

Рис. 5.2. Соотношение суточных P/B-коэффициентов и концентрации фосфора в воде заливов ($r = 0,75$)

5.2. Характеристика процессов первичного продуцирования органического вещества

Первые исследования первичного продуцирования в Онежском озере были проведены с целью количественной оценки этого процесса в разных участках водоема (Романенко, 1966). Позднее наблюдениями была охвачена уже значительная часть его акватории, что позволило оценить продуктивность водоема в целом (Сорокин, Федоров, 1969; Трифонова и др., 1982). Используя данные, полученные предыдущими авторами для расчета P/B-коэффициентов, Н. А. Петрова (1973б) сделала подробный анализ фотосинтетической активности водорослей, обозначила особенности их сезонного развития и рассчитала величину годовой продукции. Более поздние исследования, посвященные межгодовой изменчивости продукционных процессов и их сезонной динамике, были проведены Л. П. Умновой (1982) в олиготрофном заливе Большое Онего.

Несмотря на большую значимость полученных данных, они, однако, относятся преимущественно к открытым олиготрофным районам озера. Вместе с тем оно по своим лимническим особенностям является весьма сложной гетерогенной экосистемой, характеризующейся значительной изменчивостью продуктивности отдельных его участков (Кауфман, Пирожкова, 1989). На преобладающей акватории водоема уровень первичной продукции определяется естественно сложившимися в ходе эволюции озера условиями и характеризуется заметной устойчивостью показателей на протяжении длительного периода времени.

В прибрежных районах ощутимое воздействие на экосистему оказывают природный речной, склоновый сток с водосбора и антропогенный фактор. В последние 40–50 лет фотосинтетические процессы получили здесь ускоренное развитие, но именно на этих участках первичная продукция наименее изучена. Отдельные исследования, проведенные в Петрозаводской и Кондопожской губах во второй половине 70-х годов, отражали ситуацию в заливах, предопределяющую проведение важных природоохранных мероприятий, в том числе ввод в эксплуатацию очистных сооружений (Трифонова, Николаев, 1980).

В последнее десятилетие в связи с увеличением площади водоема, подверженной эвтрофированию, и выходом этого процесса за пределы обеих губ возникла необходимость мониторинговых наблюдений за показателями первичной продукции на всей акватории озера и особенно в его загрязненных заливах.

Исследования фотосинтетических процессов продуцирования органического вещества в крупных северо-западных губах проводили скляночным методом в радиоизотопной модификации (Сорокин, 1959; Романенко, Кузнецов, 1974; Кузнецов, Дубинина, 1989; Steemann-Nielsen, 1952). Интенсивность фотосинтеза измерялась *in situ* в слое воды от поверхности до глубины тройной прозрачности на 8–9 горизонтах. Коэффициенты K_{ca} , K_v , K_f определяли по схеме Ю. И. Сорокина (Сорокин, 1958, 1968; Калашникова, Сорокин, 1966; Романенко, 1985). По продольному разрезу озера продукцию оценивали только в поверхностном слое воды. Склянки инкубировали *in vitro* при естественном освещении и температуре, соответствующей верхним слоям водной толщи. Интегральную продукцию рассчитывали по известной формуле (Романенко, Кузнецов, 1974), в которой использовали определенный для Онежского озера коэффициент K_f .

Бактериальную ассимиляцию CO_2 определяли из темновой (Кузнецов, Дубинина, 1989). Способом дифференциальной фильтрации разделяли два процесса: темновую фиксацию CO_2 фитопланктоном (d пор = 0,8–0,9 мкм) и ассимиляцию углекислоты бактериопланктоном (d пор = 0,23 мкм).

За период с начала первых исследований фотосинтетических процессов на озере пределы их изменчивости заметно увеличились лишь в эвтрофируемых заливах. В настоящее время на акватории водоема интенсивность поверхностного фотосинтеза варьирует в широких пределах — от 19 до 604 мкг С/л · сут. Сравнительно устойчивым постоянством низких средних за летний период значений, от 19,6 до 40,0 мкг С/л · сут., выделяются профундальный район (Центральное, Большое Онего) и Лижемский залив, составляющие большую часть площади озера (рис. 5.3). Максимальные показатели, наблюдаемые в весенний период в центральной части, не превышают пределов 34,0–80,0 мкг С/л · сут.,

а интегральный фотосинтез — $0,13 \text{ г С/м}^2 \cdot \text{сут.}$ В схожем по гидрологическим условиям с Центральным районом озера заливе Большое Онего продукция достигает $0,10\text{--}0,16 \text{ г С/м}^2 \cdot \text{сут.}$ С ним сопоставима по величине продуцирования органического вещества южная часть озера, отличающаяся мелководьем и быстрым прогревом воды. Здесь, в отличие от Центрального района, значительно раньше происходит сезонная смена фотосинтетической активности планктонных водорослей. Суточная продукция варьирует от $0,07$ до $0,23$, в среднем составляя $0,14 \text{ г С/м}^2$. На отдельных участках этого района интенсивность фотосинтеза может достигать средних по трофогенному слою величин $77,0 \text{ мкг С/л} \cdot \text{сут.}$ При отсутствии развитой промышленности на водосборе одним из важных факторов, оказывающих влияние на южную часть озера, является сток р. Вытегры. Однако явного эвтрофирующего воздействия в приустьевом участке озера он не оказывает. Средняя для трофогенного слоя величина фотосинтеза не превышает здесь $18,0 \text{ мкг С/л} \cdot \text{сут.}$, а суточная продукция — $0,17 \text{ г С/м}^2$.

