

2.2. Первичная продукция — основа формирования кормовой базы

Первичная продукция, наряду с аллохтонным органическим веществом, является основой потока вещества и энергии в озерной экосистеме, во многом определяя ее биопродуктивность. Конечным этапом продукционного процесса является рыбопродукция, связанная с продукцией фитопланктона известными закономерностями перехода вещества и энергии через трофические звенья. В настоящей работе показаны уровни первичной продукции в разных районах Онежского озера и на ее основе предпринята попытка ориентировочных расчетов уловов и рыбопродукции.

По показателям первичной продукции Онежское озеро в целом — олиготрофный водоем, за исключением эвтрофируемых Кондопожской и Петрозаводской губ, где продукция фитопланктона достигает показателей мезотрофных вод (Тимакова, Теканова, 1999; Теканова, Тимакова, 2007). За 17-летний период наблюдений (с 1989 по 2006 гг.) ее уровень существенно не изменился (табл. 2.8). На основной акватории водоема (Центральное, Южное, Петрозаводское, Малое Онего, Повенецкий и Заонежский заливы, Уницкая губа) суточная первичная продукция в летний период находится в пределах 50–150 мгС/м<sup>2</sup>. Исключение составляют участки открытого плеса, принимающие загрязненные воды Петрозаводской и Кондопожской губ — Петрозаводское Онего и залив Большое Онего, где в отдельные периоды суточная продукция фитопланктона достигала 200–300 мгС/м<sup>2</sup>. Для залива Большое Онего и Кижских шхер отмечается тенденция к повышению уровня первичного продуцирования в пределах олиготрофных значений. Измерения, выполненные в Лижемской (2003–2006 гг.) и Великой губах (2005 г.), выявили более высокий, по сравнению с открытым плесом озера, уровень первичной продукции — до 223 и 164 мгС/м<sup>2</sup>·сут. соответственно. В последние годы на водоемах и водотоках, впадающих в Лижемскую губу, и в самом заливе активно развивается садковое рыбководство. Однако по имеющимся в нашем распоряжении немногочисленным данным, относящимся к тому же к разным периодам вегетационного сезона, трудно сказать, носит ли обнаруженный повышенный уровень первичной продукции устойчивый характер. В Петрозаводской губе суточные величины первичной продукции достигают 67–585, в Кондопожской — 133–1037 мгС/м<sup>2</sup>.

Таблица 2.8

Продукция фитопланктона в разных районах Онежского озера в летний период, мг С/м<sup>2</sup>·сут.

Район	1989–1996 гг.	1999–2006 гг.	Среднее 1989–2006 гг.
Южное Онего	91,9±24,4	86,0±24,5	88,3±15,5
Центральное Онего	104,5±26,2	89,7±15,2	96,3±10,5
Малое Онего		85,3	85,3
Заонежский залив		74,2±13,6	74,2±13,6
Повенецкий залив	Большая губа	69,2±3,4	69,2±3,4
	центр. часть	28,6±4,3	28,6±4,3
Уницкая губа		72,8±4,3	72,8±4,3
Лижемская губа		158,8±63,9	158,8±63,9
Великая губа		164,3	164,3
Кижские шхеры	41,8±9,0	112,1±26,0	89,0±22,1
залив Большое Онего	133,1±9,6	168,9±35,4	146,6±14,5
сев.-зап. часть открытого плеса	140,6±1,0	90,2	123,8±16,8
Петрозаводское Онего		209,1±114,0	209,1±114,0
Петрозаводская губа	центр. часть	225,7±58,4	174,2±54,8
	внешн. часть	161,7±60,1	115,2±18,3
Кондопожская губа	вершина	390,5±90,2	440,9±98,0
	центр. часть	286,1±33,9	288,0±35,7
	внешн. часть	233,9±27,3	196,7±41,9

Первичная продукция литоральной зоны озера в летний период сравнима с открытым плесом. Повышенными ее величинами характеризуются лишь участки около населенных пунктов (Уйская губа — 216,4 мг С/м<sup>2</sup>·сут.) и приустьевые районы крупных рек — Андомы и особенно Водлы, несущей в озеро четвертую часть общего фосфора, поступающего со всеми притоками (Сабылина, 1999). В последнем случае первичная продукция достигает 351,0 мг С/м<sup>2</sup>·сут., что соответствует мезотрофным водам. Однако следует отметить, что в годовой первично-продукционный цикл литоральной зоны наиболее весомый вклад вносит весенний сезон — период поступления обогащенных биогенами паводковых вод. Наличие термобара не позволяет им проникать в глубь озера, поэтому весеннее продуцирование фитопланктона может быть здесь значительно активнее летнего.

