яковлев и др., 1982) также свидетельствуют о значительной разнокачественности роста различных группировок плотвы в озере. Наиболее важным представляется то, что стало гораздо меньше плотвы в литоральной зоне и крупные особи в возрасте 9–10 и более лет попадаются в уловах крайне редко. В открытой части водоема резко возросла численность медленнорастущей плотвы, что, видимо, связано с увеличением биомассы зоопланктона в озере, на питание которым и перешла значительная часть популяции этого вида.

Плотва обитает повсеместно, населяя все зоны водоема. В период летнего нагула даже в центральной части водоема на глубинах 5–8 м прослеживаются значительные скопления мелкой плотвы. Судя по траловым

уловам, эти скопления смешаны с мелким окунем. Летом они держатся выше линии термоклина, а в осеннее время отмечаются на глубинах ниже 18–19 м. Наглядный пример величины этих скоплений можно видеть из тралового улова в октябре 1978 г., когда за 8 мин траления с этого горизонта было отловлено около 150 кг мелкоразмерной рыбы, среди которой на плотву приходилось около 20%. В зимнее время в центральной части озера также отмечаются значительные скопления плотвы на горизонтах от 5 до 15 м.

Летом наиболее мощные скопления приурочены к изобатам 5–12 м, т. е. к зоне с песчанистым илом и заиленным песком. Здесь в ночное время трал, идущий в горизонте 1–7 м, за 10 мин давал улов плотвы в 20–50 кг.

Отдельно оценить мощность скоплений плотвы в озере очень трудно, так как она перемешана с мелким окунем. По предварительной оценке биомасса плотвы в скоплениях открытой части озера колеблется от 600 до 1000 ц.

Масштаб суточных миграций зависит от погодных условий, поверхностного волнения, температуры воды. Отмечено, что за счет высокой прозрачности воды дневные уловы в несколько раз меньше ночных. Плотва вместе с мелким окунем совершает суточные горизонтальные миграции в направлении сублитораль–открытая часть озера до изобат 12–16 м (табл. 63).

Известно, что спектр питания плотвы в различных водоемах очень широк (Антипова, 1982; Баранова, 1984). Она может питаться растительной и животной пищей. Однако замечено, что в водоемах, где есть достаточное количество моллюсков, плотва предпочитает этот корм, при этом не только увеличивается темп ее роста (Поддубный, 1966; Баранова, 1984), но и отмечаются некоторые морфологические изменения. Например, А. Н. Касьянов с соавторами (1981) показали, что моллюскоядная плотва характеризуется более массивной коронкой второго глоточного зуба и в ее популяции больше особей, имеющих формулу глоточных зубов 6–5.

В связи с существованием двух экологических групп особей вида, занимающих разные экологические ниши (прибрежную и глубоководную зону), плотве свойственно планктонное и бентосное питание. Донные животные составляют основу пищи плотвы, живущей в прибрежье. В мае в рационе рыб длиной 104–208 мм преобладают моллюски родов Valvata, Bithynia. Личинки хирономид родов Polypedilum, Cryptochironomus, Stictochironomus, личинки ручейников, икра уклеи и плотвы составляют второстепенную и случайную пищу (рис. 68). По-видимому, не все особи, живущие в прибрежье, питаются донными животными. Часть из них потребляют нитчатые водоросли (Касьянов и др., 1981).

В пелагиали летом для плотвы характерно планктонное питание: наибольшее значение по массе в кишечниках особей длиной 98–150 мм имеют представители родов Leptodora, Bosmina, Chydorus, Daphnia, хотя встречаются виды родов Eudiaptomus, Acanthocyclops, а также Ectinosoma. В очень незначительных количествах обнаружены и донные животные: личинки хирономид из родов Tanytarsini, Stictochironomus,

Таблица 63

Суточные перемещения скоплений плотвы и окуня (август 1978 г.)

Дата	Время	Глубины, м			
		3–4	4–8	8–12	12–16
7	4 ч 30 мин	+	++	Нет	+
	14 ч 30 мин	Нет	+	++	++
	20 ч	++	+++	+	+
	22 ч	+	++	++	+
8	6 ч	Нет	++	Нет	Нет
	12 ч 30 мин	„	++	+	„
	21 ч 40 мин	++	+	Нет	„
9	5 ч 30 мин	Нет	+	„	„
	14 ч	„	+	++	„
	22 ч 30 мин	++	++	+	+
10	4 ч	Нет	+	Нет	Нет
	6 ч	„	+	++	„
	16 ч	„	+	Нет	„
	22 ч 30 мин	+	+++	+	„

Примечание. + – одиночные стаи, ++ – группы разрозненных стай, +++ – плотные скопления рыб.

Crycotopus, Cryptochironomus, Endochironomus, Procladius, куколки хирономид и нитчатые водоросли (рис. 65). Спектры питания плотвы в различных глубоких участках озера различаются незначительно. Практически везде основу пищи составляют виды родов Leptodora и Bosmina.

Осенью пищевой комок плотвы состоит из икры ряпушки (до 88% от массы содержимого кишечников). Кроме того, она в это время поедает пелагических рачков из родов Bosmina, Alona, Leptodora, Daphnia.

Характерной особенностью питания плотвы озера является то, что у нее,так же как у плотвы Сямозера и Рыбинского водохранилища, животная пища преобладает над растительной (Поддубный, 1971; Решетников и др., 1982).

Индексы наполнения кишечников плотвы из литорали и пелагиали высоки и составляют в среднем (370.0 ± 38.6) ‰ и (115.4 ± 11.5) ‰.

Ерш в настоящее время в озере немногочислен и в промысле отдельно не регистрируется. Однако известно, что в конце XIX в. количество его было настолько велико, что существовал специальный ершовый промысел (Каврайский, 1893). Затем численность его снизилась и только в 40-е годы XX в. ерш снова стал составлять значительную долю промысловых уловов (Борисов, 1947). После 40-х годов численность его в водоеме снова снизилась. Это, вероятно, связано с эвтрофированием озера и появлением в центре бескислородной зоны, а ерш наиболее чувствителен к дефициту кислорода.

Молодь ерша обнаруживается в основном на участках литорали с песчаным дном, частично заросшим водной растительностью, т. е. на биотопе, который характерен для сеголетков окуня. В уловах его молодь

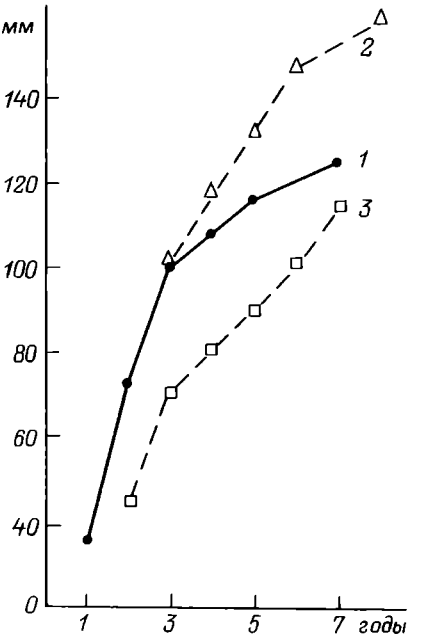


Рис. 69. Линейный рост ерша в разных водоемах.

1 – оз. Плещеево; *2* – оз. Бусани; *3* – оз. Псковское.

составляет всего 0.1 %, половозрелые особи встречаются по всей акватории водоема. Наибольшая плотность приурочена к свалу глубин. Исключение составляет центральная, самая глубоководная часть озера, где у дна летом в период стратификации отмечается дефицит кислорода.

В период летнего нагула в центральной части водоема ерш иногда встречается в составе пелагических скоплений, состоящих из плотвы и окуня, расположенных между горизонтами нахождения ряпушки и уклеи. Обычно ерш поднимается в толщу воды ночью. Причины подъема его в пелагиаль скорее всего связаны с нарушением кислородного режима у дна озера, а не с условиями откорма. Анализ содержимого желудков этих рыб показал, что в пище особей из пелагических скоплений присутствуют только донные животные.

Размеры ерша в уловах колеблются от 30 до 147 мм, возраст – от 1 до 7 лет. Размеры сеголетков в августе–сентябре не превышают 35мм, что на 5–10 мм меньше, чем у сеголетков ерша из других водоемов.

Заметим, что низкий темп роста на первом году жизни характерен и для других видов рыб в озере: леща, уклеи, плотвы, что обусловлено особенностями термического режима. Медленный прогрев воды в озере весной (за счет больших глубин) и, как следствие этого, более поздние сроки нереста рыб уменьшают период нагула молоди, а плохая защищенность его зарастающих мелководий от ветровых волнений в значительной степени определяет низкую интенсивность питания мальков в литорали озера.

После первого года жизни ерш имеет хороший темп роста, что находит свое отражение в высоких линейных показателях у рыб старших возрастов. Линейный рост ерша в озере хуже, чем в высококормных озерах Западной Сибири, но значительно превосходит рост ерша из Псковско-Чудской системы, расположенной в одной климатической зоне (рис. 69) (Пиху, Пиху, 1974; Скрябин, 1977).

Спектр питания насчитывает 24 компонента. Основную пищу рыб в возрасте 2 года и старше представляют личинки и куколки хирономид, второстепенную и случайную – ветвистоусые и веслоногие ракообразные, остракоды, пиявки, личинки ручейников, взрослые хирономиды, олигохеты, икра уклеи и плотвы.

Таблица 64

Количество молоди окуня в уловах волокуши в прибрежной зоне озера, по данным 1980–1981 гг.

Показатель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Численность, экз	0–165 / 31 ± 23	55–122 / 89 ± 7	0–152 / 43 ± 22	0–200 / 64 ± 20	0–32 / 9 ± 4	0–16 / 3 ± 1
Доля в уловах, %	0–42 / 11 ± 7	33–61 / 46 ± 4	0–55 / 11 ± 8	0–83 / 20 ± 6	0–49 / 9 ± 7	0–38 / 4 ± 3

Наиболее разнообразна пища ерша весной. Примерно равное значение имеют олигохеты и личинки хирономид родов Stictochironomus и Chironomus – в сумме около 80% рациона; Cryptochironomus, Tanytarsini, Polypedilum и прочие хирономиды составляют 20%. Летом пища ерша более чем на 90% представлена куколками и личинками хирономид, осенью – только личинками (рис. 68).

Накормленность ершей, пойманных неводом, составляет (91.2 ± ± 8) ‰, а рыб, взятых из сетей и экспериментального трала в 3–5 раз ниже.

Окунь широко распространен во всех зонах озера. Сеголетки его в июне распределены сравнительно равномерно по всему периметру озера, численность их в уловах достигает максимальной величины – (89 ± 7) экз. за притонение, что составляет 46% от общего улова. С ростом у сеголетков увеличивается двигательная активность. Подросшая молодь уже в июле образует нагульные скопления. Наиболее мощные из них отмечаются в северной части озера на участках прибрежных мелководий с песчаным грунтом и разреженными зарослями макрофитов. Эти скопления сохраняются с июля по октябрь. Численность и доля молоди окуня в прибрежных уловах к осени сокращаются (табл. 64). Это свидетельствует об активном скате сеголетков во второй половине лета с участков литорали в пелагиаль озера, что подтверждается увеличением количества сеголетков окуня в траловых уловах (августовские уловы окуня в пелагиали почти в 2 раза выше июньских). Таким образом, наиболее плотные скопления молоди окуня, обитающей в литоральной зоне, характерны только для северной и северо-восточной частей водоема.

В литоральной и сублиторальной зонах, как правило, живет окунь-хищник. Держится он в толще воды над глубинами 5–16 м. В центральной части озера в уловах его нет. Численность хищного окуня сравнительно небольшая (8–14 тыс. особей). Представлена эта часть популяции в основном рыбами 3 лет и более старшего возраста. Благодаря высокой численности мелкой рыбы окунь, перешедший на хищное питание, обладает хорошим темпом роста:

	Возраст, лет							
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Длина, мм	198	236	267	300	320	344	361	374
Масса, г	257	248	381	505	660	768	825	963

Младшие возрастные группы окуня (1+–3+) входят в состав пелагических скоплений и питаются зоопланктоном. Численность и биомасса их в 4–5 раз выше, чем у окуня-хищника. Эти рыбы по темпу роста уступают одновозрастным, хищничающим особям. Обычно наиболее мощные скопления, в состав которых входит окунь, в летнее время приурочены к местам свала глубин и ограничиваются изобатой 12–13 м. Здесь в ночное время улов тралом за 20 мин составлял 8–37 кг, из них 3–17 кг приходится на мелкого окуня.

В осенний период скопления опускаются на глубины более 18–19 м. Величину их можно оценить по траловым уловам в октябре 1978 г., когда за 8 мин траления по горизонту 19 м было выловлено около 150 кг мелкой рыбы, среди которой 75% окуня, около 20% плотвы и около 5% ерша. Эти скопления располагаются над верхней границей нахождения ряпушки. Иногда мелкий окунь концентрируется непосредственно в зоне ее скопления.

Пищу окуня составляют планктонные, донные организмы и рыбы. На первом году жизни по мере роста мальков происходит смена доминирующих объектов по цепочке зоопланктон–зарослевые личинки хирономид, прочие насекомые–бокоплавы–молодь уклеи. Последняя составляет всего 4.0–5.8% от массы пищевого комка (Халько, 1983). На втором и частично на третьем году жизни (размеры рыб 107–124 мм) в прибрежье пища окуня складывается из личинок хирономид (30%), взрослых насекомых (35%) и зарослевого планктона. Окуни этих размеров в открытой части озера потребляют главным образом планктонных рачков. В основном это Leptodora kindtii, Bosmina coregoni, встречаются также виды родов Daphnia, Limnosida, Bythotrephes, Eudiaptomus и др. (рис. 65).

Осенью пища окуней этого возраста более разнообразна, чем летом, снижается значение представителей рода Leptodora и возрастает – Bosmina, Daphnia, Eudiaptomus.

Начиная с возраста 2+ в рационе окуня появляется рыбный корм, а особи 3+ и старше питаются только рыбой. Так, в желудках окуней размером 167–427 мм и массой тела 75–890 г обнаружены уклея, плотва, ерш, окунь, щиповка, но более 80% рациона весной и летом составляют уклея и плотва. Второстепенную и случайную пищу у окуня-хищника весной представляют щиповка и ерш, а летом – ерш и окунь (рис. 70).

Характер питания окуня в 30-х годах был тем же, что и в настоящее время: мелкий окунь питался планктонными животными, а крупный – хищничал (Первухин, 1927; Дексбах, Грандилевская-Дексбах, 1931). Несколько изменился спектр питания окуня-хищника. Ведущая роль в его питании 50 лет назад принадлежала плотве, а сейчас – уклее, что косвенно свидетельствует о малочисленности уклеи в озере в 30-х годах.

Щ у к а так же, как и крупный окунь, является ценным биологическим мелиоратором водоема. В промысловых уловах доля щуки невелика, ее уловы в период 1954–1978 гг. колебались от 0.4 до 19 ц, составляя в среднем 4.5 ц в год. В наших экспериментальных уловах преобладали особи размером от 450 до 480 мм и массой 1300–1600 г.

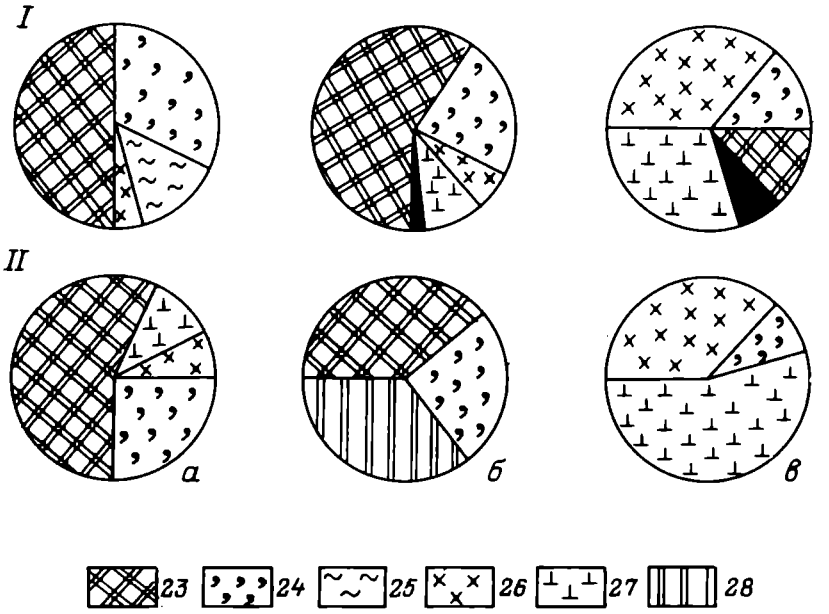


Рис. 70. Состав пищи окуня (*а*), щуки (*б*), налима (*в*), % от количества заглоченных организмов.

23 – уклея; *24* – плотва; *25* – щиповка; *26* – ерш; *27* – окунь; *28* – ряпушка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 65.

Самые крупные экземпляры имели длину тела 720–815 мм и массу 3400–4450 г. Возрастная структура стада щуки, по отловленным 148 экз., представлена в основном особями от 2 до 8 лет. Пополнение стада щуки невелико. Молодь в уловах составляет не более 0.1% и встречается только в литорали на биотопах с водной растительностью. По-видимому, наличие подобных биотопов способствует более эффективному питанию молоди. Существенные различия в росте щуки в разные годы и в сравнении с Рыбинским водохранилищем отсутствуют (табл. 65).

Среднеразмерная и крупная щука успешно освоила не только литораль, но и открытую часть озера, где она встречается в скоплениях уклеи, плотвы, мелкого окуня и даже ряпушки. Обычно за 20 мин траления по горизонту нахождения ряпушки в трал попадало до 4 щук. Это говорит о сравнительно невысокой ее плотности (100–300 экз./км^2) в центральной части озера, где глубины более 12–13 м. Существенно выше плотность щуки над глубинами 4–11 м.

Биотелеметрические наблюдения за рыбами, меченными ультразвуковыми передатчиками, показали, что одни особи остаются в районе мечения, а другие перемещаются над глубинами 6–12 м. За 6 сут одна такая особь проходит в среднем путь 3.5–5 км. Их дальние перемещения свидетельствуют о том, что в условиях пелагиали щука не имеет ограниченных охотничьих районов, соответствующих домашним участкам.

Таблица 65

Линейный рост щуки из различных водоемов, мм

Водоем	Возраст, лет						Литературный источник
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	
Оз. Плещеево	266	353	427	502	575	639	Кулемин и др., 1971
Тот же	295	365	434	486	542	637	Наши данные (1979)
Рыбинское водохранилище	246	336	411	496	586	674	Пермитин, 1959

Таблица 66

Попадание рыб в высокостенные сети в нагульный период, % от улова

Вид	Слой водной толщи		
	верхний	средний	нижний
Щука	53	41	6
Налим	21	32	27
Крупный окунь	45	27	28

По сути дела эти рыбы частично заполнили нишу пелагических хищников, таких как судак, отсутствующих в данном водоеме.

Диапазон перемещения щуки в озере в основном определяется характером перемещений скоплений уклеи, плотвы и мелкого окуня. Это подтверждается данными контрольных обловов: места наибольших поимок щуки часто совпадали с участками концентрации рыб, служащих ей пищей. Щука, вероятно, образует своеобразные скопления, которые перемещаются вслед за стаями этих рыб. Только этим можно объяснить то, что на глубинах 6–10 м в ряде случаев щука в большом количестве (15–23 экз./сеть) попадалась в сети только с одной стороны. В глубоководной зоне щука в основном держится в верхних слоях воды (табл. 66).

В летнее время плотность взрослой щуки в литоральных участках, так же как и в центральной части озера, небольшая и в невод она попадает редко. Примерная численность половозрелых особей в озере составляет 15–30 тыс. экз., что дает биомассу 145–290 ц.

В пище щуки обнаружено 6 видов рыб, однако основной откорм идет за счет уклеи, плотвы, ерша и окуня. Весной в прибрежье щука питается уклеей и плотвой (рис. 70). Летом особи щуки, не совершающие больших перемещений (остающиеся в районе мечения в течение нескольких суток), питаются в скоплениях окуня и ерша. В желудках щук, активно перемещающихся за скоплениями уклеи, плотвы и ряпушки, эти виды составляют более 70% летнего рациона. Щука – единственный хищник, который потребляет ряпушку.

Налим также является немногочисленным видов в водоеме, его годовые уловы за последние 20 лет колебались от 0.5 до 7.3 ц. Чаще

всего в уловах встречались особи среднего возраста с длиной тела от 510 до 530 мм и массой 1300–1400 г. Изредка попадались рыбы с длиной тела 770–800 мм и массой от 3800 до 5500 г.

Растет налим в озере хорошо, достигая в возрасте 3 лет 456 мм, 4+ – 458 мм, 5+ – 462 мм, 6+ – 614 мм, 7+ – 699 мм.

Численность налима в озере в 1.5 раза меньше, чем щуки. Его отлавливают сетями по всему озеру на глубинах от 6 до 16 м, но плотность скоплений невелика. Обычно улов составляет в среднем 1 экз./сеть, максимум – 5. Наиболее крупные особи (до 3–4 кг) встречаются в летнее время и только в местах свала глубин. Налим придерживается в основном придонных и средних слоев, но были случаи поимки его и у самой поверхности при температуре воды 18–21 °С. Предполагается, что это связано с дефицитом кислорода у дна озера.

Мечение налима ультразвуковыми передатчиками показало, что диапазон его горизонтальных перемещений значительно меньше, чем у щуки. За 6 сут наблюдений меченые особи сместились от точки выпуска всего лишь на 0.5–1.5 км. Это говорит о его сравнительно низкой двигательной активности в летний период.

Налим питается ершом, окунем, уклеей, плотвой, в его рационе также есть лягушки и речные раки (рис. 70). Весной, когда в нижних горизонтах температура воды не превышает 5–7 °С, пища налима состоит из 6 компонентов, что указывает на его большую двигательную активность в это время. Летом при прогреве нижних и средних горизонтов воды до 10–15 °С двигательная активность налима, по данным телеметрических исследований, снижается и в пище встречается только 3 компонента: окунь, ерш, плотва.

В настоящее время ихтиоценоз озера представлен тремя экологическими комплексами: планктофагами, бентофагами и хищниками. Общая ихтиомасса в озере составляет 7.6–12.8 тыс.кг/км^2, в среднем – около 10 тыс.кг/км^2 (табл. 67). По биомассе преобладают рыбы пелагического комплекса. Среди рыб этого комплекса ведущая роль принадлежит уклее, на втором месте мелкая плотва. Ихтиомасса рыб пелагиали в целом оценивается в 2995–4520 ц, что составляет 5.9–8.9 тыс.кг/км^2.

Следует подчеркнуть, что в пелагические скопления входят как типичные пелагические виды (уклея, ряпушка), так и виды, живущие обычно в прибрежье и у дна (плотва, окунь, густера). Характеристика рыб пелагического комплекса представлена в табл. 68.

Существование такого количества пелагических рыб обеспечивается за счет пространственной разобщенности их скоплений в период интенсивного нагула.

Уклея занимает поверхностный горизонт почти по всей акватории озера, избегая глубинных слоев мета- и гиполимниона. Наиболее высокая плотность чаще всего приходится на места свала глубин над отметкой 6–12 м. Ниже горизонта нахождения уклеи в период летнего нагула в центральной части озера расположены достаточно плотные смешанные скопления стайных рыб, состоящие из плотвы, окуня, густеры и иногда ерша.

