

**ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР**

На правах рукописи

КИТАЕВ Станислав Петрович

**УДК 556.55 : 574.5:26.325
597 (28) :597-152:597-153.3**

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОПРОДУКТИВНОСТИ
ОЗЕР РАЗНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОН
(тундра, тайга, смешанный лес)**

03.00.18 — гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

ЛЕНИНГРАД, 1984

Работа выполнена в Северном научно-исследовательском и проектно-конструкторском институте рыбного хозяйства.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор,
В.В.МЕНШУТКИН

доктор биологических наук, профессор
И.И.НИКОЛАЕВ,

доктор биологических наук, профессор
Л.А.ЖАКОВ

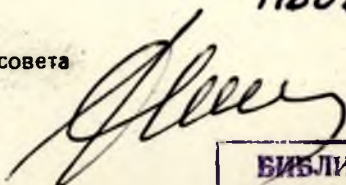
Ведущее учреждение: Институт озераедения АН СССР

Защита состоится *28 ноября* 1984 г. в 14 часов
на заседании Специализированного совета Д 002.63.01. при Зоологическом институте Академии наук СССР (199 034, Ленинград, Университетская наб., 1)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института АН СССР

Автореферат разослан *16 ноября* 1984 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета

148585К


В.Н.Никольская

БИБЛИОТЕКА
Карельского филиала
Академии наук СССР

Актуальность проблемы. В связи с введением 200-мильной экономической зоны, что вызвало некоторое ограничение морского промысла рыбы, роль и значение внутренних водоемов в рыбном хозяйстве страны будет возрастать. Кроме того, озера являются важнейшими источниками чистой пресной воды для нужд народного хозяйства и зонами активного отдыха людей.

Научная актуальность работы вызвана ограниченностью обобщений даже основных количественных показателей развития водных экологических систем, что не позволяет с достаточной точностью оценивать продукционные и другие возможности озер разных природных зон и прогнозировать изменения родных экосистем при хозяйственной деятельности человека.

Состояние изученности, цели, задачи и предмет защиты. Основы географической зональности почв были заложены еще В.В. Докучаевым (1883, 1899, 1948), который указывал, что "та же зональность, тот же всемогущий закон природы весьма резко выражен и в морях, и в океанах, и в реках". Можно добавить: и в озерах.

На географическую зональность термического режима озер указывали Ф. Форель (1892), Ф. Рутнер (1931), С. Ишимура (1936), Хатчинсон и Лефдлер (1956); озерных отложений - В.В. Алабышев (1932), Л.Л. Россолимо (1964) и В.Н. Абросов (1982); гидрохимических ингредиентов - Г.А. Максимович (1955), И.В. Баранов (1962) и А.В. Шитников (1973); водного баланса озер - Б.Б. Богословский (1959, 1960) и гидробиологических показателей количественного развития - М.П. Сомов (1920), В.А. Моряч (1948), Ф.М. Суховерхов (1953), П.В. Турин (1961), Е.В. Боруцкий (1963), Г.Г. Винберг (1971), М.Л. Пидгайко (1978), В.Н. Абросов (1975, 1982) и другие исследователи. Но плодотворность зонального принципа, как указывает В.Н. Абросов (1975), признается не всеми. Поэтому, к сожалению, принцип географической зональности для характеристики качественных и, особенно, количественных показателей гидробионтов не получили должного развития в гидробиологических исследованиях пресных вод. Внимание многих исследователей было сосредоточено на учении о типах озер и на выяснении

влияния ландшафта на водоемы (в понимании региональной лимнологии Наумана) без учета природной зоны, что затрудняет сравнение однотипных озер, расположенных в разных природных зонах. Ведь часто зональные особенности климата перекрывают влияние местного литологического состава, почвы и растительности (Абросов, 1975; Brylinsky, Mann, 1973).

К настоящему времени только в трех природных зонах (тундра, тайга, смешанный лес) Европы наиболее полно изучено уже несколько тысяч озер, что позволяет подвести некоторые предварительные итоги: выявить зональную закономерность распространения озер; оценить зональные изменения гидрологических, гидрохимических и количественных биологических показателей биомассы и продукции; определить характерные величины основных лимнологических и биологических показателей озер; выявить зависимость величин биомассы фито- и зоопланктона, бентоса и рыбы от биотических и абиотических факторов; разработать методику определения ихтиомассы и рыбопродукции озер по лимнологическим показателям с учетом природных зон; предложить коэффициент относительной прозрачности и разработать термические классификации озер; дать сводку гидрологических, гидрохимических и биологических классификаций озер и предложить для некоторых лимнологических показателей стандартные шкалы; установить, что водные экологические системы при передаче вещества и энергии с одного трофического уровня на другой работают, примерно, с одинаковой эффективностью от зоны тундры до зоны тропиков; выяснить, что изменения количественных показателей биомассы и продукции зоопланктона, бентоса и рыбы во всех изученных озерах в зависимости от экологических факторов идут однонаправленно, но на разных уровнях, характерных для каждой природной зоны; определить рыбопродукцию и сырьевые ресурсы озер зоны тундры, зон тайги и смешанных лесов Европейской части СССР.

Объем, структура и содержание работы и ее научная новизна. Диссертационная работа состоит из введения, десяти глав, списка литературы и 93 приложений. Материал изложен на 622 стр., в том числе 205 чисто машинописного текста,

включает 277 таблиц, 32 рисунка и список основной использованной литературы из 1350 наименований, в том числе 502 иностранных работ.

В работе обобщены многолетние исследования советских и зарубежных исследователей по озерам Европы и Северной Америки. Последовательно, на большом фактическом материале рассмотрена зависимость многих лимнологических показателей друг от друга и соотношение между первичной продукцией и биомассой фито- и зоопланктона, бентоса, ихтиомассой и рыбопродукцией. Определены характерные средние величины первичной продукции, биомассы фито- и зоопланктона, бентоса, ихтиомассы и рыбопродукции для каждой природной зоны. Создан банк данных по озерам трех природных зон Европы и Северной Америки.

Практическая ценность и реализация результатов работы. Работа проводилась в рамках комплексной целевой программы (КЦП) "Озеро". Определены сырьевые ресурсы водоемов трех природных зон, оценены их потенциальные возможности с учетом лимнологических показателей и природной зоны, разработана методика определения ихтиомассы и рыбопродукции по лимнологическим показателям, а банк данных послужит обязательной основой для экономического планирования развития некоторых отраслей народного хозяйства и прогнозирования изменений водных экосистем при хозяйственной деятельности человека.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались и обсуждались на совещаниях, сессиях, конференциях и съездах:

- сессиях Ученого совета по проблеме "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера (Петрозаводск, 1961, 1964, 1968, 1969, 1974, 1979, 1981; Сыктывкар, 1977);
- научных конференциях по изучению водоемов Прибалтики (Рига, 1961; Вильнюс, 1965; Таллин, 1973; Минск, 1972, 1977; Паланга, 1975);
- 22-м гидрохимическом совещании (Новочеркасск, 1969);
- совещании по "Охране и рациональному использованию живой природы Казахстана" (Алма-Ата, 1969);
- конференции молодых биологов Карелии (Петрозаводск, 1968);
- научной конференции биологов Карелии, посвященной 50-летию образования СССР (Петрозаводск, 1972);

- отчетных сессиях Ученого совета СерНИОРХ по итогам научно-исследовательских работ (Петрозаводск, 1972, 1975);
- республиканских конференциях по проблеме рыбохозяйственного исследования внутренних водоемов Карелии (Петрозаводск, 1979, 1983);
- пленуме центрального Совета ВГБО (Москва, 1978);
- совещания Института биологии внутренних вод (Борок, 1977);
- IV съезде ВГБО (Киев, 1981);
- научно-технических советах СервРБНИИпроекта (Петрозаводск, 1980-1983 г.г.).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Озера, по которым собраны сведения, расположены на территории Европейской части СССР и относятся к трем гидрографическим районам (Давыдов, 1955; Кузин, 1960): Карелия - Кольский полуостров, Северный и Северо-Западный районы. Использованы некоторые сведения по озерам Финляндии, Швеции, Норвегии, Дания, ГДР, Польши и Чехословакии, расположенных в бассейнах Балтийского, Норвежского и Баренцева морей. Территория охватывает, в основном, три природные зоны: тундру, тайгу, смешанный лес и высокую поясность, озера которой в работе не рассматриваются. Общее число озер на этой территории достигает более 800 тыс., а их суммарная площадь, примерно - 166550 км², что составляет 5,2% от площади всей территории. Кроме того, для сравнения некоторых лимнологических показателей приводятся сведения по озерам Северной Америки.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С 1955 по 1982 г. или с участием автора, или под его руководством изучено около 200 озер Карелии, Архангельской и Мурманской областей в зоне тундры и тайги. Для создания банка данных разработан типовой паспорт озера, куда вносились данные: по гидрологии (площадь озера, средняя и максимальная глубины, высота над уровнем моря, длина береговой линии, удельный водообор, показатель условного водообмена, прозрач-

ность, термический тип); гидрохимия (цветность, перманганатная и би хроматная окисляемость, рН, содержание O_2 , CO_2 , HCO_3 , BO_3 , Cl , Ca , Mg , $Na+K$, Fe , NH_4 , Р общ. сумма ионов); гидробиологии (% зарастания водной растительность, биомасса фитопланктона, первичная продукция, биомасса и численность зоопланктона и бентоса, видовой состав рыб, промысловый вылов на единицу площади или ихтиомасса при обработке водоемов ихтиоцидами и учете рыб).

К настоящему времени составлено более 4 тыс. паспортов для чего было использовано свыше 20 тыс. публикаций.

Глава 2. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ ЗОН

Территория бассейнов Баренцева, Белого и Балтийского морей материковой части СССР составляет около 1775 тыс. км² и занята, в основном, тремя природными зонами: тундрой, тайгой, зоной смешанных лесов и вертикальной поясностью. По материалам "Ресурсы поверхностных вод" дано краткое описание этой территории: рельеф, геология, климат (температура, осадки, радиационный баланс суши и водоемов), гидрография, почвы. Все три природные зоны находятся в пределах зоны избыточного увлажнения. Распределение озер по природным зонам имеет свои особенности. Наибольшее число озер на 1000 км² площади наблюдается в зоне тундры - 841 озеро, в зоне же смешанных лесов их всего 48 (табл. I). Средняя площадь одного озера от зоны тундры к зоне смешанных лесов растет от 5 до 51 га. Без учета озер площадью более 100 км² каждое характер зависимости увеличения средней площади одного озера сохраняется (табл. I). Максимальная озерность (5,8%) наблюдается в зоне тайги.

Глава 3. ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОЗЕР

Для сопоставления некоторых гидрологических, гидрохимических и биологических показателей с площадью озер все водоемы разбиты на 7 размерных классов: менее 0,1; 0,1-0,5; 0,5-1; 1-5; 5-10; 10-50; 50-100 км². Озера площадью более 100 км² в настоящей работе не рассматриваются.

Средняя глубина озер изменяется от менее чем 1 до 48,8 м. Наименьшая средняя из средних глубин наблюдается в озерах тундры, несколько выше - в озерах зоны смешанных лесов, еще

Таблица I

Природные зоны бассейнов Баренцева, Белого и Балтийского морей
их площади, озера и озерность (Европейская часть СССР)

З о н а	Площадь зоны		О з е р а				Число озер на 1000 км ²	Средняя площадь одного озера, га		Озерность	
	тыс. км ²	%	число		площадь			все озера	без озер более 100 км ²	все озера	без озер более 100 км ²
			п	%	п	%					
Тундра	281	15,9	236349	51,3	11418	14,0	841	5	4,7	4,1	4,0
Тайга	1022	57,6	203671	44,1	59049	72,7	199	29	10,3	5,8	2,0
Смешанный лес	449	25,1	21178	4,6	10809	13,3	48	51	28,3	2,4	1,3
Вертикальная поясность	42	2,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
В с е г о	1775	100	461198	100	81276	100	281	18	8,5	4,6	2,2

ныше - в зоне тайги (табл. 2).

