Министерство образования и науки Российской Федерации

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
Национальный исследовательский университет

Институт экологии Волжского бассейна РАН
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Институт водных проблем РАН

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ

Часть VIII

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ МОНИТОРИНГА ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Учебное пособие

Под редакцией
профессора **Д.Б. Гелашвили**,
профессора **Г.В. Шургановой**

Рекомендовано ученым советом биологического факультета
для студентов ННГУ, обучающихся по направлениям подготовки
05.03.06 «Экология и природопользование», 06.03.01 «Биология»

Нижний Новгород
Издательство Нижегородского госуниверситета
2014

УДК 574
ББК Е 087
Э-40

Р е ц е н з е н т ы:
д.б.н., профессор **И.Е. Постнов**,
д.пед.н., профессор **И.М. Швец**

Э-40 **Розенберг Г.С. Экологический мониторинг. Часть VIII. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем:** Учебное пособие / Г.С. Розенберг, Д.Б. Гелашвили, Г.В. Шляхтин и др.; под ред. проф. Д.Б. Гелашвили, проф. Г.В. Шургановой. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2014. – 374 с.

ISBN 978-5-91326-311-7

В восьмой части пособия рассмотрен широкий круг проблем современной гидроэкологии и методических вопросов современного экологического мониторинга: современные представления об экологическом оптимуме эктотермов, принципы обоснования нормативов допустимого воздействия (НДВ) по привносу химических и взвешенных минеральных веществ в поверхностные водные объекты; комплексные критерии экологического состояния водных объектов; опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды водохранилищ; принципы, методы и методология практики использования биомаркеров в гидроэкологии; гидрохимическая характеристика воды и гидрологические условия распределения гидробионтов в водохранилищах; происхождение и формирование грунтового комплекса водохранилищ Волги. Раскрыты вопросы и проблемы первичного продукционирования водных экосистем, биологические последствия эвтрофирования, причины и последствия закисления озер. Рассматриваются пространственное размещение сообществ зоопланктона пресноводных водоемов, зоопланктон пресноводных экосистем в условиях влияния водных и околоводных позвоночных средообразователей, потепление климата и его влияние на зоопланктон водохранилищ Волги, методы анализа структуры гидробиоценозов с применением мер вложенности, фитомониторинг экотонных экосистем малых водохранилищ Среднего Поволжья.

Для студентов (специалитет, бакалавриат и магистратура), аспирантов и преподавателей, занимающихся вопросами гидроэкологии и охраны окружающей среды.

Подготовлено в соответствии с Планом мероприятий
по реализации программы повышения конкурентоспособности ННГУ
среди ведущих мировых научно-образовательных центров на 2013–2020 гг.

Ответственный за выпуск:
председатель методической комиссии биологического факультета ННГУ,
д.пед.н., профессор И.М. Швец

УДК 574
ISBN 978-5-91326-311-7 ББК Е 087

© Г.С. Розенберг, Д.Б. Гелашвили, Г.В Шляхтин и др., 2014
© Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 2014

Предисловие

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (Национальный исследовательский университет) вышел на новый, чрезвычайно важный этап своего поступательного развития. Ученый совет ННГУ 20 февраля 2013 г. принял «Стратегию развития Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского – Национального исследовательского университета до 2020 года» (далее – «Стратегия»). Целью «Стратегии» заявлено эффективное устойчивое развитие ННГУ как исследовательского и инновационного университета, обеспечение его конкурентоспособности среди ведущих мировых научно-образовательных центров, повышение его роли в научно-техническом, социальном, экономическом и культурном развитии Нижегородской области и России в условиях глобального общества, основанного на знаниях. Принимая во внимание адресную государственную поддержку повышения конкурентоспособности ННГУ среди мировых научно-образовательных центров, конечной целью этого амбициозного проекта является вхождение университета в диапазон 91 – 140 лучших вузов мира. Реализация проекта предусматривает, что ННГУ-2020 будет функционировать на основе концепции «треугольника знаний» – триединой функции развития образования, науки и инноваций. Определяющим конкурентным преимуществом ННГУ-2020 в среде участников развития инновационного общества знаний станет подготовка высококвалифицированных специалистов-творцов, обладающих качествами инноваторов, предпринимателей, занятие лидирующих мировых позиций по ряду научных направлений, сформулированных в «Стратегии» в виде «платформ» развития.

Одной из важнейших характеристик целевой модели Нижегородского университета является глубокая функциональная интеграция с институтами Российской академии наук (РАН). Предполагается существенное расширение числа совместных научных лабораторий институтов РАН и ННГУ, развитие и создание новых базовых кафедр институтов РАН в ННГУ, развитие и создание новых филиалов кафедр ННГУ в институтах РАН, интенсификация совместных научных проектов. Такая интеграция позволит существенно увеличить вовлеченность преподавателей, аспирантов и студентов ННГУ в проведение совместных научных работ с академическими институтами, более широко привлечь ведущих специалистов РАН к преподавательской деятельности. При этом к тем контактам с зарубежными учеными, которые имеются у сотрудников ННГУ, добавятся многочисленные научные зарубежные контакты ученых институтов РАН.

Именно этим целям служит предлагаемое вниманию читателей издание – учебное пособие «Экологический мониторинг. Часть VIII. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем». В отличие от предыдущих «политематических» томов, данный том можно считать «монотематическим», поскольку он в основном посвящен вопросам экологии водных систем.

Авторами настоящего пособия, кроме преподавателей и научных сотрудников кафедры экологии ННГУ и ее структурных подразделений являются крупные специалисты ведущих академических институтов страны: Института экологии Волжского бассейна РАН (ИЭВБ РАН), Института водных проблем РАН (ИВП РАН), Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН), а также других вузов и научных учреждений: Поволжской социально-гуманитарной академии, «АтлантНИРО».

Пособие рассчитано на широкую читательскую аудиторию, включая бакалавров, магистров, аспирантов, а также специалистов в области экологии и охраны окружающей среды.

Нижегородский госуниверситет и авторы готовы к сотрудничеству в области экологического образования и просвещения и с признательностью примут замечания и предложения, направленные на улучшение этого пособия.

Ректор университета
Е.В. Чупрунов

Президент университета
Р.Г. Стронгин

Глава I

ЮДЖИН ОДУМ
к 100–летию со дня рождения

Земля – это не только наша торговая база, но и наш дом.

Юджин Одум

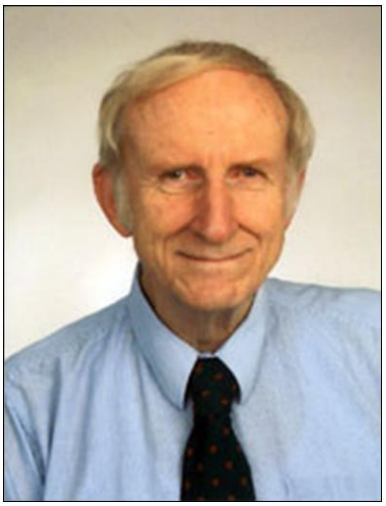
В августе 1998 г. одному из соавторов данной главы удалось принять участие в работе 49-й ежегодной сессии Американского института биологических наук (AIBS). Этот, как сегодня сказали бы, виртуальный институт объединяет 9 обществ биологического профиля, среди которых Экологическое общество Америки (создано в 1915 г.), Американская ассоциация ботанических садов, Ботаническое общество Америки, Международное общество экологического моделирования (ISEM) и ряд других. Вот как он вспоминает связанные с этим события [7, 10, с. 30–33]: «Я принимал участие в симпозиуме ISEM по теме «Экология и управление природными ресурсами: системный анализ и имитационное моделирование» [9]. Наши доклады были приняты, и в поездку собрались я (с 12-летней дочерью Настей) и заведующий лабораторией ландшафтной экологии нашего Института профессор Эрланд Георгиевич Коломыц…

В рамках вечернего заседания 3 августа, посвященного проблемам моделирования энергетических процессов в биосфере, несомненно, самым заметным был доклад, который сделал Говард Одум (Howard T. Odum) (фото 1.1).

Фамилия Одум хорошо известна и в США, и во всем мире. Старший из Одумов, отец Юджина и Говарда, – социолог Говард Вашингтон Одум (Howard Washington Odum [1884–1954]) (фото 1.1) вел свои исследования в южных штатах Америки и обобщил их в монографиях «Южные районы Соединенных Штатов» (1936) и «Районирование Америки» (1938; именно отцу посвятил Юджин Одум брошюру «Экология», которая вышла в 1963 г. в серии «Современная биология» и была переведена на русский язык в 1968 г.; рец. см.: [2]). Говард Томас Одум (родился 1 сентября 1924 г.) был директором Института морских наук Техасского университета, профессором университета во Флориде и активно развивал «энергетическое направление» в экологии. С конца 60-х годов уже прошлого века публиковал работы по морской экологии Уильям Одум (William Eugene Odum [1942–1991] – сын Юджина П. Одума), стали появляться публикации Элизабет Одум (Elizabeth Chase Odum – жена Говарда Т. Одума с 1974 г., почетный профессор Santa Fe Community College в Гейнсвилле, штат Флорида).

Все это я написал для того, чтобы подчеркнуть: и Говард, и Юджин Одумы – классики современной экологии и уже встреча с одним из них (а я «нутром чувствовал», что и второй где-то рядом…) была огромным событием для меня.

Говард делал сообщение, слегка наклонив набок голову, как бы прислушиваясь, часто шутил. Когда он перешел к вопросам, в зал в сопровождении двух дам вошел небольшого роста, худощавый пожилой мужчина в очках, он был в белой в мелкую полоску рубашке с длинным рукавом и серых брюках. Народу в аудитории было много, я стоял в конце зала у дверей, он подошел и встал рядом. На него бейджике я прочитал: «Eugene». Да, рядом со мной стоял сам Юджин Одум! Потом он прошел и сел в первом ряду.



Говард Томас Одум

Говард Вашингтон Одум

Фото 1.1. Знаменитые представители семейства Одум
(из научного архива чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга)

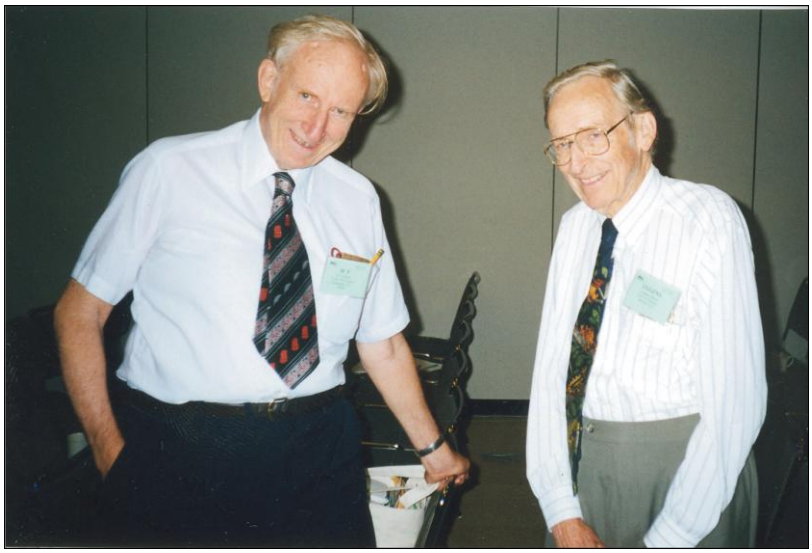


Фото 1.2. Говард (слева) и Юджин Одумы, 3 августа 1998 г., Балтимор (США)
(из научного архива чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга)

После ответов Говарда на вопросы был объявлен перерыв. Докладчика обступили и он продолжал обсуждать заинтересовавшую всех тему. Я сделал несколько фотоснимков и, набравшись наглости, на своем весьма дурном английском попросил братьев попозировать мне. Теперь у меня есть снимок, которым я очень горжусь и который вставляю в свои учебники по экологии (фото 1.2).