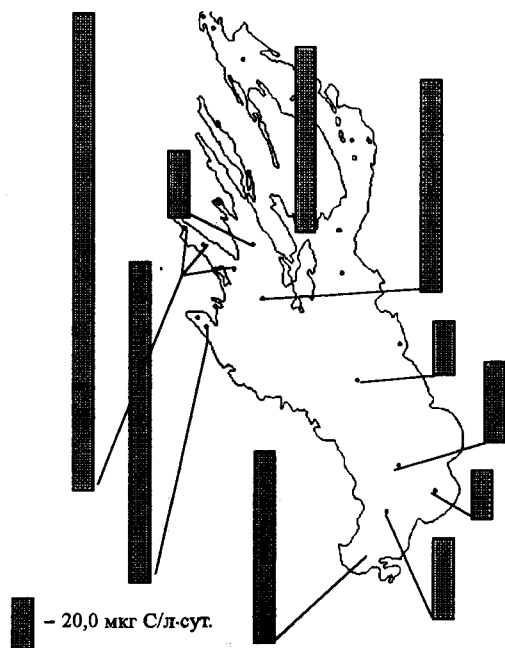


Рис. 5.3. Распределение величин интенсивности фотосинтеза по акватории Онежского озера (1996 г.)

Повышенной продуктивностью, в отличие от открытых районов озера, выделяется акватория Кижских шхер. Этот район вследствие исторически сложившихся причин характеризуется более высокой трофностью. В раннелетний период продукция органического вещества достигает здесь показателей, соизмеримых с определяемыми в эвтрофированных районах озера, а средние по трофогенному слою величины интенсивности фотосинтеза составляют $70,0 \text{ мкг С/л} \cdot \text{сут.}$ Даже в осенний период скорость фотосинтеза, снижаясь до $8,0\text{--}15,0 \text{ мкг С/л} \cdot \text{сут.}$, сохраняет более высокий, чем на других участках озера, уровень.

Заметные признаки антропогенного эвтрофирования проявляются в северо-западном районе озера, особенно в Кондопожской и Петрозаводской губах, величины максимального фотосинтеза (A_{max}) в которых в 3–10 раз превышают показатели открытых районов озера, а среднесуточные показатели интегральной продукции (ΣA) — в 1,5–3, в отдельные годы — в 5 раз (табл. 5.4). Средняя за три года величина суточной интегральной продукции (ΣA) в губах составляет $0,15\text{--}0,46 \text{ г С/м}^2 \cdot \text{сут.}$ против $0,1 \text{ г С/м}^2 \cdot \text{сут.}$ в открытом районе озера, а средневегетационная — соответственно $34\text{--}60$ и 15 г С/м^2 . Распределение этих показателей связано с уровнем насыщения воды биогенными элементами, главным образом фосфором (рис. 5.4)*. Между его содержанием в воде и величинами продукции наблюдается тесная связь ($r = |0,774|$). Сильная зависимость фотосинтеза от фосфора выражена при его концентрации в воде до 15 мкг/л , а уже при содержании 20 мкг Р/л и более (что наблюдается в Кондопожской губе) эта зависимость нарушается, и фосфор перестает быть главным лимитирующим фактором в развитии фотосинтетических процессов.

Таблица 5.4
Максимальная — A_{max} (мкг С/л · сут.) и интегральная — ΣA (мг С/м² · сут.) первичная продукция (средние значения за июнь–октябрь)

Район исследований	1989		1990		1991		1993		
	A_{max}	ΣA	A_{max}	ΣA	A_{max}	ΣA	A_{max}	ΣA	
Открытый район озера	33,9	125,0	22,9	81,0	21,3	81,0	18,0	112,6	
Петрозаводская губа	Середина	93,9	235,4	—	—	62,5	193,4	40,7	184,2
	На выходе	77,3	160,8	—	—	54,7	148,8	—	—
Кондопожская губа	Вершина	244,5	603,8	—	—	243,5	384,8	157,2	395,4
	Середина	88,4	261,8	86,4	213,4	177,8	175,6	60,0	325,0
	На выходе	78,2	159,2	—	—	79,0	190,1	53,2	154,2

* Данные по содержанию фосфора предоставлены А. В. Сабылиной.

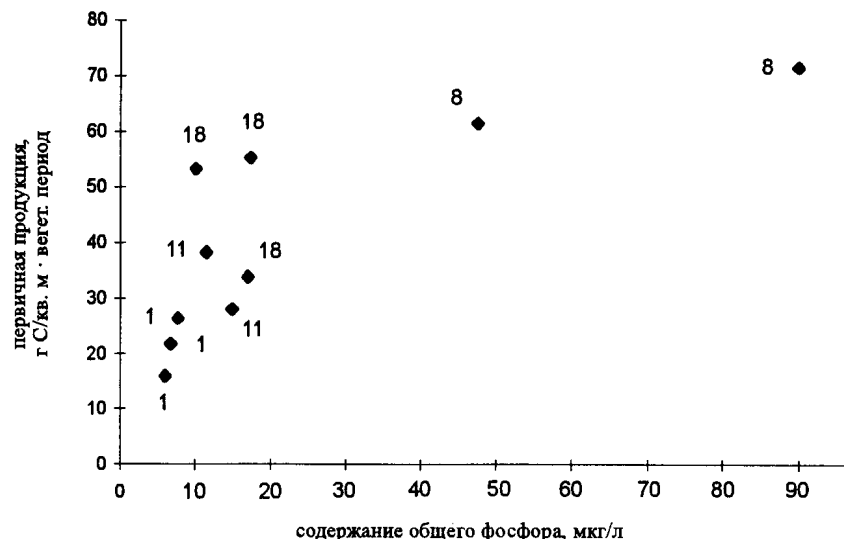


Рис. 5.4. Зависимость первичной продукции от содержания в воде общего фосфора:

1 – открытая часть озера, 11 – Петрозаводская губа, 18 – центральная часть Кондопожской губы, 8 – вершинная часть Кондопожской губы

Максимальной суточной продукцией на протяжении всех лет наблюдений выделяется вершинная часть Кондопожской губы. В весенний период скорость продукции в ней достигает $0,5-0,8 \text{ г С/м}^2 \cdot \text{сут.}$, в среднем за сезон $0,46 \text{ г С/м}^2 \cdot \text{сут.}$ Ускоренное развитие фотосинтетической активности водорослей с конца 80-х годов происходит в центральной части губы. Здесь за период после ввода на Кондопожском ЦБК станции биологической очистки ее величины выросли почти в 5 раз. По мере приближения к выходу из губы в залив Большое Онего скорость фотосинтеза уменьшается до показателей, характерных для его открытых участков. Этот район находится под сильным влиянием чистых озерных вод, и при длительных ветрах юго-восточного и восточного направления их нагон в губу может определять невысокие показатели скорости фотосинтеза не только в открытой части губы, но и на всей ее акватории.