Таблица 67

Ихтиомасса рыб озера (без сеголетков и годовиков) в 1978–1981 гг.

Вид	Глубоководная зона		Дно и прибрежье		В целом по озеру	
	ц	кг/км²	ц	кг/км²	ц	кг/км²
Уклея	1700–2300	3350–4530	–	–	1700–2300	3350–4530
Плотва	595–1000	1170–1970	105–500	210–980	600–1500	1380–2950
Окунь	360–720	710–1420	90–180	180–350	450–900	890–1770
Густера	100–200	200–400	100–200	200–400	200–400	400–800
Ряпушка	240–300	470–590	–	–	240–300	470–590
Лещ	–	–	120–180	240–350	120–180	240–350
Ерш	–	–	100–200	240–400	100–200	200–400
Щука	–	–	–	–	145–290	280–570
Налим	–	–	–	–	96–194	190–380

Таблица 68

Характеристика рыб пелагического комплекса

Вид	Максимальный возраст, лет	Длина, мм		Масса тела, г		Коэффициент упитанности по Кларк
		пределы колебания	M±m	пределы колебания	M±m	
Уклея	8	94–135	114.0 ± 1.33	7.2–26.2	14.5 ± 0.51	1.11 ± 0.02
Плотва	6	73–137	102.7 ± 1.5	5.7–38.7	17.4 ± 1.08	1.50 ± 0.03
Густера	3	62–95	80.9 ± 2.5	4.1–15.0	9.4 ± 0.9	1.70 ± 0.01
Окунь	2	90–126	106.4 ± 1.8	11.5–30.2	18.4 ± 1.1	1.50 ± 0.02
Ряпушка	6	196–236	212.6 ± 1.3	68.0–132.0	93.8 ± 1.9	0.94 ± 0.01

Скопления ряпушки в озере пространственно отделены от скоплений других пелагических рыб.

Рост пелагических рыб характеризуется, как правило, низкими показателями. Основной по численности и биомассе вид – уклея – растет в озере заметно хуже, чем в других водоемах, в частности в Рыбинском водохранилище и некоторых озерах Карелии (Милинский, 1946; Озера Карелии, 1959; Решетников и др., 1982).

Ряпушка по показателям роста также уступает некоторым популяциям крупной ряпушки из озер Карелии и Белоруссии (Гальцова, 1954; Потапова, 1978). Отмеченное нами снижение темпа ее роста в течение последних 100 лет свидетельствует об угнетенном состоянии популяции в озере.

Плотва, густера и окунь представлены в озере двумя экологическими группами. Бо́льшая часть особей младшего возраста этих видов рыб обитает в пелагиали и питается планктоном. Другие, с полным набором возрастных классов, постоянно живут в литорали и сублиторали, питаясь донными и зарослевыми животными и молодью рыб (крупный окунь).

Различия в темпе роста этих видов из разных зон определяются характером питания. На примере плотвы из разных водоемов показано,

что темп линейного роста ее зависит от условий откорма. При преобладании в рационе растительности и зоопланктона показатели роста низкие. Переход на питание бентосными организмами и особенно моллюсками вызывает значительное увеличение темпа роста (Поддубный, 1966; Баранова, 1984). Это же справедливо и для видов, которые переходят от питания бентосом к хищному образу жизни. Л. К. Ильина (1970) показала, что в эксперименте переход окуня на первом году жизни на хищное питание вызывает увеличение темпа роста особей.

В целом, несмотря на высокую биомассу зоопланктона, рыбы-планктофаги растут в озере хуже, чем в других водоемах. Высокая численность уклеи, особенности ее распределения, по-видимому, вызывают обострение внутривидовых отношений на почве питания, следствием чего является замедление темпа ее роста. Низкий темп роста плотвы, густеры и окуня обусловлен питанием не свойственным для этих видов кормом – зоопланктоном.

Бентофаги составляют около 14% от всей ихтиомассы. Четыре вида бентофагов – лещ, ерш, плотва и густера по биомассе имеют примерно равное значение (табл. 67). В сумме их биомасса оценивается в 515–1260 ц, или в среднем по водоему 210–500 кг/км^2. Встречаются бентофаги по всему озеру, исключение составляет центральная, самая глубоководная зона, где отмечаются выход сероводорода и бескислородная зона. Здесь биомасса бентоса не превышает 1 г/м^2. Однако и среди бентофагов наблюдается некоторая пространственная разобщенность по нагульным биотопам. Особи леща в период нагула распределяются в сравнительно узкой полосе глубин от 5 до 12–16 м по всей окружности озера, ерш встречается в водоеме повсеместно, но наибольшая его плотность приурочена к свалу глубин. Плотва и густера занимают литораль и сублитораль озера. По сравнению с пелагиалью плотва и густера литорали и сублиторали представлены более крупными и старыми особями (табл. 69).

Обилие доступного корма и низкая численность рыб-бентофагов в озере обусловливают хороший темп роста этих видов, особенно леща и ерша. По показателям роста эти виды значительно превосходят популяции из других водоемов (Климова, 1951; Балагурова, 1956; Титенков, 1956).

Комплекс хищных рыб включает щуку, налима, крупного окуня. В настоящее время заметная роль в промысле принадлежит щуке и налиму. Биомасса этих рыб составляет 241–484 ц, или 470–950 кг/км^2. Окунь-хищник вылавливается главным образом рыбаками-любителями.

За счет разного способа охоты, особенностей поведения и распределения хищники освоили практически все биотопы. Налим питается мелкими бентофагами, и его нагульными участками являются места скоплений ерша, леща, плотвы и окуня в литорали и сублиторали озера. Щука, обитающая в литорали, ведет себя как хищник-засадчик, а в сублиторали и пелагиали занимает экологические ниши отсутствующих в озере судака и берша, освоив угонный тип охоты. Этот тип охоты характерен и для крупного окуня. Хищные рыбы озера по сравнению с популяциями хищников из других водоемов обладают хорошим

Таблица 69

Характеристика рыб-бентофагов

Вид	Максимальный возраст, лет	Длина, мм		Масса тела, г		Коэффициент упитанности по Кларк
		пределы колебания	M±m	пределы колебания	M±m	
Лещ	19	260–520	378.7±5.9	270–3800	1093.0±67.6	2.0±0.04
Ерш	7	75–143	114.4±2.2	6.9–39.9	21.7±1.07	1.4±0.03
Плотва	12	110–230	141.0±4.2	20.6–133.0	64.7±1.7	1.5±0.03
Густера	11	122–278	152.6±7.4	58.0–400.0	160.6±6.7	1.75±0.05

Таблица 70

Характеристика хищных рыб

Вид	Максимальный возраст, лет	Длина, мм		Масса тела, г		Коэффициент упитанности по Кларк
		пределы колебания	M±m	пределы колебания	M±m	
Щука	8	340–770	504.0±13.0	285–3040	1112.2±79.8	0.89±0.01
Налим	7	310–705	407.3±45.2	250–2080	808.8±80.6	1.21±0.02
Окунь	9	150–385	287.9±15.3	21–896	412.5±40.9	1.72±0.03

темпом роста (Пермитин, 1959; Решетников и др., 1982). Общая характеристика хищных рыб дана в табл. 70.

Как известно, хищники в водоеме выполняют роль мелиораторов, потребляя мелких малоценных рыб, тугорослые формы некоторых видов рыб, больных и зараженных паразитами особей. В озере всеми хищниками потребляется до 30% годовой продукции уклеи, плотвы, ряпушки, около 70% годовой продукции окуня и в 2.5 раза больше вычисленной нами продукции ерша. Последнее свидетельствует о недоучете нашими методами ерша в экосистеме водоема. Огромная численность мелких малоценных видов пелагического комплекса и сравнительно небольшое использование их хищными рыбами позволяет сделать вывод о необходимости увеличения количества хищников.

Пищевые взаимоотношения в разных по типу питания группах рыб (планктофаги, бентофаги и хищники) складываются таким образом, что в основном сходство состава пищи (СП-коэффициенты) между видами каждой группы незначительное (рис. 71). Это определяется пространственным разделением рыб разных видов как по вертикали, так и по горизонтам (Малинин, Линник, 1983). В тех случаях, когда отмечали большое сходство пищевых спектров, величину их, как правило, определяли наиболее многочисленные кормовые организмы. В пище планктофагов виды из родов Bosmina и Leptodora, бентофагов – Stictochironomus и Chironomus, хищников – уклея, плотва, окунь и ерш. Самый многочисленный комплекс – планктофаги – потребляют за вегетационный сезон 7–11% годовой продукции зоопланктона, из них 5–7% приходится на долю уклеи. Бентофаги выедают 12–22%

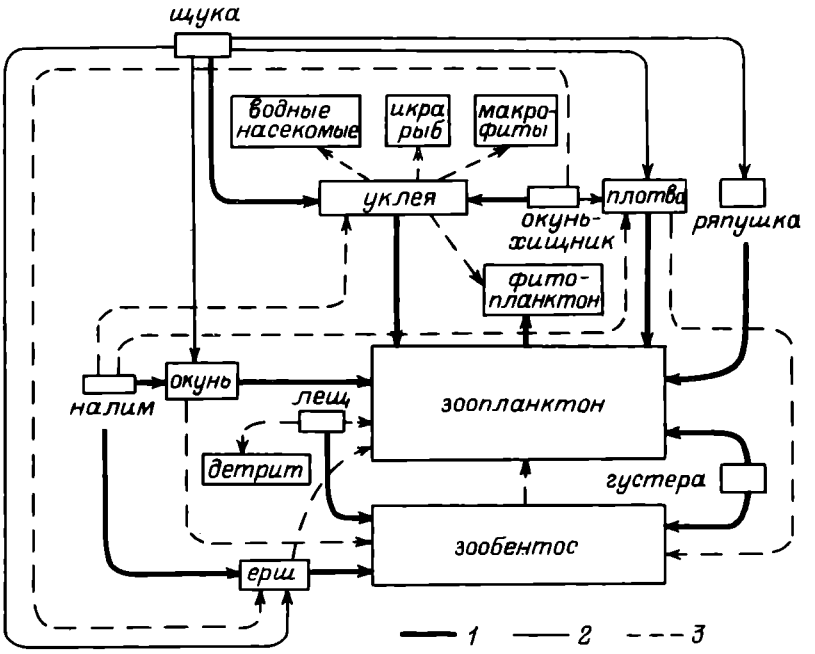


Рис. 71. Схема пищевых отношений рыб озера.

1 – более 30 % в рационе; *2* – 5–29 %; *3* – менее 5 %. Площади квадратов пропорциональны биомассам рыб, зоопланктона и зообентоса (без моллюсков).

годовой продукции мягкого зообентоса, хищники – 29–31 % годовой продукции уклеи, плотвы, ряпушки (Кияшко, Половкова, 1983).

Рыбный промысел на озере существует с исторических времен. Отрывочные сведения, относящиеся к XVII–XIX вв., указывают на то, что общий годовой улов в озере равнялся 1000 ц/год. Наиболее ценной рыбой в уловах считалась переславская „сельдь" – ряпушка (Coregonus albula). Максимальные уловы ее достигали 205 ц (рис. 72). По всей вероятности, промысловая нагрузка на рыбные запасы озера в то время была настолько значительна, что вызвала уменьшение численности ряпушки (Каврайский, 1893).

В течение последних 50 лет наблюдается общее снижение среднего годового улова рыбы в озере (рис. 73). Если в период 1937–1948 гг. в среднем за год вылавливали 1141 ц, в период 1949–1965 гг. – 782 ц, то в последние 20 лет – 389 ц. Соответственно промысловая рыбопродуктивность озера в 1970–1980 гг. снизилась с 1600–2100 кг/км^2 до 600–800 кг/км^2.

Анализ количества рыбаков и применяемых ими орудий лова показал, что в течение последних 50 лет произошло также снижение промыслового усилия. Если в первый период количество рыбаков достигало 44 и в работе использовалось 900 сетей и 4 невода, то во второй период количество рыбаков и неводов снизилось в 2 раза, а в настоящее время в лове принимают участие только 10 рыбаков,

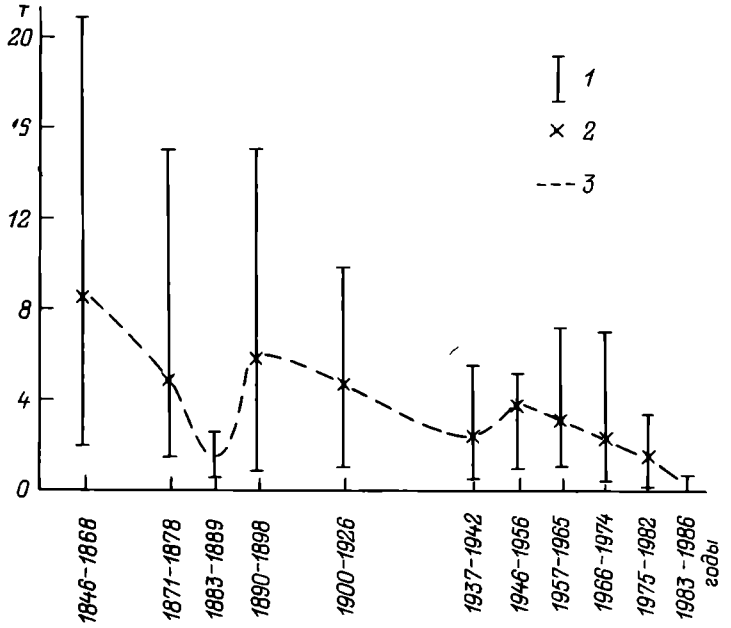


Рис. 72. Промысловые уловы ряпушки в озере за 1846–1982 гг.

1 – размах колебаний годовых уловов; *2* – среднемноголетний улов; *3* – линия усреднения.

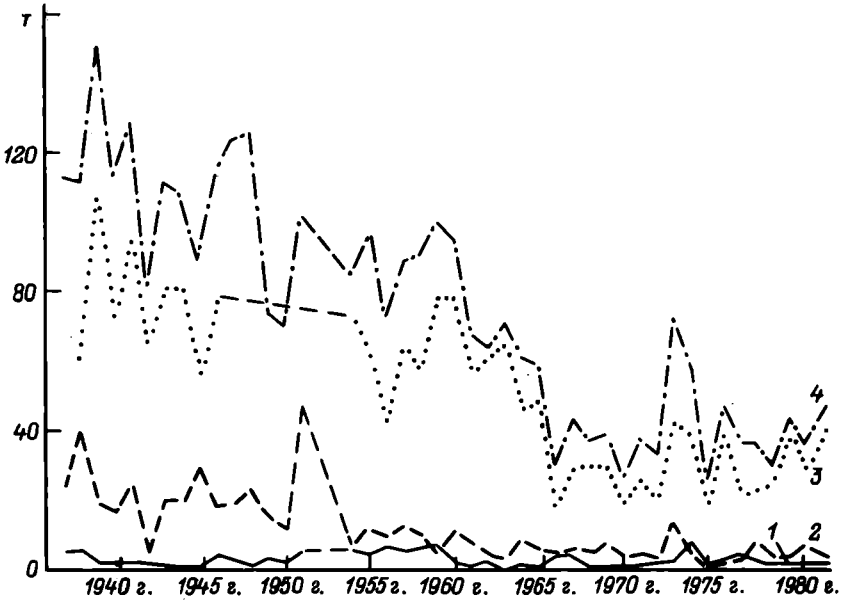


Рис. 73. Динамика промысловых уловов рыбы.

1 – ряпушка; *2* – плотва; *3* – мелочь III группы; *4* – общий улов.

которые работают с одним береговым неводом. Однако количество выловленной рыбы, приходящейся в среднем на 1 рыбака в день, в современный период в 1.5 раза больше. Отсюда можно полагать, что снижение общих годовых уловов произошло не за счет уменьшения численности рыб в водоеме, а за счет снижения промыслового усилия. Кроме того, следует добавить, что в последние годы резко возросла и роль любительского лова. Количество добываемой рыбы рыбаками-любителями оценивается в 250–500 ц/год (Фортунатов, Московский, 1970).

Существенные изменения произошли в структуре ихтиоценоза. Резко изменились соотношения разных экологических групп рыб и видов в каждой группе (планктофаги, бентофаги и хищники). Если 60 лет назад в озере преобладали бентофаги и хищники, то начиная с 30–40-х годов и по настоящее время наиболее массовыми и многочисленными стали мелкие пелагические виды (табл. 71). Уже многие годы они составляют основу всей добываемой рыбы в озере. Уловы мелкой рыбы достигают 700–900 ц, т. е. более 70% всей добываемой рыбы, среди которой ведущая роль принадлежит уклее. Ее популяция достигла небывалых размеров, и последние 30–40 лет она составляет основу промысла. Следует отметить, что уклея еще в прошлом столетии давала мощные вспышки численности. Так, в 1871 г. ее вылов достиг 246 ц, или 38% от общего годового вылова. Но в отличие от нашего времени такие вспышки были редки и нерегулярны.

Судя по промысловым уловам, в озере произошло заметное снижение численности ряпушки, начавшееся еще в прошлом столетии. Если в середине прошлого столетия уловы ее достигали 200 тыс. экз., что при средней навеске 160 г давало величину более 300 ц (Борисов, 1947), то в годы наших исследований они уже не превышали 4 ц, а в отдельные годы колебались от 0.27 до 3.4 ц. Однако вылов ряпушки в озере в настоящее время не соответствует ее биомассе, составляющей около 300 ц. Это обусловлено особенностью промысла, который не охватывает центральную часть озера – основное место обитания вида.

Наряду с уменьшением численности ряпушки, отмечаются значительные изменения в структуре и главных характеристиках ее популяции. По всем биологическим показателям популяция находится в угнетенном состоянии. В последние 100 лет на 14% снизились ее средние размеры и на 36% – масса тела, ухудшился темп линейного роста и темп роста массы тела, снизился возраст полового созревания (на 1 год), в популяции сократилась доля старшевозрастных рыб. В уловах очень мало рыб младших возрастов, а это свидетельствует о плохих условиях размножения. Все эти изменения – прямое следствие ухудшения абиотических условий в озере. Образование бескислородной зоны сократило зону летнего нагула ряпушки, что привело к ухудшению условий откорма популяции и снижению темпа роста особей. Нарушение кислородного режима зимой в период инкубации икры, снижение уровня озера и уменьшение его проточности отрицательно сказываются на размножении ряпушки, а следовательно и ее численности.

В численности бентофагов и хищников и в соотношении их видов прослеживаются следующие изменения. По сравнению с 30-ми годами

Таблица 71

Соотношение различных групп рыб в промысловых уловах озера (по: Макковеева и др., 1964)

Группа рыб	Годы							
	1920–1925	1926–1930	1937–1941	1942–1946	1947–1951	1952–1956	1957–1961	1962–1978
Мелкая рыба	13.5	10.0	66.9	72.5	77.8	62.4	78.8	74.3
Плотва крупная	29.5	53.3	20.2	19.0	16.3	24.3	10.7	11.6
Хищники	34.0	23.0	9.0	6.2	1.7	5.1	4.4	3.9
Карповые донные	13.0	2.1	2.7	1.4	1.4	5.4	2.1	5.7
Ряпушка	10.0	11.6	2.1	2.8	2.8	2.8	5.0	4.5

в уловах сократилось количество крупной бентосоядной плотвы и крупного окуня-хищника, резко упала численность ерша. Количество леща в водоеме всегда было небольшим, его численность ограничивалась условиями размножения. Судя по качественным характеристикам бентофагов и хищников (темп роста, жирность, упитанность), эти популяции находятся в хороших условиях.

Причины изменения структуры популяций окуня неясны, тогда как уменьшение численности крупной моллюскоядной плотвы может быть связано с нарушением популяционного гомеостаза (исчезновение из водоема группировок плотвы, которые нерестились в р. Вексе) и практически с полным отсутствием в водоеме в настоящее время ее излюбленного корма – моллюсков.

Заметные количественные и качественные изменения произошли не только в соотношении видов рыб, но и в их кормовой базе. По сравнению с 30-ми годами текущего столетия увеличилась в 2.5–3.7 раза биомасса зоопланктона. Количество бентоса на единицу площади осталось таким же высоким, как и 50 лет назад, но при дефиците кислорода в центральной глубоководной части озера бентос в ней практически отсутствует, его биомасса снизилась до 0.8 г/м^2. Зона с хорошими кормовыми условиями для рыб-бентофагов ограничилась глубинами 13–17 м. В бентосе доминирующее положение заняли олигохеты и хирономиды, моллюски – почти полностью исчезли.

Все это повлекло перестройку в пищевых цепях экосистемы озера. Как 50 лет назад, так и в настоящее время в экосистеме озера поток энергии идет по двум основным трофическим цепям: первая из них – зоопланктон–рыбы–планктофаги–хищные рыбы, вторая – зообентос–рыбы–бентофаги–хищные рыбы. В начале рассматриваемого периода преобладали рыбы с бентосным типом питания, и наиболее вероятно, что второй тип трофической цепи был основным. В настоящее время преобладает первый тип пищевой цепи, либо оба имеют равное значение.

Анализ питания и пищевых взаимоотношений рыб в озере позволяет сделать вывод, что причиной ухудшения темпа роста пелагических рыб

является не конкуренция из-за пищи, так как выедание зоопланктона не превышает 10%, а скорее изменение абиотических условий жизни в озере, которые отрицательно сказываются и на условиях нагула рыб. Так, для ряпушки сократился объем водного слоя летнего нагула за счет образования бескислородной зоны. Бескислородная зона, которая в 30-е годы иногда появлялась в глубоководной части озера, в последние 20 лет устойчиво сохраняется летом в течение полутора месяцев. В последние годы дефицит кислорода в озере отмечается и в подледный период.

Изменение абиотических условий жизни в озере, его трофического статуса связано прежде всего с усилением хозяйственной деятельности. Осушение болот на водосборе, забор воды из озера на промышленные и хозяйственные нужды, строительство плотины на р. Вексе изменило соотношения в элементах водного баланса озера, несколько уменьшило его проточность. Интенсификация сельскохозяйственного производства, увеличение количества применяемых удобрений, пестицидов и гербицидов вызвали повышенное поступление в озеро биогенных элементов и, как следствие этого, эвтрофирование водоема.

Первые признаки эвтрофирования озера отмечались еще в 30-е годы. По результатам исследований 70-х годов водоем характеризовался как мезотрофный. Произошедшие в последнее время изменения создали условия, при которых преимущество в экосистеме озера получили карповые и окуневые виды, а представители сиговых, в частности ряпушка, оказались в угнетенном состоянии. Продолжительность и интенсивность процесса вытеснения ряпушки окуневыми и карповыми рыбами будет определяться темпом дальнейшего эвтрофирования водоема.

Для изменения современного состояния ихтиоценоза в пользу увеличения сиговых необходимы реализация системы мероприятий по замедлению и прекращению процесса эвтрофирования озера, организация рационального отлова малопродуктивных популяций и рыбоводная помощь в воспроизводстве ценных видов рыб.

Глава IV. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОСИСТЕМЫ ОЗЕРА

ОСОБЕННОСТИ ПРОДУКЦИОННОГО И ДЕСТРУКЦИОННОГО ПРОЦЕССОВ

Одной из важнейших характеристик функционирования экосистемы водоема является соотношение в нем продукционных и деструкционных процессов. Первые такие сопоставления были сделаны на основе наблюдений и расчетов по глубоководной части озера, проведенных в летний период. Утверждалось, что процессы распада органического вещества в водной толще значительно преобладают над его продуцированием, в связи с чем основная роль в экосистеме отводилась поступлениям аллохтонной органической массы (Лаптева, Монакова, 1976; Столбунов, 1983).