Таблица 2

Средняя и максимальная глубины озер разных природных зон

З о н а	Средняя глубина		Максимальная глубина	
	м	число озер	м	число озер
Тундра СССР	3,7	93	13,1	99
Тайга СССР	4,5	912	11,5	960
Тайга (Финляндия)	5,3	231	14,4	233
Тайга (Швеция)	-	-	10,0	270
Тайга (Канада)	6,7	3316	9,8	497
Тайга (Канада, Онтарио)	-	-	20,8	3368
Смешанный лес (СССР)	3,9	703	12,7	726
В с е г о	5,8	5255		6126

Максимальная глубина изученных озер изменялась от менее 1 до 127 м. Только 10% изученных озер имеют максимальную глубину более 25 м. Так, из 2755 водоемов Европы площадью до 100 км², расположенных в равнинной части, всего лишь 10 озер имеют максимальную глубину более 50 м. Средние показатели максимальных глубин озер разных природных зон приведены в таблице 2.

О тесной связи водоема с водосборной площадью в общем виде писали многие лимнологи (Halbfass, 1900; Лебединцев, 1904; Fogel, 1912; Kaushann, 1926, 1932; Верецагин, 1930; Лебедев, 1934). Лишь в 1934 г. известный лимнолог Halbfass предложил показатель удельного водосбора как отношение площади водосбора к площади озера. Кроме того, Хальбфасс вычисляет количество лет, необходимых для полной смены воды озера водой с водосборной площади. В СССР обратная величина носит название показателя условного водообмена (Григорьев, 1947, 1958; Богословский, 1960).

Показатель удельного водосбора изменяется в очень широких пределах - 0,6-134599 и более, а средняя величина по зонам составляет 22,9-42,9 (табл. 3).

Таблица 3

Средние показатели удельного родосбора и
условного водообмена озер разных природных зон

З о н а	показатель удельного родосбора, ΔF		показатель условного водообмена (а род.)	
	ΔF	! число озер	$a_{\text{род.}}$! число озер
Тундра	42,9	48	9,4	60
Северная тайга	22,9	104	4,8	153
Средняя тайга	24,6	436	3,8	510
Смешанный лес	26,6	142	1,8	35
В с е г о	-	730	-	758

Основная масса озер (почти 80%) имеет показатель условного водообмена менее 4. От зоны тундры к зоне смешанных лесов средние показатели условного водообмена у озер уменьшаются в несколько раз (табл. 3).

Разнообразие термических условий различных озер привело к необходимости их классификации. Первая термическая классификация озер была предложена в 1885 г. Гейстбеком. К настоящему времени известно не менее 30 термических классификаций и их вариантов (Китаев, 1975, 1978; Тихомиров, 1982).

Развивая термическую классификацию озер П.Ф. Домрачева (1922), можно взять за основу интегральную температуру всего озера в летний период и, в зависимости от ее величины, разделить водоемы на следующие классы: очень теплые - средняя температура воды более 20°C ; теплые - $15-20^{\circ}$; умеренно холодные - $10-15^{\circ}$; холодные - $5-10^{\circ}$ и очень холодные - менее 5°C . Кроме того, озера умеренной зоны по сумме температур воды (градусо-дни) выше 10° распадаются на следующие термические группы (Китаев, 1975, 1978): очень теплые - сумма температур более 4000° ; теплые - $2000-4000^{\circ}$; умеренно-теплые - $1000-2000^{\circ}$; холодные - $500-1000^{\circ}$; очень холодные - менее 500° .

Термические внутризональные классификации озер (Гейстбек, Алучин, Уиппл, Молчанов, Зинора и Нагель, Семенович, Хатчинсон и Лефлер, Паталас, Хомскис, Фрейндлинг, Тихомиров, Захаренков, Абротор, Несена и Огнева), учитывая местные специфические внутризональные условия для термического режима озер, не достаточно полно принимают во внимание особенности строения

озерных чаш. Нами этот фактор был учтен в предложенной для гидробиологических целей термической квалификации озер по соотношению разных зон бентали (литораль, сублитораль и про-фундаль) и пелагиали (эпи-, мета- и гипolimнион) (Китаев, 1965, 1970, 1975, 1978).

Оптические свойства воды в жизни водоемов играют огромную роль, поэтому цветность и прозрачность относили к числу основных признаков, характерных для определения типов озер (Thiemann, Lönnerblad, Thunmark, Åberg und Rodhe, Alm, Järnefelt, Dobson, Vollenweider, Kerekes, Kudalska-Soszka-Cudrik, Фортунатов, Харкерич, Салазкин, Мязметс и Румянцева, Китаев и др.).

Вода озер тундры, тайги и смешанных лесов очень разнообразна по цвету и прозрачности. Средняя величина прозрачности воды 3159 озер составляет 3,39 м (табл.4) и от зоны тундры (3,65 м) к зоне смешанных лесов (2,69 м) — уменьшается.

Таблица 4
Средняя прозрачность воды озер Европы и Америки

Страны	средняя прозрачность, м	число озер
СССР (Европейская часть)	2,87	1326
Финляндия	2,6	222
Швеция	4,10	225
Польша	2,23	416
Канада и США (северо-восток)	4,63	970
В с е г о	3,39	3159

Принимая во внимание роль прозрачности воды для жизни водоемов, предложен коэффициент относительной прозрачности: отношение величины прозрачности к средней глубине озера. Коэффициент относительной прозрачности у 1367 озер изменялся от 0,12 до 4,40. По величине этого показателя все озера разбиты на 5 основных групп: очень низкий коэффициент относительной прозрачности — менее 0,25; низкий — 0,25—0,50; средний — 0,5—1; высокий — 1—2 и очень высокий — более 2. Впервые этот показатель был использован для установления зависимости биомассы планктона и бентоса озер Карелии и Финляндии (1968, 1970).

В работе Г.А. Воробьева (1977) по изучению зарастания водной растительностью 229 озер Вологодской области показана четкая зависимость степени зарастания озер макрофитами от величины коэффициента относительной прозрачности.

Глава 4. ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОЗЕР

Класс мезогумозных озер по цветности в градусах Рт-Со шкалы установлен эмпирически, т.е. средняя величина цветности 1702 изученных озер всех природных зон оказалась, примерно, $60^{\circ} \pm 20^{\circ}$. Средние показатели цветности озер тундры и тайги удивительно близки - $68-69^{\circ}$ Рт-Со шкалы; озера зоны смешанных лесов имеют среднюю цветность 49° , т.е. средние величины цветности озер изученных природных зон не выходят за пределы мезогумозного ($40-80^{\circ}$) класса, хотя в каждой природной зоне имеются водоемы всех классов цветности. В работе также рассмотрена зависимость цветности от показателя условного водообмена, прозрачности, содержания O_2 , CO_2 , pH, суммы ионов и перманганатной окисляемости.

Активная реакция воды озер подвержена значительным колебаниям не только в сезонном аспекте, но и в суточном, особенно в ертрофном озерах. Несмотря на это, активная реакция воды имеет большое типологическое значение для классификации водоемов (Салазкия, 1968, 1971, 1976). На основе анализа почти 1500 озер Европы и 3600 озер Америки, в которых величина pH изменялась от 3,8 до 10,2, все водоемы по величине pH разбиты на 8 групп: величина pH менее 4 - полиацидные; 4-5 - мезоацидные; 5-6 - олигоацидные; 6-7 - олигоациднейтральные; 7-8 - нейтральноолигощелочные; 8-9 - олигощелочные; 9-10 - мезощелочные и более 10 - полищелочные.

Минерализация озер тундры, тайги и смешанных лесов в подавляющем большинстве не достигает 1000 мг/л, т.е. основная масса озер этих природных зон по величине минерализации относится к пресным водоемам. Только озера, непосредственно связанные с морем, или водоемы, находящиеся в специфических литологических условиях, имеют минерализацию более 1000 мг/л. Средние величины минерализации озер разных природных зон Европы и Америки приведены в таблице 5, в таблице 6 - средние гидрохимические показатели озер Европы.

Таблица 5

Минерализация воды озер разных природных зон

Природная зона	минерализация, мг/л		число озер
	колебания	средняя	
Тундра (Европа)	5 - 85	33	70
Тайга (Европа)	5 - 2019	40	1076
Тайга (Америка)	4,7 - 463	52	3551
Смешанный лес (Европа)	8 - 3359	208	447
Итого	4,7 - 3359	-	5144

И.В. Баранов (1962) пресные воды делит по величине минерализации на три категории: до 100 мг/л – низкоминерализованные; 100–500 мг/л – среднеминерализованные и 500–1000 мг/л – высокоминерализованные. Свыше 90% изученных озер зоны тундры и тайги попадают в категорию низкоминерализованных. Для сравнительной оценки минерализации озер тундры и тайги взят средний класс минерализации 25–50 мг/л на основе материалов по 4694 водоемам, для озер зоны смешанных лесов средний класс минерализации – 100–200 мг/л. Следовательно, сравнительная оценка минерализации озер тундры и тайги приводится по одной шкале, озер зоны смешанных лесов – по другой (табл. 7).

Средние величины перманганатной окисляемости (ПО) в озерах разных природных зон, примерно, одинаковы, средние величины бихроматной окисляемости (БО) от зоны тундры к зоне смешанных лесов увеличивается, а отношение ПО к БО – уменьшается (табл. 6).

Для характеристики химического состава воды весьма существенна величина отношения суммы ионов ($\Sigma_{и}$) к сумме органических веществ (Скопинцев, 1950; Харкевич, 1964, 1975; Järnefelt, 1963). Очень широкий диапазон имеют даже средние величины отношения $\Sigma_{и}$ к $\Sigma_{орг.}$: 0,19–25,3 (табл. 8). Причем во всех природных зонах в озерах с минерализацией менее 25 мг/л это отношение, в среднем, менее 1 (0,19–0,91). С увеличением минерализации до 25,1 мг/л и более средние отношения $\Sigma_{и}$ к $\Sigma_{орг.}$ увеличиваются (табл. 8).

Таблица 6

Средние величины гидрохимических показателей
озер разных природных зон Европы

Природная зона	Цветность, градусы Рт-Со шкалы	O ₂ , в % насыщения	рН	СО ₂ , мг/л	Сумма ионов, мг/л	Перман- ганатная окисляе- мость, мг/л	Бихромат- ная окис- ляемость, мг/л	Отношение ПО : БО x 100
Тундра	69	98,9	6,90	3,36	32,9	11,2	24,7	45,4
Северная тайга	70	93,4	6,66	4,92	44,1	12,0	30,0	40,0
Средняя тайга	67	89,5	6,72	3,78	26,9	12,5	31,5	39,7
Смешанный лес	49	98,4	8,05	3,86	208,3	12,4	35,3	35,1
Число озер	1702	1332	1488	982	2084	1457	507	434

Таблица 7

Стандартные классы
некоторых гидрохимических показателей

Класс	рН	Цветность, градусы Рт-Со шкалы	O ₂ , в % насыщения	СО ₂ , мг/л	Сумма ионов, мг/л		Перман- ганатная окисляе- мость, мг/л	Бихроматная окисляемость мг/л
					тундра и тайга	смешанный лес		
Очень низкий	< 5	< 20	< 70	< 1,5	< 12,5	< 50	< 3,75	< 7,5
Низкий	5-6	20-40	70-85	1,5-3	12,5-25	50-100	3,75-7,5	7,5-15
Средний	6-7	40-80	85-100	3-6	25-50	100-200	7,5-15	15-30
Высокий	7-8	80-160	100-115	6-12	50-100	200-400	15-30	30-60
Очень высокий	> 8	> 160	> 115	> 12	> 100	> 400	> 30	> 60

Таблица 8

Зависимость отношения Σ и. к Σ орг. от минерализации озер разных природных зон

Минерализация мг/л	Отношение Σ и. к Σ орг.				Среднее отноше- ние Σ и. к Σ орг.	Число озер
	тундра	северная тайга	средняя тайга	смешан- ный лес		
<12,5	0,42	0,54	0,37	0,19	0,40	215
12,5-25	0,89	0,91	0,79	0,72	0,82	293
25-50	1,38	1,47	1,55	1,41	1,50	297
50-100	3,31	1,93	3,23	2,38	2,49	130
100-200	-	5,71	9,56	6,02	6,20	146
200-400	-	-	-	14,27	14,27	158
>400	-	-	-	25,28	25,28	8
Число озер	52	267	563	363		1245

Глава 5. ВЛИЯНИЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ И ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НА БИОМАССУ ЗООПЛАНКТОНА, БЕНТОСА И ИХТИОМАССУ

В настоящее время все более и более интенсивно разрабатываются вопросы влияния как отдельных гидрологических, гидрохимических, радиационных и ландшафтных показателей, так и их совокупностей, на качественное и количественное развитие бактерий, макрофитов, фито- и зоопланктона, бентоса и рыбы.