По сравнению с Кондопожской губой в Петрозаводской уровень продукции в 1,3–2,0 раза ниже. По продольнику губы ее значения изменяются незначительно, а в отдельные периоды вегетационного сезона в пограничном с губой открытом районе озера она имеет даже более высокие величины, чем в самой губе. В последнее десятилетие в

ее центральном участке в показателях интенсивности фотосинтеза отмечается сравнительное постоянство, и, по-видимому, в ближайшее время вряд ли следует ожидать их роста, так как активный водообмен с центральным районом озера препятствует накоплению в ней эвтрофирующих веществ и способствует их выносу за пределы залива. По величине средней за ряд лет $\Sigma \text{А}$ Петрозаводская губа сравнима с центральной частью Кондопожской губы, однако ускоренное эвтрофирование последней ведет к все большему увеличению разрыва между ними (Тимакова и др., 1998; Timakova, Vislanskaya, 1991).

Интенсивность фотосинтетических процессов на значительной акватории озера определяется в отдельные периоды вегетационного сезона гидродинамическим состоянием водных масс, стонными и нагонными явлениями, имеющими место во время ветреной погоды. В такие периоды эвтрофированные воды Кондопожской и Петрозаводской губ, обогащенные биогенными элементами, выносятся на большие расстояния в Центральный плес озера, где наблюдаются нехарактерно высокие для этих районов величины фотосинтеза. Такие выносы, как правило, имеют непостоянный характер и наблюдаются в пограничной с Центральным плесом зоне (с глубинами около 50–70 м). Так, в 1994 г. этот район по интенсивности фотосинтеза был сопоставим с губами. Однако большой объем водных масс способствует сильному разбавлению выносимых из губ загрязнений, вследствие чего заметного накопления эвтрофирующих веществ и проявления эвтрофирования здесь не наблюдается. Тем не менее в граничащем с Кондопожской губой заливе Большое Онего за период с 1978–1979 гг. (Умнова, 1982) по настоящее время уже наметилась тенденция роста первичной продукции (рис. 5.5), а в пограничном с Центральным плесом районе Петрозаводское Онего, по сравнению с 60-ми годами, она увеличилась почти в два раза (Трифенова, Николаев, 1980; Трифенова и др., 1982) (рис. 5.6).

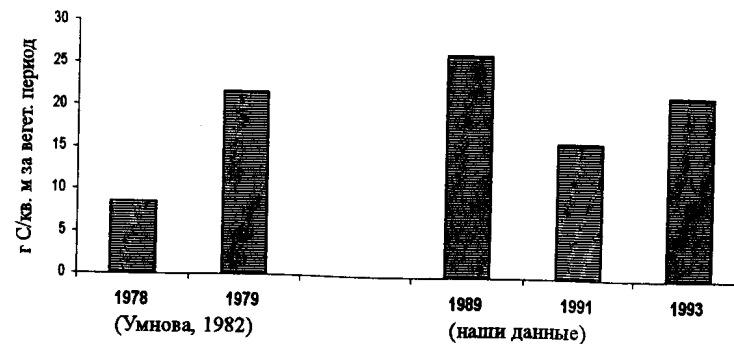


Рис. 5.5. Первичная продукция в заливе Большое Онего за вегетационный период в 1978–1979 и 1989–1993 гг.

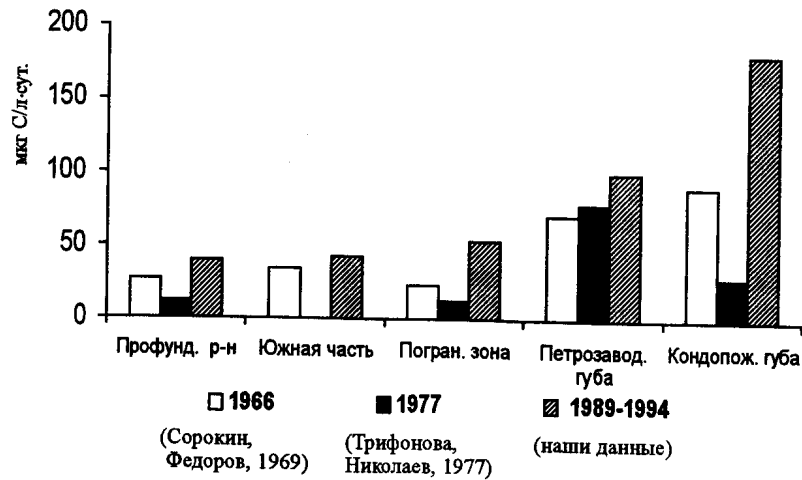


Рис. 5.6. Интенсивность фотосинтеза в разных районах озера в 1966–1994 гг.

Сезонный ход продукции, как правило, определяется температурным режимом года и в течение вегетационного сезона характеризуется одним или двумя максимумами (рис. 5.7). В профундальном районе два максимума в развитии продукционных процессов – весенний и летний – отмечаются лишь в теплые годы (например, 1989 г.). В губах они наблюдаются чаще как в теплые, так и в холодные годы. Одновременно в водоеме присутствуют различные сезонные фазы продукционных процессов, которые определяются неравномерным прогревом водной толщи. Разница в температуре водных масс на его акватории сохраняется вплоть до середины июня, а в холодные годы – до июля за счет термобара, отделяющего прогретые воды обеих губ от более холодных вод центрального района озера (Бояринов, Руднев, 1990; Петров, 1990). То же самое наблюдается в Кондопожской губе, в центральной части которой имеются глубины до 90 м. После очищения обеих губ ото льда (10–15 мая) наступает быстрый прогрев их водной толщи. Петрозаводская губа, как более мелководная, прогревается быстрее Кондопожской, и интенсивное весеннее развитие фотосинтетических процессов на ее акватории наблюдается уже в мае. В Кондопожской губе в это время лишь в вершинном участке прослеживается весенний пик развития продукционных процессов. На остальной ее акватории он наступает позже, в начале – середине июня, а в открытом районе озера – в еще более поздние сроки, в зависимости от интенсивности прогрева воды.