При оценке уловов или рыбопродукции водоема, как правило, оперируют годовыми величинами, поэтому для их ориентировочного расчета были определены годовые значения первичной продукции в Онежском озере (табл. 2.9). В 1989–1993 гг. были проведены сезонные (с июня по октябрь) измерения в Кондопожской, Петрозаводской губах и заливе

Большое Онего (по уровню продукции и типу сезонной динамики этот залив соответствует открытому плесу), что позволило более точно рассчитать годовые величины первичной продукции. В остальной период годовая продукция фитопланктона рассчитывалась по способу, предложенному Г. Г. Винбергом (1960), когда наибольшая интегральная (под м<sup>2</sup>) суточная продукция составляет 1% от годовой. Этот метод расчета был подтвержден и для Онежского озера (Теканова, 2004), а ранее – на вологодских озерах (Орехова, 1988), Рыбинском (Сорокин, 1956) и Братском (Крашук, 1986) водохранилищах.

Таблица 2.9

Годовая продукция фитопланктона в Онежском озере, г С/м<sup>2</sup>

Год	Кондопожская губа	Петрозаводская губа	Открытый плес
1989	60,1	42,3	20,2
1990	57,0	25,4	16,4
1991	44,6	34,4	14,6
1993	41,0	20,9	16,9
1994			14,0
1996			14,0
1997			13,7
1998			13,3
1999	43,7		
2001			16,4
2002		32,6	
Мин.-макс.	41,0–60,1	20,9–42,3	13,3–20,2
Среднее	49,3±3,9	31,1±3,7	15,5±0,7

В пелагических участках Онежского озера, как и в других больших холодноводных водоемах (озера Ладожское, Онтарио, Гурон), в сезонном ходе первичной продукции присутствует один (летний) максимум, тогда как в губах – два (наибольший – весной). Поэтому для определения годовой продукции фитопланктона в открытом плесе использовались ее суточные величины в районе Центрального Онего летний период (июль – начало августа), в Кондопожской и Петрозаводской губах – во время весеннего максимума (начало июня). В эвтрофируемых заливах имеет место градиент продукции по продольному разрезу, поэтому в табл. 2.8 приводятся ее средние значения для разных участков. Как видно из табл. 2.9, в открытом плесе озера годовая продукция фитопланктона составляет 13–20 (среднее 15,5) г С/м<sup>2</sup>·сут., тогда как в Петрозаводской и Кондопожской губах – выше в 2 и 3 раза

соответственно. Межгодовая изменчивость этого показателя не превышает 1,5–2,0 раза.

При определении первичной продукции для всего озера ее величина на акватории (кроме Кондопожской и Петрозаводской губ) была принята одинаковой с таковой в открытом плесе (см. табл. 2.8). Кондопожская и Петрозаводская губы занимают лишь около 4% площади озера, однако являются самыми продуктивными его участками. В связи с этим представляется важным оценить вклад этих заливов в первичное продуцирование водоема с учетом площадей (табл. 2.10). Годовая продукция фитопланктона Кондопожской и Петрозаводской губ достигает 11,7–18,7 (среднее 14,6) тыс. т органического углерода, а озера в целом с учетом этих заливов – 150,6–207,4 (среднее 172,1) тыс. т. Таким образом, участие эвтрофируемых заливов в первичном продуцировании Онежского озера составляет примерно 9%. Литоральная зона с глубинами до 10 м занимает около 19% площади озера, однако, из-за отсутствия здесь оценок годовой продукции, ее участие в продукционном процессе для последующих расчетов рыбопродукции мы пренебрегли. В песчаной и илистой литорали, составляющей 47% всей зоны, конкурентом фитопланктона за биогенные элементы выступает высшая водная растительность, сдерживая, таким образом, уровень его продукции. По данным И. М. Распопова (1975), годовая продукция макрофитов в Онежском озере в 1960-е гг. составляла 1,5 г С/м<sup>2</sup>, или около 10% от продукции фитопланктона.