Для получения более объективной оценки внутриводоемных процессов в исследованиях последних лет особое внимание уделялось изучению отдельных наиболее значимых звеньев продукционно-деструкционной цепи, учету морфологических особенностей различных участков озера и вертикальной структуры его водной толщи в ходе годового цикла. При оценке первичной продукции помимо фотосинтеза фитопланктона была определена продукция высшей водной растительности и предпринята попытка оценить вклад микрофитобентоса. К этим данным добавлена (как звено автохтонного потока) бактериальная ассимиляция углекислоты в воде и илах. Определение деструкции органического вещества принятыми методами отражает вклад в этот процесс всего живого населения водоема, за исключением рыб. Дыхание планктонного сообщества оценено по потреблению кислорода в воде, бентосного – в грунтах. Учтены анаэробные бактериальные процессы распада в илах.

Ведущая роль в продукционном звене озера принадлежит фитопланктону, на долю которого по данным годичного цикла 1984–1985 гг. приходится до 84% вновь синтезированного органического вещества (табл. 72). Основная его часть образуется во время летнего максимума развития водорослей (2–4 г С/(м^2•сут)). Такая высокая продуктивность при сравнительно небольшой биомассе фитопланктона является следствием обширного трофогенного слоя, обусловленного не только физическими свойствами воды озера, но и особенностью летнего распределения фитопланктона в водной толще (см. рис. 46, *г*). Формирование анаэробного гиполимниона к этому времени уже закончилось, и поступление биогенных веществ из него в эпилимнион, где наблюдался резкий дефицит соединений азота, значительно замедлилось.

Таблица 72

Соотношение процессов продукции и деструкции органического вещества на различных участках озера, т $C_{орг}$

Процесс	Зона озера		
	литоральная	сублиторальная	профундальная
Фотосинтез фитопланктона	920	6780	6880
Продукция макрофитов	600	0	0
Тот же фитомикробентоса	640	0	0
Темновая ассимиляция CO_2 в воде	20	50	190
Тот же в грунтах	130	250	230
Всего	2310 (13.8)	7080 (42.4)	7300 (43.8)
Деструкция в воде	240	3490	7740
Тот же в грунтах	700	1940	1920
Всего	940 (5.9)	5430 (33.8)	9660 (60.3)
Разность общих продукции и деструкции	+1370	+1650	−2360
Отношение общей продукции к деструкции	0.41	0.77	1.32

Примечание. В скобках даны продукция и деструкция $C_{орг}$, % от общей для озера.

В поверхностном 2-метровом слое при максимальной инсоляции сконцентрировались азотфиксирующие синезеленые водоросли родов *Anabaena* и *Aphanizomenon*, а также часть популяции рода *Ceratium*, которые в сумме определяют первый пик фотосинтеза. На глубине 7–8 м при прозрачности 3.5 м в условиях пониженной солнечной радиации, но с постоянным подтоком биогенов в результате микробиологических процессов в илах выявился второй – металимниальный пик образования первичной продукции за счет концентрирующихся здесь представителей родов *Ceratium* и *Asterionella*.

Интенсивность фотосинтеза в расчете на 1 л в литоральной зоне озера не ниже, а часто превосходит таковую глубоководной, но более 90% продукции фитопланктона благодаря обширному трофогенному слою приходится на последнюю (табл. 72). Однако пути трансформации первичной продукции на отдельных участках озера различны. Если в глубоководной зоне синтезированное органическое вещество полностью распадается уже в водной толще и деструкция здесь превышает продукцию, то в остальной части водоема оно остается недоиспользованным (табл. 72). Часть неразрушенной фитомассы поступает отсюда в центральную глубоководную зону, где частично покрывает расход на дыхание планктона, а частично оседает на дно, обусловливая значительный летний подъем деструкционной активности бентосного сообщества. Сезонная динамика процессов минерализации в водной толще, несмотря на некоторые различия по отдельным участкам, в целом

следует ходу сезонных изменений продуктивности фитопланктона – одновершинный максимум летом, минимум – зимой.

Если на литоральную зону первичной продукции фитопланктона приходится менее 10% от общей, то подавляющая часть остальных источников поступления автохтонного вещества приурочена именно к мелководным участкам озера. Около $^1/_3$ этих мелководий занято различными ассоциациями макрофитов, среди которых доминирующую роль по биомассе играет воздушно-водная растительность. Всего же с учетом 10% прижизненных выделений продукция вегетативных органов макрофитов составляет в озере 600 т $C_{орг}$ за сезон.

Распад органического вещества в различных ассоциациях протекает неодинаково. Погруженная растительность начинает разрушаться уже в середине лета. Поступление в грунты легкоусвояемой органической массы вызывает резкую вспышку в них микробиологических процессов, и деструкция на таких участках достигает максимума в июле. За счет распада многолетних и уже отмирающих подземных органов воздушно-водной растительности в период вегетации обогащается органический комплекс грунтов. Это заметно активизирует анаэробную микрофлору. Вегетативная же часть растений начинает разрушаться и поступать в окружающие грунты позднее – в сентябре и октябре. Образующийся здесь детрит постепенно сносится к сублиторальному склону, обусловливая значительный подъем деструкционных процессов в илах поздней осенью (октябрь) и стабильную активность бактериобентоса глубоководных участков в подледный период.

Следующим звеном в автохтонном потоке, также приуроченном к мелководной зоне, является продукция микрофитобентоса и перифитона, которая в связи с методическими трудностями до последнего времени не изучалась. С помощью стеклянных трубок, заполняемых монолитом грунта и инкубируемых на свету и в темноте, была определена интенсивность фотосинтеза фитобентоса на некоторых литоральных участках озера, мг $C/(м^2 \cdot сут)$.

	Чистый песок	Песок с зеленым налетом	Заиленный песок
	(ст. IV)	(ст. III)	(ст. I)
17 июля 1984 г.	0.15	0.95	0.80
28 сентября 1985 г.	0.08	0.45	0.20

Вклад микрофитобентоса, исходя из полученных опытных данных и площадей донного ложа, оценен (с заведомым занижением) в 640 т $C_{орг}$ в год. Подобной оценки продукции перифитона, которая играет здесь непоследнюю роль, сделать не удалось из-за отсутствия надежных методик. Образующаяся биомасса частично разрушается на месте, о чем свидетельствуют данные по интенсивности деструкции в незарастающих песках литорали, но в основном сносится в котловину водоема. Сезонная динамика процессов распада в грунтах сложнее, чем в водной толще. Большое влияние на нее оказывает прибрежный растительный комплекс. Различен и вклад этих двух потоков деструкции в отдельные сезоны.

В вегетационный период 79% органического вещества разрушается планктонным сообществом, в подледный – распад на 70% осуществляется в грунтах.

Ассимиляция углекислоты, осуществляемая как хемолитотрофными, так и хемоорганотрофными микроорганизмами, независимо от биохимических особенностей этого процесса, ведет к синтезу нового для экосистемы водоема органического вещества, которое также относится к автохтонному потоку (Кузнецов, 1970; Романенко, 1985). Вклад микрофлоры воды и грунтов в общую продукцию озера за счет фиксации CO_2 (данные 1984–1985 гг.) составляет менее 6%. Однако следует подчеркнуть, что около половины этой биомассы (до 360 т $C_{орг}$) синтезируется в подледный период и является единственным в это время источником поступления новообразованного органического вещества.

Если рассмотреть вклад каждой зоны озера в общий продукционно-деструкционный поток с учетом тех звеньев, которые ранее не принимались во внимание при составлении балансов, то выявится следующая картина. В глубоководной части водоема суммарный расход значительно превалирует над суммарной продукцией, в сублиторали эти потоки более сбалансированы с преобладанием продукции, в прибрежье продукция втрое превышает распад (табл. 72). Следовательно, по отношению к функционированию всей экосистемы озера литоральная зона является зоной продуктивности, сублиторальная – зоной трансформации, профундальная – зоной рассеивания и осаждения. Отношение деструкции к первичной продукции составляет в целом по озеру за год 0.96, что указывает на ошибочность прежних представлений о продукционно-деструкционном потенциале озера и свидетельствует об обеспечении всех его энергозатрат автохтонным органическим веществом.

БАЛАНС ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Полученные в ходе круглогодичных наблюдений данные по биотическому круговороту углерода вместе с результатами изучения абиотической среды позволили составить для озера баланс органического вещества. В его основу положены исследования 1983–1985 гг., за расчетный период взято время с мая 1984 г. по май 1985 г. Балансовое уравнение (Винберг, 1960; Рыбинское водохранилище, 1972) имеет такой вид:

$$C_к = C_н + C_п - C_р - C_{ос},$$

где $C_к$ – масса органического вещества в водоеме в конце расчетного периода, $C_н$ – то же в начале расчетного периода, $C_п$ – суммарный приход его за расчетный период, $C_р$ – суммарный расход, $C_{ос}$ – осадконакопление.

Количество органического вещества в водной массе озера на начальный и конечный периоды рассчитано по определению $C_{орг}$ в воде центральной части водоема и его объему на март 1984 и 1985 гг. Первая составляющая ($C_н$) оценена в 2560 т, вторая ($C_к$) – в 2740 т. Поступление органического вещества на 96% от общего (табл. 73) представлено

Таблица 73

Элементы баланса органического вещества в озере по годовому циклу 1984–1985 гг.

Приходная часть баланса			Расходная часть баланса		
	т С	%		т С	%
Автохтонная					
Первичная продукция:			Деструкция в водной толще:		
фитопланктона	14580	80.9	май–октябрь	10710	65.0
макрофитов	900	5.0	ноябрь–апрель	760	4.6
микрофитобентоса	640	3.7	Деструкция в грунтах:		
Бактериальная ассимиляция CO_2 в воде и илах	870	4.8	май–октябрь	2850	17.3
			ноябрь–апрель	1710	10.4
			Сток через р. Вексу	450	2.7
Выделение газа со дна	350	1.9	Суммарный расход ($C_р$)	16480	
Аллохтонная					
Сток р. Трубеж	330	1.8			
Боковая приточность	250	1.3			
Атмосферные осадки + эоловые осадки	80	0.4			
Грунтовый сток	30	0.2			
Суммарный приход ($C_п$)	18030				

автохтонной составляющей, в которой доминирует первичная продукция фитопланктона. Поскольку в баланс включены иловые процессы, продукция макрофитов была увеличена в 1.5 раза, учитывая биомассу подземных органов (Лисицына, Жукова, 1971). Несмотря на ориентировочность данных по метаногенезу и возможные погрешности в его определении, учтена масса выделившегося газа (только по профундальной зоне), который в водной толще окисляется специфической микрофлорой, тем более что затраты кислорода на его окисление входят в общую деструкцию при определениях стандартными методами. Аллохтонная часть поступает преимущественно с водами главного притока озера (р. Трубеж) и ручьев. Остальные элементы, такие как атмосферные и эоловые осадки, а также подземный сток, оцененные по эпизодическим измерениям (1–3 мг С/л), не играют существенной роли (табл. 73).

Расходная часть баланса органического вещества слагается из трех составляющих: потребление в процессе деструкции в воде и грунтах, сток через р. Вексу и накопление осадков. Хотя последняя составляющая обычно именуется как „расход" (Рыбинское водохранилище, 1972), ее решили выделить отдельной составляющей расходной части баланса ($C_{ос}$), которая оценена в 2100 т С (табл. 73). Основная часть синтезированного органического вещества (86%) разрушается в самом водоеме, накопления седиментов достигают 10% от общего расхода, сток из озера составляет менее 3% и соответствует поступлениям с притоками. Часть звеньев баланса оказалась неучтенной, однако анализ материалов убеждает, что эти погрешности вряд ли могут быть

существенными. Подставляя расчеты в формулу, получаем невязку баланса (ΔC):

$$\Delta C = (C_н + C_п - C_р - C_{ос} - C_к) = -730 \text{ т C},$$

т. е. в водоеме имеется недоучтенный источник органического вещества, составляющий около 4% от суммарного его прихода и относящийся, по-видимому, к автохтонному звену.

ТРОФИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ОЗЕРА И КАЧЕСТВО ВОДЫ

Флористические наблюдения, проведенные на озере в начале века, позволили классифицировать уровень его трофии по численности планктонных водорослей и структуре их ценозов как олиготрофный. Ретроспективная оценка качества воды, по тем же данным, характеризует ее как олигосапробную (Балонов, 1981). К 60-м годам состав фитоценозов озера значительно изменился и водоем в целом оценивался как „гармонично мезотрофный" (Фортунатов, Московский, 1970). Гидробиологические наблюдения к концу 70-х годов констатировали признаки эвтрофирования озера и снижение качества его вод (Балонов, 1981). Темпы отмеченных изменений указывают на их антропогенный генезис, связанный с поступлением в водоем минеральных удобрений и хозяйственно-бытовых стоков. Так, за последние 20 лет концентрация общего фосфора в воде выросла в целом в 2 раза. Основная часть загрязняющих озеро веществ поступает по р. Трубеж, в которую сбрасываются все хозяйственные стоки г. Переславль-Залесского. Качество воды в главном притоке озера низкое: содержание общего азота достигает 3 мг/л, фосфора – 0.3 мг/л, численность сапрофитных бактерий – 10 тыс. кл./мл, санитарный показатель K (соотношение численности сапрофитов в воде и общего количества бактерий, в %), равен 0.2, что характеризует воду как „грязную" (Романенко, 1985).

Однако благодаря интенсивным микробиологическим процессам в воде и грунтах уже в устье реки происходит значительное снижение показателей органического загрязнения, а на участке прилегающей литоральной зоны (до 1 км) их распад в основном завершается (табл. 74). По мере удаления от места впадения р. Трубеж к центру водоема численность сапрофитных бактерий (C) в поверхностных слоях и санитарный показатель (K) неуклонно уменьшаются (Добрынин, 1983):

	0 км	1 км	2 км	4 км	5 км
C, тыс. кл./мл	1.47	0.28	0.23	0.15	0.10
K, %	0.03	0.007	0.006	0.005	0.003

Эти данные характеризуют воды глубоководной зоны по уровню первичного загрязнения как „очень чистые". В целом же с учетом вторичного загрязнения во время летнего „цветения" основная масса воды озера по микробиологическим показателям и индексам сапробности,

Таблица 74

Химическая и микробиологическая характеристика воды и грунтов на участке впадения р. Трубеж

Участок	Вода		Грунт			Вода		Грунт		
	O_2, мг/л		NH_4, мг/л	CH_4, мкл/см^3	$C_{орг}$, мг/см^3	общее количество бактерий, млн. кл./мл	деструкция, мг C/(л • сут)	общее количество бактерий, млрд. кл./см^3	деструкция, мг C/(м^2 • сут)	
	поверхность	дно							аэробная	анаэробная
Р. Трубеж:										
русло	9.8	6.1	1.06	14.3	21.3	5.8	0.36	7.6	125	290
устье	10.0	7.6	0.35	12.2	18.0	3.0	1.68	3.1	260	310
Литораль озера	10.8	10.3	0.05	0.6	2.6	1.9	0.60	0.2	145	60

рассчитанным по фитопланктону (Балонов, 1981) и зоопланктону, является β-мезосапробной, или достаточно чистой. Лишь на отдельных участках литоральной зоны в период массового развития водорослей вода характеризуется α–β-мезосапробной.

Полученные материалы свидетельствуют о том, что экосистема озера справляется с существующим объемом органических загрязнений. Однако высвобождающиеся в результате их минерализации биогенные вещества являются существенным дополнением к поступающим в водоем минеральным соединениям, обусловливающим его нарастающее эвтрофирование. Действительно, за текущие 15–20 лет в озере произошла значительная количественная и качественная перестройка планктонных фитоценозов. В весеннем пике главная роль перешла от видов рода *Melosira* к мелким видам рода *Stephanodiscus*, стало отмечаться летнее „цветение", обусловленное в 1975–1980 гг. развитием синезеленых водорослей из родов *Anabaena* и *Aphanizomenon*, а в дальнейшем – динофитовых *Ceratium hirundinella*. На увеличение эвтрофирования водоема указывает также соотношение сравнительно низкой концентрации пигментов и высокой первичной продукции фитопланктона. Об этом же свидетельствуют изменения в других звеньях экосистемы: появление в зоопланктоне представителей рода Brachionus, уменьшение в зообентосе роли хирономид и рост численности олигохет.

Наиболее общей и распространенной типологией водоемов по уровню их трофии является схема Тинемана – Наумана, в классической основе которой лежит изучение кислородного режима и биомассы фитопланктона (Кузнецов, 1970). По мере накопления сведений о „жизни водоемов" рамки первоначально предложенной схемы стали расширяться

Таблица 75

Различные показатели уровня трофии озера

Показатель	Количественная характеристика	Оценка уровня трофии
Прозрачность воды (лето), м	3–4	Мезотрофный (Carlson, 1977)
Содержание в воде (в среднем за год), мг/л:		
$P_{общ}$	0.14	Эвтрофный (наша оценка)
$N_{общ}$	0.75	Мезотрофный (Aizaki et al., 1981)
Содержание в воде хлорофилла „*a*" (в среднем за год), мкг/л	4.6	„ (Винберг, 1960)
Биомасса фитопланктона (лето), мг/л	1–12	„ (наша оценка)
Интенсивность фотосинтеза фитопланктона (лето), мг С/(л • сут)	0.3–1	„ (Кузнецов, 1970)
Первичная продукция фитопланктона, г С/м²	287	Слабоэвтрофный (Бульон, 1983)
Общая численность бактерий (лето), млн./мл	0.6–1.5	Мезотрофный (Кузнецов, 1970)
Деструкция в воде (лето), мг С/(л • сут)	0.5–2	„ („)
Темновая ассимиляция CO_2 в воде (лето), мкг С/(л • сут)	0.6–5	„ (Романенко, 1985)
Деструкция в илах (лето), г С/(м² • сут)	0.3–1.2	Мезо-эвтрофный (Дзюбан, 1983)
Индекс числовой классификации	40	Мезотрофный (Carlson, 1977)

и дополняться. Оценивая уровень трофии водоемов, многие исследователи сравнивают их по узкому набору, а зачастую по одному-двум гидролого-гидрохимическим или гидробиологическим показателям. Чтобы решить подобную задачу для озера, мы сгруппировали серию показателей, среди которых имеются как статические, так и динамические (табл. 75). Оказалось, что оценка продукционного уровня экосистемы озера неоднозначна. Прозрачность его вод, содержание хлорофилла „*a*", биомасса фитопланктона, интенсивность процессов фотосинтеза и деструкции в единице объема воды соответствуют малопродуктивным мезотрофным водоемам. По концентрации фосфорсодержащих соединений и первичной продукции в расчете под 1 м² озеро можно отнести к эвтрофному типу. Остальные показатели имеют переходный характер.

Оценить функционирование водоема в целом позволяет подход, предложенный Оле (Ohle, 1958), по которому в основу классификации озер следует положить интенсивность процессов круговорота или „общую биоактивность". Мерой такой оценки служит „удельная биоактивность" – сумма всех процессов образования и распада органического вещества за единицу времени под единицей площади водоема. Сделав подобный расчет для озера, обнаруживаем, что оно

располагается между озерами „средней полосы" и „альпийскими" (Ohle, 1958) („альпийские" – 160 мкг С/(см^2 • сут), оз. Плещеево – 180, „средней полосы" – 220), т. е. характеризуется как среднепродуктивное.

Таким образом, оз. Плещеево в настоящее время – мезотрофный водоем с некоторыми признаками эвтрофии. Сдерживающим фактором нарастающего роста его продуктивности служит сильный дефицит минеральных форм соединений азота, отмеченный в эпилимнионе во время летней стагнации, и отсюда несбалансированность соотношения N : P. Малейшие изменения этого важного экологического фактора могут привести к резкому изменению равновесия в экосистеме озера, т. е. к бурному развитию в нем фитопланктона, быстрому эвтрофированию и, как следствие, к значительному ухудшению качества воды.

Глава V. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Совокупность абиотических и биотических характеристик позволяет осуществить попытку составления имитационной модели экологической системы озера. При составлении ее учтены конкретные особенности морфометрии и режима водоема. Озеро поделено на семь относительно однородных сегментов. Пять из них характеризуют его литоральную зону, а два – глубоководную (рис. 74).

Разделение литоральной зоны проведено в соответствии с характером зарастания участков макрофитами и особенностями поступления биогенных элементов с водосборного бассейна. Первый сегмент представляет собой участок литорали, который сильнее других подвергается антропогенному воздействию со стороны г. Переславль-Залесского и р. Трубеж. Второй и пятый сегменты – участки, принимающие повышеную биогенную нагрузку с сельскохозяйственных угодий, примыкающих к озеру. Третий участок, из которого вытекает р. Векса, и четвертый относительно чистые, поскольку побережье покрыто лесом. Границей раздела сегментов глубоководной зоны служит термоклин, который разделяет ее на два сегмента – эпилимнион и гиполимнион.

Предполагая пространственную однородность характеристик в каждом из семи сегментов, мы описываем их системами обыкновенных дифференциальных уравнений, объединяя „точечные" модели сегментов в единую сегментную сеть при помощи специального блока перемешивания, в котором концентрации компонентов экосистемы пересчитываются с учетом процессов водообмена между сегментами и обмена с водосборным бассейном.

При этом используются результаты работы гидродинамического блока, представляющего собой стационарную модель ветровых течений (Фельзенбаум, 1960), на основании которой вычисляются перетоки из одного сегмента в другой.

Общая структура модели представлена на рис. 75.

Экологический блок имитационной модели. Биоценоз озера – это сложная многокомпонентная система, в состав которой входит большое количество видов всех групп организмов. Учет каждого вида в качестве отдельной переменной представляется задачей трудноразрешимой и малооправданной. Экспертные биологические оценки позволили выделить следующие агрегированные переменные, которые и вошли в модель.

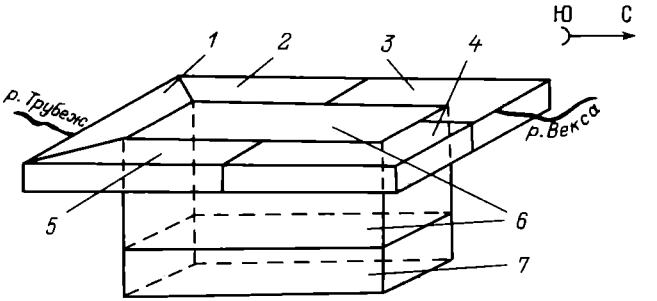


Рис. 74. Схема деления озера на сегменты.

Цифры – номера сегментов.

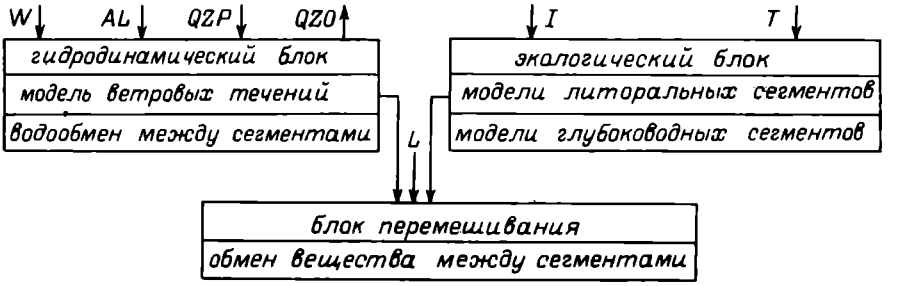


Рис. 75. Общая структура модели.