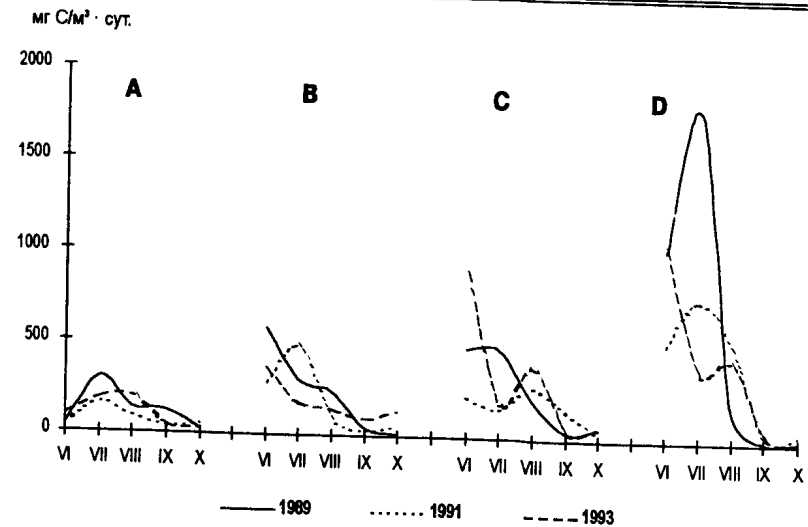


Рис. 5.7. Сезонная динамика первичной продукции:

A – открытая часть озера, B – Петрозаводская губа, C – центральная часть Кондопожской губы, D – вершинная часть Кондопожской губы

Летний подъем величин продукции по времени проходит в более короткие сроки, и его уровень, за исключением наиболее эвтрофированного участка Кондопожской губы, заметно ниже весеннего. Чаще всего он приходится на август–сентябрь, а в наиболее прогреваемых и эвтрофированных районах – на июль. Осенний подъем первичной продукции наблюдается не каждый год и приходится на октябрь–ноябрь, однако он невелик и заметной роли в пополнении экосистемы органическим веществом не играет.

В годовом цикле первичной продукции доминирующее положение занимает весенний фотосинтез (до 70%). Лишь в сильно эвтрофированном вершинном участке Кондопожской губы и в наиболее теплые годы (1989 г.) значительная часть продукции (до 50%) создается за счет летнего периода. Но в наиболее холодные годы даже в этом районе основная доля первичной продукции приходится на весну, так как летний сезон (t воды более $10\text{ }^{\circ}\text{C}$) непродолжителен. Подобное явление для Ладожского озера Н. А. Петрова (Петрова и др., 1992а) объясняет отсутствием погодных условий (включая динамические процессы на водоеме), благоприятных для массового развития высокопродуктивных форм естественно эвтрофных озер, то есть зеленых, синезеленых, протоккокковых водорослей.

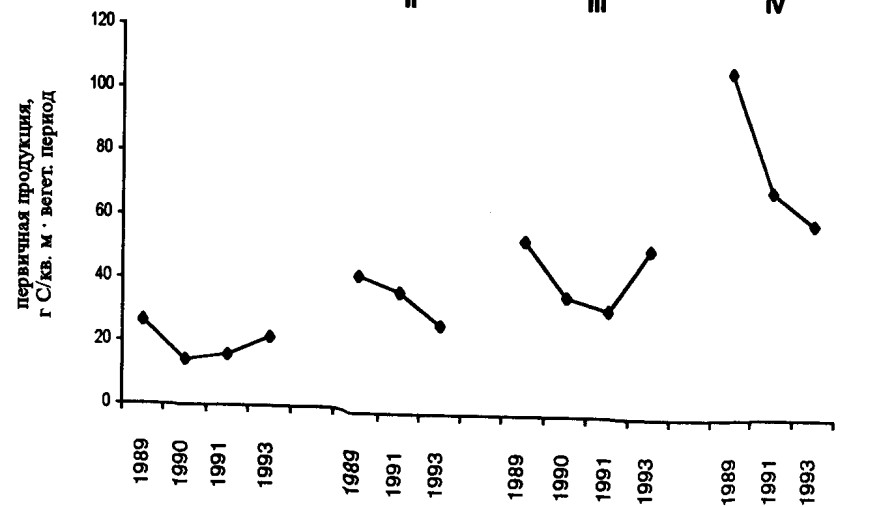


Рис. 5.8. Межгодовая изменчивость первичной продукции:
 I – открытый район, II – Петрозаводская губа, III – центральная часть Кондопожской губы, IV – вершинная часть Кондопожской губы

Созданная в разные годы за вегетационный сезон продукция изменяется в небольших пределах (рис. 5.8). В наиболее и наименее продуктивные годы продукционные показатели различаются в два раза, в профундальном районе озера – несколько меньше. Это свидетельствует о том, что Онежское озеро и его эвтрофируемые губы, за исключением вершинного участка в Кондопожской, не достигли того критического состояния, когда происходит качественная перестройка экосистемы. В Ладожском озере такие же межгодовые различия, в 1,2 и 2,5 раза, наблюдались также в периоды сравнительно стабильного состояния экосистемы (1981–1983 и 1987–1989 гг.), во время ее перестройки показатели продукции изменялись в 6 раз (Петрова и др., 1992а).