Фото 1.3. Юджин Одум и Геннадий Розенберг, 4 августа 1998 г., Балтимор (США)
(из научного архива чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга)

На следующее утро я предполагал вновь встретиться с Юджином Одумом, подарить ему нашу, совместную с Коломыцом, книгу, буклет-визитку Института и, по возможности, пообщаться. С Эрландом Георгиевичем подписали книгу, я вооружил Настю фотоаппаратом и мы стали прогуливаться по холлу. И вот, около стенда с разного рода объявлениями мы встретили Юджина Одума.

На этот раз он был в очень «веселенькой» ковбойке навыпуск (фото 1.3). Я представился, представил Коломыца и Настю, мы сели за стол и я стал рассказывать про свой Институт, про Волгу, про наши экологические проблемы, про то, что на книгах Одума у нас выросло целое поколение экологов и т. д. Одум надписал мне свою последнюю книгу («он – левша», – отметил я), высказал сожаление, что никогда не был в России, а вот Говард в 70-х годах проплывал по Волге. Я пообещал прислать ему еще издания нашего Института, а он – последнюю книгу Говарда (я сдержал свое слово, а вот книги Говарда не получил; буду считать, что это вина нашей почты…). Хоть это и был «разговор ни о чем», но для меня он был важен и интересен».

Юджин Одум (Eugene Pleasants Odum) родился 17 сентября 1913 г. в городе Ньюпорт штата Нью-Гэмпшир (США; Newport, New Hampshire); друзья и коллеги часто звали его Gene (бо́льшая часть биографических подробностей почерпнута из [14, 17]). Его родители, Анна Кранц (Anna Luisa Krantz) и, как я уже отмечал, Говард В. Одум, уезжали туда отдыхать на озеро Санапи (Sunapee), чтобы избежать жаркого лета в Афинах (Athens, Georgia), где старший Одум служил на факультете Университета штата Джорджия (позже, в 1920 г. он стал широко известен как преподаватель-социолог в Университете Северной Каролины в Чапел-Хилл [University of North Carolina at Chapel Hill, North Carolina], был президентом Американской социологической ассоциации, его книга «Расы и слухи о расах –

Race and Rumors of Race» стала одной из первых монографий по становлению движения за гражданские права [44]). 17 сентября 1919 г. родилась сестра Мэри Френсис (Mary Frances Schinhan [1919–2005]), а в 1924 г. – Говард Томас (Howard Thomas Odum [1924–2002]).

После окончания школы в 1929 г. (интересный факт [15]: на выпускном балу одноклассники подарили Юджину расческу, так как растрепанные ветром волосы никогда не были у него аккуратно уложены…) Юджин поступил в Университет Северной Каролины и начал изучать зоологию и орнитологию [26–30, 40 и др.]. В этот период он предпочитал изучать ботанику, потому что не любил препарировать животных. Однако зоология «взяла свое»: острый слух позволял ему определить практически любую птицу, чей голос он слышал. Его глубокий интерес к птицам выразился и в том, что с весны 1931 г. он вместе со своим другом Койтом Кокером (Coit Coker) стал вести в местной газете «Chapel Hill Weekly» колонку под названием «Жизнь птиц в Чапел-Хилл» [15]. Уже в 1934 г. он получает степень бакалавра (bachelor's degree), а в 1936 г. – магистра (master of science) по естественным наукам. На протяжении всей своей жизни Юджин поддерживал живой интерес к проблемам орнитологии [25].

Планируя свое дальнейшее (высшее) образование, Юджин отверг как Мичиганский, так и Корнельский университеты, так как он не увидел в них возможности воплотить в докторской диссертации свои, уже сложившиеся к тому времени, системные взгляды на биологию. Он выбрал аспирантуру по зоологии в общественном Университете штата Иллинойс (Illinois State University) и в 1937 г. стал учеником Виктора Шелфорда (Victor Ernest Shelford); в 1939 г. он защитил PhD-диссертацию. Его диссертация была одним из первых исследований физиологии сердца у птиц в разных экологических условиях.

Во время обучения в аспирантуре в университете Иллинойса большое влияние на Одума оказал Виктор Шелфорд, который в это время завершил работу и издал монографию «Биоэкология» [16] совместно с фитоценологом Ф. Клементсом (Frederic Edward Clements). Шелфорд в своих экологических исследованиях придавал особое значение биомам (крупным ландшафтным единицам – степь, тайга, тропический лес и пр.), подчеркивая их целостный характер (суперорганизмы). Одум вспоминал, что Шелфорд был достаточно язвителен в своем обличении (scathing in his denunciation) редукционизма, считая эту методологию «антиэкологичной» и саркастически отождествляя её с «правящей верхушкой Вудс Холла – Woods Hole establishment*» [19, p. 35]. Фактически Шелфорд превратил Юджина из классического зоолога в «целостного эколога», который перенес представления о гомеостазе с уровня организма на уровень экосистемы (хотя Одум и избегал называть экосистемы «суперорганизмами»). Таким образом, организменные, антропоцентрические аналогии стали для Одума основой его концепции экосистем (даже в названии своих статей [33] он «приписывает» им способность, например, вырабатывать и придерживаться определенных стратегий развития) и служили для объяснения устойчивости и саморегуляции экосистем (http://www.encyclopedia.com/doc/1G2-2830905961.html).

---

* В Вудс Холле (шт. Массачусетс) располагается научно-исследовательский центр, включающий ряд подразделений по исследованию морских экосистем (в т. ч. Океанографический институт). И хотя эти исследования были по своей сущности экологическими, как отмечает У. Дрищило [19, p. 35], в те годы «современные экологические идеи носились в воздухе, но в Вудс Холле воздух был качественно иной…».

В это время он познакомился с Мартой Хуф (Martha Ann Huff), которая в том же 1939 г. стала его женой и с которой он счастливо прожил до её смерти в 1995 г.; у них было двое сыновей – Уильям (William Eugene Odum [1942–1991]) пошел по стопам своего отца и дяди и занимался экологией в Университете штата Виргиния [Virginia]) и Даниэль (Daniel Thomas Odum [1944–1987]) он сильно отставал в развитии и почти всю жизнь провел в больницах [http://www.encyclopedia.com/doc/1G2–2830905961.html]). Марта получила PhD-степень по дизайну, она часто писала пейзажи во время поездок с мужем по всей территории США и за рубежом, участвовала в выставках и выпустила несколько альбомов акварельных рисунков (см., например: [46]; некоторые из её акварелей Ю. Одум использовал при оформлении обложек своих книг – см., например, [37, 47]).

Проработав чуть меньше года в заповеднике на юго-западе штата Нью-Йорк (The Edmund Niles Huyck Preserve and Biological Research Station [Rensselaerville, New York]), осенью 1940 г. Юджин и Марта Одумы переезжают в Афины (Athens), где Юджин становится преподавателем биологического факультета Университета штата Джорджия (Georgia State University; в этом университете он проработает всю свою жизнь и покинет его после своего 70-летия в 1984 г.; однако он никогда не переставал каждый день приходить на работу, и опубликовал в 85-летнем возрасте свои последние «сольные» монографии [37, 38]), а Марта становится одним из лидеров арт-сообщества Афин. Преподавательская работа неизбежно связана с составлением новых учебных программ, и этот процесс заставил Юджина обратить самое пристальное внимание на экологию как науку, позволяющую изучать экосистемы в целом. Однако дальнейшему развитию его системных идей применительно к экологии помешала война. Три года он работает на курсах по подготовке медсестер, ведет исследования лекарственных растений, читает лекции по фармакологии и пр. В этот период у него хватает времени даже на то, чтобы тренировать университетскую сборную по теннису (любовь к этой игре Юджин пронес через всю жизнь [15]; с возрастом он стал достойным противником на поле для крокета).

В 1953 г. Юджин вместе со своим братом Говардом, аспирантом Йельского университета (Yale University [New Haven, Connecticut]) публикуют фундаментальную работу «Основы экологии» [41]; всего выйдет пять изданий этой книги, она переведена на 13 языков мира (перевод на русский [5] осуществлен с третьего издания [34]) и до сих пор остается основой экологического мировоззрения. Последнее издание выйдет уже после кончины Ю. Одума [39]. В этом же братья принимают самое активное участие в создании Морского института на острове Сапело (Marine Institute on Georgia's Sapelo Island) при университете, на базе которого ведутся фундаментальные экологические исследования морских экосистем, готовятся бакалавры и аспиранты. Ю. Одум вместе с профессорами Дж. Бойдом (George Boyd) и Д. Скоттом (Donald Scott) входит в состав комитета, который подготовил предложения по созданию такого Института с целью изучения биологической продуктивности в прибрежных водах и болотах региона. Эти предложения получили поддержку со стороны руководства университета и грант в $25 тыс. от исследовательского фонда Министерства сельского и лесного хозяйства штата. Полученные почти за 20 лет результаты работы Морского института (защищены сотни дипломов, опубликованы тысячи научных работ и большое количество книг) позволили Юджину в 1970 г. принять активное участие в разработке закона о защите прибрежных болотных угодий. И первая награда – за статью в журнале

«Ecological Monographs» [13, 42] в 1956 г. Говард и Юджин получают молодежную премию Мерцер (George Mercer Award) Экологического общества Америки.

В 1955 г. происходит событие, которое коренным образом повлияло на всю дальнейшую жизнь и карьеру Юджина: Комиссия по атомной энергии США (Atomic Energy Commission, AEC) приняла решение построить на землях Южной Каролины (рядом с границей штата Джорджия) ядерный могильник Саванна-Ривер (Savannah River Site) – предприятие, занимающееся хранением, дезактивацией и переработкой радиоактивных отходов. Для изучения влияния этого «могильника» на растения и животных ближайших территорий была создана экологическая лаборатория. Программа исследований Ю. Одума показалась AEC самой интересной и он «в одночасье» стал руководителем одной из крупнейших экологических лабораторий на Земле (около 300 квадратных миль закрытой от общественности территории и самое современное оборудование). Участвуя в этих работах, Юджин заложил основы системно-экологических исследований и сформировал первый коллектив профессиональных экологов. Сегодня в Savannah River National Laboratory (SRNL) работает около тысячи сотрудников, выпускается научно–практический журнал «SRNS Today», годовой бюджет SRNL оценивается более чем в $210 млн. Работа в SRNL и обучение коллектива сотрудников продемонстрировала Ю. Одуму необходимость создания современного учебника по экологии. В этом же 1955 г. Одум был избран делегатом первой международной конференции «Атом для мира»**, состоявшейся в Женеве (Швейцария).

Но прежде, вернувшись на биологический факультет Университета штата Джорджия, Ю. Одум в 1960 г. создает и возглавляет (на протяжении более чем 30 лет) первый Институт экологии при университете (UGA Institute of Ecology) – первоначально Институт занимался проблемами радиационной экологии (и даже назывался Институт радиационной экологии, но в 1967 г. слово «радиационной» из названия было изъято…), позднее, как научно-исследовательский институт стал обслуживать кафедры биологического факультета Университета, далее (1993 г.) приобрел статус школы в Колледже искусств и наук (Franklin College of Arts and Sciences), в 2001 г. превратился в Колледж окружающей среды и дизайна (College of Environment & Design), а 1 июля 2007 г. Институт экологии переименовали в честь основателя – Школа экологии им. Юджина Плезантс Одума (Odum School of Ecology).