Таблица 2.10

Вклад Кондопожской и Петрозаводской губ в первичную продукцию Онежского озера с учетом площадей, тыс. т С в год

		1989	1990	1991	1993	Среднее
Губы	Кондопожская губа	13,4	12,7	9,9	9,1	11,3±1,0
	Петрозаводская губа	5,3	3,1	4,3	2,6	3,8±0,6
	В общем	18,7	15,8	14,2	11,7	14,6±1,1
Озеро в целом с учетом губ		207,4	169,0	150,6	161,2	172,1±12,4
Вклад губ в первичную продукцию озера, %		9,0	9,3	9,4	7,3	8,7±0,5

Наличие прямой связи между продукцией фитопланктона и рыбопродукцией показано многими авторами (Винберг, Кобленц-Мишке, 1966; Рассашко, 1970; Винберг, 1975; Burgis, Dunn, 1978; Wissmar, Wetzel, 1978; Бульон, Винберг, 1981; Китаев, 1984, 2007; Бульон, 2003, 2005 и др.). В настоящее время принято считать, что уловы при оптималь-

ном вылове рыбы в водоемах озерного типа составляют 0,2% от продукции фитопланктона и около 1/3 от рыбопродукции (Бульон, Винберг, 1981; Китаев, 1984, 2007; Nakanson, Boulion, 2001; Алимов и др., 2005). Рассчитанные таким образом возможные уловы в Онежском озере с привлечением литературных данных по первичной продукции за 1966 г. (Сорокин, Федоров, 1969) и 1978–1979 гг. (Умнова, 1982) оказались несколько больше реальных учетных уловов (Кудерский и др., 1997) (рис. 2.4). Это вполне объяснимо, так как в данных Л. А. Кудерского не учитываются непромышленные виды вылова (любительское, спортивное рыболовство, браконьерство). В 1978 г., который характеризовался как холодный и малопродуктивный (Умнова, 1982), расчетный улов, наоборот, оказался ниже реального. Видимо, отдельные малопродуктивные годы существенно не влияют на некий средний уровень рыбопродукции в озере. Кроме того, рис. 2.4 показывает, что вне зависимости от изменения расчетных величин, реальные учетные уловы с 1992 г. сокращаются. Это может быть связано с проблемами, возникшими с переходом от плановой к рыночной экономике (сокращение промышленного вылова в целом, трудности достоверного учета вылова частными компаниями и др.). Действительно, после разделения периодов до и после 1992 г. появилась возможность более четко определить соотношение расчетного и реального уловов (табл. 2.11). Так, в стабильный экономический период 1966–1991 гг. реальный учетный улов составлял от 62 до 71, в среднем 68% от расчетного, тогда как в период экономического кризиса – 35–39, в среднем 37%, притом, что уровень первичной продукции в озере не изменился.

Таблица 2.11

Расчетный и реальный учетный улов рыбы в Онежском озере, т в год

Год	Реальный улов	Расчетный улов	Реальный расчетный, %
1966	2207	3547	62
1979	2159	3024	71
1989	2942	4148	71
1990	2234	3179	70
1991	2060	3012	68
Среднее	2320±158	3382±214	68±2
1993	1143	3225	35
1994	1116	2878	39
Среднее	1129±13	3051±173	37±2