Биомасса зоопланктона, бентоса, ихтиомасса, промысловая рыбопродукция и площадь озера. По мнению одних исследователей с уменьшением площади озера в среднем увеличивается биомасса зоопланктона, бентоса и величина вылова рыбы с единицы площади (Шпет, 1961; Кудерский, 1963; Демченко, Шпет, 1973; Хайлов, 1982; Schaperclaus, 1936; Rounsefell, Everhart, 1953; Adams, Olver, 1977). К. Carlander (1955) указывает, что нет корреляции между площадью водоемов и ихтиомассой, а улов рыбы с единицы площади у озер разного размера более или менее одинаков, или даже с увеличением площади озер растет (Lind, 1979). Такое же противоречие наблюдается и относительно биомассы зоопланктона и бентоса.

Сопоставление летней биомассы зоопланктона ($г/м^3$ и $г/м^2$), бентоса и ихтиомассы с площадью озер, расположенных в разных

природных зонах, показывает, что средние показатели биомассы зоопланктона, бентоса и ихтиомассы в зоне тундры и тайги с ростом площади водоемов имеет тенденцию уменьшаться, в то же время в озерах зоны смешанных лесов — либо увеличиваются, либо остаются, примерно, на одинаковом уровне.

Сопоставление величины кормовой базы рыб и ихтиомассы с площадью озер для каждой природной зоны, области или республики с материалами по кадастру озер (число озер каждого размерного класса и их суммарные площади) позволит определить средневзвешенные показатели кормовой базы для рыб и ихтиомассы для каждого региона, что дает возможность оценить реальные промысловые ресурсы. Такая оценка крайне необходима для ведения рационального рыбного хозяйства на внутренних водоемах страны.

Биомасса зоопланктона, бентоса, ихтиомасса и глубина озер (средняя и максимальная). Одни исследователи (Драбкова, Сорокин, 1979; Китаев, 1970, 1977, 1981; Хайлов, 1982; Rawson, 1939, 1952, 1955, 1960; Ryder, 1965, 1977; Thienemann, 1925; Carlander, 1955; Jenkins, 1967, 1977; Oglesby, 1977; Matuscek, 1978; Hanson, Leggett, 1982;

Презас, 1983) признают обратную зависимость между средней глубиной и продуктивностью; другие — прямую (Презас, 1933); третьи — вообще не находили какой-либо зависимости между средней глубиной и уровнем развития планктона, бентоса и уловом рыбы на единицу площади (Larkin, Northcote, 1956, 1958; Reimers, 1955; Sparrow, 1965).

Сопоставление биомассы зоопланктона ($г/м^3$ и $г/м^2$), бентоса и ихтиомассы со средней (1607 озер) и максимальной (1848 озер) глубинами водоемов, расположенных в разных природных зонах, свидетельствует, что биомасса зоопланктона ($г/м^3$), бентоса и ихтиомасса с ростом средней и максимальной глубин обычно уменьшается (табл. 9). Биомасса зоопланктона под единицей площади с ростом средней глубины озер имеет тенденцию увеличиваться (Китаев, 1970; Гиляров, 1972).

Суммарная биомасса зоопланктона и бентоса с увеличением средней и максимальной глубин в озерах тундры и тайги примерно одного порядка; в зоне смешанных лесов от озер со сред-

Таблица 9

Зависимость ихтиомассы от средней глубины в озерах разных природных зон

Средняя глубина, м	Тайга			Смешанный лес					
	Европа			Европа			Северная Америка		
	Ихтиомасса		Число озер	Ихтиомасса		Число озер	Ихтиомасса		Число озер
	кг/га	г/м ³		кг/га	г/м ³		кг/га	г/м ³	
<2	55,5	3,12	13	140,6	10,00	10	107,8	7,20	8
2-4	40,4	1,36	48	97,7	3,09	39	98,3	3,28	12
4-8	30,5	0,65	43	97,5	1,76	25	81,7	1,37	11
8-16	14,1	0,37	2	-	-	-	46,8	0,40	2

Таблица 10

Зависимость ихтиомассы от термических групп озер разных природных зон

Термическая группа	Тайга			Смешанный лес					
	Европа			Европа			Северная Америка		
	Ихтиомасса		Число озер	Ихтиомасса		Число озер	Ихтиомасса		Число озер
	кг/га	г/м ³		кг/га	г/м ³		кг/га	г/м ³	
Эпитермическая	52,0	2,38	16	145,5	6,85	20	113,0	8,56	7
Эпиметатермическая	44,2	1,09	41	94,0	2,42	51	90,5	3,29	17
Метатермическая	31,9	0,76	30	75,0	0,94	5	83,0	1,37	7
Метагипотерми- ческая	14,3	0,45	15	46,8	0,93	2	46,7	0,94	2
Гипотермическая	9,4	0,37	1	-	-	-	-	-	-

ней глубиной менее 2 м до озер со средней глубиной более 16 м средние показатели суммарной биомассы зоопланктона и бентоса растут от 15,7 до 32,4 г/м².

Биомасса зоопланктона, бентоса, ихтиомасса и показатель условного родообмена. О зависимости "цветения" воды от интенсивности родообмена писали Шпет и Кубышкин (1968). Д.Ульман (1968) специально разбирает вопрос влияния продолжительности пребывания воды в водохранилищах и озерах на массовое развитие планктонных водорослей. На примере озер о. Ньюфаундленд М.С. Kerekes (1974) показал, что первичная продукция имеет прямую зависимость от показателя условного родообмена озер только до 15-18, при дальнейшем увеличении этого показателя продукция уменьшается. Обширный материал по влиянию показателя условного родообмена на первичную продукцию, биомассу зоопланктона и бентоса озер разных природных зон приводят В.Г. Дробкова и И.Н. Сорокин (1979) в монографии. Особенно много работ по влиянию показателя условного родообмена появилось в связи с биогенной нагрузкой на водоемы и их еутрофикацией. Необходимо отметить, что при очень малых показателях условного родообмена лимитирующим фактором развития фито- и зоопланктона, бентоса и рыбы в озере является не показатель условного родообмена, а количество поступающих в родоем минеральных солей, биогенное и органического вещества с водосборной площади, в озерах же с высоким показателем условного родообмена - внос минеральных солей, биогенное, фито- и зоопланктона, органического вещества и т.д. из родоема.

Сопоставление показателя условного родообмена 734 озер разных природных зон с уровнем развития биомассы зоопланктона, бентоса и ихтиомассы указывает на неоднозначное влияние. В озерах тундры наиболее благоприятные условия для развития зоопланктона наблюдается при показателе условного родообмена 1-2; для биомассы бентоса и суммарной биомассы зоопланктона и бентоса - 8-16. С увеличением показателя условного родообмена более 16 все показатели биомассы уменьшаются. В озерах тайги и смешанных лесов биомасса зоопланктона, бентоса и ихтиомасса резко уменьшаются при показателе условного родо-

обмена более 16 и, особенно, более 32.

Биомасса зоопланктона, бентоса, ихтиомасса и прозрачность воды. Прозрачность воды является одним из показательных признаков уровня развития жизни в водоемах. Для сопоставления величины прозрачности воды водоемов с биомассой зоопланктона (г/м^3 и г/м^2), бентоса и ихтиомассой использовано 1181 озеро.

Средние показатели развития биомассы зоопланктона (г/м^3) и ихтиомассы (г/м^3 и кг/га) в озерах всех природных зон с увеличением прозрачности обычно падают (табл. 10). В озерах тундры и тайги с увеличением прозрачности биомасса зоопланктона под единицей площади также уменьшается, а в озерах зоны смешанных лесов увеличивается. Наибольшие средние величины биомассы бентоса в озерах зоны смешанных лесов, северной и средней тайги наблюдаются в водоемах с прозрачностью воды более 8 м, что вероятно связано с развитием озер по бентотрофному типу (Николаев, 1975, 1977). Наименьшие показатели биомассы бентоса наблюдаются в озерах зоны смешанных лесов с прозрачностью 1-2 м ($7,05 \text{ г/м}^2$); в средней тайге - у озер с прозрачностью 2-8 м ($2,93 \text{ г/м}^2$); в северной тайге - у озер с прозрачностью менее 4 м ($3,22 \text{ г/м}^2$) и в зоне тундры - у озер с прозрачностью 4-8 м ($1,67 \text{ г/м}^2$).

Биомасса зоопланктона, бентоса, ихтиомасса и показатель относительной прозрачности. Сопоставление коэффициента относительной прозрачности 1105 озер с показателями биомассы зоопланктона (г/м^3 и г/м^2), бентоса и ихтиомассы показывает, что чаще всего, средние величины биомассы зоопланктона (г/м^3 и г/м^2) в водоемах всех природных зон от озер с очень низким коэффициентом относительной прозрачности (менее 0,25) к озерам с очень высоким коэффициентом относительной прозрачности (более 2) уменьшаются. Биомасса бентоса наибольших величин достигает в озерах с очень низким и очень высоким коэффициентом относительной прозрачности. В озерах тайги средние показатели ихтиомассы в водоемах с разными коэффициентами относительной прозрачности, примерно одинаковые ($3,0 - 4,7 \text{ г/м}^2$), а в озерах зоны смешанных лесов с увеличением коэффициента относительной прозрачности идет уменьшение сред-

них показателей ихтиомассы от 125,0 кг/га, у озер с коэффициентом относительной прозрачности менее 0,25 до 64,8 кг/га у озер с коэффициентом относительной прозрачности 1-2.

Биомасса зоопланктона, бентоса, ихтиомасса и термические группы озер. На основании сопоставления 1855 озер разных термических групп с биомассой зоопланктона (г/м^3 и г/м^2), бентоса и ихтиомассой выявлено, что наибольшие средние показатели биомассы зоопланктона (г/м^3), бентоса и ихтиомассы (кг/га и г/м^2) в водоемах всех природных зон наблюдаются в эпитепических озерах (табл.10). Наибольшие средние показатели зоопланктона под единицей площади (г/м^2) имели метатермические и метагипотермические озера.