В 1963 г. Юджин пишет учебник по экологии [4, 31], который, как уже отмечалось выше, посвящает своему отцу. Этот учебник также многократно переиздавался, рос в объеме (как подчеркивает сам Одум [6, т. 1, с. 8], «как правило, при переиздании учебники начинают страдать «синдромом динозавра»: они становятся все более толстыми, все более энциклопедичными и все менее полезными для студентов, особенно начинающих») и в 1986 г. он выходит в двухтомном русском переводе [6, 36], получая высокую оценку специалистов [3]. По мнению многих специалистов, эти книги Ю. Одума сформировали целое поколение экологов («Один критик саркастически заметил, что «Одум» стал единицей измерения учебника экологии» [22]). Именно благодаря его работам экология перешла от

** 8–20 августа 1955 г. состоялась первая Международная Женевская научно-техническая конференция по мирному использованию атомной энергии, ставшая важной вехой в истории человечества и, в частности, в международном сотрудничестве учёных [1]. 73 страны мира прислали около 1400 делегатов и примерно столько же наблюдателей. Из представленных 1067 научных работ были зачитаны и обсуждены 450; такого грандиозного форума наука до той поры, пожалуй, и не знала.

Фото 1.4. Юджин Одум и бронзовый бюст в его честь
(из научного архива чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга)

аут- и демэкологических исследований к синэкологическим (ландшафтно-ценотическим, или собственно экосистемным). В основу одумовской концепции было положено представление о том, что все виды растений и животных (в т. ч. и человек) равноценны на нашей планете и все имеют право на существование. Осознание эмерджентного характера изменения организации (структуры) и функций (динамики) сложных экосистем («принцип не сводимости свойств целого к сумме свойств его частей должен служить первой рабочей заповедью экологов» [6, т. 1, с. 17; 5]) в зависимости от соответствующего уровня их существования открыло большие возможности для решения многих экологических проблем, с которыми столкнулось человечество [20].

Наступило время получения наград за свои труды (см.: [14, p. 11–12]). В 1964 г. Ю. Одум избран президентом Экологического общества Америки (в 1974 г. он получает высшую награду этого общества – Eminent Ecologist Award from the Ecological Society of America; Обществом учреждена именная премия за экологическое образование – Eugene P. Odum Award for Excellence in Ecology Education), в 1970 г. он избирается членом Национальной академии наук (первым среди сотрудников биологического факультета университета), становится почетным членом Британского экологического общества (1974 г.). Вместе со своим братом Говардом он получает премию «Prix de l'Institut de la Vie» французского правительства в размере $80 тыс. (1975 г.); он также получил премию Тайлера по экологии (John & Alice Tyler Prize for Environmental Achievement) и чек на $150 тыс. (1977 г.), врученный ему президентом США Джимми Картером (Jimmy Carter) на церемонии в Белом доме. В 1976 г. он был назван Фондом охраны дикой природы штата Джорджия «Природоохранником года» (Conservationist of the Year in 1976 by the Georgia Wildlife Foundation). В 1981 г. Юджин был награжден

Фото. 1.5. Юджин Одум
(из научного архива чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга)

медалью Лоухлин (Cynthia Pratt Laughlin Medal by the Garden Club of America) за выдающиеся достижения в охране окружающей среды и поддержании качества жизни. Национальная федерация Фонда дикой природы назвала Ю. Одума в 1983 г. «Педагогом года».

По случаю ухода Ю. Одума из университета и к 71-й годовщине со дня его рождения, 17 сентября 1984 г. в университете был открыт его бронзовый бюст (скульптор Уильям Томпсон [William J. Thompson]) (фото 1.4), на постаменте которого выгравированы слова Юджина: «An ecosystem is greater than the sum of its parts – Экосистема нечто большее, чем сумма её частей». В 1987 г. Юджин и Говард Одумы получают премию Крафорда (Crafoord Prize), присуждаемую Шведской королевской академией (считается эквивалентом Нобелевской премии, которая не присуждается по экологии) – $250 тыс.; на свою долю Юджин создает частный фонд для поощрения научных исследований и образования в области экологии.

В 1989 г. Юджин стал лауреатом премии корпорации «Шеврон» за достижения в охране окружающей среды (Chevron Conservation Award), а в 1991 г. он был удостоен золотой медали и премии Теодора Рузвельта (Theodore Roosevelt Distinguished Service Award) за особые служебные заслуги. Педагогический талант Ю. Одума был отмечен и в 1992 г. премией за экологическое образование (Environmental Educator Award) Американского общества экологической токсикологии и химии (Society of Environmental Toxicology and Chemistry).

Умер Юджин Одум 10 августа 2002 г. в Афинах (штат Джорджия) от сердечного приступа во время работы в своем любимом саду. Хотя смерть и наступила (как всегда) неожиданно, он готовился к ней [http://en.wikipedia.org/wiki/Eugene_Odum]. Свое имение (семейная ферма; 26 акров ≈ 110 000 м^2) в

среднем течении небольшой реки Окони (Middle Oconee River) в Афинах он завещал продать, но не под застройку, а под зеленую зону с пешеходными тропинками (своего рода, мини-природный парк – Beech Creek Preserve), а вырученные деньги (около $1 млн) направить в фонды трех университетов – родного университета Джорджии, университета своего сына Уильяма в Виргинии и университета отца в Северной Каролине. Но он оставил всем нам и что-то еще более ценное: он научил людей воспринимать мир как гигантскую экосистему, все части которой взаимосвязаны и взаимоотношения с которой следует строить на научно-экологических принципах.

В памяти современников он останется как блестящий ученый, незаурядный мыслитель, заядлый и энергичный натуралист, прекрасный преподаватель и харизматичный популяризатор экологии, который использовал её принципы в своем анализе любой ситуации, будь то экологические, социальные или политические процессы. «Юджин Одум был одной из нескольких наиболее влиятельных фигур в формировании современной экологии в XX веке. Пионер в изучении экосистем, он принес строгость и детальное знание профессионального натуралиста в столь пугающий [своей сложностью] предмет. Как автор основного учебника по экологии, он сформировал и ускорил развитие своей области. И, не в последнюю очередь, в качестве педагога, его влияние на последующие поколения не имеет аналогов, как по численности, так и по значимости (качеству) студентов, которых он обучил» (профессор Гарвардского университета Эдвард О. Уилсон [Edward O. Wilson; премия Крафорда за 1990 г.]; http://researchmagazine.uga.edu/summer2002/odum.htm).

Дать полный обзор научной и преподавательской деятельности Юджина П. Одума в столь краткой статье не представляется возможным. Мы остановимся лишь на одной из последних его работ [37], которая названа очень символично: «Экология: Мост между наукой и обществом» (фото 1.6). Достаточно подробная рецензия на эту книгу была уже опубликована [8] и здесь мы лишь попытаемся проследить корни его воззрений на взаимодействия в системе «Природа – Человек».

Юджина Одума нельзя напрямую отнести к «отцам-основателям» энвайронментализма (environmentalism). Однако та база знаний и системный образ мышления, который он «внедрял в головы» своим студентам и многочисленным последователям, несомненно, стали теоретической основой экологического движения,

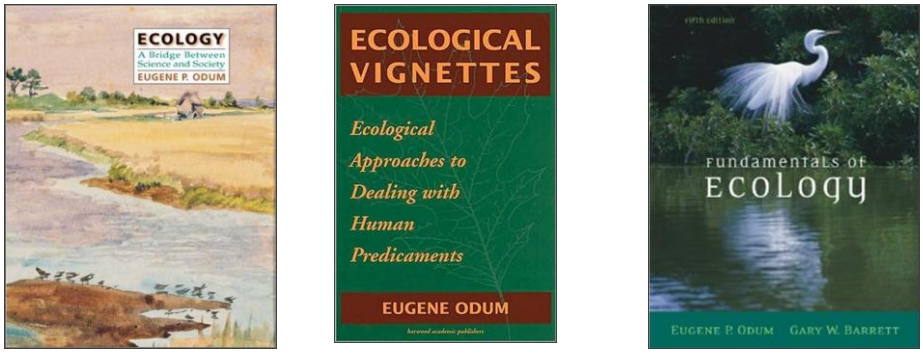


Фото 1.6. Последние книги Юджина Одума

которое с 50-х годов прошлого столетия с возрастающей скоростью распространяется по всему миру. Одум начал свою профессиональную карьеру, развивая и пропагандируя идеи (в частности, системной экологии), которые не шли «в ногу» с представлениями многих его современников. Став признанным классиком современной экологии и памятуя об этом, он всегда старался поддержать тех, чьи экологические взгляды оказывались «в меньшинстве». Так, он поддержал гипотезу Геи Дж. Лавлока (James Ephraim Lovelock) и Л. Маргулис (Lynn Margulis), хотя его не очень устраивала интерпретация «самоорганизации биосферы» [37, p. 68–70]; он считал современные ему эволюционные представления устаревшими, так как в них основной акцент делался на индивидуальный организм и его генетический код [37, p. 234]. При этом, оставаясь оригинальным мыслителем, Ю. Одум критически относился к целому ряду лозунгов и модных концепций «зеленого движения» [http://en.wikipedia.org/wiki/Eugene_Odum]. В частности, он призывал не преувеличивать важность одного из самых популярных лозунгов экологического движения «Красота в малом – Small is Beautiful» и предлагал изменить его на «Если красота в малом, то мощь в большом – Small if Beautiful but Big is Powerful» (опять можно видеть примат организменных аналогий и идей глобализации).

Системно-организменные экологические представления неизбежно привели Ю. Одума к некоторым весьма широким обобщениям, которые он изложил в книге «Экология. Связь между естественными и социальными науками» [32]. В этой книге ощущается сильное влияние на его видение предмета даже не столько эколога В. Шелфорда, сколько социолога и отца Говарда В. Одума; более того, Одум прямо пишет, что отец вдохновил его «искать более гармоничные отношения между человеком и природой» [23, p. 193; 32, p. 8;]; такое взаимопроникновение социальных и экологических идей позволило, например, Карен Ротаби [49, p. 113] назвать свою статью «Экологическая теория [вышла] из социальных наук или наоборот?» Может быть, именно поэтому, 22 апреля 1970 г., когда проводился первый День Земли (Earth Day), Юджин Одум (вместе с Барри Коммонером [Barry Commoner] [11]) был наиболее востребован средствами массовой информации, – он дал интервью газетам и журналам «Time», «Newsweek», «Life» и другим популярным изданиям; тогда и появился его афоризм, который Юджин любил повторять впоследствии, вынесенный в заголовок этой статьи.

Но не только идеи отца «оплодотворяли» почву системной экологии; идеи сына также воспринимались социологами, – в частности, в монографии «Американский регионализм» [45, p. 323] в главе «Изучение региона: экологи – Exploring the Region: the Ecologists» указывается на интерес социологов к таким экологическим понятиям, как «биом», «сукцессия», «климакс». «Перекрестное оплодотворение – cross-fertilization» теоретическими идеями (социологии и экологии) сегодня признается многими специалистами (см., например: [21, 24; 49, p. 124]).