Временная изменчивость продукционных показателей, так же как и пространственная, в значительной степени определяется флористическим представительством планктонных сообществ и составом доминирующих групп, который повсеместно характеризуется господствующим положением диатомовых водорослей (Петрова, 1973а, 1975; Вислянская, 1982, 1990). Весенний фотосинтез осуществляется

преимущественно *Melosira islandica* и *Melosira distans*. Летом на фоне доминирующего представительства диатомовых в первичном продуцировании приобретают значение многочисленные виды мелкоразмерных фитопланктонов (зеленых, синезеленых), отличающихся высокой фотосинтетической активностью. Особенно существенное развитие они имеют в хорошо прогреваемых эвтрофированных губах, где заметную роль в продуцировании органического вещества играют также протококковые, криптофитовые и хлорококковые водоросли (Вислянская, 1990). Они обеспечивают высокие значения продукции при сравнительно небольших биомассах. На тот факт, что интенсивность фотосинтеза не всегда согласуется с распределением численности и биомассы водорослей, в литературе указывается довольно часто, и это увязывается со сменой доминантов планктона (Пырина, 1974; Бульон, 1975, 1994; Трифонова, 1976; Петрова, 1978). Н. А. Петрова (1973б, 1978), кроме того, связывает это с наличием в сообществе на разных этапах его функционального состояния до 50% и более от общего количества фотосинтетически неактивного планктона. В Онежском озере связь между биомассой водорослей (данные по биомассе предоставлены И. Г. Вислянской) и интенсивностью фотосинтеза в поверхностном, наиболее фотоактивном слое воды оказалась хотя и достоверной, но чрезвычайно слабой ($r = |0.492|$, $p \geq 0,95$ при $n = 88$).

С целью районирования исследованной акватории озера по степени эвтрофирования применен метод главных компонент (МГК) в экологическом приложении А. В. Коросова (1996). В качестве исходных признаков, отражающих уровень трофии, использованы показатели интенсивности поверхностного фотосинтеза, содержание общего фосфора (данные А. В. Сабылиной), интегральный фотосинтез, биомасса водорослей, а также температура воды как важнейший фактор, определяющий интенсивность биологических процессов в водоеме.

Выявлены две главные компоненты, обеспечивающие 89% общей изменчивости признаков, в осях которых на рисунке 5.9 показана ординация точек, соответствующих определенным районам озера. Объединенные в третью группу точки I и II при последующем сравнении по показателям биомассы и интенсивности фотосинтеза оказались достоверно различными.

Показано, что по степени эвтрофирования в Онежском озере в настоящее время можно выделить 4 района: олиготрофный – открытый озерный район озера, слабomezотрофный – Петрозаводская губа, мезотрофный – центральный район Кондопожской губы и мезоэвтрофный – вершинная часть Кондопожской губы.

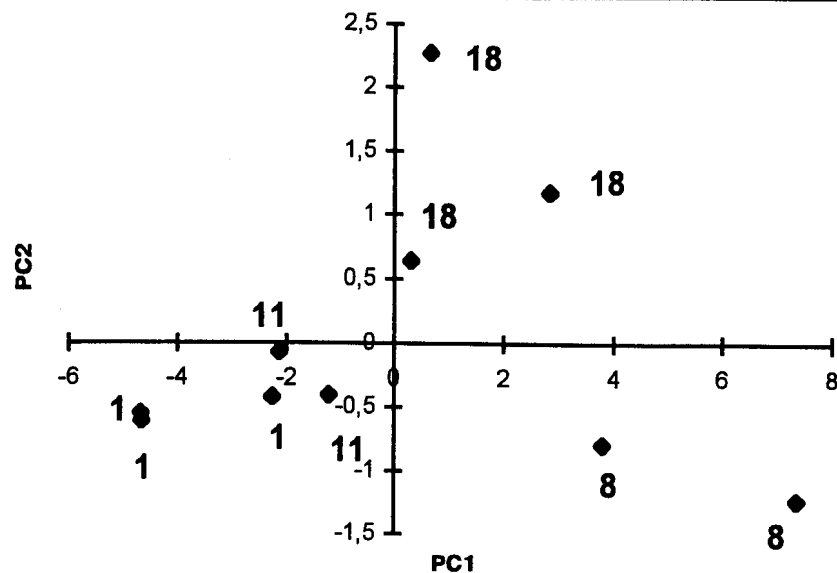


Рис. 5.9. Ординация станций отбора проб в осях двух главных компонент:

PC1 – первая главная компонента, PC2 – вторая главная компонента (обозначение станций см. на рис. 5.4)

Исследование первичной продукции в водных экосистемах, как правило, предполагает определение условий, от которых зависит тип распределения в толще воды фотосинтетических процессов. Наиболее значимыми из них являются толщина трофогенного слоя, подводная освещенность и наличие фотоактивного планктона. Именно они влияют на вертикальный профиль продукционных процессов, а их показатели быстро реагируют на развитие антропогенного эвтрофирования в губах. Так, на значительной акватории озера фотический слой распространяется до глубины, равной по значению 2,5 прозрачности, но зона значимого фотосинтеза не превышает 1,0–1,5, а максимального – сужается до 0,5–0,7 прозрачности. Увеличение взвеси в воде при эвтрофировании сказывается, в первую очередь, на уменьшении толщины фотоактивного слоя. По сравнению с озерным районом (1,5–2,5 м) в губах он сужается до 0,2–0,7 м.