W, AL – скорость и направление ветра; *QZP, QZO* – приток в озеро и отток из него; *I* – интенсивность солнечной радиации; *T* – температура воды; *L* – внешняя нагрузка на водоем органических и биогенных веществ.

R – рыбы, относящиеся к 16 видам из 6 семейств. В основном это мелкие рыбы: уклея, плотва и окунь, в рационе которых преобладает зоопланктон. Альтернативным источником питания для них является детрит.

Z – зоопланктон, 128 видов, среди которых преобладают мирные ракообразные.

A1, A2, PF – синезеленые, диатомовые и пирофитовые водоросли соответственно. Они определяют почти всю продукцию фитопланктона. Выделение трех переменных позволяет описать смену фитоценозов в течение вегетационного периода.

WS и *WE* – соответственно погруженные и полупогруженные макрофиты. Для учета способности макрофитов к накоплению биогенных элементов введены переменные, описывающие запасы азота и фосфора в корнях полупогруженных (*AE, PE*) и в клетках погруженных (*AS, PS*) макрофитов.

B – бактериальная микрофлора в предположении, что основная часть ее приходится на гетеротрофные микроорганизмы, осуществляющие деструкцию органического вещества.

Круговороты основных биогенных веществ в толще воды и седиментах описываются следующими переменными:

POW, AOW – органический фосфор и азот в воде;

PIW, AIW – то же для минеральных форм;

PIS, PDS – минеральный и органический фосфор в донных отложениях;

AIS, ADS – минеральный и органический азот в донных отложениях.

В качестве переменной выделен растворенный в воде кислород – O2.

Отдельно учитывая специфику обмена, оба сегмента глубоководной зоны, мы можем описывать в рамках „литоральной" модели, в которой гиполимнион выступает в роли дна. При этом соответствующие донные переменные преобразуются в *PIH, PDH, AIH, ADH* – минеральный и органический фосфор и азот в гиполимнионе. Кроме того, добавляется переменная O2H, характеризующая растворенный кислород в гиполимнионе.

На общей схеме взаимодействия элементов экосистемы, представленных различными переменными, сплошными линиями изображены пути превращения вещества, пунктирные линии указывают косвенные („информационные") связи, соответствующие управляющим воздействиям на процессы в экосистеме (биологическое разложение, заморы, фотосинтез и т. д.) (рис. 76, 77).

Таким образом, модель литоральной зоны (сегменты *1–5*) включает 21 переменную. Из них 6 связаны с описанием процессов на дне, а остальные 15 – с процессами в воде. В модель глубоководной зоны входят 16 переменных: 11 переменных для описания процессов в эпилимнионе (сегмент *6*) и 5 – в гиполимнионе (сегмент *7*).

Фактически в модель в качестве переменных входят концентрации соответствующих компонентов (г/м^3 или г/м^2). Эти концентрации будут обозначаться квадратными скобками ($[R]$, $[Z]$ и т. п.), а приведенные выше обозначения будут использоваться в качестве мнемонических кодов соответствующих переменных при записи различных функций, потоков и др.

Во многом уравнения модели аналогичны тем, которые легли в основу других моделей (Свирежев, Крузанова, Воинов, 1984; Воинов, Комилов, 1986). Поэтому здесь мы не приводим подробной записи уравнений, а останавливаемся на формализации лишь некоторых основных процессов, существенных для экосистемы озера.

Фитопланктон. Приращение биомассы фитопланктона осуществляется в процессе фотосинтеза и лимитируется биогенными элементами, светом и температурой. При этом предполагается мультипликативное влияние факторов среды и биогенного питания. Последнее определяется по принципу Либиха. Скорость роста биомассы водорослей задается в виде:

$$Di = FTi \cdot FIi \cdot \min\left\{DPIWi/CP, DAIWi/CN\right\} \cdot (1 - TBi) \cdot CCC \cdot [i],$$

где $i = A1, A2, PF$; CP, CN и CC – стехиометрические коэффициенты, которые определяют соотношение фосфора, азота и углерода в биоте – P : N : C = $CP : CN : CC$; TBi – коэффициент метаболизма, характеризующий долю потерь при росте водорослей; $CCC = CP + CN + CC$.

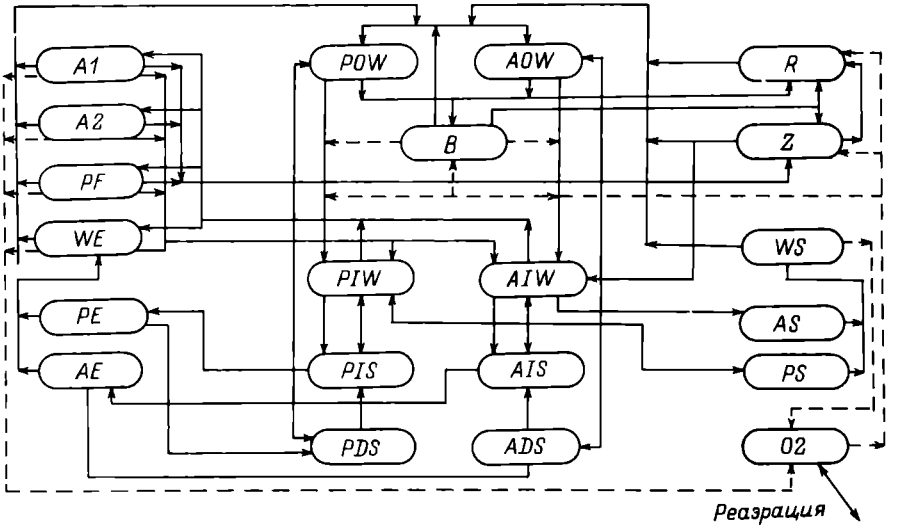


Рис. 76. Диаграмма потоков вещества в экосистеме литоральной зоны.
Обозначения в тексте.

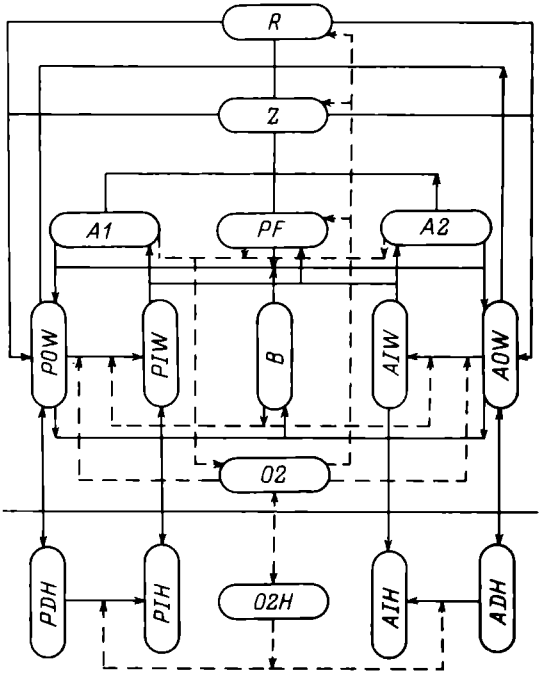


Рис. 77. Диаграмма потоков вещества в экосистеме глубоководной зоны.
Обозначения в тексте.

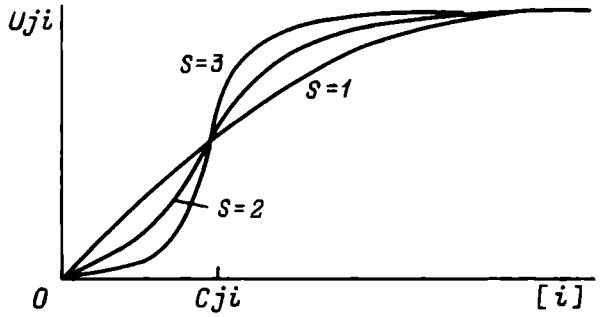


Рис. 78. Функции трофических взаимодействий.

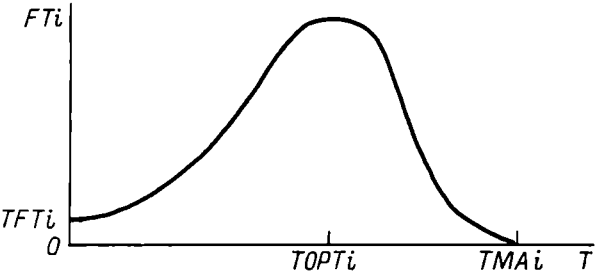


Рис. 79. Температурная функция.

Функции *DPIWi* и *DAIWi* задают скорости потребления фосфора и азота соответственно. Предполагается, что они имеют *S*-образный вид (рис. 78) и описываются выражением

$$Dji = Uji \cdot [j]^2/(Cji^2 + [j]^2), \qquad (1)$$

где j = *PIW* или *AIW*, *Uji* – коэффициент максимальной скорости потребления j-го вещества, *Cji* – коэффициент полунасыщения при потреблении j-го вещества.

Функция *FTi* описывает лимитирование роста биомассы температурой (рис. 79):

$$FTi = \begin{cases} TFTi^{(1-T/TOPTi)^{STi}} & \text{при } T \leqslant TOPTi \\ TFM^{((T-TOPTi)/(TMAi-TOPTi))^{STi}} & \text{при } T > TOPTi, \end{cases}$$

где *TOPTi* – оптимальная для i-ой группы гидробионтов температура, *TMAi* – максимальная для i-ой группы температура, *TFTi* – коэффициент скорости роста i-ой группы при температуре 0 °С, T – текущее значение температуры воды, *TFM* – значение температурной поправки при $T = TMAi$, *STi* – коэффициент крутизны кривой.

Кривая *FIi* (рис. 80) представляет собой функцию лимитирования светом и задается функцией Ди Торо (Di Toro et al., 1971), которая

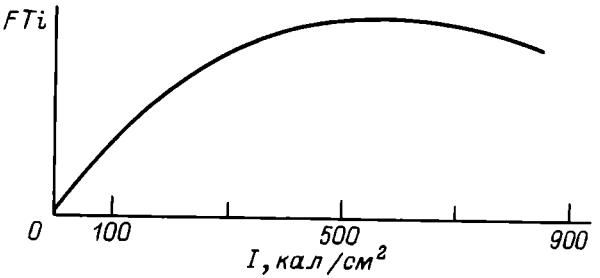


Рис. 80. Зависимость скорости фотосинтеза от суммарной солнечной радиации (Di Toro et al., 1971).

характеризует интегральную зависимость фотосинтеза в слое воды толщиной H от суммарной солнечной радиации I на поверхности,

$$FIi = \frac{e}{QK \cdot H}\left[\exp\left(-\frac{I}{IOPTi} \cdot \exp(-QK \cdot H)\right) - \exp\left(-\frac{I}{IOPTi}\right)\right],$$

где $IOPTi$ – оптимальная для i-ой группы освещенность, $QK = CW + ([A1] + [A2] + [PF]) \cdot CA + ([POW] + [AOW]) \cdot CD$; CW, CA, CD – коэффициенты ослабления света чистой водой взвешенными водорослями и детритом соответственно.

Убыль биомассы фитопланктона происходит за счет его выедания зоопланктоном и рыбами, а также за счет его естественной смертности и автолиза, которые задаются линейными функциями вида:

$$Mi = iMOR \cdot [i], \quad Ai = ABi \cdot [i].$$

Окончательное выражение для биомассы i-го вида фитопланктона можно представить следующим уравнением:

$$d[i]/dt = Di - Mi - Ai - Vi.$$

Член Vi, характеризующий скорость выедания водорослей на других трофических уровнях, будет описан ниже.

Уравнения для различных групп водорослей ($A1$, $A2$, PF) отличаются значениями коэффициентов трофических и лимитирующих функций. Способность синезеленых водорослей фиксировать молекулярный азот лимитируется этим элементом. Поэтому соответствующая функция роста $DA1$ определяется функцией $DPIWA1$, задающей скорость потребления биогенов при фосфорном лимитировании. Кроме того, синезеленые в меньшей степени потребляются представителями других трофических уровней, что отражено в значениях соответствующих коэффициентов.

Зоопланктон питается фитопланктоном, бактериями и детритом. Процесс потребления их характеризуется такими же S-образными трофическими функциями, как и у фитопланктона (рис. 78).

$$DkZ = UkZ \cdot [k]^2/(CkZ^2 + [k]^2),$$

где вместо k может быть $A1$, $A2$, PF, B, POW или AOW; UkZ – коэффициент максимальной скорости потребления, CkZ – соответствующий коэффициент полунасыщения.

Для поддержания стехиометрического соотношения в биомассе зоопланктона потребление фосфора и азота детрита синхронизовано и задается формулой

$$DDZ = \min\left\{DPOWZ/CP,\ DAOWZ/CN\right\} \cdot CCC. \qquad (2)$$

В итоге прирост биомассы зоопланктона описывается следующим выражением:

$$DZ = (1 - TBZ) \cdot FTZ \cdot \sum_{k = A1,\ A2,\ PF,\ B,\ D} DkZ \cdot [Z],$$

где FTZ – температурная функция, описанная выше, TBZ – коэффициент метаболизма $(0 < TBZ < 1)$.

Смертность задается линейной функцией $MZ = ZMOR \cdot [Z]$, а самолимитирование – квадратичной: $MZ' = ZMORR \cdot [Z]^2$, где $ZMOR$ – коэффициент смертности, а $ZMORR$ – коэффициент самолимитирования зоопланктона.

Процесс выедания зоопланктона рыбами формализован в следующем пункте.

Рыбы. Эта агрегированная переменная характеризует суммарную биомассу всей ихтиофауны озера вне зависимости от рациона, возраста и стадии развития отдельных видов рыб. Поскольку основную биомассу рыб определяет численность уклеи, плотвы и молоди окуня, то при описании роста „агрегированной рыбы" за основу взят рацион именно этих видов рыб. В этой связи излюбленным кормом для рыб принят зоопланктон. Предусмотрена также возможность перехода их на питание фитопланктоном и детритом вместе с бактериями. Прирост биомассы рыб характеризуется следующим выражением:

$$DR = FTR\,(1 - TBR)\,S\,[R],$$

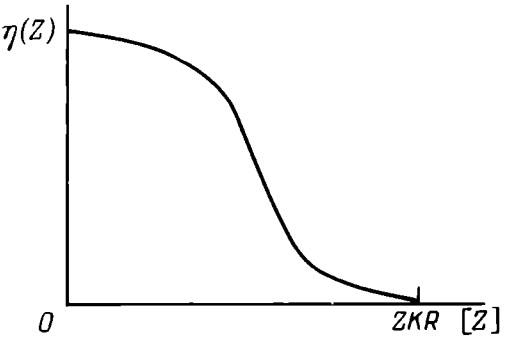
где FTR – функция температурного лимитирования, S – функция, описывающая питание рыб с переключением, TBR – коэффициент метаболизма.

Рассмотрим процесс переключения питания подробнее. Пусть ZKR – концентрация зоопланктона, при которой происходит переключение на заменяющий корм. Тогда $S = DZR + DAR$, где

$$DAR = \min\left\{(DZKRR - DZR),\ \sum_{l = A1,\ A2,\ PF,\ B,\ D} DlR \cdot \eta(Z)\right\}.$$

Здесь DlR, DZR – трофические функции вида (1), причем функция DDR задается аналогично функции (2) для зоопланктона; $DZKRR$ определяется как значение функции DZR при подстановке в нее значения ZKR вместо $[Z]$. Функция $\eta(Z)$ характеризует вероятность перехода на заменяющий корм, которая, очевидно, зависит от концентрации излюбленного корма в среде (рис. 81).

Рис. 81. Функция вероятности перехода на заменяющий корм.



Таким образом, прибавка за счет потребления заменяющего корма (DAR) не может сделать скорость роста выше той, что была при достаточном количестве излюбленного корма ($[Z] > ZKR$). Если $DAR = DZKRR - DZR$, то реальные потоки заменяющих кормов ($DA1R'$, $DA2R'$, ...,) устанавливаются пропорционально их потенциальным потокам.

$$DIR' = DIR \cdot (DAR / \sum_{I = A1, ..., D} DIR \cdot \eta(Z)).$$

При описании смертности рыб учитывается возможность заморных явлений при пониженных концентрациях растворенного кислорода. Для этого используется функция FOR вида (рис. 82, *а*)

$$FOR = \begin{cases} 1, \text{ при } [O2] \geqslant O2RK \\ 10 \cdot O2RK/(9 \cdot [O2] + O2RK), \text{ при } [O2] < O2RK, \end{cases}$$

где $O2RK$ – концентрация $O2$, соответствующая заморным условиям. Предполагается также, что естественная смертность рыб может зависеть от температуры (рис. 82, *б*). Температурная функция смертности задается в следующем виде:

$$FMTR = CMRT(T/TOPR - 1)^2 + 1,$$

где $TOPR$ – оптимальная температура для рыб, $CMRT$ – коэффициент, характеризующий увеличение смертности при температуре 0 °С относительно смертности при $T = TOPR$. Таким образом, смертность рыб описывается выражением $MR = FOR \cdot FMRT \cdot RMOR \cdot [R]$, где $RMOR$ – коэффициент смертности рыб. Для учета самолимитирования рыб

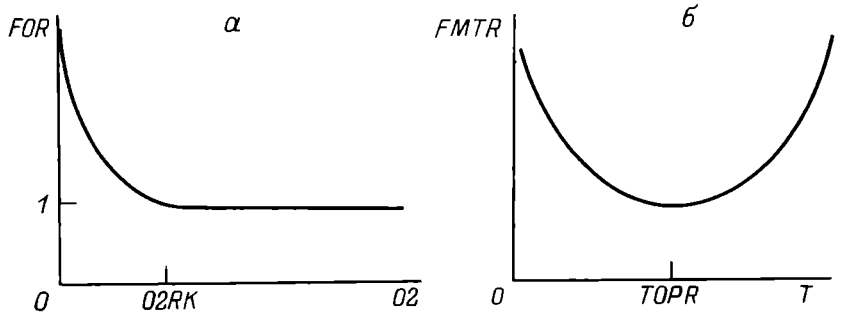


Рис. 82. Кислородная (*а*) и температурная (*б*) функции для смертности рыб.

путем выедания одних видов другими вводится квадратичный член вида $VR = RMORR \cdot [R]^2$, где $RMORR$ – коэффициент самолимитирования. Окончательное уравнение для рыб имеет вид

$$d[R]/dt = DR - MR - VR.$$

Макрофиты (полупогруженные). Формализация динамики макрофитов является в этой модели оригинальной, поэтому рассмотрим ее более детально. Полупогруженные макрофиты характеризуются тремя фазовыми переменными. Одна из них описывает биомассу „надземной части" водных растений, две другие – азот и фосфор, содержащиеся в корнях. Такая детализация необходима для учета процесса запасания биогенов в корневищах в конце вегетационного периода перед массовым отмиранием „надземной части" растений, т. е. листьев и стеблей.

Рост полупогруженных макрофитов рассматривается как двухступенчатый процесс. На первой стадии происходит потребление доступных биогенных элементов и их накопление в корнях. Так, для азота, содержащегося в корнях, соответствующий член имеет вид:

$$DAE = FTAE \cdot FIWE \cdot DAISAE \cdot [AE],$$

где $DAISAE$ – трофическая функция вида (1), $FTAE$ – температурная функция, $FIWE$ – функция лимитирования светом, которая будет определена ниже.

Аналогичный вид имеет функция DPE, выражающая запас фосфора в корнях.

Процесс отмирания корней описывается линейными функциями

$$MPE = PAEMOR \cdot [PE]; MAE = PAEMOR \cdot [AE],$$

где $PAEMOR$ – коэффициент отмирания корней.

Вторая стадия развития этих макрофитов характеризует рост самих растений, при котором используются биогенные вещества, накопленные в корнях. При концентрациях доступных биогенных элементов в воде, превышающих некоторые пороговые значения, полупогруженные макрофиты могут потреблять биогены непосредственно из воды. Поэтому общее выражение для их роста имеет следующий вид:

$$DWE = (1 - TBWE) \cdot FTWE \cdot FIWE \cdot (DWEI \cdot [WE] + DWEE \cdot RB) \cdot CCC \cdot \left(1 - \frac{[WE]}{EMWE}\right),$$

где $TBWE$ – коэффициент метаболизма, $FIWE$ – температурная функция, $EMWE$ – емкость среды для полупогруженных макрофитов. Функция $DWEI$ описывает потребление биогенных элементов из воды.

$$DWEI = \min(DPIWWE/CP, DAIWWE/CN),$$

$$\text{где } DIWE = \begin{cases} 0, \text{ при } [i] \leqslant ikRR \\ \dfrac{UiWE \cdot ([i] - ikRR)^2}{CiWE^2 + ([i] - ikRR)^2}, \text{ при } [i] > ikRR \end{cases}$$

для $i = PIW$ или $i = AIW$.

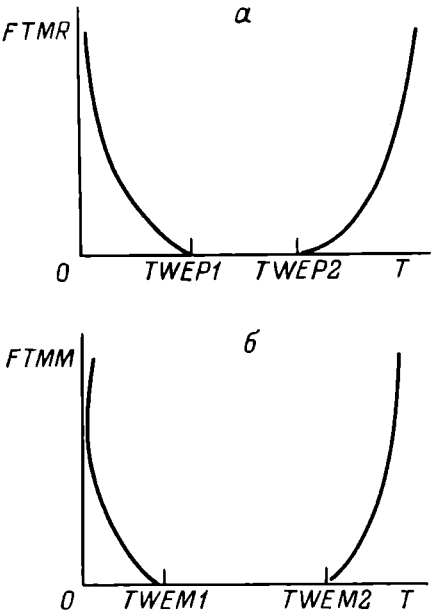


Рис. 83. Зависимости для определения начала процесса запасания (*а*) и отмирания (*б*) макрофитов (здесь $TWEP1 \geqslant TWEM1$; $TWEP2 \geqslant TWEM2$).

Величина $RB = \min\{[PE]/CP, [AE]/CN\} \cdot CCC$ характеризует биомассу корней. Функция $DWEE = \min\{DPEWE/CP, DAEWE/CN\}$ задает процесс потребления биогенных элементов, накопленных в корнях; функции *DPEWE* и *DAEWE* имеют вид (1).

При описании роста полупогруженных макрофитов учитывается период их подводного развития. При этом считается, что оно начинается на некоторой глубине H_0. Биомасса к моменту выхода растения из воды равна *WEKR*. Тогда освещенность растений в период их подводного развития можно описать формулой $I = I_0 \exp(-QK \cdot h(WE))$, где $h(WE) = -H_0 \cdot [WE]/WEKR + H_0$, QK – коэффициент ослабления света, определенный выше. Тогда, взяв за основу функцию Стила (Steele, 1962), зададим функцию освещенности в следующем виде:

$$FIWE = \begin{cases} (I/IOPWEE) \cdot \exp(1 - I/IOPWEE), & \text{при } [WE] \leqslant WEKR \\ (I_0/IOPWEI) \cdot \exp(1 - I_0/IOPWEI), & \text{при } [WE] > WEKR, \end{cases}$$

где *IOPWEE* – оптимальная освещенность на подводной стадии развития, *IOPWEI* – то же при выходе на поверхность.