Биомасса зоопланктона, бентоса, ихтиомасса и цветность. Сопоставление показателей цветности воды 903 озер с биомассой зоопланктона (г/м^3 и г/м^2), бентоса и ихтиомассой показывает, что степень гумификации на количественные показатели существенным образом не влияет, довольно часто, средние показатели развития кормовой базы для рыб и ихтиомассы с увеличением цветности растут. Эти материалы вполне согласуются с данными Н.С.Харкевич (1953,1958), К.А. Гусевой (1965,1966), И.Н.Андронниковой (1965,1973), А.А. Салазкиной (1976) и Ryhänen (1964,1968), с некоторой стимуляцией развития фито-, бактерио- и зоопланктона при добавлении гуминовых вод в опытные установки и, что фауна и флора полигумозных водоемов часто количественно не беднее, чем в мезо- и олигогумозных озерах.

Биомасса зоопланктона, бентоса, ихтиомасса и pH. Сопоставление активной реакции воды (pH) 1310 озер разных природных зон показывает, что pH влияет не только на качественный состав зоопланктона, бентоса и рыб (Салазкина, 1976), но и на количественные показатели. Обычно, с увеличением pH более 4-5 наблюдается рост биомассы зоопланктона, бентоса и ихтиомассы, но только до pH 5-6 в озерах тайги и 6-7 - в озерах зон смешанных лесов, весьма примечательно некоторое снижение величин или замедление темпов увеличения средних показателей биомассы зоо-

планктона, бентоса и ихтиомассы в озерах тайги с величинами рН 6-7 и зоны смешанных лесов с величинами рН 7-8. Зависимость ихтиомассы от величины рН приведена в таблице II. Наибольшие средние показатели биомассы зоопланктона, бентоса и ихтиомассы характерны для водоемов всех природных зон с величинами рН 7-8 и более.

Таблица II
Зависимость ихтиомассы от величины рН поверхностных слоев воды озер разных природных зон Европы

рН	Т а й г а		Число озер	Смешанный лес		
	Ихтиомасса кг/га	г/м ³		Ихтиомасса кг/га	г/м ³	Число озер
< 5	23,5	0,75	6	-	-	-
5 - 6	29,6	0,77	24	32,7	1,04	8
6 - 7	31,7	1,10	55	72,6	2,46	8
7 - 8	62,5	2,21	12	94,1	3,02	19
> 8	50,0	3,0	1	123,7	4,60	10

Биомасса зоопланктона, бентоса, ихтиомасса и минерализация воды. Сопоставление достаточно большой выборки озер (сотни водоемов) по минерализации и показателям первичной продукции, биомассе фито- и зоопланктона, бентоса и ихтиомассе показывает, что с ростом минерализации (до определенных пределов, специфических для каждой природной зоны) происходит рост первичной продукции, биомассы фито- и зоопланктона, бентоса и ихтиомассы (Китаев, 1970; Новосельцев, Попченко, 1972; Малл, 1974; Nickling, 1975; Hanson, Leggett, 1982; Pregar, 1983). Эта общая закономерность подтверждена огромным количеством наблюдений по озерам СССР, Польши, Финляндии, Швеции, Канады и США. Зависимость ихтиомассы от минерализации показана в таблице I2. В озерах северной тайги рост средней биомассы зоопланктона идет в водоемах с минерализацией до 50 мг/л; в озерах средней тайги - с минерализацией до 100 мг/л; в озерах зоны смешанных лесов - с минерализацией до 200 мг/л. В озерах с минерализацией выше этих величин идет снижение средних показателей биомассы зоопланктона почти в 2 раза. Поэтому необходимо провести исследо-

Таблица 13

Зависимость ихтиомассы от минерализации в озерах разных природных зон

Минерализация, мг/л	Т а й г а			Смешанный лес					
	Е р о п а			Е р о п а			Северная Америка		
	Ихтиомасса		Число озер	Ихтиомасса		Число озер	Ихтиомасса		Число озер
	кг/га	г/м ³		кг/га	г/м ³		кг/га	г/м ³	
< 12,5	19,3	0,58	31	-	-	-	-	-	-
12,5 - 25	24,7	0,86	22	30,0	1,50	5	-	-	-
25 - 50	44,1	1,59	24	71,4	2,32	5	86,2	-	9
50 - 100	65,1	1,82	19	112,5	2,82	2	87,5	-	3
100- 200	18,7	-	1	115,1	3,75	23	101,5	-	17

вания по выяснению причин этого феномена.

Биомасса зоопланктона, бентоса, икhtiомасса и морфоэдафический индекс (МЭИ). Выше была рассмотрена зависимость биомассы зоопланктона, бентоса и икhtiомассы от средней глубины и минерализации. Заслуженом Р. Ryder (1965) является то, что он взял отношение минерализации к средней глубине (МЭИ) как отдельную независимую переменную и сопоставил ее с выловом рыбы и другими показателями. Морфоэдафический индекс почти сразу же нашел широкое применение в исследованиях лимнологов СССР, Америки, Европы (Китаев, 1970, 1977, 1981; Решетников, 1980; Жакс, 1981; Jenkins, 1967, 1970; Balon, 1972; Hartmann, Nümann, 1972; Kerekes, 1974, 1975; Oglesby, 1976, 1977; Svårdson, 1976; Carlander, 1977; Prepas, 1983). Сопоставление морфоэдафического индекса III9 озер разных природных зон с биомассой зоопланктона (г/м^3 и г/м^2), бентоса и икhtiомассой показывает, что имеется лишь общая тенденция увеличения средних показателей биомассы с ростом МЭИ.

При одном и том же МЭИ средние величины биомассы зоопланктона, бентоса и икhtiомассы, обычно, от зоны тундры к зоне смешанных лесов возрастают. Причем, оптимальные величины МЭИ для зоны тундры равны 25-50; северной тайги - 12,5 - 25; средней тайги - 12,5-50 и зоны смешанных лесов - для биомассы зоопланктона и бентоса - 50-100, икhtiомассы - 25-50.

Глава 6. ВЛИЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НА ИКHTИОМАССУ

Икhtiомасса и биомасса бентоса. Еще G. Alm (1922, 1923, 1924) пытался найти связь между биомассой бентоса (В) и выловом рыбы (F) предложил F/V - коэффициент. В последнее время J.M. Hanson, W.C. Leggett (1982) сравнивали вылов рыбы (26 озер) и икhtiомассу (20 озер и прудов) в кг-га с биомассой бентоса (кг/га), деленной на среднюю глубину (\bar{Z}) водоема в метрах. Коэффициент корреляции между выловом рыбы и биомассой бентоса составил: $r = 0,69$, а между икhtiомассой и биомассой бентоса - $r = 0,91$.

Сопоставление икhtiомассы 97 озер зоны тайги и смешанных лесов Европы с биомассой бентоса не указывает на закономерное повышение средних показателей икhtiомассы с увеличением биомассы бентоса (табл. I4). Это обстоятельство позволило P. Tuunainen

(1964) сделать вывод, что нет почти никакой связи между биомассой бентоса и ихтиомассой в озерах Финляндии и, что очень часто встречаются озера с низкой биомассой бентоса и высокой ихтиомассой и, наоборот.

В озерах тайги на 1 кг ихтиомассы приходится, в среднем, 0,25-4,0 кг бентоса, в озерах зоны смешанных лесов - 0,14 - 1,56 кг бентоса, т.е. почти в два раза меньше, чем в озерах зоны тайги (табл. 13).

Таблица 13

Зависимость ихтиомассы от биомассы бентоса
озер разных природных зон Европы

Биомасса бентоса, г/м ²	Т а й г а			С м е ш а н н ы й л е с		
	ихтио- масса, г/м ²	отноше- ние: бентос ихтиом.	число озер	ихтио- масса, г/м ²	отноше- ние: бентос ихтиом.	число озер
<1,25	3,85	0,25	28	5,63	0,14	10
1,25-2,5	3,08	0,61	14	9,07	0,20	8
2,5 - 5	5,06	0,74	10	12,00	0,28	5
5 - 10	4,06	1,85	6	10,20	0,76	8
> 10	3,75	4,00	2	12,50	1,56	6

Ихтиомасса и биомасса зоопланктона (г/м³ и г/м²). Сопоставление ихтиомассы (кг/га и г/м³) 84 озер зоны тайги и зоны смешанных лесов с биомассой зоопланктона (г/м³, г/м² и биомасса зоопланктона, кг/га : \bar{z}) показывает, что в озерах зоны тайги имеется лишь общая тенденция увеличения ихтиомассы с увеличением летней биомассы зоопланктона, а в озерах зоны смешанных лесов средние показатели ихтиомассы с ростом биомассы зоопланктона иногда увеличиваются, иногда уменьшаются (табл. 14). В озерах зоны тайги на 1 кг ихтиомассы приходится, в среднем, 0,83-2,75 кг биомассы зоопланктона, в озерах зоны смешанных лесов - 0,18-1,84 кг, что значительно меньше. Сопоставление ихтиомассы 86 озер с биомассой зоопланктона (кг/га), деленной на среднюю глубину водоема не улучшает связи между этими показателями.

Ихтиомасса и биомасса зоопланктона и бентоса. Выше была рассмотрена зависимость ихтиомассы либо от биомассы бентоса, либо от биомассы зоо-

планктона. Такой односторонний подход к оценке ведущей роли либо только бентоса, либо только зоопланктона не удовлетворял исследователей. Ими был предложен комплексный коэффициент (Винберг, 1957; Турян, 1957; Винберг, Ляхнович, 1965):

$$\frac{\text{Рыба}}{\text{Корм}} = \frac{\text{бентофаги} + \text{планктофаги}}{\text{бентос} + \text{планктон}}, \text{ который учитывал совокупное}$$

значение зообентоса и зоопланктона в создании рыбопродукции,

Анализ зависимости ихтиомассы от суммарной биомассы зоопланктона и бентоса показывает, что с увеличением биомассы зоопланктона и бентоса идет увеличение средних показателей ихтиомассы как в единице объема (г/м^3), так и под единицей площади (табл. 15).

На 1 кг ихтиомассы в озерах зоны тайги приходится, в среднем, 1,95–7,41 кг биомассы зоопланктона и бентоса, в озерах зоны смешанных лесов – 0,62–3,62 кг. Более низкие показатели биомассы зоопланктона и бентоса на каждый кг ихтиомассы в озерах зоны смешанных лесов, чем в озерах зоны тайги, указывает на то, что Р/В – коэффициенты зоопланктона и бентоса в озерах зоны смешанных лесов должны быть значительно выше, чем в озерах зоны тайги.

Ихтиомасса и удельный вес окуня в ихтиоценозе. Окунь занимает огромный ареал, охватывает почти всю Европу, бассейн Ледовитого океана и восточную часть Северной Америки (Берг, 1949; Покровский, 1953). Обитает окунь в водоемах самого разнообразного типа, вплоть до глухих озер, часто составляет основу многовидового ихтиоценоза (Гримм, 1899; Мельянцева, 1949; Покровский, 1953) или даже "одновидового окуневого ихтиоценоза" (Уаков, 1974).

Сопоставление удельного веса (по биомассе) окуня в ихтиоценозе 162 озер зоны тайги и смешанных лесов Европы и Америки показывает, что наибольшие средние показатели ихтиомассы (кг/га и г/м^3) наблюдаются в озерах, где удельный вес окуня составляет менее 25% от общей ихтиомассы (табл. 16). Таким образом, окунь наносит существенный ущерб рациональному озерному хозяйству, препятствует проведению работ по зарыблению водосмол личинками ценных видов рыб, чрезмерное засорение озер окунем ведет к резкому снижению ихтиомассы и выхода рыбопродукции.