Через 35 лет после выхода книги [32], завершая одну из последних своих монографий [37, p. 299], Ю. Одум писал: «Слова «устойчивость» и «устойчивый», которые мы используем для описания цели развития нашего общества, появляются с возрастающей частотой в статьях, сборниках и монографиях и трактуются в очень широком диапазоне. «Устойчивый рост» или «устойчивое развитие», например, можно воспринимать и как поддержание ресурсов для обеспечения будущих поколений, и как поддержание роста (т. е. чем больше, тем лучше), что невозможно. Я предлагаю для описания цели нашего общества понятие «зрелость – maturity», так как мы все [человечество] переживаем переход именно от юности к зрелости (*опять организменные аналогии. – Авторы*), от количественного к ка-

чественному развитию…». И в то же время, через несколько страниц Одум пишет (p. 303): «Цивилизация – это система, а не организм… Цивилизации не обязательно должны расти, взрослеть, стареть и умирать, как живые организмы, хотя этот процесс и имел место в прошлом (например, Римская империя)… Цивилизации становятся нестабильными и распадаются, когда растет стоимость бюрократии, что ведет к неограниченному росту производственного сектора. Эти представления совпадают с теориями емкости экосистем, их сложностью и закономерностями потоков энергии. Таким образом, мы можем многому научиться, изучая экологию и применяя эти знания для преодоления трудностей, стоящих перед человечеством».

Какие же пути такого перехода видел 85-летний классик системной экологии на рубеже тысячелетий? Прежде всего, это «модельные результаты», полученные его коллегами и с которыми (с разной степенью допущений и предубеждений [assumptions and biases]) Одум готов принять (p. 300–301):

1. Необходимость проведения социальных, экономических и политических изменений вместе с ожидаемым технологическим прогрессом.
2. Население и ресурсы не могут расти бесконечно на конечной планете (finite planet).
3. Необходимость заметного снижения темпов роста населения и городского промышленного развития (последнее должно привести к снижению вероятности крупных аварий в системах жизнеобеспечения).
4. Понимание того, что продолжать вести «бизнес как обычно – business as usual» нельзя из-за опасности роста негативных социальных и экологических последствий.
5. Кооперация в перспективе (стратегия) более полезна для устойчивого развития, чем конкуренция на небольших промежутках времени (тактика); в этом просматривается прямая аналогия с экологическими представлениями о мутуализме, в изучении которого на коралловых рифах Japtan атолла Eniwetok (Маршалловы острова в Тихом океане) братья Одумы особенно преуспели [42]; Юджин и в дальнейшем последовательно проводил мысль о том, что взаимодействующие виды, как правило, развиваются от примитивных форм паразитизма к более продвинутым формам кооперации.
6. Возрастание роли взаимозависимости между народами и нациями для преодоления современных нежелательных тенденций развития мира (принятые сегодня меры будут более эффективными и менее затратными, чем меры принятые завтра); это требует сильного политического руководства, так как ко времени, когда социально-экологические проблемы станут очевидны всем, может быть слишком поздно.

Однако в книге [37, p. 301] он предлагает и собственные подходы к «пониманию наших (*социо-эколого-экономических. – Авторы*) проблем и вариантов выхода из беспорядка, в котором мы находимся». Прежде всего, Одум призывает понять (прочувствовать), что период «юности» человечества завершен и модель поведения (решение одной проблемы на короткий срок) становится неэффективной. В этом Одум полностью солидарен с экономистом А. Каном (Alfred Edward Kahn), который называл такое поведение «тиранией небольших решений – the tyranny of small decisions» (пример, который приводит Одум: увеличение высоты дымовых труб – быстрое решение для локального загрязнения, но много таких «мелких решений» ведет к более серьезной проблеме – региональному загрязнению воздуха). Еще одна смена парадигм должна произойти в этот период перехо-

да от «юности к зрелости» (кстати, в педагогике подростковый возраст оценивается как трудный период…) – это смена управленческих приоритетов от властвования (в полном соответствии с «Ветхим заветом. Книга Бытия» [1 : 28] – «И благословил их Бог, и сказал им Бог: плодитесь и размножайтесь, и наполняйте землю, и обладайте ею, и *владычествуйте* над рыбами морскими и над птицами небесными, и над всяким животным, пресмыкающимся по земле») к попечительскому (stewardship), ответственному управлению (использованию и охране природной среды). В этом контексте Одум говорит об экосистемных услугах, которые получает человек, но которые никак не учитываются в стоимости производимых товаров. Симптоматично, что и последняя совместная статья братьев Одумов [43] была посвящена именно этой очень актуальной сегодня проблеме – возможным способам и методам (прежде всего, энергетическим) оценки экосистемных услуг.

И еще одна оригинальная мысль Ю. Одума – это указание на то, что «Больше всего нам необходимо развивать двойной капитализм (dual capitalism), который дает равные значения человеческому производству и природным ресурсам» [37, p. 313; 48]; в ходе подготовки и после саммита 2012 г. в Рио-де-Жанейро, эти взгляды оформились в представления о «зеленой экономике» (см. обзор: [12]).

Завершить наше небольшое эссе мы хотим словами биографа и коллеги Юджина Плезантс Одума, которая, наверняка, знала его лучше [18]: «Гена Одум (Gene Odum) дал нам целостный способ мышления о мире. Он увидел взаимосвязи в экосистемах и показал долгосрочную выгоду от сотрудничества в системах любого рода, будь то природные или социальные [системы]. С присущим ему оптимизмом он считал, что люди, в конечном счете, научатся жить в большей гармонии друг с другом и с нашей природной средой. Гена Одум был невероятно мудрым. Я также надеюсь, что он был прав».

Список литературы

1. Международное научное сотрудничество по мирному использованию атомной энергии // Вестн. АН СССР. 1955. № 9. С. 47–61.
2. Миркин Б.М. [Рецензия] // Биол. науки. 1970. № 9. С. 127–128. – Рец. на кн.: Одум Е. Экология. М.: Просвещение, 1968.
3. Миркин Б.М. [Рецензия] // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48, № 2. С. 279–281. – Рец. на кн.: Одум Ю. Экология: В 2 ч. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.
4. Одум Е. Экология. М.: Просвещение, 1968. 168 с.
5. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
6. Одум Ю. Экология: В 2 ч. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.
7. Розенберг Г.С. Встреча с братьями Одумами // Экология и безопасность. СПб, 1998. № 5–6. С. 5.
8. Розенберг Г.С. [Рецензия] // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 4. С. 460–464. – Рец. на кн.: Odum E.P. Ecology. A Bridge between Science and Society, 2nd ed. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Ass., Inc., 1998. 330 p.
9. Розенберг Г.С. 49-я ежегодная сессия Американского института биологических наук. Симпозиум международного общества экологического моделирования «Экология и управление природными ресурсами: Системный анализ и имитационное моделирование». Балтимор (США), 2–6 августа 1998 г. // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 5. С. 574–576.

10. Розенберг Г.С. Relax & Enjoy. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 117 с.

11. Розенберг Г.С. «Я никогда не был эко-уродом (I have never been an eco-freak)» // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2013. Т. 22, № 3. (в печати).

12. Розенберг Г.С., Кудинова Г.Э. На пути к «зеленой» экономике (знакомясь с докладом ЮНЕП к «Рио + 20») // Биосфера. 2012. Т. 4, № 3. С. 245–250.

13. Barile P.J. Comments on «Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll» [Ecological Monographs 25 (3) (1955) 291–320] // Ecol. Modelling. 2004. V. 178. P. 51–57.

14. Barrett G.W. Eugene Pleasants Odum, 1913–2002. A Biographical Memoir. Washington (DC): National Acad. Sci. Press, 2005. V. 87. 16 p.

15. Ceska A. Eugene Odum (1913–2002) // Botanical Electronic News. 2002. No. 296, October 8 http://www.ou.edu/cas/botany-micro/ben/ben296.html.

16. Clements F.E., Shelford V.E. Bio-ecology. N.Y.: J. Wiley & Sons; L.: Chapman and Hall, 1939. 425 p.

17. Craige B.J. Eugene Odum: Ecosystem Ecologist & Environmentalist. Athens: Univ. of Georgia Press, 2001. 226 p.

18. Craige B.J. Eugene Odum (1913–2002). A fond farewell to the Father of Modern Ecology // Back Page. 2002, December. V. 82, No. 1. http://www.uga.edu/gm/1202/FeatBack.html/.

19. Dritschilo W. Earth Days: Ecology Comes of Age as a Science. Bloomington (IN): iUniverse, Inc., 2004. 416 p.

20. Golley F.B. A History of the Ecosystem Concept in Ecology: More than the Sum of the Parts. New Haven (CT): Yale Univ. Press, 1993. 254 p.

21. Hagen J.B. An Entangled Bank: The Origins of Ecosystem Ecology. New Brunswick (NJ): Rutgers Univ. Press, 1992. 262 p.

22. Hagen J.B., Odum E.P. Pleasants. 2008. http://www.encyclopedia.com/doc/1G2-2830905961.html.

23. Jamison A. National political cultures and the exchange of knowledge: the case of systems ecology // Denationalizing Science: The Contexts of International Scientific Practice / Ed. by E. Crawford, T. Shinn, Sverker Sorlin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1992. P. 187–208.

24. Kirby J.T. The Chapel Hill regionalists and the Southern landscape // The United State South: Regionalism and Identity / Ed. by V.G. Ledra, T. Westendorp. Rome: Bulzoni Editore, 1991. P. 167–185.

25. Meyers J.M., Johnston D.W. In memoriam: Eugene Pleasants Odum, 1913–2002 // Auk. 2003. V. 120. P. 536–538.

26. Odum E.P. Back-yard ornithology // Bird–Lore. 1930. V. 32. P. 419–420.

27. Odum E.P. Notes from Chapel Hill, North Carolina // Auk. 1932. V. 49. P. 362–363.

28. Odum E.P. Variations in the heart rate of birds: A study in physiological ecology // Ecol. Monogr. 1941. V. 11. P. 299–326.

29. Odum E.P. Annual cycle of the black-capped chickadee // Auk. 1942. V. 59. P. 499–531.

30. Odum E.P. The heart rate of small birds // Science. 1945. V. 101. P. 153–154.

31. Odum E.P. Ecology. N.Y.: Holt, Rinehart & Winston, 1963. 152 p.

32. Odum E.P. Ecology: The Link between the Natural and Social Sciences. N.Y.: Holt, Rinehart & Winston, 1963. 244 p. (2nd ed. N.Y.: Holt-Saunders, 1975. 244 p.).

33. Odum E.P. The strategy of ecosystem development // Science. 1969. V. 164. P. 262–270. (рус. пер.: Одум Ю. Стратегия развития экосистем / Пер. с англ. Г.С. Розенберга // Антология экологии. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 181–208).

34. Odum E.P. Fundamentals of Ecology / 3rd ed. Philadelphia (PA): W.B. Saunders Co., 1971. 574 p.

35. Odum E.P. Basic Ecology. N.Y.: CBS College Publ., 1983. 434 p.

36. Odum E.P. Ecology. A Bridge between Science and Society, 2nd ed. Sunderland, Massachusetts (U.S.A.): Sinauer Ass., Inc., 1998. 330 p.

37. Odum E.P. Ecological Vignettes: Ecological Approaches to Dealing with Human Predicaments. N.Y.: Taylor & Francis, 1998. 269 p.