Особого описания требует процесс перекачки биогенных веществ в корни в конце вегетационного периода. Предполагается, что этот механизм запускается при неблагоприятных условиях (слишком высокой или слишком низкой температуре воды). Соответствующая функция (рис. 83, *а*) задается формулой

$$FTMR = \begin{cases} 0, \text{ при } TWEP1 \leqslant T \leqslant TWEP2, \\ CTMP \cdot (TWEP1 - T) \cdot (TWEP2 - T), \\ \text{при } TWEP2 < T < TWEP1, \end{cases}$$

где $TWEP1$ и $TWEP2$ – пороговые температуры, $CTMP$ – коэффициент, характеризующий скорость перекачки. Тогда процесс перекачки будет определяться выражением $AWE = FTMR \cdot [WE]$. При этом доли накопления азота и фосфора в корнях будут соответственно равны $CN \cdot AWE/CCC$ и $CP \cdot AWE/CCC$.

Температурная функция отмирания макрофитов FTM имеет такой же вид, как и функция $FTMR$ (рис. 83, *б*).

Заметим, что $TWEP1 \geqslant TWEM1$ и $TWEP2 \leqslant TWEM2$. Таким образом, процесс захоронений биогенных веществ при переходе к неблагоприятным условиям предшествует массовому отмиранию растений. В целом процесс отмирания задается функцией $MWE = WEMOR \cdot FTM \cdot [WE]$, где $WEMOR$ – коэффициент смертности.

В итоге динамику полупогруженных макрофитов мы можем описать следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned} d[WE]/dt &= DWE - AWE - MWE; \\ d[AE]/dt &= DAE + CN \cdot AWE/CCC - MAE - CN \cdot DWEE'; \\ d[PE]/dt &= DPE + CP \cdot AWE/CCC - MPE - CP \cdot DWEE', \end{aligned}$$

где $DWEE' = FTWE \cdot FIWE \cdot DWEE \cdot RB$.

Макрофиты (погруженные). Описание погруженных макрофитов отчасти схоже с изложенным выше описанием полупогруженных, но в данном случае учитывается накопление биогенных веществ не в корнях, а в клетках растений, и поэтому в роли переменных в модели участвует не только биомасса погруженных макрофитов, но и накопленные в их клетках азот и фосфор.

Полагая, что основную часть минерального питания погруженные макрофиты получают из толщи воды, а пренебрежимо малую долю – через корни, потребление биогенных элементов клетками можно задать следующей формулой:

$$Di = FTi \cdot \left(1 - \frac{[i]}{[WS] \cdot PRi}\right) \cdot \left(\frac{Uji\,[j]^2}{Cji^2 + [j]^2}\right) \cdot [WS],$$

где $i = [AS]$ или $[PS]$, а $j = [AIW]$ или $[PIW]$ соответственно, Uji – максимальная скорость потребления, Cji – коэффициент полунасыщения, FTi – температурная функция, PRi – максимально возможная доля соответствующего биогенного вещества в клетках растения.

Накопленные в клетках элементы используются для построения биомассы растений:

$$DWS' = (1 - TBWS) \cdot FTWS \cdot FIWS \cdot DWS \cdot CCC \cdot (1 - [WS]/EMWS),$$

где $DWS = \min(DPSWS/CP,\ DASWS/CN)$; $DPSWS$ и $DASWS$ –

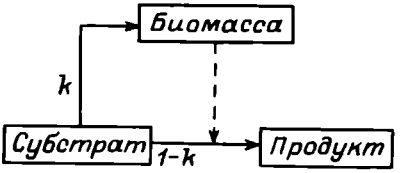


Рис. 84. Концептуальная схема бактериальных процессов.

S-образные трофические функции, $FTWS$ – температурная функция, $FIWS$ – функция освещенности такого же вида, как и для фитопланктона, $TBWS$ – коэффициент метаболизма, $EMWS$ – емкость среды.

Убыль биомассы рассматриваемых макрофитов происходит за счет их смертности согласно зависимости: $MWS = WSMOR \cdot [WS]$, где $WSMOR$ – коэффициент смертности. При этом накопленные в клетках биогенные элементы возвращаются в воду в количествах $MAS = WSMOR \cdot [AS]; MPS = WSMOR \cdot [PS]$.

Бактерии. Описание бактерий является одним из наиболее спорных моментов при формализации экосистемы водоема. С одной стороны, огромное многообразие микроорганизмов играет важную роль на разных этапах круговорота вещества в водоеме, с другой, имеющиеся экспериментальные данные позволяют учесть все разновидности бактерий лишь в виде одной агрегированной переменной. В то же время в олиготрофных водоемах биомасса бактериопланктона может оказаться сопоставимой с биомассой доминирующих видов фитопланктона. Поэтому пренебречь этой переменной нельзя. В данной модели под бактериями мы понимаем обширный класс микроорганизмов-деструкторов и соответствующим образом определяем их роль в общем круговороте веществ.

Действие этих микроорганизмов во многом представляется аналогичным действию ферментов, с той лишь разницей, что часть субстрата идет на удовлетворение собственных потребностей бактерий. Поэтому бактериальные процессы описываются по схеме, представленной на рис. 84.

Рассматривается переработка субстрата, при этом k-я доля идет на построение биомассы бактерий, а $(1-k)$-я доля потока переходит в продукт. Интенсивность переработки субстрата определяется биомассой бактерий, прирост которой задается в виде

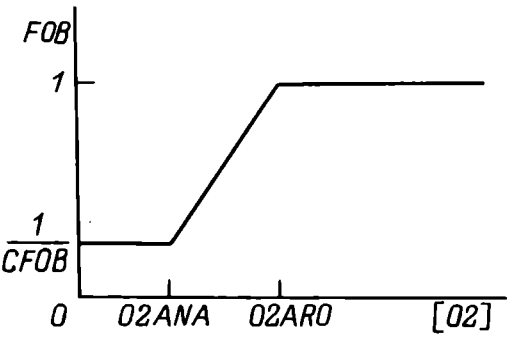


Рис. 85. Функция бактериального разложения органического вещества.

$$DB = FTB \cdot FOB \cdot k \cdot \min(DPOWB/CP,\ DAOWB/CN) \cdot CCC \cdot [B],$$

где $FTB = 2^{\frac{T - T_0}{10}}$ – температурная функция, являющаяся аналогом функции Вант-Гоффа, T_0 – температура, при которой измерены прочие коэффициенты уравнения, FOB – кислородная функция (рис. 85), отражающая тот факт, что в аэробных условиях интенсивность бактериальной деструкции выше, чем в анаэробных.

Конечными продуктами бактериального разложения являются PIW и AIW. Убыль биомассы бактерий за счет смертности и выедания их зоопланктоном и рыбами описывается так же, как смертность и выедание фитопланктона.

Следует отметить, что предложенная здесь формализация бактериальных процессов является весьма приближенной, однако, уже ее достаточно, чтобы учесть вклад бактерий в общий круговорот вещества в экосистеме.

Детрит. Детрит в модели представлен 4 переменными, характеризующими концентрации органического азота и фосфора в детрите воды и в активном слое донных отложений – в случае литорали, в гиполимнионе – в случае пелагиали. Считается, что основным источником поступления органического вещества в воду являются отмершие гидробионты, а содержание азота и фосфора в детрите находится в соответствии с законами стехиометрии. Другим источником поступления органики, который также необходимо учитывать, является обмен воды с дном за счет турбулентной диффузии. Для описания этого процесса используется простейшее выражение вида

$$VD = COFDPO \cdot ([PDS] - [POW]),$$

где $COFDPO$ – коэффициент турбулентной диффузии, зависящий от скорости ветра. Ясно, что этот процесс может работать как в одну, так и в другую сторону. Но, как правило, накопление детрита на дне идет в основном за счет седиментации, которую можно описать следующим образом:

$$VS = COSP \cdot [POW],$$

где $COSP$ – коэффициент седиментации. Выражения для AOW и ADS записываются аналогично.

Взвешенное в воде органическое вещество подвергается бактериальному разложению, его потребляют зоопланктон и рыбы. Эти процессы уже были формализованы выше. Предполагается, что численность бактерий на дне и в гиполимнионе не может лимитировать скорость деструкции органического вещества DS. Это позволяет представить последнюю линейной функцией

$$DS = -CPDPI \cdot FOB \cdot ([O2] - OS) \cdot [PDS],$$

где $CPDPI$ – коэффициент деструкции, FOB – кислородная функция (такая же, как и для бактерий). Вид аргумента этой функции отражает

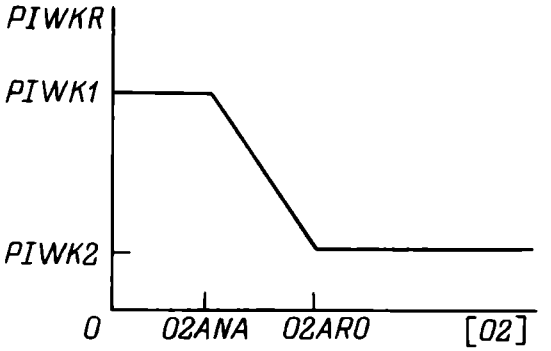


Рис. 86. Концентрация насыщения доступного фосфора в воде.

тот факт, что кислород на дне меньше, чем в толще воды на некоторую величину OS.

Считается, что доля детрита, равная $ZPDS \cdot [PDS]$, выходит из активного слоя и откладывается в донных отложениях. Отмирающие корни полупогруженных макрофитов переходят непосредственно в детрит дна $[PDS]$ и $[ADS]$.

Биогенные элементы. Доступные для первичных продуцентов неорганические вещества представлены 4 переменными: азотом и фосфором, растворенными в воде, азотом и фосфором в седиментах.

При описании обмена фосфором между толщей воды и седиментами за счет турбулентной диффузии используется следующая формула: $VDB = COFDPI(PIWKR - [PIW])$, где $COFDPI$ – коэффициент турбулентной диффузии, $PIWKR$ – концентрация насыщения для растворенного неорганического фосфора. Аналогичный вид имеет формула для обмена минеральным азотом AIW.

В анаэробных условиях, как известно, может происходить интенсивное обогащение воды фосфором за счет PIS. Этот процесс формализуется заданием зависимости концентрации насыщения $PIWKR$ от концентрации растворенного кислорода (рис. 86). При этом концентрация насыщения в анаэробных условиях значительно превосходит концентрацию насыщения для $[PIW]$ в аэробных условиях.

Для оз. Плещеево основными источниками биогенных элементов автохтонного происхождения являются разложение мертвого органического вещества и растворение некоторой части метаболитов гидробионтов.

Процессы потребления биогенных элементов первичными продуцентами были описаны выше. Модель учитывает также, что определенная часть биогенных веществ седиментов может захороняться в донных отложениях, выпадая из общего круговорота веществ.

Кислород. Пополнение запасов кислорода идет за счет фотосинтеза и аэрации водной толщи. Считается, что фотосинтез пропорционален скорости роста первичных продуцентов с постоянным для каждой группы коэффициентом ассимиляции. Процесс реаэрации описывается следующей упрощенной формулой: $RE = CREAR \cdot (O2AIR - [O2])$,

где $O2AIR$ – концентрация насыщения растворенным кислородом, а $CREAR$ – коэффициент реаэрации, являющийся функцией скорости ветра. Связь величины $O2AIR$ с температурой воды (Wang et al., 1978) задана в виде:

$$O2\,AIR = 14.61996 - 0.40420 \cdot T + 0.00842 \cdot T^2 - 0.00009 \cdot T^3.$$

Кислород расходуется в основном на окисление мертвого органического вещества в воде и седиментах, на дыхание гидробионтов, которое считается пропорциональным биомассам соответствующих групп организмов.

Гидродинамический блок модели и блок перемешивания. Гидродинамический блок предназначен для описания формирования течений в озере и связанного с ними переноса растворенных и взвешенных веществ по акватории. В его основу положена хорошо известная модель стационарных ветровых течений (Фельзенбаум, 1960). С помощью гидродинамического блока определены перетоки воды между отдельными сегментами, на которые было разделено озеро.

Поскольку поток воды S вдоль оси Ox в точке $x = x_0$ на глубинах от h_1 до h_2 равен

$$Sx(h_1, h_2, x_0, y) = \int_{h_1}^{h_2} u(x_0, y, z)\, dz,$$

где $u(x, y, z)$ – скорость течения, то расход воды через вертикальную площадку с координатой x_0 по оси Ox и ограниченной вдоль оси Oy точками b_1 и b_2, а по глубине – точками h_1 и h_2, можно вычислять по формуле

$$Qx(h_1, h_2, b_1, b_2, x_0) = \int_{b_1}^{b_2} Sx(h_1, h_2, y_0, y)dy = \int_{b_1}^{b_2}\left(\int_{h_1}^{h_2} u(x_0, y, z)dz\right)dy.$$

Аналогично определяется расход воды вдоль оси Oy.

Таким образом, на выходе гидродинамического блока получается числовой массив перетоков воды между всеми территориально сопряженными сегментами водоема. Далее к нему подключаются потоки, характеризующие поступление воды с водосбора, а также сток из озера. В итоге определяются величины суммарных перетоков, использующихся в блоке перемешивания, перед началом функционирования которого завершается работа гидродинамического и экологического блоков. В последнем рассчитывается суточная динамика всех переменных модели, и на выходе получаются характеристики соответствующих компонентов экосистемы.

При моделировании перемешивания принято, что обмен веществ между сегментами осуществляется посредством адвекционных потоков и диффузии. При этом изменение содержания вещества в каждом сегменте, обусловленное течениями, считается прямо пропорциональным количеству поступающего вещества и обратно пропорциональным объему сегмента. Диффузией веществ по горизонтали можно пренебречь, так как ветровой обмен значительно больше диффузионного. Седиментация и диффузионный обмен по вертикали учитываются в точечных моделях каждого сегмента.

Концентрации веществ в каждый момент времени $t + \Delta t$ определяются следующим образом:

$$x_l^i(t + \Delta t) = (x_l^i(t) \cdot V_i(t) + \sum_{j \in I_1} x_l^j(t) QP_{ij} - \sum_{j \in I_2} x_l^i(t) QP_{ij}) \cdot \Delta t / V_i(t + \Delta t),$$

где x_l^i – концентрация вещества l в сегменте i, V_i – объем i-го сегмента, QP_{ij} – расход воды через границу между i-ым и j-ым сегментами, I_1 – множество номеров сегментов, из которых вода может поступать в i-ый сегмент, I_2 – множество номеров сегментов, в которые вода может поступать из i-го сегмента, t – время, Δt – шаг во времени (в нашей модели $\Delta t = 1$ сут).

Отметим, что обмену, вызванному ветровыми течениями, подвержены только десять компонентов экосистемы: *Z, B, A1, A2, PF, PIW, AIW, POW, AOW,* O2, Рыбы, макрофиты и биогенные элементы донных отложений в этом процессе не участвуют.

Для учета поступления аллохтонных веществ в озеро задаются значения их потоков на границах литоральных сегментов, а также их концентрации в стоке р. Трубеж.

Анализ модели и эксперименты с нею. Начальный этап работы с моделью заключается в подборе параметров, при которых модельные траектории наилучшим образом соответствуют временным рядам экспериментальных наблюдений. Ввиду большой размерности модели и недостаточно детальной экспериментальной информации строго ставить задачу идентификации оказывается бессмысленно. Поэтому во избежание двусмысленности мы будем говорить о процедуре настройки модели, имея в виду следующую последовательность шагов, основывающуюся на методе „проб и ошибок".

Сначала проводился литературный поиск, который позволил определить интервалы возможного изменения параметров модели (Jorgensen et al., 1978; Свирежев, Воинов, Тонких, 1984; Свирежев, Крузанова, Воинов, 1984; Леонов, 1986). Затем была произведена оценка чувствительности модели к возмущениям параметров и начальных данных. При этом множество параметров удалось разбить на несколько классов, различающихся по их влиянию на динамику модельных траекторий. Наибольшая чувствительность наблюдалась к параметрам, характеризующим максимальные скорости роста *Uij* и смертности организмов *iMOR*. В следующую по важности группу вошли параметры, представляющие собой оптимальную температуру *TOPTi*, степень крутизны температурной кривой *STi*, оптимальную освещенность *IOPTi*, коэффициенты седиментации и диффузии. В допустимых пределах вариации фиксировались значения всех параметров, кроме тех, которые принадлежат к первой группе. Последние изменялись так, чтобы траектории модели не обращались в ноль или бесконечность. Уже при этом стремились максимально приблизить трактории к экспериментальным данным. Если это удавалось, то процесс настройки считался законченным. Когда же дальнейшее изменение параметров первой группы уже не давало необходимого эффекта (по причине выхода либо на границу

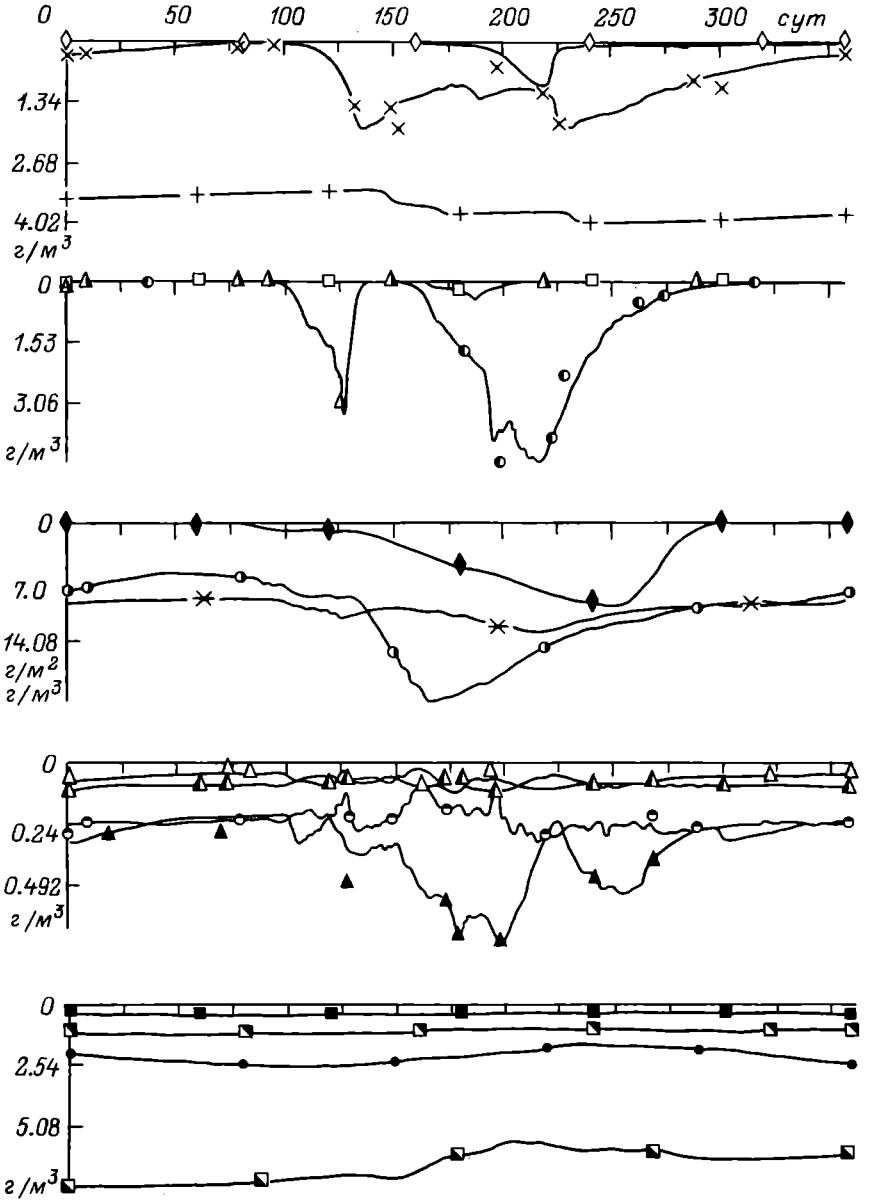


Рис. 87. Результаты калибровки модели экосистемы литоральной зоны.

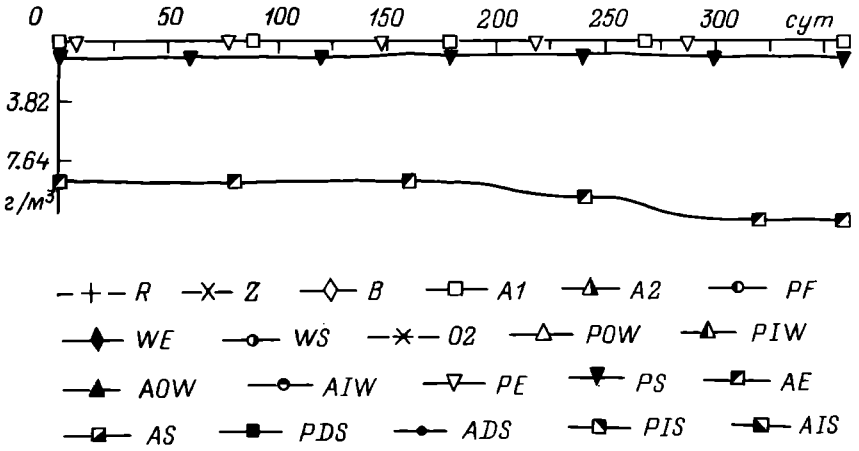


Рис. 87 (*продолжение*).

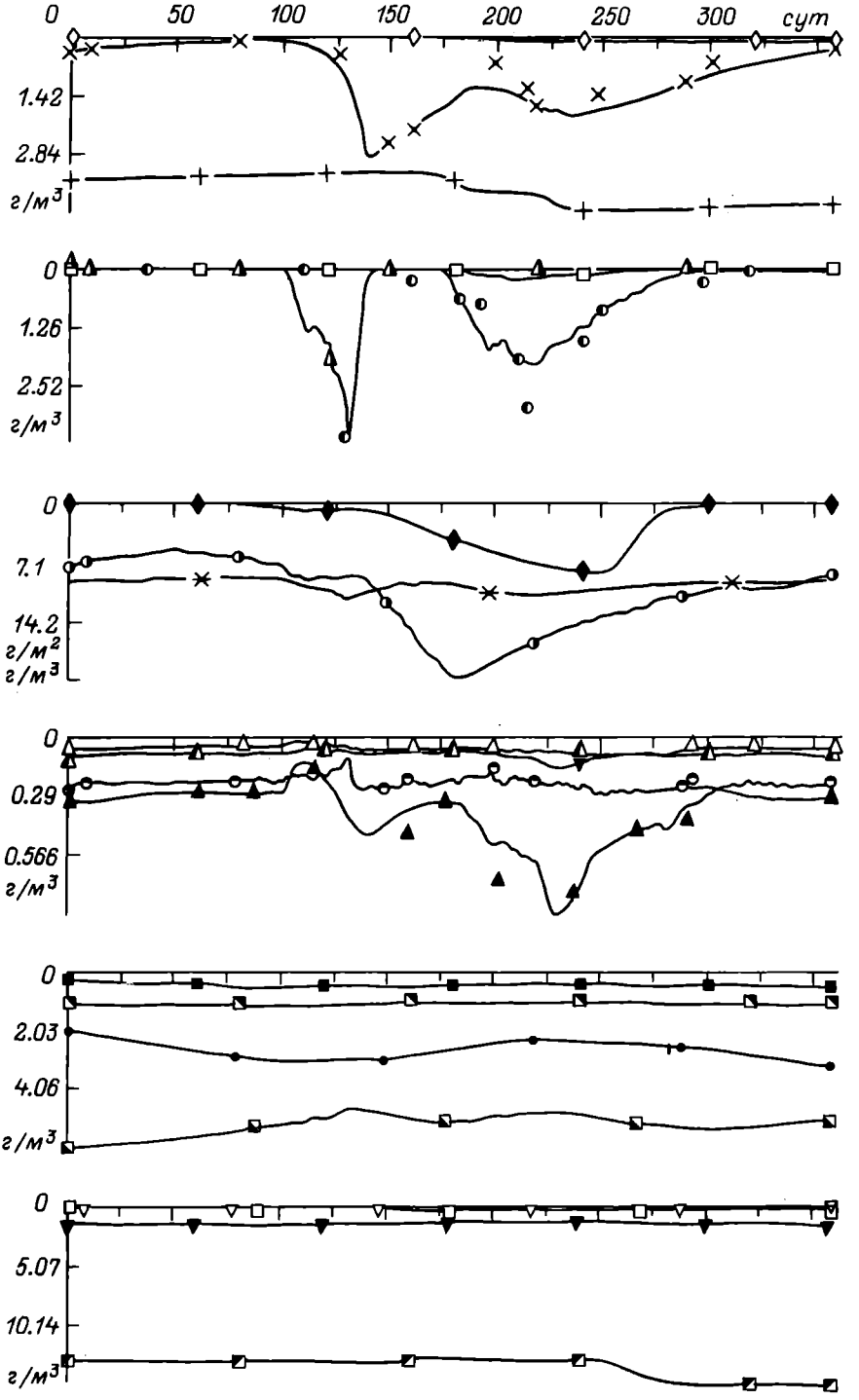
области их допустимой вариации, либо в точку локального минимума – функционала невязки), переходили к варьированию параметров второй группы. В результате получался набор параметров, при котором на модели достаточно хорошо аппроксимируют экспериментальные данные. Очевидно, что этот набор не единствен и он квазиоптимален. Однако при данной размерности задачи приходилось довольствоваться этой неформальной процедурой. Модель удалось настроить примерно за 50 прогонов. Это на порядок меньше числа траекторий, которое потребовалось бы вычислить, чтобы сделать даже несколько шагов при формальной процедуре минимизации функционала, характеризующего невязку.