Таблица I4

Зависимость ихтиомассы от биомассы зоопланктона озер разных природных зон Европы

Биомасса зоопланктона, г/м ²	Т а й г а				С м е ш а н н ы й л е с			
	ихтиомасса		отношение: зоопланктон ихтиомасса	число озер	ихтиомасса		отношение: зоопланктон ихтиомасса	число озер
	г/м ²	г/м ³			г/м ²	г/м ³		
<2,5	2,25	1,12	0,83	5	10,60	1,87	0,18	3
2,5 - 5	2,97	0,79	1,26	12	10,00	2,88	0,37	6
5 - 10	4,01	1,34	1,87	14	8,45	2,60	0,89	16
> 10	5,46	1,32	2,75	12	12,00	3,44	1,84	15

Таблица I5

Зависимость ихтиомассы от биомассы зоопланктона и бентоса озер разных природных зон Европы

Биомасса зоопланктон + бентос, г/м ²	Т а й г а				С м е ш а н н ы й л е с			
	ихтиомасса		отношение: П + Б ихтиомасса	число озер	ихтиомасса		отношение: П + Б ихтиомасса	число озер
	г/м ²	г/м ³			г/м ²	г/м ³		
< 5	1,83	0,75	2,0	8	6,08	0,75	0,62	4
5 - 10	3,86	1,15	1,95	17	7,99	1,92	0,94	8
10 - 20	4,57	1,39	3,28	16	9,55	3,46	1,57	11
> 20	8,10	1,62	7,41	3	12,26	4,44	3,62	11

Ихтиомасса и удельный вес карповых видов рыб (по массе) в ихтиоценозе. Анализ удельного веса карповых видов рыб по биомассе с ихтиомассой 126 озер зоны тайги и смешанных лесов показывает, что наибольшие средние величины наблюдаются в озерах, где удельный вес карповых по массе составляет более 75% (табл. 17).

Таблица 17

Зависимость ихтиомассы от удельного веса (в %) карповых в ихтиоценозе озер разных природных зон Европы

Удельный вес карповых в ихтиоценозе,	Т а й г а		Смешанный лес	
	ихтиомасса, кг/га	число озер	ихтиомасса, кг/га	число озер
0	19,4	30	35,8	11
<25	25,7	12	-	-
25 - 50	26,3	5	75,0	3
50 - 75	49,2	8	105,6	11
> 75	79,5	19	158,0	14
100	37,5	1	109,3	3

В озерах, где карповые виды составляют 100% (чаще всего карасевые озера), ихтиомасса в водоемах зоны тайги была 37,5 кг/га, в зоне смешанных лесов - 109,7 кг/га. Средние показатели ихтиомассы резко снижаются в озерах, когда удельный вес карповых видов рыб по биомассе уменьшается ниже 75%. Это еще раз доказывает, что преобладание по массе карповых видов рыб характерно для евтрофных и мезотрофных озер.

Ихтиомасса и удельный вес хищников-ихтиофагов в ихтиоценозе. Сейчас считается общепризнанным, что хищники-ихтиофаги в рациональном рыбном хозяйстве могут играть положительную роль в подавлении численности малоценных видов рыб. При этом необходимо не забывать, что хищники-ихтиофаги являются по отношению к жертвам последующим звеном в пищевой цепи и для построения единицы массы (кг) хищной рыбе требуется, примерно, 5-10 единиц массы (кг) мирных рыб. Поэтому ведение озерного хозяйства с большим удельным весом ихтиофагов редет, в конечном итоге,

Таблица 16

Зависимость икhtiомассы от удельного веса (по массе) окуня в икhtiоценозе озер разных природных зон

Удельный вес окуня по массе в икhtiоценозе, %	Т а й г а			С м е ш а н н ы й л е с			С е в е р н а я А м е р и к а		
	Е р о п а		число озер	Е р о п а		число озер	С е в е р н а я А м е р и к а		число озер
	икhtiомасса			икhtiомасса			икhtiомасса		
	кг/га	г/м ³	кг/га	г/м ³	кг/га	г/м ³	кг/га	г/м ³	
< 12,5	63,9	2,23	21	128,8	4,80	12	116,1	5,25	15
12,5 - 25	81,1	2,79	4	135,0	4,41	13	112,3	5,61	4
25 - 50	7,1	0,40	10	37,5	0,75	2	77,4	2,17	7
50 - 75	32,8	0,49	8	75,0	1,0	2	67,4	1,5	5
> 75	25,0	0,83	24	37,5	1,0	5	62,5	1,5	6
100	17,7	0,64	19	48,7	1,27	5	6,8	-	5

Таблица 18

Зависимость икhtiомассы от удельного веса по массе (г%) хищников-икhtiофагов в озерах разных природных зон

Удельный вес в % хищников-икhtiофагов в икhtiоценозе (по массе)	Т а й г а			С м е ш а н н ы й л е с			С е в е р н а я А м е р и к а		
	Е р о п а		число озер	Е р о п а		число озер	С е в е р н а я А м е р и к а		число озер
	икhtiомасса			икhtiомасса			икhtiомасса		
	кг/га	г/м ³	кг/га	г/м ³	кг/га	г/м ³	кг/га	г/м ³	
< 5	50,0	1,92	33	101,0	2,37	14	112,5	-	6
5-10	39,8	1,31	12	125,5	6,28	9	133,5	-	9
10-20	38,1	1,22	13	139,5	2,89	7	100,0	-	9
20-40	16,4	0,50	4	94,0	3,00	2	52,2	-	2
> 40	9,4	0,38	1	18,7	0,75	1	-	-	-

к снижению общего выхода рыбы с единицы площади, в то время как умеренная численность (масса) хищников-ихтиофагов способствует некоторому повышению рыбопродукции (Турин, 1957).

Сопоставление удельного веса хищников-ихтиофагов 122 озер зоны тайги и зоны смешанных лесов Европы и Америки показывает, что наибольшие средние показатели ихтиомассы в единице объема (г/м^3) и под единицей площади (кг/га) в озерах зоны тайги наблюдается в водоемах с минимальным удельным весом хищных рыб (менее 5%), в то время как в озерах зоны смешанных лесов Европы - в водоемах с удельным весом хищников-ихтиофагов 10-20%, а в озерах зоны смешанных лесов Америки - в водоемах с удельным весом хищников-ихтиофагов 5-10% (табл. 18). Таким образом, достаточно 20% и более массы хищников-ихтиофагов, чтобы резко снизить средние показатели ихтиомассы.

И х т и о м а с с а и и х т и о ц е н о з. Все исследованные озера (136) разных природных зон Европы, в которых был произведен более или менее полный учет всей рыбы, по составу руководящих видов рыб в ихтиоценозе были разбиты на 8 групп (табл. 20). Наименование групп озер дано по преобладанию того или иного вида рыб или видам, которые в общей ихтиомассе составляли более 50%. Причем, в окунево-плотвичных озерах масса окуня выше массы плотвы, а в плотвично-окуневых - наоборот. Наименьшая ихтиомасса, как и следовало ожидать, характерна для щучьих озер (табл. 19), затем идут окунево-щучьи и окунево-ершовые озера. В тех озерах, где основу ихтиоценоза составляет окунь, средние показатели ихтиомассы не превышают в водоемах тайги - 26,9 кг/га , а в водоемах зоны смешанных лесов - 75,0 кг/га .

В озерах плотвично-окуневых и лещево-плотвичных средние показатели ихтиомассы достигают 69,2-144,8 кг/га (табл. 19). Как справедливо отмечают (Toivonen, 1964; Sumari, 1971; Svårdson, 1976; Hartmann, 1977; Lind, 1961) плотва и другие карповые виды рыб как бы избегают озер, в которых не могут создать высокую численность и биомассу.

Сопоставление 7 наиболее часто встречающихся видов рыб с ихтиомассой, которую они приносят в ихтиоценоз, показывает, что каждый вид может внести в ихтиомассу разные величины (табл. 20). Наши средние показатели ихтиомассы приноса в их-

Таблица 19

Зависимость ихтиомассы от ихтиоценоза озер разных природных зон Европы

Ихтиоценоз	Т а й г а			Смешанный лес		
	ихтиомасса		число озер	ихтиомасса		число озер
	кг/га	г/м ³		кг/га	г/м ³	
Щучий	9,4	0,37	1	18,7	0,75	1
Окунеро-щучий	21,5	0,62	17	28,1	1,75	2
Окунеро-ершовый	26,9	0,79	8	28,1	1,13	2
Окунерый	18,8	0,63	19	41,2	1,19	6
Окунеро-плотвичный	26,9	0,72	15	75,0	1,50	2
Карасевый	28,1	1,13	2	109,3	4,36	3
Плотвично-окунерый	69,2	2,03	29	144,8	4,88	16
Лещево-плотвичный	100,0	4,00	3	93,7	3,22	9

тиоценоз, характерные для водоемов зоны смешанных лесов, очень близки к тем показателям, которые получил Л.А. Жаков (1979): 15-25-50 и 10,7-23,9-5,8 кг/га, соответственно для щуки, окуня и плотвы.

Таблица 20

Ихтиомасса разных видов рыб в водоемах зоны тайги и смешанных лесов

В и д	Средняя, кг/га		Максим. кг/га		Число наблюдений		
	Тайга	Смешанный лес	Тайга	Смешанный лес	Тайга	Смешанный лес	Всего
Окунь	15,3 ± 3,4	23,9 ± 8,1	69,0	69,4	83	35	118
Плотва	34,2 ± 10,6	56,8 ± 22,1	120,0	217,0	41	26	67
Щука	2,6 ± 0,7	10,7 ± 4,1	15,1	54,0	50	28	78
Ерш	2,1 ± 0,8	2,8 ± 1,3	10,2	8,7	26	17	43
Налим	1,7 ± 0,7	1,0 ± 0,8	6,6	2,4	22	4	26
Лещ	11,6 ± 8,8	37,5 ± 22,4	50,0	141,3	7	11	18
Карась	5,1 ± 3,9	17,8 ± 11,3	35,2	125,5	7	10	17

Ихтиомасса (г/м^3) и ихтиомасса (г/м^2).
 Общепринятым считается определение ихтиомассы и рыбопродукции озер и водохранилищ на единицу площади, значительно реже определяют эти показатели в единице объема (Пикуш, Сухойван, 1978). Сопоставление ихтиомассы (г/м^2) 212 озер разных природных зон Европы и Америки с ихтиомассой в единице объема (г/м^3) указывает на общую закономерность: с увеличением ихтиомассы под единицей площади происходит закономерное увеличение ихтиомассы в единице объема.

Глава 7. СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ БИОМАССОЙ ФИТОПЛАНКТОНА, ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИЕЙ, КОРМОВОЙ БАЗОЙ ДЛЯ РЫБ И ИХТИОМАССОЙ

Биомасса фитопланктона, кормовая база для рыб, ихтиомасса. Вопрос соотношения биомассы фитопланктона, первичной продукции и Р/В - коэффициентов суточных и годовых имеет большое и принципиальное значение для последующих трофических уровней и построения математических моделей водоемов. Большой фактический материал, как указывает Г.Г. Винберг (1975) "недостаточно вытснен и даже находится в противоречивом положении" и в настоящее время еще трудно высказать обоснованное мнение о возможных суточных Р/В - коэффициентах (Винберг, 1977). Поэтому предпринята попытка определить средние показатели Р/В - коэффициентов для озер разных природных зон путем сопоставления биомассы фитопланктона в единицах углерода (гС/м^3 и гС/м^2) и первичной продукции большого числа водоемов (табл. 21).

Среднесуточные Р/В - коэффициенты фитопланктона в м^3 на оптимальной глубине фотосинтеза от зоны тундры и лесотундры к зоне тайги и смешанных лесов уменьшаются от 2,20-2,36 до 1,08-2,08 (табл. 21). Однако, эти величины несколько завышены, т.к. первичная продукция взята на оптимальной глубине фотосинтеза, а показатели биомассы фитопланктона - средние для водоема или его фотической зоны, а не на глубине оптимального фотосинтеза. Определение среднесуточных Р/В - коэффициентов фитопланктона под м^2 показало, что при сохранении той же закономерности снижения показателей от зоны тундры и лесотундры к зоне тайги и смешанных лесов, они примерно, в 2,1-4,7 раза меньше, чем суточные Р/В-коэффициенты в единице объема (табл. 21).