38. Odum E.P., Barrett G.W. Fundamentals of Ecology / 5th ed. Stamford (Connecticut): Cengage Learning, 2004. 624 p.

39. Odum E.P., Kuenzler E.J. Measurement of territory and home range in birds // Auk. 1955. V. 72. No. 2. P. 128–137.

40. Odum E.P., Odum H.T. Fundamentals of Ecology / 1st ed. Philadelphia (PA): W.B. Saunders Co., 1953. 383 p.

41. Odum H.T., Odum E.P. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll // Ecol. Monogr. 1955. V. 35. P. 291–320.

42. Odum H.T., Odum E.P. The energetic basis for valuation of ecosystem services // Ecosystems. 2000. V. 3. P. 21–23.

43. Odum H.W. Race and Rumors of Race: The American South in the Early Forties. Chapel Hill: Univ. of North Carolina Press, 1943. 245 p.

44. Odum H.W., Moore H.E. American Regionalism: A Cultural-Historical Approach to National Integration. N.Y.: Henry Holt & Co., 1938. 708 p.

45. Odum M. Watercolors. Athens (GA): Univ. of Georgia Press; Georgia Museum of Art, 1997. 80 p.

46. Odum M., Odum E.P. Essence of Place. Athens (GA): Univ. of Georgia Press; Georgia Museum of Art, 2000. 129 p.

47. Purdy J.B. A voice for the wild // Research Magazine (Univ. of Georgia). 1998. http://researchmagazine.uga.edu/fall98/voice.html.

48. Rotabi K.S. Ecological theory origin from natural to social science of vice versa? A brief conceptual history for social work // Advances in Social Work. 2007. V. 8. No. 1. P. 113–129.

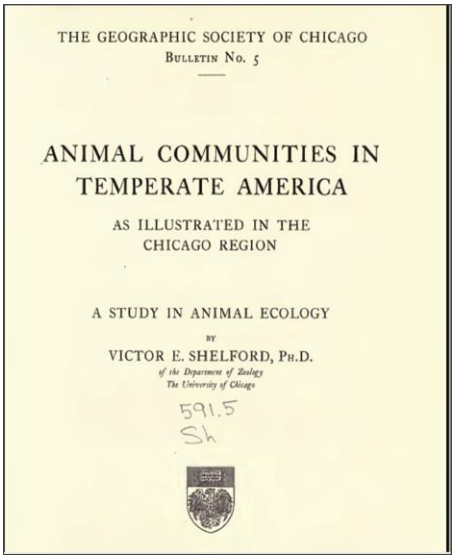
Глава II

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОМ ОПТИМУМЕ ЭКТОТЕРМОВ

2.1. Состояние проблемы

Экологический оптимум – одно из базовых понятий экологии. Оно было широко введено в научный обиход еще в начале XX в. В. Шелфордом, в его книге «Animal Communities in Temperate America», изданной Географическим обществом Чикаго в 1913 году [108, с. 368] (фото 2.1).

На с. 302 В. Шелфорд пишет: «The success of reproduction depends upon the qualitative and quantitative completeness of the complex of conditions. This complete complex is called **the ecological optimum**», т.е. «Успех размножения зависит от качественной и количественной полноты (завершенности, комплектности) комплекса условий. Этот полный комплекс называют **экологическим оптимумом**». И дальше, на с. 303: «The success of a species, its numbers, sometimes its size, etc., are determined largely by the degree of deviation of a single factor (or factors) from **the range of optimum of the species**», т.е. «Успех того или иного вида, его численность, иногда его размер и т.д., в значительной степени определяется степенью отклонения одного фактора (или факторов) **из оптимального диапазона вида**» (фото 2.2).


THE GEOGRAPHIC SOCIETY OF CHICAGO
BULLETIN No. 5

ANIMAL COMMUNITIES IN TEMPERATE AMERICA

AS ILLUSTRATED IN THE CHICAGO REGION

A STUDY IN ANIMAL ECOLOGY

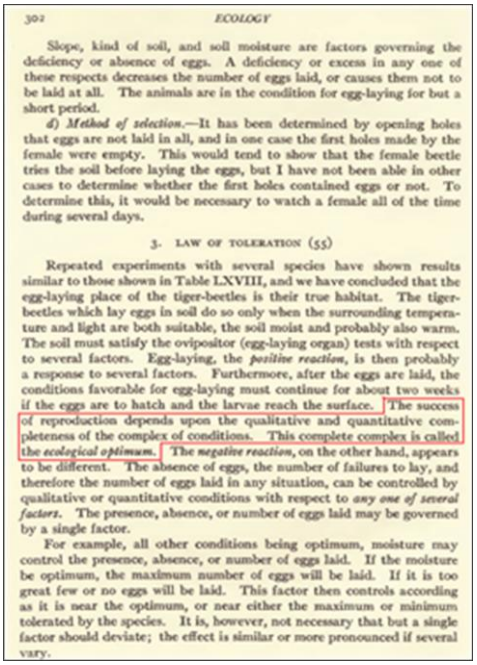
BY

VICTOR E. SHELFORD, PH.D.

of the Department of Zoology
The University of Chicago

591.5
Sh

Фото 2.1. Обложка издания, в котором В. Шелфорд впервые сформулировал и раскрыл смысл понятий «экологический оптимум» и «шкала толерантности» [108]



302 ECOLOGY

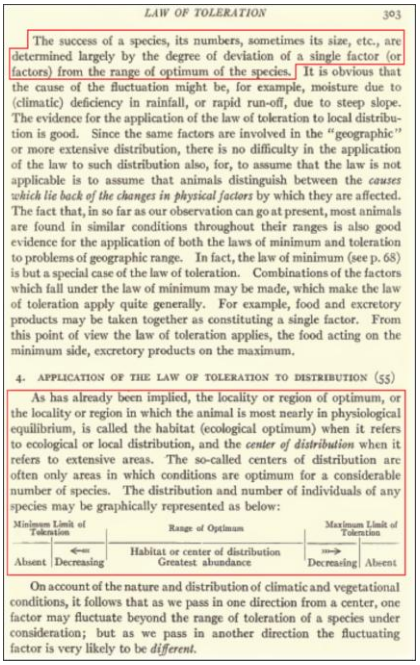
Slope, kind of soil, and soil moisture are factors governing the deficiency or absence of eggs. A deficiency or excess in any one of these respects decreases the number of eggs laid, or causes them not to be laid at all. The animals are in the condition for egg-laying for but a short period.

d) Method of selection.—It has been determined by opening holes that eggs are not laid in all, and in one case the first holes made by the female were empty. This would tend to show that the female beetle tries the soil before laying the eggs, but I have not been able in other cases to determine whether the first holes contained eggs or not. To determine this, it would be necessary to watch a female all of the time during several days.

3. LAW OF TOLERATION (55)

Repeated experiments with several species have shown results similar to those shown in Table LXVIII, and we have concluded that the egg-laying place of the tiger-beetles is their true habitat. The tiger-beetles which lay eggs in soil do so only when the surrounding temperature and light are both suitable, the soil moist and probably also warm. The soil must satisfy the ovipositor (egg-laying organ) tests with respect to several factors. Egg-laying, the *positive reaction*, is then probably a response to several factors. Furthermore, after the eggs are laid, the conditions favorable for egg-laying must continue for about two weeks if the eggs are to hatch and the larvae reach the surface. The success of reproduction depends upon the qualitative and quantitative completeness of the complex of conditions. This complete complex is called the *ecological optimum*. The *negative reaction*, on the other hand, appears to be different. The absence of eggs, the number of failures to lay, and therefore the number of eggs laid in any situation, can be controlled by qualitative or quantitative conditions with respect to *any one of several factors*. The presence, absence, or number of eggs laid may be governed by a single factor.

For example, all other conditions being optimum, moisture may control the presence, absence, or number of eggs laid. If the moisture be optimum, the maximum number of eggs will be laid. If it is too great few or no eggs will be laid. This factor then controls according as it is near the optimum, or near either the maximum or minimum tolerated by the species. It is, however, not necessary that but a single factor should deviate; the effect is similar or more pronounced if several vary.



LAW OF TOLERATION 303

The success of a species, its numbers, sometimes its size, etc., are determined largely by the degree of deviation of a single factor (or factors) from the range of optimum of the species. It is obvious that the cause of the fluctuation might be, for example, moisture due to (climatic) deficiency in rainfall, or rapid run-off, due to steep slope. The evidence for the application of the law of toleration to local distribution is good. Since the same factors are involved in the "geographic" or more extensive distribution, there is no difficulty in the application of the law to such distribution also, for, to assume that the law is not applicable is to assume that animals distinguish between the *causes which lie back of the changes in physical factors* by which they are affected. The fact that, in so far as our observation can go at present, most animals are found in similar conditions throughout their ranges is also good evidence for the application of both the laws of minimum and toleration to problems of geographic range. In fact, the law of minimum (see p. 68) is but a special case of the law of toleration. Combinations of the factors which fall under the law of minimum may be made, which make the law of toleration apply quite generally. For example, food and excretory products may be taken together as constituting a single factor. From this point of view the law of toleration applies, the food acting on the minimum side, excretory products on the maximum.

4. APPLICATION OF THE LAW OF TOLERATION TO DISTRIBUTION (55)

As has already been implied, the locality or region of optimum, or the locality or region in which the animal is most nearly in physiological equilibrium, is called the habitat (ecological optimum) when it refers to ecological or local distribution, and the *center of distribution* when it refers to extensive areas. The so-called centers of distribution are often only areas in which conditions are optimum for a considerable number of species. The distribution and number of individuals of any species may be graphically represented as below:

Minimum Limit of Toleration		Range of Optimum		Maximum Limit of Toleration
Absent	⇐ Decreasing	Habitat or center of distribution Greatest abundance	⇒ Decreasing	Absent

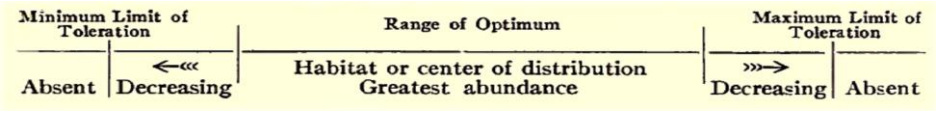
On account of the nature and distribution of climatic and vegetational conditions, it follows that as we pass in one direction from a center, one factor may fluctuate beyond the range of toleration of a species under consideration; but as we pass in another direction the fluctuating factor is very likely to be *different*.

Фото 2.2. Текст главы «Закон толерантности»
с основными формулировками [108]

Ниже В. Шелфорд развивает свою мысль: «As has already been implied, the locality or region of optimum, or the locality or region in which the animal is most nearly in physiological equilibrium, is called the habitat (ecological optimum) when it refers to ecological or local distribution, and the *center of distribution* when it refers to extensive areas. The so-called centers of distribution are often only are as in which conditions are optimum for a considerable number of species». («Подразумевается, что оптимальное локальное место или регион, или место или регион, в котором животное находится наиболее близко к физиологическому равновесию, называется средой обитания (экологический оптимум), когда оно относится к экологическому или локальному распределению, и *центром распределения*, когда оно относится к обширной территории. Так называемые центры распределения бывают часто только областями, в которых условия являются оптимальными для значительного числа видов»). Здесь же впервые приводится всем известная шкала толерантности (рис. 2.1).

Анализ литературных источников, как отечественных, так и зарубежных, показал, что введённое В. Шелфордом понятие оптимума практически в первоначальной формулировке используется в научной литературе до настоящего времени.