В качестве примера работы настроенной модели на рис. 87 приведены графики годовой динамики переменных модели для второго сегмента за 1983 г. Там же отмечены результаты экспериментальных наблюдений, полученные в экспедиции ИБВВ АН СССР за этот же год.

Следующий этап работы с моделью заключался в ее верификации. Под верификацией модели понимаются расчеты, проводимые при фиксированных параметрах, найденных на этапе настройки, но при изменении значений внешних функций (климатических факторов, притока, оттока, биогенной нагрузки). Например, можно провести расчеты на массиве независимых данных, которые не были задействованы при настройке.

Модель озера была проверена на экспериментальных данных, полученных в результате комплексных исследований озера в 1984 г. Использованы также данные Гидрометеослужбы по солнечной радиации и ветру. Результаты имитаций (рис. 88) достаточно хорошо описывают динамику переменных экосистемы.

В качестве критериев адекватности модели обычно используются индексы, представляющие собой, как правило, взвешенные определенным образом суммы квадратов отклонений между наблюдаемыми


0
50
100
150
200
250
300
сут
1.42
2.84
г/м³
0
1.26
2.52
г/м³
0
7.1
14.2
г/м²
г/м³
0
0.29
0.566
г/м³
0
2.03
4.06
г/м³
0
5.07
10.14
г/м³

и модельными результатами. В данном случае использовался индекс Тила (Thiel, 1971).

$$\chi = \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^{n} (X_{obs} - X_{sim})^2}}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n} X_{obs}^2} + \sqrt{\sum_{i=1}^{n} X_{sim}^2}},$$

где X_{obs} – наблюдаемые значения переменной, X_{sim} – расчетные значения переменной, полученные в результате моделирования, n – количество измерений экспериментальных данных. Из формулы видно, что $0 \leqslant \chi < 1$, причем $\chi = 0$ при полном совпадении модельных и наблюдаемых значений.

В нашем случае на этапе настройки наилучшее значение индекса Тила для второго сегмента в среднем составило 0.218, которое для различных переменных изменялось от 0.186 до 0.247.

При проверке модели на данных за 1984 г. значение индекса Тила составило в среднем 0.239. Это свидетельствует о том, что на имеющемся уровне информационной обеспеченности модель дает достаточно адекватное описание динамики экосистемы озера.

При отсутствии достаточного количества экспериментальных данных особо большое значение приобретает тщательный анализ области устойчивости модели и определение критических режимов функционирования экосистемы. Под областью устойчивости модели мы понимаем ту область возможных изменений внешних функций или параметров модели, в которой гарантируется устойчивая работа модели, т. е. ограниченность и положительность всех модельных траекторий. Определенная информация относительно области допустимого варьирования параметров была получена еще на этапе оценки чувствительности и настройки модели. Для всех малосущественных параметров область устойчивости полностью включила в себя интервалы их возможного изменения, известные по литературным источникам. Аналогичная картина наблюдалась для параметров второго класса.

В классе существенных параметров, т. е. тех, к которым модель является особо чувствительной, нашлись и такие, для которых область устойчивости оказалась уже пределом их возможного изменения (например, *RMORR*, *UPTWA1* и др.).

Проведенный анализ показал, что разработанная модель является грубой относительно ее параметров.

Рассмотрим теперь область устойчивости относительно внешних функций, которыми являются температура $T(t)$, освещенность $I(t)$, составляющие естественной и антропогенной нагрузки $L_1(t)$, $L_2(t)$, ..., описывающие поступление азота, фосфора и органического вещества

Рис. 88. Результаты верификации модели экосистемы литоральной зоны. Обозначения те же, что и на рис. 87.

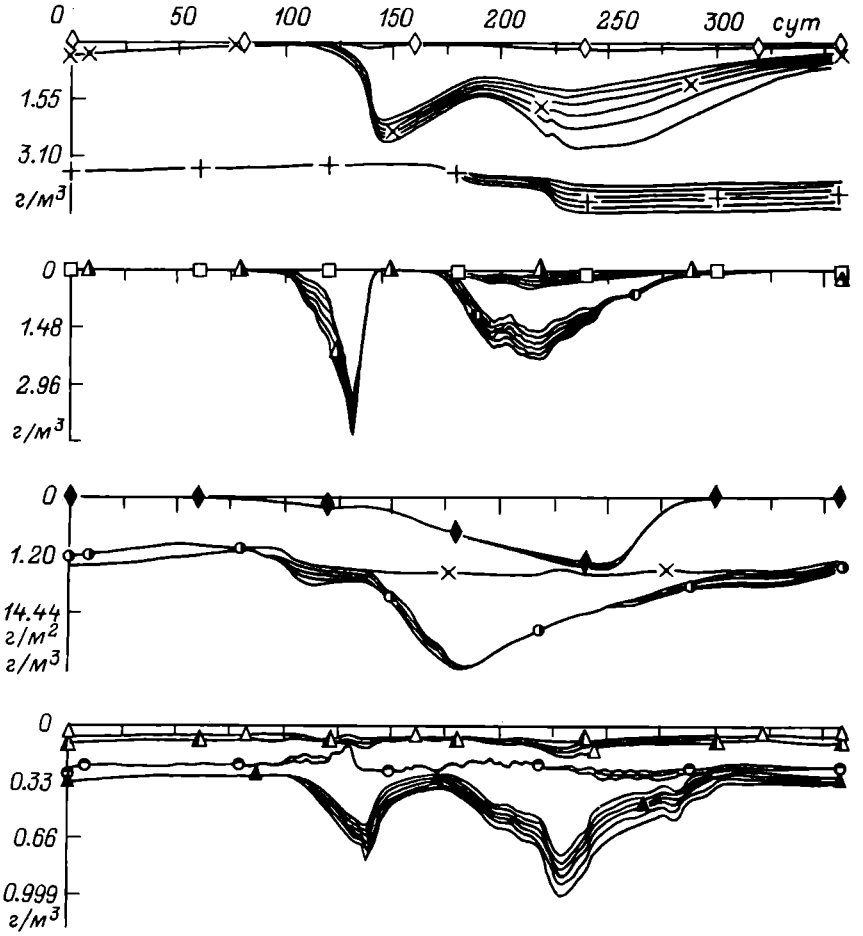


Рис. 89. „Трубки" траекторий основных переменных модели при варьировании освещенности. Сегмент *4*.

Обозначения те же, что и на рис. 87.

в различные сегменты водоема, а также сила и направление ветра (W, AL), величины притока QZP и оттока QZO. Каждый из этих факторов должен быть изучен как по отдельности, так и во всевозможных комбинациях с другими. Ввиду нелинейности модели нельзя исключить возможность появления различных эффектов типа синэргизма, когда факторы в комбинации действуют совершенно не так, как по отдельности. К сожалению, здесь наши возможности ограничены лишь некоторыми оценками.

„Трубки" траекторий, полученные при варьировании падающей радиации около базового сценария (он помечен маркерами) за 1984 г., $I(t) = I_0(t) + I_1$, где 76.37 МДж/(м^2 • сут) $\leqslant I_1 \leqslant$ 62.05 МДж/(м^2 • сут)

в период со 100 до 240 сут, т. е. фактически при отсутствии ледового покрова, показаны на рис. 89. Вариации траекторий непрерывно зависят от возмущений внешней функции. Аналогичную картину можно наблюдать при варьировании температуры: $T(t) = T_0(t) + T_1$. Значения $T_1 \geqslant 8$ °С уже выводят модель из области устойчивости, она „разваливается". То же самое происходит при значениях $I_1 \geqslant 238.66$ МДж/(м^2 • сут). Заметим, однако, что достижение подобных значений температуры ($T_{max} = 29.5$ °С) и радиации ($I_{max} = 1360.38$ МДж/(м^2 • сут)) представляется крайне маловероятным.

Уменьшение температуры и радиации приводит к гораздо менее заметным изменениям динамики траекторий. Дальнейшее „ухудшение" условий среды приводит к уменьшению концентраций биоты, причем происходит это плавно, без каких-либо неожиданных срывов. Таким образом, по таким внешним функциям, как температура и радиация, область устойчивости модели снизу ограничена физически возможными значениями этих функций.

Более сложным оказывается анализ влияния внешней нагрузки на поведение траекторий из-за трудностей формализации и задания конкретных значений для соответствующих функций $L_1(t), ..., L_m(t)$. Все эти функции можно сначала разбить на пять групп, связав их с пятью различными литоральными сегментами, принимающими нагрузку с прилегающих водосборных участков. Реакция различных сегментов на одну и ту же нагрузку может отличаться, поэтому требуется как раздельный анализ пределов вариаций нагрузки на каждый из сегментов в отдельности, так и оценка отклика на интегральные изменения суммарной нагрузки, поступающей в водоем в целом.

Внутри каждой из пяти групп функций нагрузки необходимо выделить следующие факторы ($i = 0, ..., 4$):

$L_{8i+1}(t)$ – распределенное поступление доступного фосфора, $L_{8i+2}(t)$ – то же доступного азота, $L_{8i+3}(t)$ – то же органического фосфора, $L_{8i+4}(t)$ – то же органического азота,

$L_{8i+5}(t), ..., L_{8i+8}(t)$ – соответствующие составляющие нагрузки сосредоточенного поступления.

Распределенная нагрузка характеризуется поверхностным смывом тех или иных элементов, сильно зависит от интенсивности дождевых осадков. Точные измерения ее отсутствуют, и она может быть оценена лишь косвенно. Сосредоточенная нагрузка поступает через притоки и может быть определена как произведение концентраций элементов на расход воды в притоке. Кроме того, можно рассматривать еще две функции: $L_{41}(t), L_{42}(t)$ – поступление из атмосферы соответственно доступных азота и фосфора. Что касается поступления биогенных элементов из атмосферы, то оно пропорционально площадям сегментов и зависит от содержания этих элементов в осадках.

Имитационный анализ всех возможных комбинаций функций внешней нагрузки в достаточно детализированной модели представляется весьма затруднительным, поэтому здесь приводятся результаты лишь некоторых грубых оценочных расчетов, связанных с интегральным изменением биогенной нагрузки.

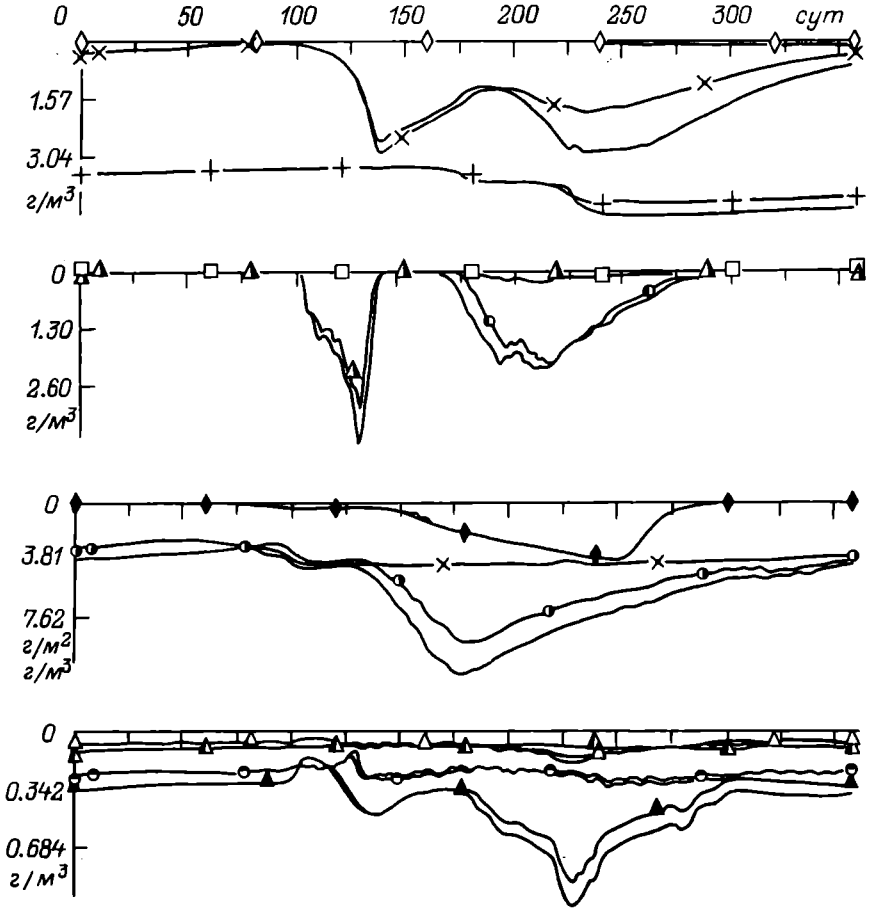


Рис. 90. Динамика основных переменных модели при двойном увеличении азотной нагрузки. Сегмент *4*.

Обозначения те же, что и на рис. 87.

Отклонения траекторий от базового сценария при двукратном увеличении суммарной фосфорной нагрузки оказываются незначительными. Изменение азотной нагрузки (рис. 90) более существенно отражается на динамике траекторий, что говорит о преобладании азотного лимитирования в модели и соответствует также экспериментальным данным. Согласно модельным расчетам, смена лимитанта происходит лишь после трехкратного увеличения азотной нагрузки. Одновременное увеличение азотных и фосфорных нагрузок ведет к „разваливанию" модели при восьмикратном увеличении суммарной биогенной нагрузки.

Уменьшение биогенной нагрузки не дает каких-либо неожиданных режимов. Концентрации биотических компонентов при этом уменьшаются плавно.

Вариации еще двух внешних функций, связанных с климатическими условиями, – силы и направления ветра – не приводят к существенным изменениям в экосистеме.

Проведенный анализ свидетельствует о том, что модель озера является достаточно грубой и по отношению к внешним функциям. Области ее устойчивости хватает для изучения самых разнообразных режимов функционирования экосистемы.

Результаты имитационных экспериментов (рис. 87, 88) показывают, что модель содержит в себе некоторую избыточность, так как ряд переменных очень незначительно меняет свои значения во времени и вроде бы не должен существенно влиять на общую динамику системы. Действительно, если задать концентрацию, скажем кислорода, постоянной ($O_2 = 9.1$ г/м^3) и исключить соответствующее дифференциальное уравнение, то динамика модельных траекторий практически не изменится. Точно так же, если переменную, описывающую концентрацию бактерий, зафиксировать на некотором среднем уровне ($B = 0.02$ г/м^3) и убрать еще одно уравнение, то это тоже не отразится на динамике модели. Процесс „минимизации" модели можно продолжить. При 10 зафиксированных переменных ($B = 0.02$ г/м^3, $O2 = 8.3$ г/м^3, $ADS = 2.0$ г/м^3, $PDS = 0.33$ г/м^3, $PIS = 1.11$ г/м^3, $AIS = 6.0$ г/м^3, $ADH = 0.9$ г/м^3, $PDH = 0.2$ г/м^3, $PIH = 1.5$ г/м^3, $AIH = 1.1$ г/м^3) отклонение траекторий „урезанной" модели от полной несущественно (рис. 91). Зафиксировав еще одну переменную (доступный фосфор в воде PIW, который не лимитирует рост), тоже не получим заметного влияния на систему. Итак, видно, что в принципе модель может быть существенно упрощена. Возникает мысль об определенном несовершенстве выбора исходных переменных модели, чрезмерной ее сложности. Это подводит к обсуждению одного из самых неформальных моментов в процедуре оптимального моделирования – детализации описания экосистемы.

Понятно, что тщательный анализ модели, проверка ее адекватности, статистические оценки надежности прогноза, изучение всевозможных долгосрочных сценариев развития экосистемы возможны лишь при небольшой сложности модели. Результаты такого моделирования проще интерпретируются, и именно такие модели, как правило, находят свое применение при принятии решений. В то же время простые модели, представляющие экосистему несколькими агрегированными переменными в крайне обобщенном виде, в частности регрессионные модели, совершенно не учитывают физических и экологических механизмов в водоеме и могут описывать динамику экосистемы лишь в стационарном ее состоянии, упуская из виду какие-либо возможные структурные перестройки в ней. Очевидно, что любая структурная перестройка, не предусмотренная в модели, приводит к ее полной неадекватности. Соответственно и принятие решений, основанное на простых моделях, сопряжено с определенным риском, так как нет уверенности, что те или иные воздействия не приведут к структурным изменениям в экосистеме. В результате складывается противоречивая ситуация, при которой, с одной стороны, детальные модели, способные учитывать определенные структурные перестройки, не могут быть проанализированы

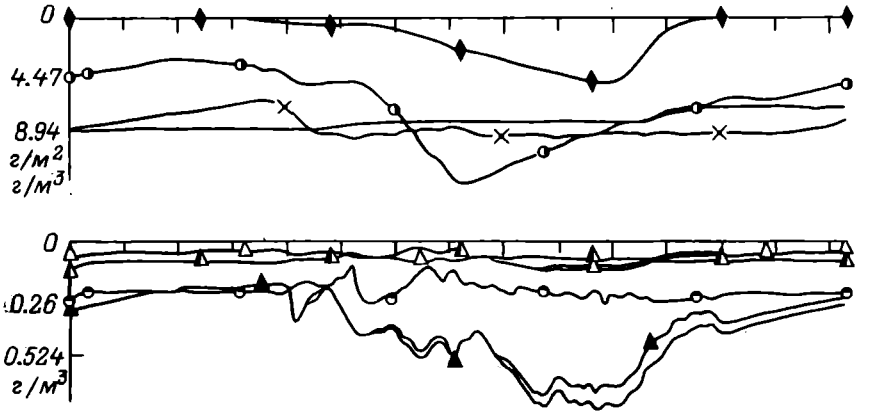


Рис. 91. Траектории некоторых переменных модели при зафиксированных значениях других. Сегмент *4*.

Обозначения те же, что и на рис. 87.

и проверены должным образом, поэтому не внушают доверия. С другой стороны, упрощенные модели с полностью изученным поведением оказываются совершенно неадекватными при достаточно сильных внешних воздействиях, так как не могут вызвать изменение структуры экосистемы и вывести ее из стационарного состояния.

В известной степени разрешить это противоречие можно с помощью следующей процедуры модельного исследования водоема. Сначала строится достаточно исчерпывающая модель экосистемы, включающая в себя биологически осмысленное представление процессов и набор всех существенных и потенциально существенных (согласно экологической экспертизе) переменных. Практически такая модель является систематизацией всех накопленных знаний о данном объекте и, как таковая, уже представляет собой определенную ценность. На детальной

модели изучаются всевозможные краткосрочные эффекты, определяется область ее устойчивости, выявляются ее пассивные переменные, т. е. те переменные, которые не влияют на общую динамику модели при ограниченных вариациях внешних функций. Здесь же определяются области „безопасных" изменений внешних функций, всевозможные комбинации значений которых не приводят к нарушениям стационарности, при которых те или иные пассивные переменные начинают активизироваться. Последнее можно интерпретировать как структурную перестройку в системе.

Фиксируя пассивные переменные, мы приходим к упрощенной модели. Эта модель тщательно исследуется, оцениваются ее адекватность и точность прогноза. По ней проводятся необходимые долгосрочные прогнозы и расчеты, однако при этом должно учитываться, что все они правомочны лишь в установленных границах изменения внешних функций. При приближении к этим границам, т. е. при возникновении опасности критических режимов, необходимо снова вернуться к детальной модели и уже по ней рассчитать динамику на этих участках. Представляется разумным во время долгосрочных прогнозов периодически проигрывать некоторые временные интервалы на детальной модели, чтобы установить возможные эффекты „накопления критичности", связанные с возможным изменением во времени границ „безопасных областей".

Таким образом, необходимая адекватность может быть достигнута лишь при синтезе простой и детальной моделей. Простая модель имитирует периоды относительной стационарности, детальная – анализирует критические периоды, связанные со структурными перестройками. Именно такой подход использовался в данной работе.

Описанная выше модель представляет собой детальный имитатор водоема. Достаточно рассмотреть модельные траектории, чтобы определить пассивные переменные модели. Попробуем определить те критические режимы, которые вовлекают пассивные переменные в динамику. Отметим, что сделать это непросто. Тут отсутствуют какие-либо формальные методы и приходится прибегать к методу проб и ошибок. Один из таких режимов представлен на рис. 92. Здесь зимний период удлинен до 140 сут, а радиация уменьшена на 143.20 МДж/(м^2 •сут). Это привело к заметному снижению содержания растворенного кислорода и возникновению заморных условий. Такой же эффект дает понижение температуры воды на 1 °С в течение 240 сут.

Другой критический режим возможен при смене лимитирующего фактора – переходе переменной, характеризующей доступный фосфор в воде, в активное состояние.

Переменные *ADS, PDS, PIS, AIS, ADH, PDH, PIH, AIH*, описывающие концентрации донных компонентов, активизируются при уменьшении внешней нагрузки. При этом седименты выступают в качестве аккумулятора биогенов. В результате отклик экосистемы на уменьшение внешней нагрузки смещается на несколько лет: седименты играют роль „внутренней" биогенной нагрузки.