Таблица 21

Средние показатели биомассы фитопланктона, первичной продукции, суточных и годовых Р/В-коэффициентов в озерах разных природных зон

З о н а	Биомасса фитопланктона		Первичная продукция			Р/В-коэффициенты		
	гС/м ³	гС/м ²	гС/м ³ . сутки на опти- мальной глубине	гС/м ² . сутки	гС/м ² . год	м ³ сутки на опти- мальной глубине	м ² . сутки	м ² . год
Тундра	0,071	0,241	0,156	0,220	18,5	2,20	0,92	77
Лесотундра	0,075	0,232	0,177	0,261	23,4	2,36	1,12	101
Северная тайга	0,097	0,310	0,202	0,286	28,3	2,08	0,92	92
Средняя и южная тайга	0,175	0,705	0,284	0,472	57,0	1,62	0,67	81
Смешанный лес	0,919	4,050	0,995	0,925	149,0	1,08	0,23	37
Число озер	1294	1294	268	233	289	268	233	289

Средние P/B-коэффициенты фитопланктона за вегетационный период достигают наибольших величин в озерах лесотундры и северной тайги, а наименьших - в зоне смешанных лесов (табл.21), что вполне согласуется с материалами других исследователей (Винберг, 1975, 1977; Трифонова, 1980).

Сопоставление средней биомассы фитопланктона с биомассой зоопланктона, бентоса и ихтиомассой озер разных природных зон показывает, что наибольшие относительные величины наблюдаются в озерах тундры и лесотундры, а наименьшие - в озерах зоны смешанных лесов (табл.22). О высоком отношении биомассы зоопланктона к биомассе фитопланктона в северных озерах писал Г.Г. Винберг (1977). Ихтиомасса, как в m^3 , так и по m^2 составляет 22-76% от биомассы фитопланктона. Наибольшие относительные величины наблюдаются в озерах лесотундры; наименьшие в озерах зоны смешанных лесов (табл.22). В среднем, годо-

Таблица 22

Относительные величины биомассы зоопланктона, бентоса, ихтиомассы и рыбопродукции в процентах от биомассы фитопланктона (расчет по сырому весу)

З о н а	Зоопланктон		Бентос	Зоопланк- тон+бен- тос, $m^2, \%$	Ихтиомасса		Рыбопродукция	
	$m^3, \%$	$m^2, \%$	$m^2, \%$		$m^3, \%$	$m^2, \%$	$m^3, \%$	$m^2, \%$
Тундра	112	114	85	200	62	62	12,7	13,2
Лесотундра	107	107	111	220	76	76	19,1	17,3
Северная тайга	82	82	109	192	68	62	17,2	13,5
Средняя и южная тайга	67	54	47	101	63	45	20,3	14,8
Смешанный лес	27	27	20	47	28	22	11,8	8,7

вая продукция рыб в озерах разных природных зон составляет 11,8-20,3% в m^3 и 8,7-17,3% под m^2 от средней биомассы фитопланктона.

Первичная продукция, кормовая база для рыб, ихтиомасса. Наибольший интерес представляет сопоставление суточной и годовой первичной продукции фитопланктона с биомассой зоопланктона, бен-

тоса, ихтиомассой и рыбопродукцией. Средние относительные величины биомассы зоопланктона в м^3 в процентах от суточной первичной продукции в м^3 на оптимальной глубине фотосинтеза в разных природных зонах изменяются от 15% в водоемах зоны смешанных лесов до 35,7% — в озерах средней и южной тайги (табл.23). Весьма примечательно, что средние относительные величины биомассы зоопланктона, бентоса и суммарной биомассы зоопланктона и бентоса под м^2 в процентах от суточной продукции фитопланктона под м^2 во всех природных зонах практически одного порядка (табл.23).

Таблица 23

Относительные величины биомассы зоопланктона, бентоса, ихтиомассы и рыбопродукции в процентах от суточной первичной продукции

З о н а	Зоопланктон		Бентос	Зоопланк- тон+бен- тос	Ихтиомасса		Рыбопродукция	
	$\text{м}^3, \%$	$\text{м}^2, \%$	$\text{м}^2, \%$	$\text{м}^2, \%$	$\text{м}^3, \%$	$\text{м}^2, \%$	$\text{м}^3, \%$	$\text{м}^2, \%$
Тундра	30,1	75,0	64,5	139	28	65	5,8	13,9
Лесотундра	36,5	57,0	68,8	126	32	68	7,9	15,3
Северная тайга	23,3	68,2	75,6	124	33	68	8,4	14,7
Средняя и южная тайга	35,7	59,6	47,6	107	39	67	12,7	22,7
Смешанный лес	15,0	70,2	59,6	130	26	94	10,9	37,6

Относительная величина ихтиомассы в м^3 изменяется в озерах разных природных зон от 26 до 39% от суточной первичной продукции на оптимальной глубине в м^3 , а относительная величина ихтиомассы под м^2 составляет 65–94% от суточной первичной продукции фитопланктона под м^2 .

Материалы по вылову рыбы в озерах тропиков Азии и Африки показали, что годовая промысловая рыбопродукция составляет в среднем 28,3% от суточной первичной продукции под м^2 . Более того, для водоемов Азии эта средняя величина по 10 озерам и водохранилищам составляет 27,4%, а по 9 водоемам Африки — 29,3%, т.е. практически совпадают. Если допустить, что вылов рыбы составляет 1/2–1/3 часть рыбопродукции, тогда относительная величина годовой рыбопродукции в водоемах тропиков составит 57–85% от валовой суточной первичной продукции. Таким обра-

зом, относительная величина рыбопродукции от зоны тундры до водоемов тропиков возрастает от 13,9 до 57-85% от валовой суточной первичной продукции фитопланктона.

Еще в тридцатые годы Г.Г. Винберг (1937) и В.С. Иглер (1939) сопоставили валовую первичную продукцию опытных карповых прудов с рыбопродукцией и получили относительные величины рыбопродукции (в %) от валовой первичной продукции фитопланктона за сезон выращивания. Затем многие исследователи продолжили эти работы (Винберг, Ляхнович, 1965; Мальцман, 1969; Кузьмичева, 1970, 1976; Сушеня, 1975; Mc Connell, 1963; Wrobel, 1970; Nergiega-Curtis, 1979 и др.) и получили относительную величину рыбопродукции в прудах около 3% от первичной продукции фитопланктона.

Значительно позднее стали изучать соотношение первичной продукции с ихтиомассой, рыбопродукцией и выловом рыбы в озерах, водохранилищах и морях (Винберг, 1970, 1973, 1975, 1976; Винберг, Кобленц-Мишке, 1965; Бульон, Винберг, 1981; Рассашко, 1970; Лапицкий, 1970; Цискаришвили, 1976, 1978, 1979; Цискаришвили, Кокосадзе, 1981; Власова, Гецен, 1976; Бессенов, Черняева, 1977; Руденко, 1978; Норосельцев, 1981; Маркина, Погодин, 1982; Rupp, De Roche, 1965; Ryther, 1969; Sreenivasan, 1969, 1970; Straskbara, 1970; Malack, 1976; Oglesby, 1977; Kajak, 1978; Wissmar, Netzel, 1978).

В.В. Бульон и Г.Г. Винберг (1981) на основании обобщения материалов по промысловому вылову рыбы из озер, водохранилищ и морей и величине первичной продукции рассчитали уравнение регрессии вылова рыбы от первичной продукции. Среднеарифметическая величина (в %) относительного вылова рыбы составила $0,18 \pm 0,09$ от валовой первичной продукции.

С использованием ихтиоцидов открывается реальная возможность определить абсолютную ихтиомассу озер и сопоставить ее с первичной продукцией. Одни из первых работ, где пригодятся фактические материалы по первичной продукции и ихтиомассам — это работы D.S. Rupp и De Roche (1965) и И.Ф. Рассашко (1970).

Сопоставление годовой первичной продукции фитопланктона с биомассой зоопланктона, бентоса, суммарной биомассой зоопланктона и бентоса и ихтиомассой озер разных природных зон показывает, что относительная величина биомасс (зоопланктон, бентос, рыбы)

от зоны тундры к зоне смешанных лесов, в процентах годовой первичной продукции, уменьшается (табл.24). К сожалению автор

Таблица 24

Относительные величины биомассы зоопланктона, бентоса и ихтиомассы и рыбопродукции (под м²) в процентах годовой первичной продукции фитопланктона озер разных природных зон

З о н а	Зоопланк-! !тон	Бентос! !	Зоопланк-! !тон+бентос!	Ихтиомас-! !са	Рыбопродук- !ция
Тундра	0,09	0,77	1,66	0,81	0,17
Лесотундра	0,64	0,77	1,41	0,76	0,17
Северная тайга	0,49	0,76	1,25	0,68	0,15
Средняя и южная тайга	0,49	0,40	0,89	0,56	0,18
Смешанный лес	0,44	0,37	0,81	0,58	0,23
Тропики	-	-	-	0,17	0,14-0,21

не располагает материалами по первичной продукции и ихтиомассам озер зоны степей и субтропиков, чтобы их сопоставить, но имеются материалы по средней первичной продукции (7750 ккал/м²·год) водоемов тропиков и ихтиомассам (12,9 ккал/м²), что дает 0,17% от годовой первичной продукции. Таким образом, средняя относительная величина ихтиомассы в процентах от годовой первичной продукции закономерно изменяется от 0,81 в озерах тундры до 0,17% в водоемах тропиков (табл.24).

Самым примечательным является то, что средняя относительная величина рыбопродукции в процентах годовой первичной продукции во всех природных зонах от тундры до тропиков, составляет, в среднем, примерно одинаковую величину, 0,15-0,23% (табл.25) хотя для зоны абсолютные средние величины первичной продукции изменяются в десятки раз: 7750 ккал/м²·год - в водоемах тропиков и 185 ккал/м²·год - в водоемах тундры. Все это говорит о том, что водные экологические системы при передаче энергии и вещества с одного трофического уровня на другой работают, примерно, с одинаковой относительной эффективностью от зоны тундры до зоны тропиков.

Глава 8. ПРИРОДНЫЕ ЗОНЫ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ШКАЛЫ ТРОФНОСТИ

Природные зоны и биомасса фитопланктона. Одним из необходимых элементов при изучении озер является биомасса фитопланктона, которая служит косвенным показателем продукционных возможностей озер. Т.М. Михеева (1975) приводит материалы по оценке биомассы фитопланктона 300 озер мира почти всех природных зон. К настоящему времени в трех природных зонах Европы биомасса фитопланктона определена более чем в тысяче озер (табл.25).

Следует подчеркнуть, что средние величины биомассы фитопланктона в зоне смешанных лесов, по сравнению с зоной тайги увеличиваются почти в семь раз. Такое же резкое увеличение показателей биомассы в озерах зоны смешанных лесов наблюдается для зоопланктона, бентоса и ихтиомассы.

Природные зоны и первичная продукция фитопланктона. Начиная с 1932 года стали широко использовать метод склянок ("метод Винберга") для определения первичной продукции (Винберг, 1934, 1960). Радиоуглеродную модификацию метода склянок впервые применил Стеман-Нильсон (1951). С тех пор, в основном двумя методами, первичная продукция фитопланктона определена в сотнях озер (табл.26 и 27). Сопоставление первичной продукции фитопланктона озер из разных природных зон показывает, что как средние, так и максимальные величины первичной продукции увеличиваются от зоны тундры и лесотундры к зоне смешанных лесов (таблицы 26 и 27).