Так, например, согласно Р. Риклефсу [42, с. 182]: оптимум – это «...некое определенное сочетание условий среды, оптимальное для его роста, существования и размножения». По М. Бигону и др. [3, с. 64]: оптимальные условия – «те, при которых особи данного вида оставляют наибольшее число потомков (т.е. оказываются наиболее приспособленными)». И.А. Шилов [48, с. 213] пишет: «... количественное выражение (доза) фактора, соответствующее потребностям орга-



Минимальный предел толерантности		Оптимальный диапазон	Максимальный предел толерантности	
Отсутствие	← Уменьшение	Среда обитания или центр распределения Наибольшая численность	→ Уменьшение	Отсутствие

Рис. 2.1. Шкала толерантности, как её впервые представил В. Шелфорд [108]

низма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизни, рассматривают как оптимальное».

Наряду с этим исследователи разграничивали понятия физиологического и экологического оптимума. Под физиологическим оптимумом понималась такая напряженность фактора внешней среды, при которой отдельные физиологические реакции протекают с максимальной скоростью [40], тогда как экологический оптимум считался интегральным показателем и в качестве объекта экологического анализа организм принимался как единая целостная система [17, 18].

В то же время в экологии накоплено большое число полевых и экспериментальных данных, не вписывающихся в рамки классического определения оптимума. Поэтому, так же как в отношении другого важного экологического понятия – экологической ниши, после накопления разностороннего фактического материала назрела необходимость большей конкретизации и детализации понятий, в результате чего Д. Хатчинсоном в 1957 г. [82] были введены понятия фундаментальной и реализованной ниши, так и в отношении экологического оптимума, на наш взгляд, назрела аналогичная необходимость введения более детальных и конкретных понятий.

Мы более подробно рассмотрим понятие экологического оптимума в применении к такому наиболее изученному фактору среды, как температура. Тем более известно, что температура, как один из ведущих абиотических факторов, непосредственно влияет на скорость всех биохимических процессов в организме и на характер проявления других факторов [92].

Большинство исследований по температурному оптимуму эктотермов посвящено изучению специфических реакций особей или видов на температурные воздействия независимо от других факторов, что эквивалентно определению «фундаментальной» ниши вида по Д. Хатчинсону. Однако в природе фундаментальная ниша вида может быть изменена (то, что называют «реализованной» нишей) в присутствии других видов или других экологических условий [89, 114]. Аналогично и границы экологического оптимума вида по одному фактору могут сдвигаться в зависимости от характера и силы воздействия других факторов среды.

2.2. Оптимум и шкала толерантности

То, что интенсивность любого процесса в организме зависит от величины значений факторов среды и сами эти значения также зависят от величины значений других факторов, было осознано достаточно давно. Поэтому В. Шелфорд [109, 111] еще в начале XX в. ввел в экологию понятие графиков толерантности, которые обычно унимодальны и имеют форму колокола, вершина которого отвечает условиям, оптимальным для данного процесса, а «хвосты» этих графиков соответствуют пределам толерантности (рис. 2.2).

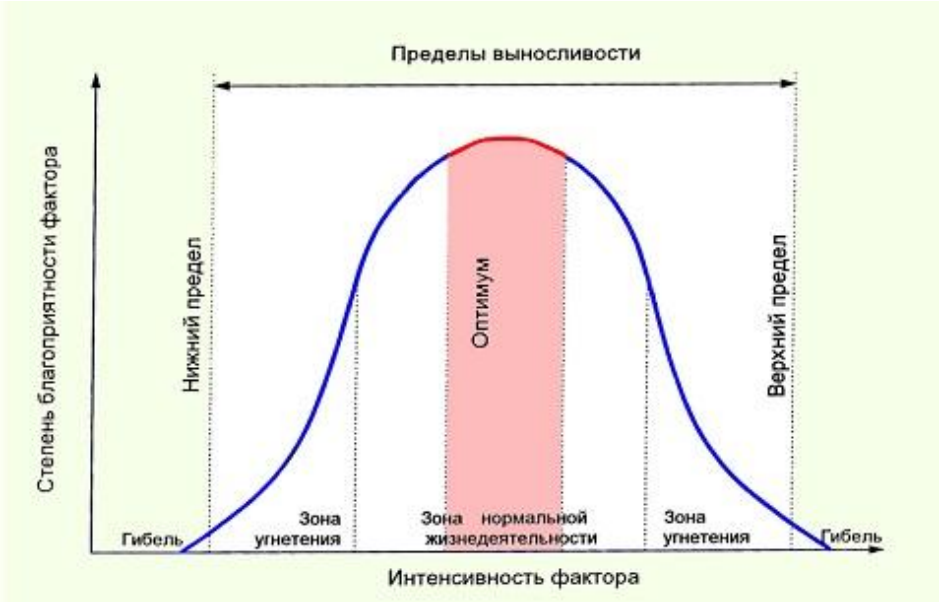


Рис. 2.2. Современный вид шкалы толерантности

На основании обобщения большого эмпирического материала Л. Проссер и Ф. Браун [40] в применении к температурному фактору предложили для пойкилотермных животных в качестве оптимальной считать зону на шкале температур, где метаболизм протекает наиболее интенсивно. К сходному выводу пришли А.И. Зотин и Н.Д. Озернюк [15], изучая развитие зародышей вьюна. Они предложили зону минимального потребления кислорода рассматривать как температурный оптимум развития [36, с. 189] и разработали метод определения оптимальных температур развития пойкилотермных организмов на основе расчета минимума суммарного потребления кислорода [36, 38]. В обзорной работе М. Ангилетты и др. [50, с. 250] дается аналогичное понимание температурного оптимума организма: «…термальный оптимум (T_o) – это T_b (температура тела), при которой его эффективность максимальна» [«...the thermal optimum (T_o) is the T_b at which performance is maximal»]. В опубликованном в 2003 г. третьем издании глоссария терминов по температурной физиологии, изданном Комиссией по температурной физиологии Международного союза физиологических наук (IUPS Thermal Commission), приводится следующая формулировка [69, с. 91]: «Оптимальный диапазон температуры тела – это диапазон температур тела, в которых вид проявляет

свою нормальную суточную активность. *Примечание:* этот «экологический оптимум» объединяет внутренние и внешние силы, действующие на вид; это понятие применимо главным образом к эктотермам» [«Optimal body temperature range: The range of body temperatures in which a species carries out its normal daily activity. Note: This “ecological optimum’’ integrates internal and external forces acting on a species; it applies mostly to ectotherms»].

Таким образом, на протяжении практически всего XX в. большинство исследователей оптимум понимали как некое сочетание наиболее благоприятных условий без более детальной конкретизации их количественных характеристик. Но наряду с этим накапливались данные, свидетельствующие, что при рассмотрении отдельного организма можно выделить оптимум роста, в пределах которого организм наиболее полно и эффективно использует энергетические ресурсы на рост и оптимум развития – такие значения условий среды, при которых организм наиболее быстро созревает.

Так, например, у ветвистоусых раков *Moina macrocopa* было определено [51], что температурный оптимум выживания ниже, чем оптимум роста, а на многих видах рыб было показано, что оптимум роста всегда выше, чем оптимум эффективности питания [63], и ниже оптимума потребления пищи и в то же время всегда шире оптимума размножения [83, 85, 79 и др.]. Также в многочисленных работах было показано, что для разных физиологических функций и биохимических показателей одного организма оптимальными будут разные величины каждого фактора [65, 57, 107] и что оптимальные значения для организма меняются на разных стадиях онтогенеза [61], у разных полов [94,75], в зависимости от размера тела [77], сезона года и времени суток [46], степени накормленности [66] и общего физиологического состояния [100], а также что рост и развитие при различных условиях протекают с разными скоростями [62, 64, 103], а следовательно, и максимальные значения этих процессов будут достигаться при различных сочетаниях значений разных факторов. В результате, несмотря на большое число работ, посвященных изучению температуры, и наше постоянно расширяющееся знание аутэкологии видов, ответ видов на температурные изменения в естественных сообществах часто непредсказуем из-за сложности природных систем.

Поэтому неслучайно, анализируя соотношение понятий оптимума и толерантности, Э. Пианка ещё в 1981 году писал: «...концепция единственного фиксированного оптимума представляет собой артефакт, обусловленный тем, что в каждый конкретный момент времени рассматривают только одно измерение окружающей среды» [39].

2.3. Влияние постоянных и колебательных температурных режимов на эктотермов

В естественных биотопах нормой существования подавляющего большинства водных организмов является колеблющаяся температура. Значительный градиент температур, отличающийся большой амплитудой и частотой, в мелких временных водоемах, а также в литорали крупных водоемов, несомненно, играет важную роль в жизнедеятельности гидробионтов. Резкое повышение или снижение температуры, выходящее за границы толерантной зоны, зачастую приводит к массовой гибели организмов определенного вида.

Понимание того, что в природе редко или практически не встречаются ситуации, когда значение действующего на организм фактора сохраняется длительное время неизменным, побуждало исследователей изучать, есть ли разница в реакции той или иной функции организма на постоянные и переменные режимы различных факторов и как она количественно выражается. Так, А.С. Мончадский [32] указывал, что адаптация в первую очередь устанавливается по отношению к факторам, связанным с цикличностью вращения земного шара вокруг своей оси и его движения вокруг Солнца или смены лунных фаз. Он назвал их первичными периодическими и отнес к ним, в частности, температуру, освещенность, приливы и отливы.

А так как из множества абиотических факторов наиболее легко в экспериментальных условиях задавать и поддерживать различные величины температуры, то неслучайно именно температура стала модельным фактором в подобных исследованиях. Неслучайно температура до настоящего времени продолжает привлекать пристальное внимание экологов [81, 87, 108, 118 и др.].

Много работ было посвящено изучению влияния ритмичного суточного термопериода на различные функции эктотермных животных [59, 60, 61, 81]. Также исследовалось и влияние быстро колеблющихся температур [110 и др.]. Эти работы моделировали естественные суточные колебания температуры, когда температура обычно подвергается регулярным дневным изменениям, часто сопровождаемым нерегулярными колебаниями.

Так, еще В. Шелфорд [110] выявил, что в условиях колеблющихся температур яйца и личинки, или куколки, яблоневой плодожорки развиваются на 7–8% быстрее, чем при константной температуре, равной средней в том же температурном диапазоне.

Позже было показано, что результаты, полученные на животных, помещенных в условия с постоянной температурой или освещенностью, могут отличаться от результатов, зарегистрированных на животных, которые находятся в среде, где произошло изменение этих факторов. В связи с этим И.В. Кожанчиков [19, 20] на основании многолетних исследований пришел к выводу, что переменный режим влияет главным образом на координацию ритмов работы различных физиологических процессов, которые в разной мере затрагиваются колебаниями температуры и специфично протекают в разных температурных условиях.

На основании экспериментов с инфузориями Л.К. Лозино-Лозинский и др. [31] сделали вывод, что колебания температуры резко повышают энергию жизнедеятельности. При этом выход за пределы благоприятных температур при увеличении амплитуды колебаний снижает величину стимулирующего эффекта переменной температуры, а захват краевых температур подавляет темп деления клеток инфузорий.