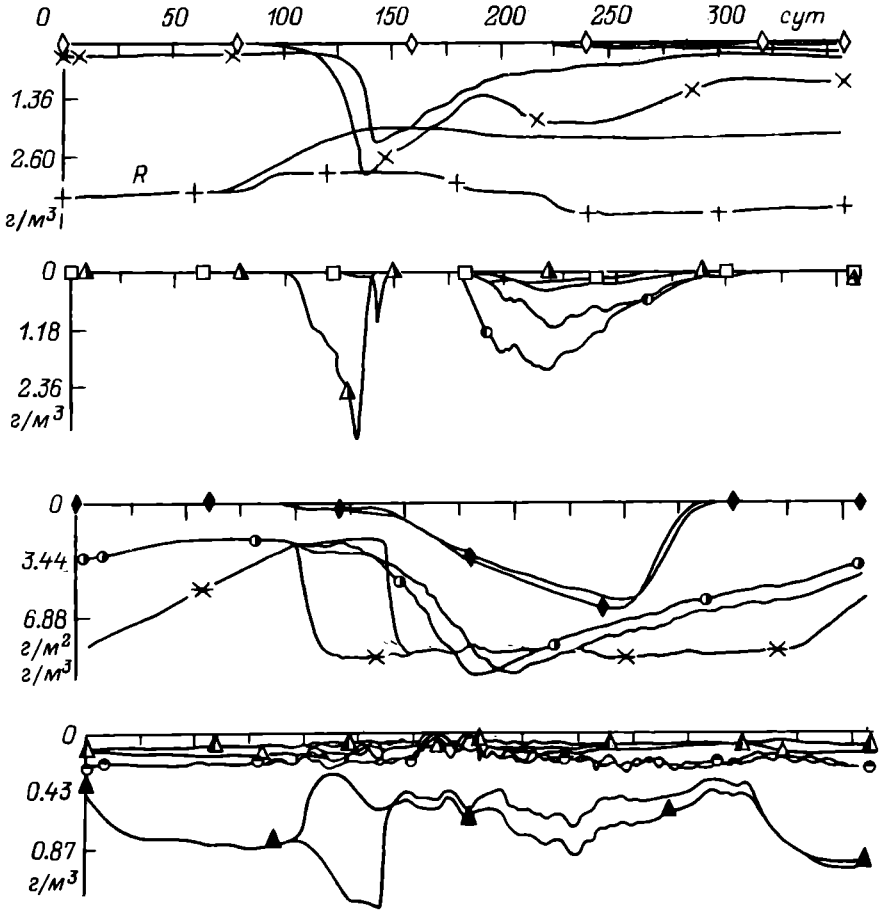


Рис. 92. Динамика переменных экосистемы озера при неблагоприятных погодных условиях. Сегмент *3*.

Обозначения те же, что и на рис. 87.

Из изложенного видно, что в основном удается получить лишь качественное описание критических режимов и грубую оценку области „безопасных" изменений внешних функций. Но этого оказывается достаточно для более осмысленного использования усеченной модели. Становится ясно, что к детальной модели надо обращаться при специфических условиях аэрации, при сценариях, связанных с уменьшением общей антропогенной нагрузки, при существенных изменениях соотношения азота и фосфора и т. д.

При помощи усеченной модели можно анализировать долгосрочные сценарии развития экосистемы. В качестве примера один такой гипотетический сценарий приведен на рис. 93. Первый год, с 195 по 204-е сутки, $T(t) = 23$ °С, $I(t) = 787.59$ МДж/(м^2 • сут); с 205 по 240-е сутки

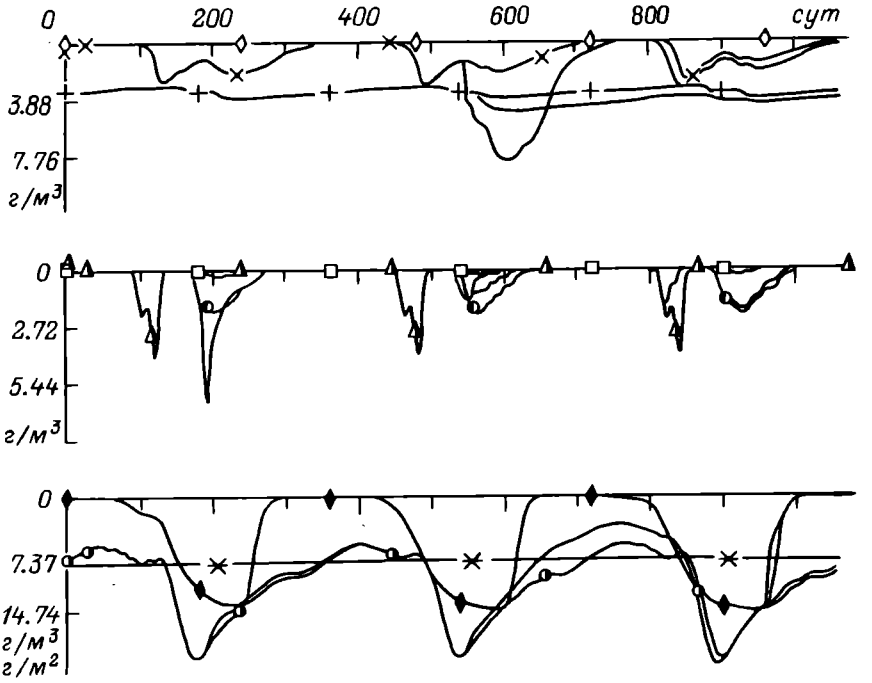


Рис. 93. Вариант трехлетнего развития экосистемы озера при изменении внешних функций. Сегмент *1*.

Обозначения те же, что и на рис. 87.

$T(t) = T_0(t) - 1.1$ °С, $I(t) = I_0(t) - 109.78$ МДж/(м^2 • сут). Второй год, с 195 по 204-е сутки $T(t) = 21.5$ °С, $I(t) = 716$ МДж/(м^2 • сут); с 205 по 240-е сутки $T(t) = T_0(t) - 1.1$ °С, $I(t) = I_0(t) - 95.46$ МДж/(м^2 • сут). Третий год, с 250 по 260-е сутки $T(t) = 8.5$ °С, $I(t) = 501.19$ МДж/(м^2 • сут).

Итак, имитационная модель экосистемы озера показала способность отражать многие процессы, протекающие в реальных условиях водоема. Это позволяет использовать модель как инструмент для дальнейшего изучения поведения экосистемы при различных воздействиях на нее и более объективно принимать решения по рациональному использованию ресурсов озера и хозяйственному освоению его водосбора.

Дальнейшее развитие имитационной модели озера должно идти по двум направлениям. Первое – это уточнение детализированной модели, включение в нее новых переменных и процессов по мере накопления экспериментальной информации об экосистеме. Здесь, по-видимому, можно говорить и о влиянии турбулентного перемешивания на динамику микроводорослей, и о цикле серы и выделении сероводорода в гиполимнионе озера, и о более тщательном представлении пространственного распределения макрофитов

(образование сплавин, агрегатов нитчатых водорослей и пр.), и о многих других процессах, которые в представленной модели не учитывались. Второе направление касается усеченной модели. Она требует большой статистики, характеризующей ее поведение в самых разнообразных ситуациях и на различных временных интервалах. Подобная статистика позволит судить о точности получаемых прогнозов при анализе различных сценариев развития региона. В первом случае достаточно тесного взаимодействия между биологами и математиками, во втором необходимо участие плановых органов, проектировщиков и лиц, принимающих решения, для разработки конкретных сценариев хозяйственного использования водосборной территории и сравнительного анализа альтернативных прогнозов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты комплексных исследований экосистемы оз. Плещеево позволяют дать характеристику его современного состояния, определить изменения, которые произошли в жизни водоема за последние десятилетия, а также устранить имевшееся несоответствие между поистине всенародным интересом к судьбе этого озера и уровнем научных знаний о нем.

Не все стороны жизни озера исследованы с одинаковой полнотой, но основные звенья экосистемы изучены вполне достаточно для того, чтобы сделать некоторые выводы и предложения по оздоровлению этого уникального памятника природы общенационального значения.

Впервые обстоятельно изучена роль подземных вод в питании озера, особенности его водного баланса и водообмена. Вопреки имевшимся представлениям, разгрузка подземных вод непосредственно в котловину озера составляет в настоящее время около 10% от общего прихода воды, а не 48%, как считалось ранее. Однако если рассматривать разгрузку подземных вод не только в чашу озера, но и в речную сеть, то вклад их в общий сток с бассейна за год составит уже около 32–35%. С учетом же существующего отбора подземных вод на нужды города и промышленности (около 9 млн. $м^3$/год) этот вклад мог бы быть еще выше – 38–40%. Таким образом, есть все основания утверждать, что подземное питание играет весьма важную роль в жизни озера. Уменьшение его за счет водопотребления приведет к относительному увеличению значимости поверхностного стока и, следовательно, к еще большей загрязненности всей водной массы.

В этой связи напрашивается некоторое обобщение, состоящее в том, что отбор подземных вод почти всегда более вреден для водоема, чем непосредственно из чаши. Что же касается оз. Плещеево, то использование его в целях водоснабжения нежелательно вообще. Тем более недопустима дальнейшая эксплуатация запасов его подземных вод.

'Нарушение естественного режима водного питания и усиливающаяся нагрузка на озеро химическими соединениями существенно повлияли на его гидрохимический облик. Особенно заметные перемены произошли в содержании сульфатов и хлоридов, концентрации которых за последние 50 лет возросли соответственно в 4 и 10 раз. Сохранение этой тенденции может привести к дальнейшему нарастанию мощности анаэробного гиполимниона, усилению процессов сульфатредукции и повышению содержания сероводорода.

Явным признаком антропогенного загрязнения озера является повышение содержания соединений фосфора, которое с 1964 по 1985 г. увеличилось более чем в 2 раза. В последние годы даже в периоды активной вегетации фитопланктона и высшей водной растительности содержание фосфатов в фотическом слое не опускается ниже 30–40 мкг/л. При дополнительном поступлении соединений азота это количество фосфатов неминуемо будет вовлечено в биотический круговорот, приведет к увеличению уровня первичной продукции и изменению трофического статуса водоема.

Отличительной особенностью Плещеева озера является преобладание внутренней биогенной нагрузки над внешней, что несомненно должно учитываться при разработке мероприятий по оздоровлению водоема.

Процессы углубляющегося эвтрофирования озера, а следовательно и снижения качества воды в нем, хорошо прослеживаются по тем изменениям, которые произошли в фитопланктоне. Если в начале века по составу и численности водорослей озеро представляло собой олиготрофный водоем, то в 30-е годы в нем уже отмечались черты мезотрофии, а в 60-е его уверенно относили к мезотрофным водоемам. За последние 20 лет произошли дальнейшие изменения состава и обилия фитопланктона, связанные с повышением уровня трофии. Это проявилось в вытеснении ранее доминировавших весенних диатомей рода *Melosira* мелкоклеточными видами рода *Stephanodiscus*, биомасса которых увеличилась в несколько раз, в повышении роли динофлагелляты *Ceratium hirundinella* и синезеленых водорослей. В общей биомассе водорослей возросла доля протококковых. В середине лета при установившемся температурном расслоении водной толщи все чаще начинают доминировать динофитовые водоросли, а в отдельные годы – и синезеленые. Общая биомасса водорослей в период весеннего максимума их развития составляет 6–10 г/м^3. Среднее для всего безледного периода содержание хлорофилла равно 6–8 мг/м^3. Средняя же для этого же периода продукция фотосинтеза под 1 м^2 – 3–4 г O_2/сут, что характерно уже для водоемов эвтрофного типа.

Наиболее интенсивное эвтрофирование отмечается на участках литоральной зоны, примыкающих к Переславль-Залесскому, особенно в районе устья р. Трубеж. Здесь индекс сапробности достигает 3 единиц, тогда как в глубоководной зоне озера он не превышает 2 единиц.

Высшая водная растительность в настоящее время занимает около 6% акватории озера (или 25% литорали). За последние десятилетия изменения произошли в основном в структуре фитоценоза, а общая площадь зарастания осталась почти неизменной. Есть основания считать,

что и в обозримом будущем значительной экспансии макрофитов на озере не будет, так как этому препятствуют морфометрические особенности его чаши и чрезвычайная динамическая активность водной массы.

Воздушно-водная растительность занимает в 2 раза меньшую площадь, чем погруженная, но дает в 3 раза большую продукцию. Общая годовая продукция макрофитов составляет 1025 т органического вещества, или примерно 3.5% от продукции фитопланктона. Отмирая, высшая водная растительность отдает озеру около 25 т азота и 4 т фосфора.

Таким образом, с ролью макрофитов в жизни озера нельзя не считаться, но при прогнозировании его дальнейшей судьбы надо учитывать, что это озеро относится к водоемам планктонного типа, которые более уязвимы к усиливающейся антропогенной нагрузке и могут скачкообразно менять свой трофический статус.

Признаки активного эвтрофирования озера проявляются и при анализе состояния зоопланктона. По сравнению с 30-ми годами общая численность зоопланктона возросла в 2–3 раза. В период летнего максимума его биомасса достигает 3.5–4.5 г/м^3, а в среднем за год – составляет 2.5–3.5 г/м^3.

В настоящее время зоопланктон озера представлен 132 видами. Наиболее массовой является группа коловраток с высокой численностью видов, характерных для эвтрофных водоемов. Оценивая состояние озера по зоопланктону, его следует отнести к β-мезосапробным водоемам с высоким кормовым потенциалом.

Кормовой бентос озера представлен двумя группами организмов – хирономидами и олигохетами. По сравнению с 1930 г. в результате антропогенной сукцессии в общей биомассе бентоса резко возросла доля олигохет и упала доля хирономид. Значительно уменьшилась численность моллюсков. За прошедший период в результате периодического возникновения анаэробных условий в гиполимнионе биотоп черных илов, занимавший 50% площади озерной котловины, практически выпал из мест нагула рыб-бентофагов. Тем не менее озеро все еще достаточно богато бентосом и может быть отнесено к категории „весьма высококормных" водоемов.

Состав рыбного населения за последние 90–100 лет не изменился, в нем по-прежнему обитают 16 видов рыб, относящихся к 6 семействам. В то же время по ряду других показателей влияние процессов эвтрофирования и загрязнения озера на ихтиофауну прослеживается вполне отчетливо. Заметно изменились численность, темпы роста, возрастная структура популяций некоторых видов рыб и их пищевые взаимоотношения. В озере уменьшилась численность ряпушки, щуки леща на фоне возросшей численности мелких окуневых и карповых рыб. Общая ихтиофауна озера составляет в среднем 10 тыс. кг/км^2, основную часть которой дают рыбы пелагического комплекса. Ведущая роль в ихтиофауне принадлежит уклее и мелкой плотве. Ихтиомасса пелагических рыб составляет 5.9–8.9 тыс. кг/км^2. Бентофаги дают 14% от всей ихтиомассы, хищники – менее 1%.

За последние 50 лет промысловые уловы рыбы снизились с 1600–2100 до 600–800 кг/км^2. В какой-то мере это объясняется ослаблением

промыслового усилия, но в основном резким падением рыбопродуктивности водоема под воздействием эвтрофирования, которое привело к измельчанию отдельных видов рыб и к ряду других нарушений в структуре ихтиоценоза. Этому способствовало также загрязнение большинства водотоков – основных мест размножения леща и густеры. Наиболее заметные изменения произошли в популяции ряпушки. В течение текущего столетия средние размеры ее уменьшились на 14%, а масса тела – на 36%. По всем биологическим показателям популяция ряпушки находится сейчас в угнетенном состоянии. Отмеченные структурные изменения в популяции ряпушки вызваны сужением ее жизненного пространства, которое обусловлено расширением бескислородной зоны в водной толще. Без оказания водоему рыбоводной помощи и эффективной охраны его от загрязнения начавшееся вытеснение ряпушки окуневыми и короткоцикловыми карповыми рыбами будет продолжаться и дальше.

Проследить многолетнюю сукцессию водоема по микробиологическим показателям невозможно, так как исследования микрофлоры ранее не проводились. В последние годы общее количество бактерий в воде за безледный период составляет в среднем 1–3 млн. кл./мл. Численность бактерий сапрофитной группы колеблется в пределах 100–500 кл./мл. Наиболее высокие численность и активность бактерий отмечаются в литоральной зоне, особенно в приустьевом участке р. Трубеж. Здесь количество сапрофитных бактерий достигает 1.5–2.7 тыс. кл./мл. По соотношению численности сапрофитов и общего количества бактерий санитарное состояние озера можно считать удовлетворительным. Однако качество воды в устье р. Трубеж и примыкающих к нему участках литоральной зоны заметно уступает качеству основной водной массы озера, которая пригодна пока для всех видов водопользования.

Незначительное преобладание деструкционных процессов над продукционными показывает, что микрофлора еще способна справляться с переработкой поступающего извне и продуцируемого в самом озере органического вещества. Основная часть его (70–80%) перерабатывается в водной толще, 20–25% минерализуется микрофлорой донных отложений и лишь небольшая часть выпадает из круговорота, захороняясь в донных отложениях и уходя с речным стоком. Таким образом, несмотря на большую глубину, водная толща водоема уже не в состоянии утилизировать все органическое вещество. Почти $^1/_4$ часть его достигает дна и разлагается там, что приводит к образованию придонной бескислородной зоны. При этом из-за относительно небольшого содержания сульфатов в воде распад органического вещества сопровождается преимущественно метаногенезом. Процесс сульфатредукции, вызывающий заражение придонной воды сероводородом, развит слабо и проявляет себя в основном в период летней стагнации.

Ориентировочные оценки продуктивности разных звеньев трофической цепи показали, что обеспечение основных энергозатрат экосистемы озера осуществляется за счет автохтонного органического вещества, в образовании которого ведущая роль принадлежит фитопланктону.

Утилизация первичного органического вещества осуществляется преимущественно микрофлорой и мирным зоопланктоном. Кормовая база рыб используется далеко не полностью. Особенно это касается рыб-бентофагов, которые недоиспользуют около половины доступных им кормовых ресурсов. Есть основания полагать, что общая рыбопродуктивность озера может быть существенно повышена без специальных рыбоводных мероприятий. Для этого достаточно оградить водоем от загрязнения и рационально эксплуатировать рыбное стадо.

Оценка современного трофического статуса озера по 12 различным критериям показала, что по большинству из них водоем является мезотрофным с четко наметившимися признаками эвтрофирования. Наиболее важными из них являются регулярное появление анаэробного гиполимниона и заражение его сероводородом. В настоящее время гиполимнион лишен кислорода около 4 мес в году. При дальнейшем загрязнении озера этот срок будет неуклонно возрастать, затем анаэробиоз захватит и вышележащие слои водной толщи.

Качество воды озера определяется всей совокупностью факторов, связанных с хозяйственной деятельностью на водосборе. Основными из них являются резко возросшая химизация сельскохозяйственных угодий, поступление в озеро ливневых стоков с территории г. Переславль-Залесского и промышленных предприятий, стоки с животноводческих комплексов. Так, за последние 20–25 лет использование минеральных удобрений и ядохимикатов в сельском хозяйстве Переславского района возросло в несколько раз, что не могло не сказаться на судьбе замыкающего и наиболее уязвимого звена экологической цепочки данного региона – озере. Без преувеличения можно сказать, что этот период антропогенного давления на водоем был одним из самых неблагоприятных в его истории. Особенно сильному загрязнению подвергся главный приток озера – р. Трубеж, в которую попадает немалая доля бытовых и хозяйственных стоков города. За истекший период содержание общего фосфора в речной воде выросло в 2 раза и составляет 0.3 мг/л, содержание общего азота достигает 3 мг/л, численность сапрофитных бактерий – 10 тыс. кл./мл (что примерно в 10 раз выше, чем в глубоководной зоне озера). По соотношению численности сапрофитов и общему количеству бактерий городской участок реки характеризуется как „грязный".

Качество озерной воды формируется и под воздействием факторов, называемых внутриводоемными. Немаловажное негативное влияние на качество воды оказывает то обстоятельство, что озеро является водоемом замедленного водообмена, в котором полная смена воды происходит примерно за 6 лет. В результате биогенные элементы и загрязнители, попав в озеро, годами могут находиться в круговороте, прежде чем уйдут с речным стоком или будут захоронены в донных отложениях. Поэтому добиться заметного улучшения качества воды озера с помощью сезонного регулирования водного режима р. Трубеж, на котором настаивали некоторые проектные организации, невозможно в принципе. Радикальным решением данной задачи, равно как и задачи улучшения экологической обстановки в целом, может быть лишь ослаб-

ление антропогенного давления на озеро путем введения водоохранных (санитарных) зон, соблюдения технологии внесения удобрений и ядохимикатов в сельском хозяйстве, правильного хранения минеральных удобрений и т. п.

Современное состояние озера нельзя считать катастрофическим. Вместе с тем считать его устойчивым тоже нельзя. Кроме специфических загрязнителей наиболее опасным для данного водоема является дополнительное поступление азотсодержащих веществ, так как оно может вызвать бурное развитие фитопланктона, резкое ухудшение качества воды и смену трофического статуса озера.

К подобным выводам приводит также анализ поведения экосистемы озера при различных внешних воздействиях, выполненный с помощью математического моделирования. Расчеты по модели, которая учитывала все основные биотические и абиотические характеристики водоема (с учетом их пространственной неоднородности), показали, что трехкратное увеличение азотной нагрузки вызовет существенную активизацию процесса продуцирования органического вещества и смену лимитанта. Восьмикратное увеличение суммарной биогенной нагрузки приведет к полному „развалу" структуры существующей экосистемы. Впрочем, учитывая серьезность проблемы, к этим цифрам надо относиться с большой осторожностью. По мнению специалистов-гидробиологов, смена трофического статуса озера может наступить при гораздо меньшем повышении биогенной нагрузки.

На основании изложенного можно заключить, что для обеспечения нормального функционирования экосистемы Плещеева озера и улучшения качества его воды необходимы срочные законодательные меры по устранению основных причин, вызывающих загрязнение водоема, и разработка комплексной программы рационального природопользования на территории всего Переславского региона. Учитывая историческую значимость данного водоема, необходимо также организовать квалифицированный контроль за состоянием его экосистемы. Лучшим решением данной задачи было бы создание в г. Переславль-Залесском лимнологической станции, способной вести как научные работы, так и выполнять функции экологического мониторинга. Можно привести много доводов в пользу того, что оз. Плещеево является почти идеальным модельным объектом для постановки фундаментальных лимнологических исследований, касающихся функционирования сложных озерных экосистем и их взаимосвязи с окружающим ландшафтом. На это обстоятельство обращали внимание многие ученые-озероведы начиная с 20–30-х годов. В этом убедились и мы на своем личном опыте.

Решению экологических проблем Переславского региона способствовала бы также реализация идеи ярославских партийных и общественных организаций о создании на базе Плещеева озера природно-исторического национального парка.

Антипова Л. Ф. Экология питания и рацион плотвы Псковско-Чудского водоема // Науч. тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., **1982.** № 177.

Арэ Ф. Э., Толстяков Д. Н. О проникновении солнечной радиации в воду // Метеорология и гидрология. **1969.** № 6.

Баканов А. И. О планировании бентосных съемок // ИБВВ АН СССР. **1979а.** 16 с. Деп. в ВИНИТИ. 07.05.1979, № 1596–79 деп.

Баканов А. И. Приборы для количественного учета макробентоса // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., **1979б.** № 42.

Баканов А. И. О бентосе Плещеева озера // ИБВВ АН СССР. **1980.** 15 с. Деп. в ВИНИТИ. 21.01.1980, № 269–80.

Баканов А. И. Бентос оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, **1983.**

Баканов А. И. Количественное развитие зообентоса в водохранилищах Советского Союза // ИБВВ АН СССР. **1985.** 84 с. Деп. в ВИНИТИ. 05.05.1985, № 2968–85.

Баканов А. И., Сметанин М. М. Об использовании информационных показателей для оценки агрегированности организмов // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, **1981.**

Баканов А. И., Сметанин М. М. Изучение микрораспределения бентоса с использованием спектрально-корреляционного анализа // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, **1982.** Вып. 3.

Балагурова М. В. Состояние запасов леща в Миккельском озере и Крошнозере и их воспроизводство // Тр. Карел. фил. АН СССР. Петрозаводск, **1956.** Вып. 2.