Природные зоны, биомасса зоопланктона, бентоса и ихтиомасса. К настоящему времени накопился значительный материал по определению не только качественного состава, но и количественных показателей развития зоопланктона, бентоса и ихтиомассы озер разных природных зон, что позволяет сопоставить эти количественные показатели с природными зонами (табл.28). Материалы таблицы 28 показывают, что средние количественные показатели от зоны тундры к зоне смешанных лесов возрастают.

Классификации озер по биомассе фитопланктона, содержанию хло-

Таблица 25
Биомасса фитопланктона в озерах разных природных зон Европы

З о н а	Биомасса фитопланктона, г/м ³							Средняя, г/м ³	Число озер
	<0,5	0,5 - 1	1 - 2	2 - 4	4 - 8	8 - 16	> 16		
Тундра	14	3	1	1	1	-	-	0,90	20
Тайга	676	132	103	83	68	36	-	1,5	1098
Смешанный лес	6	21	31	29	30	31	28	10,3	176
Число озер	699	156	135	113	99	67	28	-	1294

Таблица 26
Первичная продукция фитопланктона в озерах разных природных зон Европы

З о н а	Первичная продукция, гО /м ³ . сутки								Средняя гО ₂ /м ³ .сутки	Число озер
	<0,25	0,25-0,5	0,5-1	1-2	2-4	4-8	8-16	> 16		
Тундра	7	2	3	2	-	-	-	-	0,52	14
Северная тайга	7	7	3	3	1	-	-	-	0,66	21
Средняя и южная тайга	32	30	26	29	5	1	1	-	0,91	124
Смешанный лес	8	7	10	26	33	19	5	1	3,18	109
Число озер	54	46	42	60	39	20	6	1	-	268

Таблица 27

Первичная продукция фитопланктона в озерах разных природных зон Европы

З о н а	Первичная продукция, гС/м ² . год							Средняя гС/м ² .год	Число озер
	<12,5	12,5-25	25-50	50-100	100-200	200-400	>400		
Лесотундра	16	8	7	3	-	-	-	23	34
Тайга	24	25	22	26	21	3	-	54	121
Смешанный лес	4	10	13	38	44	17	8	149	134
Число озер	44	43	42	67	65	20	8	-	289

Таблица 29

Стандартные классы биологических показателей озер и водохранилищ (шкалы трофности)

К л а с с	Био- масса хлоро- фитла- на, мг/м ³	Первичная продукция		Биомасса фито-и зоопланк- тона, их- тиомасса, г/м ³	Биомасса зоопланк- тона, бен- тоса, их- тиомасса, г/м ²	Суммар- ная био- масса зоопланк- тона и бентоса, г/м ²	Преобладающий тип водоема
		гС/м ³ .сут- ки гС/м ² .сутки	гС/м ² . год				
Очень низкий	<1,5	<0,125	<12,5	<0,5	<1,25	<2,5	α - олиготрофный
Низкий	1,5-3	0,125-0,25	12,5-25	0,5-1	1,25-2,5	2,5-5	β - олиготрофный
Умеренный	3-6	0,25-0,5	25-50	1-2	2,5-5	5-10	α - мезотрофный
Средний	6-12	0,5-1	50-100	2-4	5-10	10-20	β - мезотрофный
Повышенный	12-24	1-2	100-200	4-8	10-20	20-40	α - евтрофный
Высокий	24-48	2-4	200-400	8-16	20-40	40-80	β - евтрофный
Очень высокий	>48	>4	>400	>16	>40	>80	политрофный

рофилла "а", первичной продукции, биомассе зоопланктона, бентоса, ихтиомассе и промышленной продукции. В этой части работы дан краткий обзор количественных классификаций озер и водохранилищ по биомассе фитопланктона (Vollenweider, 1968; Михеева, 1969, 1973; Кукинский с соавторами, 1976; Милиус, Киваск, 1979; Трофимова, 1979; Heinonen, 1980); содержанию хлорофилла "а" (Винберг, 1960; Sakamoto, 1966; National Academy, 1973; Dobson, Gilbertson, Sly, 1974; Felföldi, 1974; Трифонова, 1979; Милиус, Киваск, 1980; Vollenweider, Kerekes, 1980; Милиус, 1980; Kudelska, Soszka, Cydrik, 1981); первичной продукции $гС/м^3 \cdot сутки$ (Винберг, 1960; Lehmusluot, 1969; Бульон, 1980), первичной продукции $гС/м^2 \cdot сутки$ (Винберг, 1960, 1961; Rodhe, 1967; Hübel, 1971; Likens, 1975; Кукинский с соавторами, 1976; Бульон, 1981) и $гС/м^2 \cdot год$ (Винберг, 1960, 1961; Rodhe, 1967, 1969; Hübel, 1966; Lehmusluot, 1968; Vollenweider, 1974; Hillbricht-Ilkowska, 1976; Бульон, 1981); биомассе бентоса (Науман, 1927; Грезе, 1941; Гурьянова, 1946; Сальдау, 1953; Иоффе, 1961; Баранов, 1962; Пидгайко с соавторами, 1961; Александров, 1966; Eesti järvi, 1968; Мухачев, 1963; Соловкина, 1975; Григалис, Санвайтите, 1975; Кукинский с соавторами, 1976; Курбангалиева, 1976; Андрияшкин, Козлова, 1980); зоопланктона ($г/м^3$) (Сальдау, 1953; Урбан, 1962; Филимонова, 1963; Лине, 1963; Гордеева-Перцева, Гордеева, 1963; Пидгайко с соавторами, 1968; Мухачев, 1970; Киселите, Найнайте, 1975; Салазкин, 1976; Кукинский с соавторами, 1976; Курбангалиева, 1976; Андрияшкин, Козлова, 1980) и зоопланктона ($г/м^2$) (Гордеева-Перцева, Гордеева, 1968; Андрияшкин, Козлова, 1980), ихтиомассе (Руденко, 1978) и промышленной рыбопродукции (Шкапский, 1912; Вальтер, 1923; Арнольд, 1934; Елеонский, 1936; Schärercklaus, 1936; Грезе, 1941; Себенцев, Мейснер, Михеев, 1953; Турин, 1961).

На основании анализа предложенных количественных классификаций озер и водохранилищ по биологическим показателям и материалам по первичной продукции, биомассе хлорофилла "а", фито- и зоопланктона, бентоса и ихтиомассе более чем 3 тысяч водоемов Европы и Северной Америки предложены стандартные классификации этих показателей (табл. 29), которые в дальнейшем могут быть

Таблица 28

Средняя биомасса зоопланктона, бентоса и ихтиомасса озер разных природных зон Европы

З о н а	Зоопланктон		Бентос г/м ²	Зоопланктон + бентос, г/м ²	Ихтио- масса, г/м ²	Число озер
	г/м ³	г/м ²				
Тундра	1,27	2,74	4,62	7,86	—	70
Тайга	1,44	4,52	3,90	9,55	3,83	990
Смешанный лес	2,76	12,20	8,92	22,84	10,43	582

дополнены и уточнены. Наименования этим классам можно дать исходя из широко распространенной типологии озер Тинемана-Наумана: олиготрофные-мезотрофные-евтрофные и политрофные.

Сейчас в научной литературе для разделения озер по уровню трофики используется несколько десятков наименований с разными количественными показателями. Для унификации и стандартизации наименований типов озер и установлением стандартных "шкал трофности", предлагается оставить: ультраолиготрофные, α и β -олиготрофные, α и β -мезотрофные, α и β -евтрофные и политрофные типы озер. Деление олиготрофных, мезотрофных и евтрофных озер на α - и β - группы позволяет более дифференцированно классифицировать водоемы. Кроме того, необходимо разработать стандартные "шкалы трофности" не только для биомассы фито- и зоопланктона, бентоса и рыбы, но и для их продукции и P/B-коэффициентов и определить характерные показатели для водоемов разных природных зон.

Глава 9. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИХТИОМАССЫ И РЫБОПРОДУКЦИИ ОЗЕР ПО ЛИМНОЛОГИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ (вместо заключения)

Обзор методик определения ихтиомассы и рыбопродукции. Основная масса методов определения численности и биомассы рыб дает относительные показатели. Поэтому, как указывает В.Ф. Ройс (1975) и большинство других исследователей "одной из основных проблем динамики численности популяций является превращение относительных измерений в абсолютную численность и биомассу".

Существует много методов и способов определения числен-

ности рыб, ихтиомассы и промысловой продукции, которые можно разбить на две основные группы: 1) косвенные (дан краткий обзор 14 методов и их вариантов) и 2) прямые - а) спуск (откачка) озер и полный учет рыбы (Михеев, 1936, 1947; Орловский, 1935; Зверев, 1971; Емельянов, 1971; Михайлов, 1971; Емельянов, Галкин, 1972); б) использование взрывчатых веществ (Богданов, Бурмакин, Головкин, 1958; Горбунова, Дмитренко, 1964; Жуков, Залозный, 1970); метод продольных тоней (Михеев, 1936, 1947, 1954; Суховерков, 1947), неводной обтяжки (Егошин, 1951), тотального (Зонов, Гулин, Белоусов, 1967; Зонов, 1973; Виноградов, 1974, 1976) и тотально-секторного облова (Маркин, 1977); г) использование ихтиоцидов (Titcomb, 1914; Ball, 1948; Бурмакин, 1958, 1960 и обзорные работы: Бурмакин, 1967; Судакова, 1977; Lennon, Hump, Schik, Burren, 1971).

Определение ихтиомассы и рыбопродукции по лимнологическим показателям. С использованием ихтиоцидов и тотального метода облова озер в рыбном хозяйстве открылась реальная возможность определения фактической величины ихтиомассы и сравнение этих материалов с основными гидрологическими, гидрохимическими и гидробиологическими показателями, что позволит, до некоторой степени, выяснить влияние этих факторов на видовой состав, численность, ихтиомассу и величину рыбопродукции разнотипных озер.

В общей сложности для зоны тайги (126), смешанных (133) и широколиственных лесов (14), степей (81), субтропиков (84) и тропиков (7) Европы и Северной Америки удалось собрать сведения о 445 озерах, обработанных ихтиоцидами, в которых производился учет всей рыбы.

Многочисленные исследования зависимости рыбопродукции и ихтиомассы от лимнологических показателей водоемов разных природных зон показали, что обычно один и тот же фактор проявляется однонаправлено, но на разных уровнях показателей рыбопродукции и ихтиомассы, характерных для каждой природной зоны (Ryder, Kerr, Luftus, Regier, 1974; Ryder, 1978; Китаев, 1978, 1981; Дценко, Юдович, 1982). Это положение открывает реальную возможность получения семейства линий на графиках

(или уравнений регрессии) для определения рыбопродукции или ихтиомассы в зависимости от гидрологических, гидрохимических и гидробиологических показателей для озер разных природных зон.

Путем сопоставления изученных параметров: площадь озера, средняя и максимальная глубины, термический тип, гидрохимические показатели и показатели кормовой базы с ихтиомассой, можно оценить вероятную ихтиомассу озера. По каждому лимнологическому показателю по графикам, таблицам или уравнениям регрессии определяют наиболее вероятную ихтиомассу по каждому показателю, полученные результаты суммируют и делят на число изученных показателей, которые были использованы для определения ихтиомассы.

Между ихтиомассой и годовой рыбопродукцией наблюдается линейная связь с коэффициентом корреляции 0,96 (Whiteside, Carter, 1972). Поэтому, зная ихтиомассу, можно судить о возможной рыбопродукции. Для разных природных зон определены Р/В-коэффициенты как для отдельных видов рыб, так и для ихтиоценоза в целом. Средние Р/В-коэффициенты для рыб из озер тундры к озерам зоны тропиков изменяются от 0,1-0,2 до 1-2 и более (Sharpes, 1978; Китаев, 1981). Количественные показатели ихтиомассы и рыбопродукции в озерах пяти природных зон Европы и Америки приведены по фактическим данным (табл. 30).