Развитие фотосинтетических процессов в трофогенном слое регулируется подводной освещенностью. По данным Л. П. Чехина,

Л. П. Умновой (1982), вода в озере не отличается высокой способностью к проникновению света, особенно в губах, что обусловлено ее оптическими свойствами и цветностью и сказывается на быстром снижении фотосинтеза с глубиной. В слое воды, соответствующем нижней границе прозрачности, он ослабевает до 20–40%, а на пределе фотического слоя – до 0–1,0, редко 5,0% от поверхностного. Важнейшей предпосылкой быстрого ослабления фотосинтеза с глубиной, при сравнительно равномерном распределении в фотическом слое биогенных элементов и температуры, является световое голодание водорослей. Уже на глубине, соответствующей 0,5 и 1,0 прозрачности, оно составляет около 50%, а у нижней границы фотического слоя – более 90% от потенциально возможного фотосинтеза. Оптимальные световые условия для фотосинтеза создаются на глубине 0,5–2,0 м в озерном районе, а в губах, как правило, в самых верхних слоях – 0–0,5 м. Ингибирование фотосинтетиков чрезмерной инсоляцией наблюдается редко, в слое воды 0–0,5 м и только в районах с прозрачностью не менее 3,0 м.

Количественная зависимость скорости фотосинтеза от освещенности в толще воды измерялась сначала для определенного слоя воды до тройной прозрачности, а затем рассчитывалась интегральная величина K_{Σ} . Коэффициент, выражающий эту зависимость, составляет $0,26 \pm 0,016$, а для слоя воды, равного одной прозрачности, – около 0,78. Схожая величина, $0,7 \pm 0,09$, была рассчитана Л. П. Умновой (1982) в заливе Большое Онего из соотношения $\Sigma A/A_{\max}$.

Зависимость фотосинтеза от распределения в толще воды водорослей (K_{Σ}) незначительна. Как правило, численность и биомасса планктона не претерпевают быстрого уменьшения в трофогенном слое, а в периоды сезонных перемещений диатомовых водорослей ее величины в глубинных слоях фотической зоны могут быть даже выше, чем в поверхностных (Петрова, 1973а; Вислянская, 1982, 1990). Интенсивность фотосинтеза закономерно уменьшается с глубиной, независимо от сезона и района (рис. 5.10).

Совместное влияние описанных условий протекания фотосинтеза, определяющих продукцию под 1 м², оценивается интегральным коэффициентом K_{Σ} , который для слоя воды, равного тройной прозрачности, в Онежском озере составляет $0,29 \pm 0,033$.

В условиях Карелии на первичную продукцию сильное влияние оказывает интенсивность падающей на поверхность воды солнечной радиации. Она является довольно значимым фактором, контролирующим фотосинтетические процессы. Между ними обнаруживается сильная достоверная связь ($r = |0,61|$, $p \geq 0,95$) (рис. 5.11).

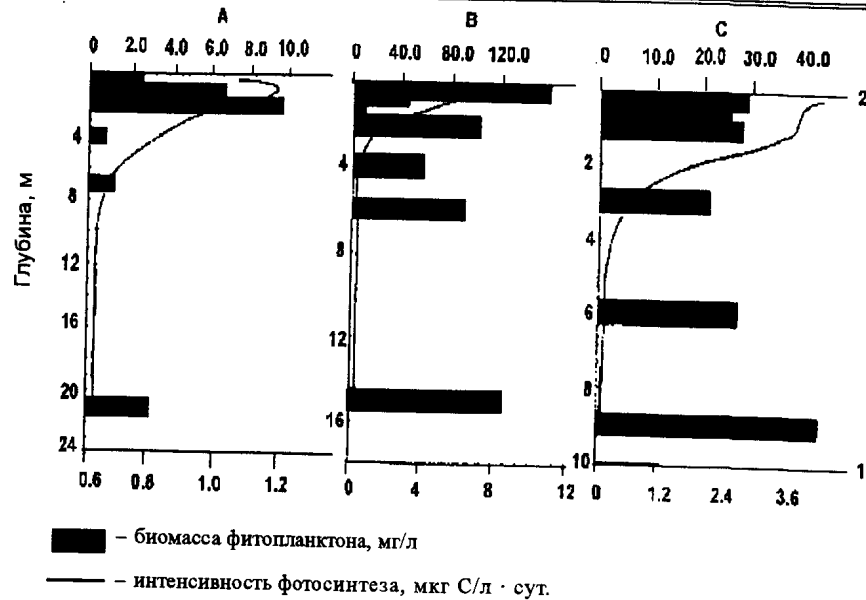


Рис. 5.10. Распределение величин биомассы фитопланктона (1) и интенсивности фотосинтеза (2) в толще воды:

А – Залив Большое Онего, июнь 1993 г.; В – Петрозаводская губа, июнь 1993 г.;
С – центральная часть Кондопожской губы, июль 1993 г.

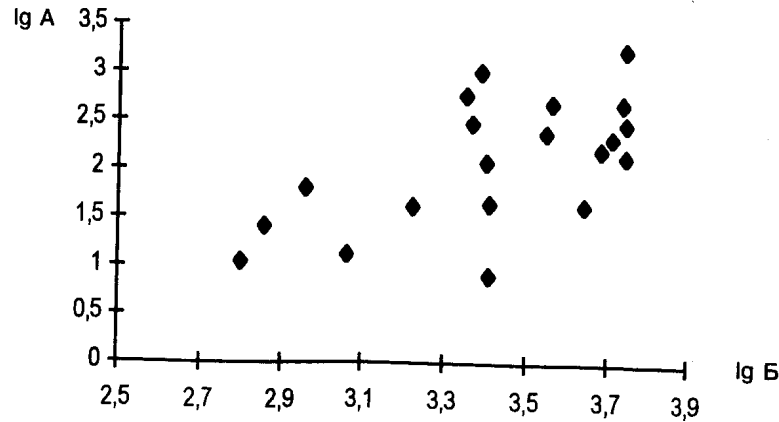


Рис. 5.11. Зависимость первичной продукции (А, мг С/м² · сут.) от суммарной радиации (Б, ккал/м² · сут.) в логарифмическом масштабе

Особенности структуры и функционирования биологических сообществ

При фотосинтезе фитопланктон использует лишь очень небольшую часть приходящей на воду солнечной радиации. В зависимости от плотности и активности он аккумулирует в Онежском озере от 0,003 до 0,4% энергии солнца, превращая ее в биологическую. Эффективность использования фитопланктоном солнечной энергии возрастает с увеличением биопродуктивности района. Максимальная величина – 0,4%, соответствующая показателям высокоэвтрофных озер (Винберг, 1960; Трифонова и др., 1982), отмечена только в кутовой части Кондопожской губы. В открытом районе озера уровень утилизации не высок и, как видно из табл. 5.5, не претерпел видимых изменений с середины 60-х годов (Петрова, 1973б; Умнова, 1982). Сезонная изменчивость величин аккумуляции солнечной энергии схожим образом повторяет сезонный ход развития фотосинтетических процессов, однако ее средневегетационная величина довольно постоянна и меняется лишь с изменением трофности района.