Балонов И. М. Изменение сапробности озера Плещеево // Вопросы формирования природных вод в условиях антропогенного воздействия. Л., **1981.**

Балонов И. М., Ныгес П. Л. Биологическая индикация качества воды оз. Плещеево (Ярославской обл.) по фитопланктону 1979 г. // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья. Казань, **1980.**

Баранова В. В. Рост плотвы Rutilus rutilus (L.) (Cyprinidae) в водоемах бассейна Верхней Волги // Вопр. ихтиологии. **1984.** Т. 24, вып. 2.

Болохонцев Е. Н. О фитопланктоне некоторых озер Ростовского уезда Ярославской губернии и двух озер Владимирской губернии // Тр. Сарат. о-ва естествоиспытателей и любителей природы. М., **1905.** Т. 4, вып. 2.

Борисов П. Г. Ряпушка озера Переславского //Тр. науч. ин-та рыб. хоз-ва. М., **1924.** Т. 1.

Борисов П. Г. Материалы к изучению Переславского озера и рыбного промысла на нем // Изв. Иваново-Вознесенского политех. ин-та. Иваново, **1926.** Т. 9.

Борисов П. Г. К состоянию запасов переславской ряпушки // Рыб. хоз-во. **1947.** № 4.

Борисов П. Г. О рыболовстве и состоянии рыбных запасов в Переславском озере // Рыб. хоз-во. **1953.** № 7.

Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., **1983.**

Буторин Н. В., Литвинов А. С., Фомичев И. Ф., Поддубный С. А. Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при перераспределении стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., **1982.**

Викулина З. А. Водный баланс озер и водохранилищ Советского Союза. Л., **1979.**

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, **1960.**

Винберг Г. Г. Сравнительная оценка некоторых распространенных методов расчета продукции водных бактерий // Гидробиол. журн. **1971.** Т. 7, № 4.

Воинов А. А., Комилов Ф. С. Имитационная модель Кайраккумского водохранилища // Сообщения по прикладной математике. М., **1986.**

Гальцова М. З. Ряпушка (Coregonus albula L.) оз. Нарочь // Учен. зап. Белорус. ун-та. Сер. биол. **1954.** Вып. 17.

Генкал С. И., Балонов И. М. Центрические диатомовые водоросли озера Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, **1983.**

Гидрогеология СССР. М., **1966.** Т. 1.

Горленко В. М., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И. Экология водных микроорганизмов. М., **1977.**

Грандилевская-Дексбах М. Л. К биологии донных Chironomidae Переславского озера // Тр. Лимнол. станции в Косине. М., **1931.** Вып. 13–14.

Грандилевская-Дексбах М. Л., Кордэ Н. В., Алексеев В. П., Ласточкин Д. А. Материалы по фауне Плещеева озера // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведного музея. **1928.** Вып. 8.

Гримм О. А. Переславское озеро и его богатство // Тр. Вольн. эконом. о-ва. СПб., **1870.** Т. 1, вып. 5.

Гримм О. А. Переславское озеро и его бывшее богатство // Вест. рыбопромышленности. СПб., **1888.** № 11.

Дексбах Н. К., Грандилевская-Дексбах М. Л. Донное население и продуктивность дна Переславского озера // Тр. Лимнол. станции в Косине. М., **1931.** Вып. 13–14.

Дзюбан А. Н. Количество маслянокислых бактерий, относящихся к роду Clostridium, в иловых отложениях водохранилищ Волги // Микробиология. **1978.** Т. 47, вып. 6.

Дзюбан А. Н. Микробиологические процессы деструкции органического вещества в донных отложениях внутренних водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1983.**

Дзюбан А. Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях озер Северо-Двинской системы и ее роль в круговороте углерода // Вод. ресурсы. **1987.** Вып. 2.

Добрынин Э. Г. Распределение бактерий и активность микробиологических процессов в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, **1983.**

Довбня И. В. Содержание зольных элементов в прибрежно-водных растениях Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., **1972.** № 15.

Довбня И. В. Значение гидрофильной растительности мелководий волжских водохранилищ в круговороте веществ // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, **1979а.**

Довбня И. В. Фитомасса гидрофильной растительности волжских водохранилищ // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, **1979б.**

Елизарова В. А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, **1974.**

Елизарова В. А. К вопросу о содержании хлорофилла в пресноводном фитопланктоне // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., **1983.** № 58.

Зайдель А. Н. Ошибки измерения физических величин. Л., **1974.**

Законнов В. В. Донные отложения оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, **1983.**

Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л., **1985.**

Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л., **1978.**

Ильина Л. К. О разнокачественности молоди и неравномерности роста чешуи у сеголетков окуня // Вопр. ихтиологии. **1970.** Т. 10, вып. 1 (66).

Ильинский А. Л. О фитопланктоне озер Ярославской области // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, **1970.**

Каврайский Ф. Ф. Переславское озеро // Вест. рыбопромышленности. СПб., **1893.** № 4.

Кастальская-Карзинкина М. А. Количественный и весовой учет планктона Переславского озера // Тр. Лимнол. станции в Косине. М., **1934.** Вып. 17.

Касьянов А. Н., Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Жгарева Н. Н. Изменчивость глоточных зубов плотвы Rutilus rutilus (L.) в зависимости от типа питания // Вопр. ихтиологии. **1981.** Т. 21, вып. 4.

Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., **1984.**

Кияшко В. И., Половкова С. Н. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, **1983.**

Климова А. В. Лещ из озера Яск-Ярви // Тр. Карело-Фин. отд-ния ВНИОРХ. Л.; Петрозаводск, **1951.** Т. 3.

Колесникова Т. Д. Современное и прошлое распространение видов рода Najas в СССР и их значение для палеогеографии четвертичного периода // Ботан. журн. **1965.** Т. 50, № 2.

Константинов А. С. Общая характеристика экосистемы Волгоградского водохранилища // Волгоградское водохранилище. Саратов, **1977.**

Кордэ Н. В. Материалы по фауне Плещеева озера // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведного музея. **1928.** Вып. 8.

Корелякова И. Л. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. Л., **1958.** № 1.

Королева Г. П. Рост плотвы Куйбышевского водохранилища // Тр. Тат. отд-ния ГосНИОРХ. Казань, **1960.** Вып. 9.

Кузнецов С. И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., **1952.**

Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., **1970.**

Кузьмин Г. В. Фитопланктон // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., **1975.**

Кулемин А. А., Макковеева И. И., Солопова М. И. Возрастной состав, темп роста и упитанность щуки Плещеева озера // Вопр. ихтиологии. **1971.** Т. 11, вып. 1 (66).

Лаптева Н. А., Монакова С. В. Микробиологическая характеристика озер Ярославской области // Микробиология. **1976.** Т. 45, вып. 4.

Ларионов Ю. В., Скопинцев Б. А. Некоторые показатели лабильного и стойкого органического вещества взвесей озер разной степени трофности // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., **1975.** № 27.

Ласточкин Д. А. Плещеево озеро (характеристика водоема и его населения) // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведного музея. **1927.** Вып. 2.

Ласточкин Д. А. Ракообразные – Crustacea и Copepoda // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведного музея. **1928.** Вып. 8.

Ласточкин Д. А. Ассоциации животного населения береговой области Переславского (Плещеева) озера // Изв. Иваново-Вознесенского политех. ин-та. Иваново, **1930.** Т. 17.

Леонов А. В. Математическое моделирование трансформации соединений фосфора в пресноводных экосистемах (на примере оз. Балатон). М., **1986.**

Липина Н. Н. Личинки и куколки хирономид. М., **1928.**

Лисицына Л. И., Жукова Г. А. О росте камыша озерного (Scirpus lacustris L.) на разных типах грунта // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., **1971.** № 9.

Литвинов А. С., Рощупко В. Ф. Термический режим оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, **1983.**

Лифшиц В. Х., Титов В. С., Бояринов П. М., Петров Н. П., Пальшин Н. И., Чехин Л. П., Ефремов Т. В. Физико-географическая характеристика и основные элементы гидрологического режима залива Большое Онего // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., **1982.**

Макковеева И. И., Кулемин А. А., Чванкина М. А., Солопова М. И. Рыбохозяйственное исследование Плещеева озера // Химия, биология, геология, география: Докл. на науч. конф. Яросл. гос. пед. ин-та. Ярославль, **1964.** Т. 2, вып. 4.

Малинин Л. К., Линник В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, **1983.**

Маловицкая Л. М. Летальные значения активной реакции среды (pH) и концентрации кислорода для Eudiaptomus graciloides (Zill.) и E. gracilis Sars (Copepoda, Calanoida) // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., **1961.** № 11.

Мартынова М. В. Азот и фосфор в донных отложениях озер и водохранилищ. М., 1984.

Милинский Г. И. Систематика и биология уклеи Сямозера // Тр. Карело-Фин. отд-ния ВНИОРХ. Петрозаводск, 1946. Т. 2.

Мокиевский К. А. Радиационный баланс Онежского озера // Тепловой режим Онежского озера. Л., 1973.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Усовершенствованная система трубчатого дночерпателя // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1958. № 1.

Московский Б. Д. Ландшафты озер Ярославского Поволжья: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Ярославль, 1965.

Озеров С. А. К вопросу о химическом определении продуктивности озер // Тр. науч. Ин-та рыб. хоз-ва. М., 1924. Т. 1.

Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Петрозаводск, 1959.

Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.

Остроумов А. А. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. „Борок". М.; Л., 1955. Вып. 2.

Отт И. П. Многолетние изменения летнего фитопланктона в озерах Эстонии и их связь с экологическими факторами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1987.

Первухин М. Переславское озеро // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведного музея. 1927. Вып. 2, 3.

Пермитин И. Е. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 2 (5).

Пидгайко М. Л., Александров Б. М., Иоффе Ц. И., Максимова Л. П., Петров В. В., Саватеева Е. Б., Салазкин А. А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67.

Пиху Э. Р., Пиху Э. Х. Окунь и ерш Псковско-Чудского водоема // Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1974. Т. 83.

Плетнев А. А., Семеадаева Л. В. Программа расчета напорной фильтрации и баланса подземных вод. „TOPAS-7". 1984. ОФАП – Геология, № 1136.

Поддубная Т. Л. Состав и распределение олигохет в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.

Поддубный А. Г. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период существования // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 1 (4).

Поддубный А. Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменения условий обитания // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.

Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971.

Поддубный С. А., Балонов И. М., Краснопер Е. В. О влиянии горизонтальной циркуляции вод на распределение фитопланктона в оз. Плещеево // Вод. ресурсы. 1987. № 2.

Поддубный С. А., Литвинов А. С. О горизонтальной циркуляции вод в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.

Полякова Л. А. Материалы по растительности озер Среднего Поволжья // Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги: Тез. докл. Тольятти, 1968.

Потапова О. И. Крупная ряпушка Coregonus albula L. Л., 1978.

Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1966.

Пырина И. Л. Подводный фотоинтегратор // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, № 2.

Пырина И. Л. Первичная продукция фитопланктона // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975а.

Пырина И. Л. Проникновение и спектральный состав солнечного света в оптически различных водах // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975б.

Пырина И. Л. Условия светового режима и развитие фитопланктона в подледный период в крупных озерных водоемах Северо-Запада // Проблемы исследования крупных озер СССР. Л., 1985.

Пырина И. Л., Минеева Н. М., Сигарева Л. Е., Балонов И. М., Мазин А. В. О продуктивности фитопланктона оз. Плещеево // Охрана и рациональное использование внутренних вод центра и севера европейской части СССР. Ярославль, **1986.**

Пырина И. Л., Сигарева Л. Е. Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972–1976 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л., **1986.**

Пырина И. Л., Сметанин М. М. Об оценке средних для водоема значений количественных характеристик фитопланктона // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, **1982.**

Распопов И. М. Фитомасса и продуктивность макрофитов Онежского озера // Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., **1973.**

Ресурсы поверхностных вод СССР. М., **1973.** Т. 10, кн. 1.

Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлингова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнова Ю. А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., **1982.**

Ривьер И. К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., **1986.**

Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., **1985.**

Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. Л., **1974.**

Романовский Ю. Э., Смуров А. В. Методика исследования пространственного распределения организмов // Журн. общ. биологии. **1975.** Т. 36, № 2.

Россолимо Л. Л. Гидрологический очерк Переславского озера // Тр. лимнол. станции в Косине. М., **1931.** Вып. 13–14.

Рохмистров В. Л. Водный баланс озер Неро и Плещеево // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, **1970.**

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., **1972.**

Рылов В. М. Cyclopoida пресных вод. М.; Л., **1948.** Т. 3, вып. 3. (Фауна СССР: Ракообразные).

Свирежев Ю. М., Воинов А. А., Тоиких А. П. Имитационная модель экосистемы оз. Балатон (ВНР) // ВЦ АН СССР. **1984.** 85 с. Деп. в ВИНИТИ. 1984. № 4443–84 деп.

(Свирежев Ю. М., Крузанова Ф. П., Воинов А. А.) Svirezhev Ju. M., Krysanova F. P., Voinov A. A. Mathematical modelling of a fishpoud ecosystem // Ecol. Modelling. **1984.** Vol. 21.

Свирелин А. А. Переславское озеро. Рыбная слобода и рыбная ловля на озере // Архив исторических и практических сведений, относящихся до России, изд. А. Калачевым. СПб., **1863.** Кн. 5.

Сигарева Л. Е. Содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона Верхней Волги // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, **1984.**

Скопинцев Б. А. О скорости разложения органического вещества отмершего планктона // ДАН СССР. **1947.** Т. 38, № 8.

Скопинцев Б. А., Бикбулатов Э. С., Бикбулатова Е. М., Мельникова Н. И. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в аэробных условиях // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., **1979.**

Скрябин А. Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск, **1977.**

Столбунов А. К. Антропогенное евтрофирование оз. Плещеево в условиях окультуренного ландшафта // Антропогенное евтрофирование природных вод. Черноголовка, **1983.**

Столбунова В. Н. Зоопланктон оз. Плещево как компонент его экосистемы // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, **1983.**

Стрельников А. С., Пермитин И. Е. Ихтиофауна оз. Плещеево и состояние рыболовства // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, **1983.**

Суетов С. В. Биология и темп роста некоторых промысловых пород рыб Переславского озера // Тр. Лимнол. станции в Косине. М., **1934.** Вып. 18.

Титенков И. С. Промысел и биология ладожского ерша // Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. М., **1956**. Т. 38.

Трифонова И. С., Десортова Б. Хлорофилл как мера биомассы фитопланктона в водоемах разного типа // Гидробиологические процессы в водоемах. Л., **1983**.

Фельзенбаум А. И. Теоретические основы и методы расчета установившихся морских течений. М., **1960**.

Федорова Е. И. Гидрохимические изменения в Переславском (Плещеевом) озере под влиянием загрязнения // Типология озер. М., **1967**.

Флеров А. Ф. Растительные сообщества Переславского уезда Владимирской губернии // Материалы к познанию флоры и фауны Рос. империи. Отд. ботаники. М., **1899**. Вып. 3.

Флеров А. Ф. Зарастание озер и образование болот // Инструкция для исследования озер. СПб., **1908**.

Фомичев И. Ф., Литвинов А. С. О циркуляции вод Белого озера при различном ветре // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., **1979**. № 41.

Фортунатов М. А., Московский Б. Д. Озера Ярославской области. Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, **1970**.

Халько В. В. Закономерности формирования продукционных показателей молоди рыб разных экологических групп: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, **1983**.

Чванкина М. А., Макковеева И. И. Питание молоди леща в зависимости от характера водоемов // Учен. зап. Яросл. гос. пед. ин-та. **1969**. Вып. 62.

Чеботарев А. И. Общая гидрология (воды суши). Л., **1975**.

Шамов Г. И. Речные наносы. Л., **1959**.

Шкундина Ф. Б., Минибаев Р. Г. Некоторые черты экологии Ceratium hirundinella (O. F. M.) Bergh. // Экология. **1983**. № 1.

Экологическая система Нарочанских озер. Минск, **1985**.

Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. К изучению локальных группировок плотвы оз. Плещеево // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., **1982**. №56.

Aizaki M., Otsuki A., Fukuschima T., Hosomi M., Muraoka K. Application of Carlson's trophic state index to Japanese lakes and relationships between the index and other parameters // Verh. Proc. Trav. **1981**. Vol. 21.

Carlson R. E. A trophic state index for lakes // Limnol., Oceanogr. 1977. Vol. 22, N 2.

Dillon P. J., Kirchner W. B. Reply // Water Resour. Res. 1975. Vol. 11, N 6.

Dillon P. J., Rigler F. H. A test of a simple nutrient budget model predicting the phosphorus concentration in lakewater // J. Fish. Res. Board Canada. 1974. Vol. 31.

Di Toro D. M., O'Conner D. J., Thomann R. V. A dynamic model of the phytoplankton population in the Sacramento-San Joaquin Delta // Adv. Chem. Ser. **1971**. Vol. 106.

Elliott J. M. Some methods for the statistical analysis of samples of the benthic invertebrates // Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ. 1977. N 25.

Hakansson H., Stoermer E. Observations on the type material of Stephanodiscus hantzschii Grunow in Cleve a Grunow // Nowa Hedwigia. 1984. Vol. 39, N 3–4.

Harris G. P., Heaney S. I., Talling J. F. Physiological and environmental constraints in the ecology of the planktonic dinoflagellate Ceratium hirundinella // Freshwater Biol. 1979. Vol. 9.

Heaney S. I., Talling J. F. Ceratium hirundinella – ecology of a complex mobile and successful plant // Rep. Freshwater Biol. Assoc. 1980. N 48.

Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem., Physiol. Pflanz. 1975. Vol. 167, N 2.

Jorgensen S. E., Friis M. B., Henriksen J., Jorgensen L. A., Mejer H. F. (Editors). Handbook of environmental data and ecological parameters. Denmark, 1978.

Kirchner W. B., Dillon P. J. An empirical method of estimating the retention of phosphorus in lakes // Water Resour. Res. 1975. Vol. 11, N 1.

Kirk J. T. O. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge, 1983.
Larsen D. P., Mercier H. T. Phosphorus retention capacity of lakes // J. Fish. Res. Board Canada. 1976. Vol. 33, N 8.
Lloyd M. Mean crowding // J. Anim. Ecol. 1967. Vol. 36, N 1.
Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectro-photometric equation // Limnol., Oceanogr. 1967. Vol. 12, N 2.
Lund J. W. G. Phytoplankton // Eutrophication: causes, consequences, correctives. Washington, 1969.
Marker A. F. H., Nusch E. A., Rai H., Riemann B. The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standartisation of methods: Conclusions and recommendations // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. (Stuttgart). 1980. H. 14.
Moreth C. M., Yentsch C. S. The role of chlorophyllase and light in the decomposition of chlorophyll from marine phytoplankton // J. Exp. Mar. Biol., Ecol. 1970. Vol. 4, N 3.
Nürnberg G. K. The prediction of internal phosphorus load in lakes with anoxic hypolimnia // Limnol., Oceanogr. 1984. Vol. 29, N 1.
Ohle W. Die Stoffwechseldynamik der Seen in Abhängigkeit von der Gasauscheidung ihres Schlammes // Vom Wasser. 1958. Bd 25.
Parsons T. R., Strickland J. D. H. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // J. Mar. Res. 1963. Vol. 21, N 3.
Prézelin B. B. Light reactions in photosynthesis // Physiological bases of phytoplankton ecology. Ottawa, 1981.
Reynolds C. S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge, 1984.
Schellenberger G., Stellmacher R., Hoeg S., Rohde E. Zusammenhang zwischen Biomassen von einzelnen Aldengruppen, Chlorophyllkonzentrationen und Fluoreszenwerten in Müggelsee // Acta hydrophys. 1985. Bd 24, H. 2/3.
SCOR-UNESCO working group N 17. Determination of photosynthetic pigments // Determination of photosynthetic pigments in sea waters. Paris, 1966.
Siegel S. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York, 1956.
Steele J. H. Environmental control of photosynthesis in the sea // Limnol., Oceanogr. 1962. Vol. 7.
Talling J. F. Self-shading effects in natural populations of a planktonic diatom // Wetter, Leben. 1960. Bd. 12, H. 9–10.
Talling J. F., Wood R. B., Prosser M. V., Baxter R. M. The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from Ethiopian soda lakes // Freshwater Biol. 1973. Vol. 3.
Theil H. Applied economic forecasting. Amsterdam, 1971.
Tolstoy A. Chlorophyll „*a*" in relation to phytoplankton volume in some Swedish lakes // Arch. Hydrobiol. 1979. Vol. 85, N 2.
Vollenweider R. A. Possibilities and limits of elementary models concerning the budget of substance in lakes // Arch. Hydrobiol. 1969. Vol. 66.
Vollenweider R. A. Input-ontput models with special reference to the phosphorus loading concept in limnology // Schweiz. Ztschr. Hydrol. 1975. Vol. 37.
Wang L. K., Vielking D., Wang M. N. Mathematical models of dissolved oxygen concentration in freshwater // Ecol. Modelling. 1978. Vol. 5.
Westlake D. F., Adams M. S., Bindloss M. E., Ganf G. G., Gerloff G. C., Hammer U. T., Javornický P., Koonce J. E., Marker A. F. H., McCracken M. D., Moss B., Nauwerck A., Pyrina I. L., Steel J. A. P., Tilzer M., Walters C. J. Prymary production // The Functioning of Freshwater Ecosystems. Cambridge, 1980.
Wetzel R. G. Limnology. London; Toronto, 1975.

ОГЛАВЛЕНИЕ

		Стр.
Введение		3
Глава I.	Физико-географическая характеристика	7
	Общие сведения	7
	Климатические особенности водосбора	10
	Ландшафт и гидрогеологические условия	11
	Водное питание	14
	Донные отложения	18
Глава II.	Абиотические условия	25
	Режим подземных вод	25
	Водный баланс и колебания уровня	28
	Течения и волновые процессы	32
	Гидрооптические характеристики и световой режим	35
	Температурный режим	40
	Кислородный режим	46
	Гидрохимический режим	49
Глава III.	Основные группы гидробионтов и показатели их активности	71
	Фитопланктон и его продукционная способность	71
	Первичная продукция фитопланктона	114
	Высшая водная растительность	122
	Микрофлора	129
	Зоопланктон	156
	Бентос	173
	Рыбы	181
Глава IV.	Общая характеристика экосистемы озера	213
	Особенности продукционного и деструкционного процессов	213
	Баланс органического вещества	216
	Трофическое состояние озера и качество воды	218
Глава V.	Математическое моделирование экосистемы	222
Заключение		250
Литература		256

CONTENTS

		Page
Introduction		3
Chapter I.	Physicogeographical characteristics	7
	General information	7
	Climatic peculiarities of the catchment	10
	Landscape and hydrogeological condition	11
	Water feeding	14
	Bottom sediments	18
Chapter II.	Environmental conditions	25
	Regime of underground waters	25
	Water balance and level fluctuations	28
	Currents and wave processes	32
	Optical characteristics and light regime	35
	Thermal regime	40
	Oxygen regime	46
	Hydrochemical regime	49
Chapter III.	Main groups of hydrobionts and indices of their activity	71
	Phytoplankton and its productivity	71
	Phytoplankton primary production	114
	Higher aquatic vegetation	122
	Microflora	129
	Zooplankton	156
	Benthos	173
	Fishes	181
Chapter IV.	General characteristic of the ecosystem	213
	Peculiarities of production and destruction processes	213
	Balance of organic matter	216
	Trophic status of the lake water quality	218
Chapter V.	Mathematic modelling of the ecosystem	222
Conclusion		250
Literature		256