Анализируя работы 1920–1960-х годов, Р. Дажо [13] делает вывод, что существование резко выраженной адаптации организмов к первичным периодическим факторам можно объяснить неблагоприятностью константной температуры, что было установлено после В. Шелфорда [110] и Т. Парком [104], который также показал значение колебаний температуры для роста и развития сопротивляемости животных. В это же время и Ю. Одум пишет: «...организмы, которые обычно в природе подвергаются воздействию переменных температур... как правило, хуже переносят постоянную температуру» [35, с. 154]. Подобное же заключение сделал в применении к водным организмам Л.М. Сущеня [47, с. 142]: «…гидробионты, нормальная жизнедеятельность которых протекает в условиях колебательных или

циклических температурных режимов, плохо «переносят» постоянные температуры даже в зоне оптимума».

Более того, было показано, что температура, которая обычно является смертельной при постоянном воздействии, оказывается стимулирующей когда применена в колеблющемся режиме. Такие наблюдения были сделаны на нескольких наземных и водных насекомых, живущих при ежедневных переменных температурных условиях (см. обзор: [54, 78]).

Таким образом, можно сказать, что «стимулирующее действие изменений температуры, по крайней мере в умеренных областях, можно считать фундаментальной экологической закономерностью» (Vivert, Lagler, 1961 – цит. по: [13, с. 35]).

Обширная энтомологическая литература также свидетельствует, что продолжительность эмбрионального развития обычно бывает короче, когда яйца культивируются при ежедневных колебаниях температуры в сравнении с подобной инкубацией при постоянной температуре, равной средней флуктуирующего режима. Особенно большое развитие подобные работы получили в 60–80-е годы XX в. На примере тлей *Therioaphis maculate* [96], плодовых мушек [95], каменной мухи *(Taeniopteryx nebulosa)* [52], жуков [71, 72], поденок [81] и др. насекомых было показано, что при переменных режимах сокращается время развития и увеличивается плодовитость.

Так, например, при колеблющихся полевых условиях яйца каменной мухи (*Taeniopteryx nebulosa*) демонстрируют 10%-ное сокращение эмбрионального развития по сравнению с предсказанным по средневзвешенным данным [52]. Сходное, 26%-ное ускорение скорости развития было показано для тлей *Therioaphis maculate* [96]. Уменьшение эмбрионального развития отмечено больше для холодных и теплых колебательных температурных режимов, для обоих случаев – близко к 11%, при средних температурах были меньшие отклонения – приблизительно уменьшение на 8%.

На примере тропических жуков *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae) было продемонстрировано, что переменные температуры (ежедневное колебание около 20°C) позволяют полностью восстановить повреждения, вызванные эффектом охлаждения, и повысить выживание с 15.5±0.7 сут. при постоянном терморежиме до 19.6±0.6 сут. при переменном терморежиме. При этом верхний порог холодового повреждения жуков снижался с 15.1°C у неакклимированных к переменному режиму до 11.2°C – у акклимированных [106].

Много работ было посвящено изучению различий в дыхании, росте, развитии, воспроизведении и тепловой устойчивости между организмами, акклимированными к постоянным температурам и к ритмическим периодическим режимам [74, 86, 102, 116].

Было выявлено, что регулярные изменения температуры увеличивают выживание, ускоряют рост и развитие [71, 74, 102, 116], могут изменять кинетические свойства ферментов и/или индукцию изоферментов, а также расширять амплитуду метаболической активности [113].

Для водных животных был установлен аналогичный эффект ускорения развития при переменной температуре. Подобные исследования проводились как на мелких водных ракообразных – представителях зоопланктона, так и на более крупных. Отклонения в эмбриональном развитии наблюдались при сравнении эффекта колеблющихся и постоянных температур на яйцах коловраток [74, 98],

циклопов [91, 99], а из ветвистоусых ракообразных – у хидорид [97, 116] и дафний (*Daphnia parvula*) [101].

Например, исследовали влияние постоянных температур (в пределах от 23°С до 34°С) и колебательного режима (от 22.3 до 32.8°С) на инкубацию яиц мягкораковинной черепахи (*Pelodiscus sinensis*) [70]. Из яиц, инкубировавшихся при переменном терморежиме, вывелись самые крупные черепашки, которые были значительно крупнее, чем полученные из яиц, инкубировавшихся при постоянных температурах, равных 23, 33 и 34°С.

Также было показано, что относительное повышение скорости роста, его эффективности, плодовитости и потенциальной продукции коррелирует с увеличением амплитуды суточных и сезонных колебаний температуры в пределах видовой толерантности – на примере морских циклопов [91], бокоплава *Gammarus lacustris* [44, 45 и др.].

Дж. Оркутт и К. Портер [101] показали, что у *Daphnia parvula* возраст начала репродукции наступает раньше, продолжительность от рождения молоди короче и скорость развития выше в переменном температурном режиме по сравнению со средней постоянной температурой. Для коловратки *Brachionus calyciflorus* отмечено [74] сходное уменьшение возраста первой репродукции и увеличение скорости развития при переменных температурах (15–25°С), чем при такой же средней постоянной температуре (20°С). Также установлено, что при переменной температуре выше длительность жизни, скорость воспроизведения популяции и средний уровень плотности популяции. В экспериментах М. Манка и др. [93] при колеблющейся температуре и постоянном освещении продукция яиц *Daphnia obtuse* было на 30% выше, чем продукция яиц, наблюдаемая при постоянной температуре. У ювенильных особей морского гребешка *Placopecten magellanicus* при переменном терморежиме темпы роста мягких тканей были значительно выше, а скорость потребления кислорода и скорость экскреции на 15–18% ниже, чем при воздействии постоянных температур [105].

Было установлено, что при переменной температуре границы выживаемости животных значительно расширяются, хотя абсолютные величины выживаемости несколько ниже, чем при константной температуре [74]. Р. Левонтин [90] показал, что незначительное ускорение развития (примерно на 10%) эквивалентно увеличению плодовитости животных в популяции на 100%, а П. Мессенджер [96] установил, что сокращение времени развития на 20% при переменной температуре относительно средней константной, равной 14°С сопровождалось увеличением плодовитости животных на 35%. У дафний *Daphnia magna* при переменной температуре 15–25°С одна пара дала 2915 особей, а при постоянной 20°С соответственно 546 особей, т.е. более чем в пять раз меньше [12], что свидетельствует о влиянии переменных температур на продуктивность пресноводных рачков, играющих большую роль в питании рыб. Важное значение имеет и то, что некоторые процессы в организме могут контролироваться не средней, а верхней или нижней температурой данного термоцикла [47]. Все эти особенности воздействия температурного режима на организм пойкилотермного животного необходимо тщательно учитывать и использовать при проведении эколого-физиологических исследований.

В.С. Сарвиро [44], проведя сравнительный анализ влияния амплитудных терморежимов на скорость и эффективность роста, плодовитость и потенциальную продукцию эврибионтного рачка бокоплава *Gammarus lacustris* из природных популяций семи озер и одной реки, расположенных в разных климатических зонах,

констатировал что при сравнительной оценке влияния температурного фактора на продукционные показатели пресноводных эвритермных организмов из различных точек ареала следует учитывать не только средние температуры, но и амплитуды суточных и сезонных термических колебаний за определенный период, уделяя особое внимание абсолютным значениям температуры, выходящим за пределы видовой толерантности. В результате В.С. Сарвиро был разработан D-метод определения экологического температурного оптимума эвритермных водных беспозвоночных и предложено линейное уравнение, связывающее среднюю температуру зоны процветания популяции с верхней летальной температурой [43, 45]. Подобный методический подход получил развитие и за рубежом, например, для определения оптимальных температур роста и развития рыб [100, 84, 68].

Подводя итог краткому обзору работ, исследовавших влияние разных температурных режимов на жизнедеятельность организмов различных систематических групп, можно резюмировать, что приведенные выше примеры по кладоцерам, копеподам и коловраткам в сочетании с обширными энтомологическими данными позволяли уже к началу 1980-х годов, как минимум для беспозвоночных, констатировать наличие общей закономерности в отношении оптимальности факторов среды, а именно: оптимальным является не просто диапазон значений фактора на шкале толерантности или доза фактора, соответствующая потребностям организма и обеспечивающая наиболее благоприятные условия для его жизни, а колебания фактора в пределах оптимального диапазона значений.

В то же время нужно признать, что в ряде работ, как прошлых лет, так и недавних, был получен и обратный результат, когда постоянная температура была более благоприятна, чем колеблющаяся, или разница между ними отсутствовала [61, 116 и др.]. Например, малые и средние температурные колебания ускоряли рост морских огурцов (*Apostichopus japonicas* Selenka), в то время как большие колебания задерживали рост [59, 60].

2.4. Концепция «астатического» оптимума проф. А.С. Константинова

Бурное развитие аква- и марикультуры и особенно индустриального рыбоводства во второй половине XX в. сделало актуальной задачу определения оптимальных режимов выращивания объектов культивирования, в том числе и оптимальных величин абиотических факторов среды. При этом под оптимальными значениями понимали такие, которые обеспечивали наибольший темп роста и выживаемость [1, 16, 41 и др.]. И в этом случае в первую очередь стали изучать температурный фактор. Многочисленные исследования, проведенные на разных видах рыб, свидетельствовали, что и у рыб наблюдается закономерность, выявленная на беспозвоночных, – в переменных терморежимах они лучше растут, чем в стабильных с той же средней температурой. Это было показано для молоди радужной форели [80], молоди тиляпии [14], бычков [119], канального сома [56], гамбузии [102], полосатого окуня [55], карпозубика [53] и многих других видов.

Проф. А.С. Константинов с сотрудниками провели большой цикл работ по изучению различных реакций молоди разных видов эвритермных и стенотермных рыб (русский осетр, сибирский осетр, севрюга, карп, серебряный карась, пестрый толстолобик, белый амур, буффало, ротан, мозамбикская тиляпия, гурами, тетрагоноптерус) на изменения температуры, что позволило им установить общие за-

кономерности реагирования на различные параметры температурных колебаний [61, 83, 94 и др.]. Проведенные также этим коллективом исследования влияния колебательных режимов температуры, концентрации кислорода, солености, освещенности, спектрального состава света и концентрации водородных ионов на водоросли, высшие водные растения, личинок амфибий, коловраток и дафний, пресноводных креветок и моллюсков [24, 26 и др.] позволили сформулировать концепцию «астатического» оптимума: «Оптимум для рыб – не стационарное состояние среды, не экологическое однообразие, а его разнообразие в пределах экологической валентности вида» [23, с. 6]; «Реальный температурный оптимум – это изменчивость температуры на том или ином отрезке шкалы экологической валентности, специфическая по ряду критериев» [22, с. 61]; «...по-видимому, оптимум – это не стационарное состояние фактора, а его изменчивость с теми или иными параметрами» [24, с. 31]: «...наилучшие условия жизнедеятельности организмов достигаются только в астатичной среде» [26, с. 561]. Идея оптимальности переменных режимов факторов нашла практическое применение в развитии нового направления в рыбоводстве, в основу которого был положен принцип саморегулирования рыбами условий среды. Первым теоретически его обосновал и применил на практике В.В. Лавровский [29], создавший автокормушки «Рефлекс», а дальнейшее развитие этот принцип получил в работе В.В. Лапкина и др. [30], разработавших установку, позволяющую создавать в бассейнах с рыбой градиенты температуры, освещенности и солености, поддерживаемые самими рыбами, а также в работах С.Б. Мустаева и В.А. Акимова [33, 34], С.Б. Мустаева и др. [4], применивших принцип саморегулирования рыбами условий среды в разработке новых биотехнологий разведения рыбы в прудовых и индустриальных условиях.