Утилизация солнечной энергии фитопланктоном, %

Таблица 5.5

Водоем	Уровень утилизации	Источник
Онежское озеро		
Глубоководный район	0,05	Петрова, 1973б (1964–1967 гг.)
	0,05	Чехин, Умнова, 1982 (1978–1979 гг.)
	0,032	Наши данные (1989–1993 гг.)
Петрозаводская губа	0,13	Наши данные (1989–1993 гг.)
Кондопожская губа	0,09	Наши данные (1989–1993 гг.)
Озеро Байкал	0,055	Бульон, 1983
Волжские водохранилища	0,1–0,3	Романенко, 1985
Иркутское водохранилище	0,12	Кожова, 1970
Братское водохранилище	0,05–0,16	Кожова, 1970

Помимо фотосинтеза, являющегося ведущим внутриводоемным процессом в пополнении экосистемы органическим веществом, особый интерес представляет бактериальная фиксация углекислоты. Считается, что и она вносит определенный вклад в продукцию органического вещества в водоемах (Сорокин, 1982; Кузнецов и др., 1985; Романенко, 1985; Jordan, Lireus, 1980). Развиваясь за счет внутриводоемной энергии химических связей восстановленных неорганических и органических веществ, бактерии используют в конструктивном обмене для построения своей биомассы углерод углекислоты. Его фиксация бактериями по отношению к водоему не является строго первичным процессом, однако за счет него происходит пополнение экосистемы

оформленным в биомассу бактерий органическим углеродом, который, поступая в пищевую цепь, участвует в формировании трофических взаимоотношений в водоеме. В крупных глубоководных водоемах с высокими окислительными условиями значительное место среди бактериальных процессов ассимиляции углекислоты занимает хемолитотрофная нитрификация. Этот вопрос, вследствие его сложности и отсутствия единого мнения, остается малоизученным.

В последние годы на Онежском озере получены результаты, позволяющие оценить участие бактериопланктона в синтезе органического вещества из углерода углекислоты.

В отличие от планктонных водорослей, фотосинтетическая деятельность которых ограничивается узким поверхностным слоем и непродолжительным вегетационным периодом, бактерии фиксируют CO_2 по всей водной толще и в течение всего года. Интенсивность этого процесса по сравнению с фотосинтезом невелика, в разных районах озера она составляет от 0,02 до 14,4 мкг $\text{C}/\text{л} \cdot \text{сут.}$, но количество синтезируемого органического углерода под 1 м² достигает уровня 5,9–33,8 мг $\text{C}/\text{сут.}$ Максимальные величины постоянно наблюдаются в Кондопожской губе. В открытых районах озера, в заливе Большое Онего, несмотря на невысокую интенсивность процесса, но большие глубины, продуцируется соизмеримое с отмечаемым в губах, в частности в Петрозаводской, количество органического вещества – 10,3 мг $\text{C}/\text{м}^2 \cdot \text{сут.}$ От продукции фитопланктона эти величины составляют 1–16%. Но в отдельные периоды, связанные с динамикой вод (апвеллинг, шторм), они могут достигать 139%, то есть превосходить первичную продукцию. Такие высокие величины чаще выявляются в мелководных районах загрязняемых губ, когда происходит взмучивание илов или перемешивание и перераспределение сточных городских и промышленных вод. В мелководном южном районе озера эти величины не превышают 5%.

Участие хемосинтетических процессов (литотрофной нитрификации) в пополнении озера органическим веществом из $\text{C}-\text{CO}_2$ в среднем по водоему не превышает 3% от первичной продукции, но варьирует по акватории от 0,2 до 8%. Максимальная интенсивность этого процесса не превышает 1,2 мкг $\text{C}/\text{л} \cdot \text{сут.}$, но под 1 м² ежедневно с биомассой нитрифицирующих бактерий может синтезироваться от 1 до 9,4 мг углерода.

В 1994–1996 гг. участие бактерий в синтезе органического вещества немного снизилось, что, возможно, связано с уменьшением антропогенной нагрузки на водоем из-за спада производства.

Таким образом, в последние 10–20 лет первичная продукция на преобладающей акватории Онежского озера (Центральное, Большое, Южное Онего) продолжает оставаться на прежнем олиготрофном

уровне. Вместе с тем в пограничном с северо-западными губами районе, с учетом межгодовых сезонных колебаний, ее величины превышают пределы, обозначенные в 60–70-е годы. Существенные изменения в количественных показателях происходят в Петрозаводской и особенно Кондопожской губах. В настоящее время они уже вышли за пределы олиготрофного статуса и приближаются к уровню мезотрофных экосистем. В Кондопожской губе за период после ввода в эксплуатацию СБО и рассеивающего выпуска сточных вод районы, затронутые эвтрофированием, заметно расширились. На ее центральном участке явными становятся черты, свойственные эвтрофированным водоемам, а за пределами губы, в заливе Большое Онего, прослеживается увеличение уровня продукции по сравнению с величинами, определенными в 70-е годы. В Петрозаводской губе он более стабилен по сравнению с Кондопожской губой за счет интенсивного водообмена с открытым районом озера.

По интенсивности продуцирования органического вещества Онежское озеро заметно уступает другим крупным глубоководным водоемам, находящимся в условиях антропогенного эвтрофирования, в частности, Ладожскому озеру. Его экосистема как единое целое находится в состоянии разбалансирования, которое заключается в нарушении естественного течения автогенных процессов новообразования органического вещества, пока только в отдельных его районах, и расширении этого явления в сторону центрального района озера.