Таблица 30

Ихтиомасса, Р/В-коэффициент и рыбопродукция озер разных природных зон

Природная зона	Ихтиомасса, кг/га		Средний Р/В-коэффициент для рыб	Естественная рыбопродукция, кг/га	
	колебания	средняя		колебания	средняя
Тундра	0,8 - 125*	15*	0,1 - 0,2	0,1 - 25*	3*
Тайга	1,6 - 250	31,6-32,3*	0,2-0,4	0,3-100	10
Смешанный лес	7,3 - 820	97,3-104**	0,4-0,6	3 -300	40-50**
Лесостепь	10 - 900*	150*	0,6-0,8	6 -700*	100*
Степь	12,8-1006	286-319**	0,8-1,0	10 -1000	260-290**
Субтропики	14,6 -563	? -209**	1,0-1,4	15 -800	250
Тропики	25 -326	? -129**	1,6-2,0	40 -650	230

* величины получены расчетным путем

** первая величина характеризует озера Европы; вторая - Северной Америки

Для зоны тундры и лесостепи показатели ихтиомассы и рыбопродукции получены расчетным путем, исходя из географической закономерности изменения показателей в зависимости от природной зоны и лимнологических характеристик. Вопросы соотношения рыбопродукции, запаса и вылова рыбы в ихтиологии являются наиболее сложными. Многие десятилетия вокруг этих вопросов идут бурные дискуссии. В условиях прудовых хозяйств они удовлетворительно решены сравнительно давно: как низкая плотность посадки и низкая начальная ихтиомасса при выращивании рыбы в прудах, так и высокая численность и высокая начальная ихтиомасса ведут к снижению рыбопродукции. В отношении озер этот вопрос решить значительно сложнее. Во-первых, в состав ихтиоценоза озера обычно входят несколько видов рыб, среди которых есть виды, представляющие интерес для человека как продукт питания, и виды, не употребляемые в пищу; во-вторых, рыбы могут относиться к двум или даже трем трофическим уровням: растительноядные, "мирные" виды и хищники-ихтиофаги.

При рациональном хозяйстве нужно создавать такие условия, при которых популяции рыб дают максимально возможный прирост. "Нужно заботиться об увеличении не запасов рыбы, а об увеличении прироста стада, надо понять, что большой прирост и большой запас - вещи несовместимые" (Гаранов, ИЭИ). Вероятно, оптимальный запас (кг/га) рыб в озерах тундры, тайги и смешанных лесов приблизительно должен быть равен емкости водоема по ихтиомассе, разделенной на $I + P/V$ -коэффициент, а улов - годовичному чистому приросту популяции рыб, что является основным принципом рационального рыбного хозяйства. В озерах других природных зон, где P/V -коэффициент больше I , годовая рыбопродукция больше емкости водоема, поэтому в озерах этих природных зон можно снимать два-три урожая.

ВЫВОДЫ

1. "Всемогущий закон" природы по зональности почв В.В. Докучаева распространяется не только на почвы, моря, озера и реки, но и на озера.

2. Среднее число озер на единицу площади от зоны тундры к зоне смешанных лесов уменьшается, в то время как средняя пло-

щадь одного озера увеличивается.

3. Определены средние величины гидрологических, гидрохимических и гидробиологических показателей, свойственных каждой зоне.

4. Установлена зависимость величины биомассы фито- и зоопланктона, бентоса и рыбы от биотических и абиотических показателей.

5. Изменения количественных показателей биомассы и продукции зоопланктона, бентоса и рыб в зависимости от экологических факторов во всех изученных зонах идут однонаправленно, но на разных количественных уровнях, характерных для каждой природной зоны.

6. Средние количественные показатели биомассы и продукции рыб в озерах из однотипных природных зон Европы и Северной Америки почти совпадают.

7. Выявлено соотношение между биомассой фитопланктона, первичной продукцией с биомассой зоопланктона, бентоса, ихтиомассой и рыбопродукцией.

8. Водные экологические системы при передаче вещества и энергии с одного трофического уровня на другой "работают", примерно, с одинаковой эффективностью от зоны тундры до зоны тропиков.

9. На основании анализа 127 количественных классификаций водоемов и материалов по большому числу озер (несколько тысяч) Европы и Северной Америки предложены стандартные величины гидрологических и гидрохимических показателей и стандартные "шкалы трофности" первичной продукции, биомассы хлорофилла "а", фито- и зоопланктона, бентоса, рыбы и рыбопродукции.

10. Разработана методика определения ихтиомассы и рыбопродукции озер по лимнологическим показателям с учетом природных зон.

11. Определены рыбопродукционные возможности и сырьевые ресурсы малых и средних озер зоны тундры, тайги и смешанных лесов Европейской части СССР.

12. Создан банк данных по озерам трех природных зон Европы и Северной Америки (более 4 тысяч паспортов).

СПИСОК
РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Китаев С.П. Опыт применения полихлорпинена для уничтожения малоценной и сорной рыбы в малых озерах южной Карелии. — Сессия ученого совета по проблеме "Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии", Петрозаводск, 1961, с. 49–50.
2. Гордеева Л.И., Заболоцкий А.А., Китаев С.П. Опыт применения полихлорпинена для уничтожения малоценной рыбы в условиях плотничного озера. — 9 научная конференция по изучению водоемов Прибалтики, Рига, 1961, с. 158–159.
3. Китаев С.П. Опыт применения полихлорпинена для уничтожения малоценной и сорной рыбы в малых озерах южной Карелии. — Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. М.-Л., "Наука", 1963, вып. I, с. 193–196.
4. Гордеева Л.И., Заболоцкий А.А., Китаев С.П. Опыт применения полихлорпинена для уничтожения малоценной рыбы в условиях плотничного озера. — Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Прибалтики, Рига, 1963, с. 327–331.
5. Китаев С.П. О структуре популяций окуни в разных типах озер. Сессия ученого совета по проблеме "Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии", Петрозаводск, 1964, с. 55–57.
6. Китаев С.П. Использование полихлорпинена для подготовки озер к зарыблению в условиях Карелии. — Сб. Рыбное хозяйство Карелии, Петрозаводск, 1964, вып. 8, с. 32–40.
7. Китаев С.П. Бенталь озер и принцип ее деления на зоны. Лимнологические типы озер в зависимости от их глубины. — 12 научная конференция по изучению внутренних водоемов Прибалтики, Вильнюс, 1965, с. 109–111.
8. Китаев С.П. О зависимости летней биомассы зоопланктона и бентоса озер Балтийского бассейна Карелии от гидрологических и гидрохимических показателей. — Конференция молодых биологов Карелии, Петрозаводск, 1968, с. 130–131.

9. Китаев С.П. О соотношении прозрачности воды и средней глубины и о влиянии этого фактора на летнюю биомассу зоопланктона и бентоса.— Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии, Петрозаводск, с.55-56.
10. Китаев С.П. К возможности определения средней глубины и показателя условного водообмена картографо-статистическим методом.— Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера, Петрозаводск, 1969, с.33-36.
11. Китаев С.П. Изменения гидрологических и гидрохимических показателей озер Карелии (Балтийский бассейн) в зависимости от их площади.— Материалы 22-го гидрохимического совещания, Новочеркасск, 1969, вып.3, с.32-34.
12. Баранов С.А., Глазычсра И.В., Китаев С.П. Об определении критической концентрации планктона в водоемах.— Охрана и рациональное использование живой природы водоемов Казахстана, Алма-АТА, 1969, с.139-140.
13. Китаев С.П. Характеристика экологического фона жизни рыб озер Балтийского кристаллического щита. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук, Петрозаводск, 1970, с.28.
14. Китаев С.П. Характер зависимости летней биомассы зоопланктона и бентоса от содержания кислорода в озерах южной и средней Карелии.— Научная конференция биологов Карелии, посвященная 50-летию образования СССР. Петрозаводск, 1972, с.233-235.
15. Китаев С.П. К вопросу об оценке эффективности удобрения озер на примере деятельности опытно-промышленного Сямозерского комбината.— Тезисы отчетной сессии Ученого совета СевНИОРХ по итогам научно-исследовательских работ за 1971 год, Петрозаводск, 1972, с.124-126.
16. Китаев С.П. К возможности использования информационного анализа при изучении озер Карелии на примере лимнологической типизации.— Лимнология Северо-Запада СССР., Таллин, 1973, I, с. 31-34.
17. Китаев С.П. Термические и оптические условия фотосинтеза водных растений в димиктических озерах и влияние этих условий на летнюю биомассу зоопланктона и бентоса.— Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики, Минск, 1973, с.99-102.

18. Китаев С.П., Румянцев Е.А. Минерализация воды озер Карелии как один из лимитирующих факторов развития реликтовых и паразитических ракообразных.- 9-я Сессия Ученого Совета по проблеме "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера", Петрозаводск, 1974, с.54-55.
19. Китаев С.П. Термические классификации озер мира.- Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики, Вильнюс, 1975, с.12-15.
20. Китаев С.П. Определение абсолютной численности нерестовой части популяции ряпушки путем учета площади нерестилищ и плотности их засева икрой.- Отчетная Сессия Ученого совета СевНИОРХ по итогам работы 1973-1974 гг., Петрозаводск, 1975, с.84-87.
21. Китаев С.П. Продукция реликтовых ракообразных озер Среднее и Нижнее Куйто.- Отчетная Сессия Ученого совета СевНИОРХ по итогам работ 1973-1974 гг., Петрозаводск, 1975, с.81-83.
22. Китаев С.П. Изменения Р/В - коэффициентов кормовой базы озер в зависимости от лимнологических показателей.- Труды ПИИРО, 1977, т.32, с. 7-11.
23. Китаев С.П. Зависимость ихтиомассы озер бассейна Балтийского моря от лимнологических показателей.-XIX научная конференция по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии, Минск, 1977, с.71-72.
24. Анухина А.М., Китаев С.П., Семенов В.Н. Рыбохозяйственные возможности озер Архангельской области.- 10-я Сессия Ученого совета по проблеме "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера", Сыктывкар, 1977, с.75-76.
25. Китаев С.П. Термические классификации озер мира.- Водине ресурсы, 1978, I, с.97-103.
26. Анухина А.М., Китаев С.П., Семенов В.Н., Горохов А.В., Чумаков М.И., Буркова В.П., Леженина Н.И., Овчинников В.Ф.-Природные условия Сийских озер.- Тезисы докладов республиканской конференции по проблеме рыбохозяйственного исследования внутренних водоемов Карелии, Петрозаводск, 1979, с.128-130.

27. Китаев С.П. Роль отношения прозрачности к средней глубине для разделения озер на планктотрофный и бентотрофный типы. — Тезисы докладов республиканской конференции по проблеме рыбохозяйственного исследования внутренних водоемов Карелии, Петрозаводск, 1979, с. 189–190.
28. Китаев С.П. Ихтиомасса и рыбопродукция в озерах разных природных зон Европы и Северной Америки. — IV съезд ВГБО, Киев, 1981, 2, с. 42–44.
29. Китаев С.П. Результаты изучения биопродуктивности внутренних водоемов КАССР. — Тезисы докладов 2-й республиканской конференции по проблемам рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Карелии, Петрозаводск, 1981, с. 14–15.
30. Китаев С.П. Реликтовые ракообразные в озерах бассейнов Печоры и Северной Двины. — Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера, Петрозаводск, 1984, с. 35–36.
31. Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон (тундра, тайга, смешанный лес) (в печати).
32. Китаев С.П. Предложения о внесении изменений в "Положение об охране рыбных запасов и регулировании рыболовства в водоемах СССР". — Тезисы докладов 3-й республиканской конференции по проблемам рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Карелии, Петрозаводск, 1983, с. 30–31.

Китаев