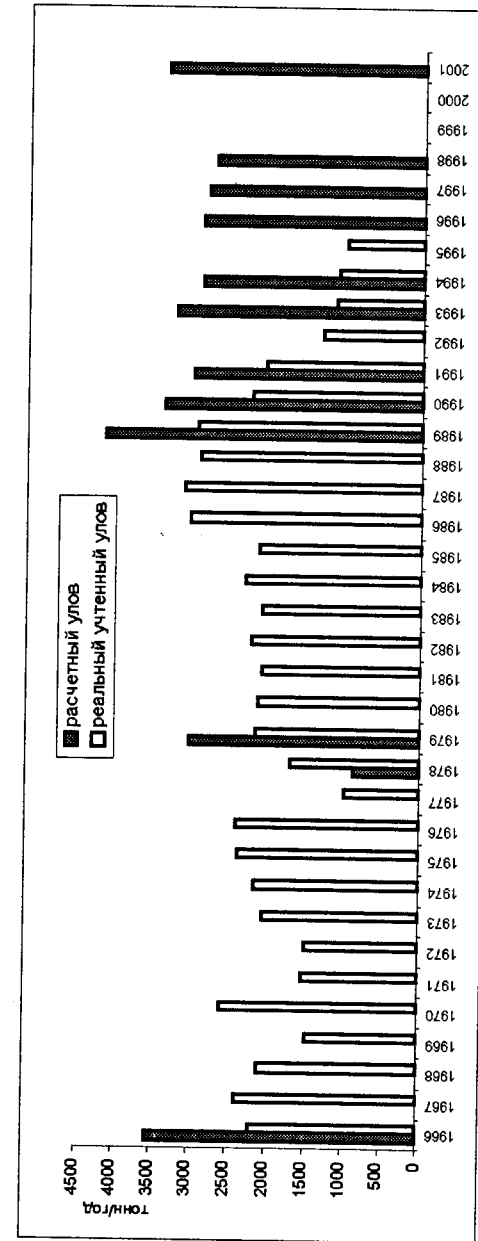


Рис. 2.4. Расчетный и реальный учетный улов в Онежском озере

Для выявления достоверности связи между первичной продукцией и реальными уловами рыбы в Онежском озере выполнен корреляционный анализ этих параметров (рис. 2.5). Для сравнения были выбраны лишь данные, относящиеся к стабильному экономическому периоду 1966–1991 гг. с оптимальным выловом рыбы. Получен высокий корреляционный коэффициент – 0,93 при  $n = 5$ . Реальные учтенные уловы составляют от продукции фитопланктона 0,12–0,14, в среднем 0,13% (табл. 2.12). В этой связи, с учетом непромышленных видов вылова предлагаемый в литературе коэффициент расчета возможных уловов по продукции фитопланктона, равный 0,2%, представляется приемлемым для ориентировочных расчетов и в условиях Онежского озера.

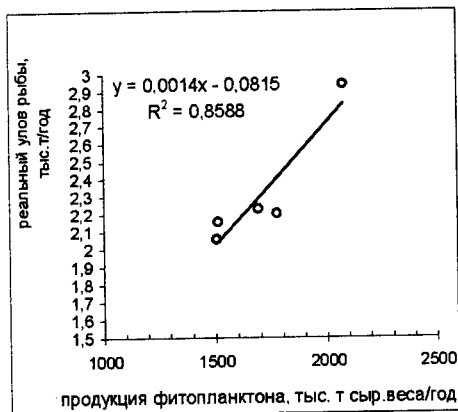


Рис. 2.5. Связь между продукцией фитопланктона и реальными уловами в Онежском озере

Таблица 2.12

Продукция фитопланктона и реальный улов рыбы с площади озера за год

Год	Реальный улов*, тыс. т	Первичная продукция, тыс. т сырого веса	Улов первич. прод. в сыр. весе, %
1966	2,207	1773	0,12
1979	2,159	1512	0,14
1989	2,942	2074	0,14
1990	2,234	1690	0,13
1991	2,060	1505	0,14
среднее	2,320±0,158	1711±104	0,13±0,004

Примечание. \*По: Кудерский и др., 1997.

Таким образом, годовая продукция фитопланктона в Онежском озере достигает 1439–2074 тыс. т сырой массы. Ее невысокая межгодовая изменчивость (1,5 раза) свидетельствует о стабильности первично-продукционного потенциала озера на протяжении длительного времени. В этих условиях, по ориентировочным расчетам, общий улов в Онежском озере без ущерба для рыбного сообщества (с учетом всех видов вылова) может составлять в среднем  $3,3 \pm 0,2$  тыс. т в год. Во всяком случае, промышленный вылов рыбы возможен на уровне 1970–1990 гг., т. е., по данным Карелрыбпрома, Карелрыбвода, а также Л. А. Кудерского с соавторами (1997), в среднем около 2 тыс. т в год. Годовая рыбопродукция в Онежском озере может быть оценена примерно в 9 тыс. т.

### 2.3. Бактериопланктон как пищевой ресурс для развития зоопланктона

Рыбопродуктивность водоема, особенно для малопродуктивных экосистем, определяется обилием кормовой базы, которая, как принято считать, обуславливается величиной первичной продукции фитопланктона. Однако развитие важнейшего пищевого ресурса рыб – зоопланктона и бентосных организмов базируется не только на основе фитопланктона. В Онежском озере, как и в других водоемах, характеризующихся развитой водосборной площадью и значительным прессингом на экосистему аллохтонного органического вещества, на продуктивность этих трофических звеньев заметно влияние оказывает уровень развития бактерий и главных их потребителей – простейших и метазоопланктона, которые составляют достаточно весомую и даже доминирующую долю рациона зоопланктона и бентоса. На то, что в Онежском озере важнейшим пищевым объектом протозойного зоопланктона являются именно бактерии, указывала Н. Б. Кустовлянкина (1990). Было показано, что развитие простейших в поверхностном слое пелагических участков водоема в среднем за ряд лет достигает 145 тыс., а в прибрежье – 438 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Простейшим на протяжении всего вегетационного периода в зоопланктонном сообществе принадлежит численное превосходство – до 73–95%, однако в биомассе они составляют всего 13–25%. В общей продукции зоопланктона Protozoa формируют до 40% и составляют в ней с ракообразными равные доли (Куликова и др., 1997). Наряду с простейшими и жгутиконосцами бактериопланктон также имеет важное значение в питании фильтрующих ракообразных (Сорокин, 1971). На значимость бактериопланктона в питании фильтраторов в Горской губе Онежского озера указывали Гутельмахер Б. Л. и др. (1981). Кроме того, важнейшим пищевым объектом для фильтрующих рачков являются частицы детрита, обсе-