У процессов эвтрофирования в губах Онежского озера, как и в Ладожском, несмотря на их морфометрические, гидрохимические особенности, различия в характере аллохтонного стока и его эвтрофирующей составляющей, отмечаются очень сходные закономерности. Однако, имея общую основу – обогащение воды фосфором, эвтрофирование в названных водоемах в то же время обладает специфическими чертами развития. В Ладожском озере доминирующим эвтрофирующим агентом является минеральный фосфор, поступающий в водоем со стоком реки Волхов (Расплетина и др., 1987; Расплетина, 1992; Трегубова, Кулиш, 1987). В губах Онежского озера, наряду с минеральным, большое значение имеет фосфор, поступающий в составе аллохтонного органического вещества со сточными и хозяйственно-бытовыми водами городов Кондопоги и Петрозаводска, со стоком рек Шуи и Суны (см. гл. 3). На данный факт указывает интенсивное развитие в губах хлорококковых и особенно криптофитовых водорослей – индикатора органического загрязнения вод (Вислянская, 1998). Это обстоятельство определяет развитие эвтрофирования в Ладожском озере в большей степени через первичное звено – фитопланктон, который затем формирует дальнейшие трофические взаимоотношения в

водоеме. В губах Онежского озера, наряду с фитопланктоном, на основе аллохтонного органического вещества интенсивно развивается бактериопланктон, который, разрушая органическое вещество, высвобождает минеральный фосфор, давая тем самым толчок к развитию фитопланктона. Таким образом, в эвтрофировании Онежского озера особое значение имеют бактериальные процессы, которые являются своего рода предварительными для его развития. Подобное явление отмечено лишь в тех водоемах, эвтрофирование которых тяготеет к гетеротрофному пути.

5.3. Бактериальные процессы продукции и деструкции органического вещества

Исследования микробного населения Онежского озера охватывают длительный период. Они достаточно подробно показывают пространственно-временное распределение бактерий на акватории водоема, однако включают лишь фрагментарные сведения о функциональных показателях бактериоценозов (Салимовская-Родина, 1932; Романенко, 1966; Александрова, 1973, 1975; Филимонова, 1974, 1984, 1985, 1990; Филимонова, Федорова, 1980; Филимонова, Фурсенко, 1982; Тимакова, 1986). Последние данные по количественной характеристике бактериальных сообществ в разных районах озера представлены в монографии «Современное состояние водных объектов...» (Тимакова, 1998).

На преобладающей территории водоема бактериальный режим за последние десятилетия не претерпел сколько-нибудь заметных изменений. Профундальный район озера (Центральное Онего, Лижемская губа, глубоководный район Повенецкого залива) и на сегодняшний день характеризуется минимальной плотностью бактерий (рис. 5.12). Их численность имеет пределы 0,4–0,8, а в отдельные периоды – 1,0 млн./мл, содержание органофильных гетеротрофов – единицы, сотни и даже свыше 1 тыс. кол./мл. Более высокие значения количественных показателей бактериопланктона по сравнению с величинами, установленными Д. Н. Александровой (1973), частично обусловлены методическими причинами, а именно – использованием в последние десятилетия в микробиологической практике для определения бактериальной численности под световым микроскопом более мелкопористых мембран (d пор 0,23 мкм). Это привело к увеличению результатов бактериальной численности на 30–40 ± 5%, что принималось во внимание в нашей работе при сравнении с данными предыдущих исследований. С учетом этих различий изменчивость показателей общей численности в профундальном районе озера не выходит за пределы межгодовых отклонений. В отдельные периоды летнего сезона не-

характерно высокие значения численности – свыше 1,0 млн./мл, гетеротрофных бактерий – до 1,5 тыс. кол./мл – определяются здесь не столько значительным прогревом водной массы, сколько заносом загрязнений из северо-западных губ при развитии в этом направлении ветровых течений.

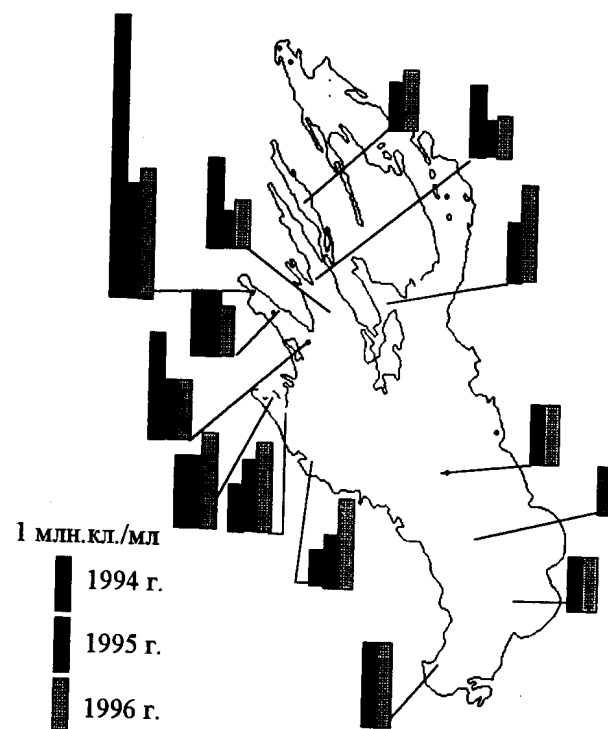


Рис. 5.12. Распределение численности бактерий по акватории озера

Наиболее заметные изменения в бактериальном режиме произошли в крупных северо-западных губах озера – Кондопожской и Петрозаводской. Первые нарушения в бактериопланктоне обоих заливов, связанные с их загрязнением и начальным этапом эвтрофирования, были зафиксированы еще в 60-х годах (Александрова, 1973; Филимонова, 1990). В последующие годы состояние бактерио-