Таким образом, к настоящему времени проведено большое количество экспериментальных и полевых исследований, которые доказательно и аргументированно развивают представления об экологическом оптимуме как об «изменчивом», или, по терминологии А.С. Константинова, «астатическом» параметре, изменяющемся в пределах оптимального диапазона значений.

2.5. Эксперименты по влиянию ступенчатых изменений температуры на Cladocera

Проведенные нами эксперименты по изучению развития популяций Cladocera в микрокосмах при различных температурных режимах [4–7, 10] наглядно продемонстрировали, что на рост и поддержание на высоком уровне численности вида влияют не только абсолютные значения температуры среды обитания, но и ее изменения, в том числе ступенчатые, с определенной длительностью нахождения при том или ином значении (продолжительность воздействия той или иной «дозы» фактора) и с определенным интервалом между этими значениями, а также с определенной направленностью динамики (порядком чередования повышенных и пониженных значений). Кроме того, наблюдался эффект последействия (или инерционного воздействия) стимулирующей повышенной температуры.

Так, у теплолюбивого и относительно короткоциклового вида *Ceriodaphnia quadrangula* в эксперименте 1 при 15°С и во всех вариантах с повышением температуры до 20°С (варианты II, III, V и VIII) наблюдалось в течение 12–16 суток снижение как численности, так и доли в доминирующем комплексе видов

(табл. 2.1). В вариантах с повышением температуры воды до 25°С (варианты IV, VI и VII) сразу же после начала воздействия происходило быстрое нарастание численности рачков (в 2.5–3 раза за трое суток). Однако более длительное содержание при 25°С (вариант VII), как и последующее снижение температуры до 15°С (вариант IV), приводило к угнетению популяций и резкому снижению численности.

Таблица 2.1

Схема эксперимента 1 с *Ceriodaphnia quadrangula*

Вариант	Сутки				Численность цериодафний, экз/л
	1–7	8–14	15–21	22–30	
	Температура, °С				
I	**15**	**15**	**15**	**15**	70→20→15→15
II	**15**	**20**	**15**	**15**	70→15→5→2
III	**15**	**20**	**20**	**15**	70→18→18→5
IV	**15**	**25**	**15**	**15**	70→**55**→20→20
V	**15**	**20**	**20**	**20**	70→18→15→15
VI	**15**	**25**	**20**	**20**	**70→50→30→75**
VII	**15**	**25**	**25**	**15**	70→**60→40**→20
VIII	**15**	**20**	25	25	70→20→10→10

Относительно высокая численность сохранялась только при снижении температуры до 20°С после недельного пребывания при 25°С (вариант VI) (рис. 2.3).

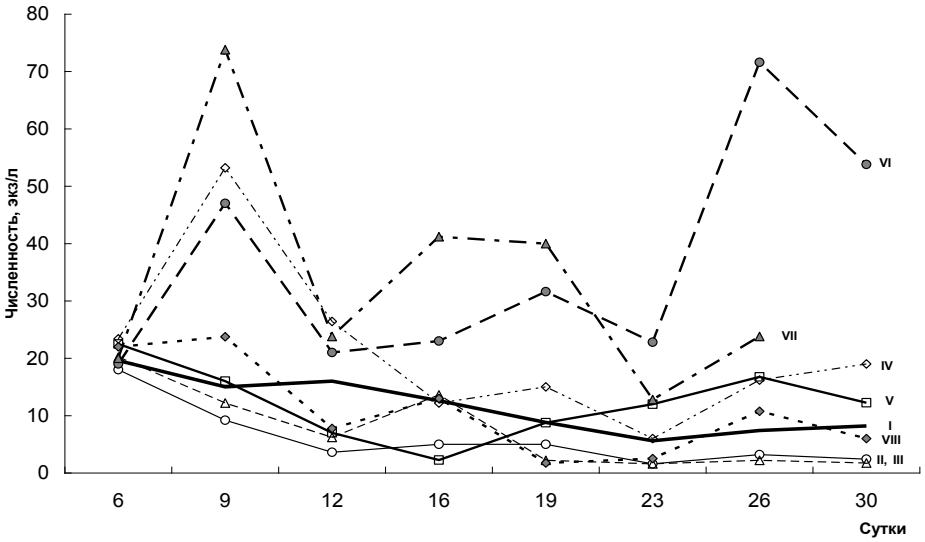


Рис. 2.3. Динамика численности *C. quadrangula* при разных температурных режимах в эксперименте 1. I–VIII – варианты опытов; вариант I – 15→15→15→15°С; вариант II – 15→20→15→15°С; вариант III – 15→20→20→15°С; вариант IV – 15→25→15→15°С; вариант V – 15→20→20→20°С; вариант VI – 15→25→20→20°С; вариант VII – 15→25→25→15°С; вариант VIII – 15→20→25→25°С

Полученные в другом эксперименте результаты хорошо согласуются с этими данными (рис. 2.4).

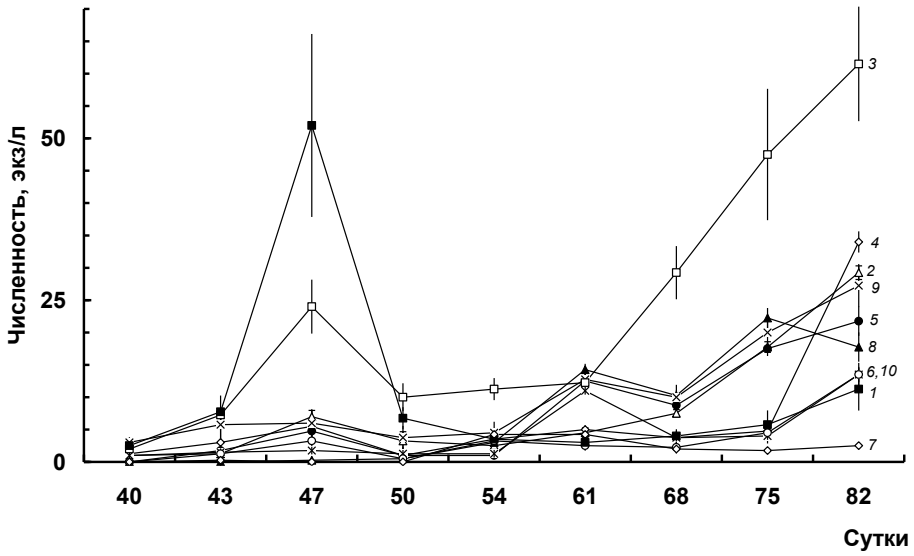


Рис. 2.4. Динамика численности *C. quadrangula* при разных температурных режимах в эксперименте 2. Цифры у линий – варианты

Наиболее высокой численности популяции цериодафний достигали только при повышенных температурах воды (24±1.1°С) с периодическим кратковременным прогревом до 24.8–25.4°С (вариант 3). В этом варианте было два аналогичных периода повышенных температур (24.7–25.3°С) – с 38 по 43 и с 54 по 62 сут, т.е. их длительность также составляла 5–8 сут. Более низкие средние значения температуры и большие амплитуды колебаний приводили к снижению средней численности в 1.8–4 раза (варианты 2, 4, 6, 8, 9, 10), так же как и стабильные режимы (варианты 1, 5, 7).

Следует отметить, что похожий эффект стимулирования высокой температурой был описан Г.А. Галковской с соавторами [11] для коловраток *Brachionus calyciflorus*, которые после перемещения из 37° в 30°С на протяжении двух генераций сохраняли сравнительно высокую скорость развития, сопоставимую с той, что имели коловратки, адаптированные к температуре 37°С. Это позволило авторам указать на наличие стойкого «следового» эффекта воздействия предшествующей высокой температуры. Аналогичный эффект описан также [76] для штаммов инфузорий *Blepharisma,* выделенных из различных широтных зон мира и затем адаптировавшихся длительное время к 20°С. Помещенные после этого на краткое время в температуры 30° и 40°С, эти инфузории после возвращения в температуру 20°С увеличили темп роста. В применении к температурному фактору примеры подобной стимуляции Г.А. Галковская и соавторы объяснили запасанием организмом в условиях шока, вызванного высокой температурой, большого количества энергии за счёт резкого увеличения синтеза гликогена, который при последующем перемещении организма в более низкие температуры расходуется на рост и воспроизведение.

Л.М. Сущеня [47] для *Daphnia magna* приводит данные, согласно которым максимальная величина удельной скорости весового роста при 30°С для особей,

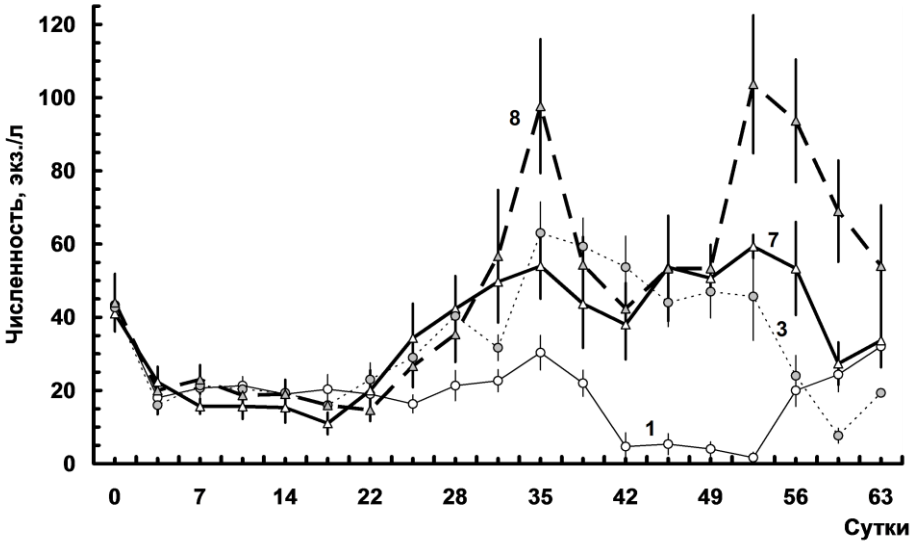


Рис. 2.5. Динамика численности *D. longispina* при разных температурных режимах

прошедших эмбриогенез при 20°С, примерно в 1.5–2 раза выше, чем в случае прохождения эмбриогенеза при 10 и 30°С, т.е. в этом случае проявляется «следовой» эффект влияния температуры прохождения эмбриогенеза на характер зависимости параметров роста от температуры в постэмбриональный период.

В наших экспериментах на популяции более эвритермного, чем цериодафния, вида *Daphnia longispina* сильный стимулирующий эффект оказывали как охлаждение, так и нагрев воды на 8.8°С (средняя численность была в 2 раза выше, чем при стабильной повышенной температуре), но после нагрева эффект был более длительным (11 сут) (рис. 2.5).

Развитие популяций *Simocephalus vetulus* также стимулировалось разнонаправленными непериодическими ступенчатыми изменениями температуры. Но максимальное развитие, при прочих равных условиях, они получали после фазы снижения температуры воды на ~5°С от исходных величин 19–20°С и 24–25°С. При этих же температурных режимах наблюдался эффект пролонгированного во времени стимулирующего воздействия (рис. 2.6).

Таким образом, проведенное исследование температурных реакций Cladocera из одного водохранилища наглядно продемонстрировало, что реакции относительно более эвритермных видов *D. longispina* и *S. vetulus* более лабильны и зависят как от силы воздействия температурного фактора, так и от его направленности. Непериодические ступенчатые перепады температур в диапазонах 15–20, 20–25 и 15–25°С, которые могут происходить в водоемах умеренного климата в весеннее-летний и летнее-осенний периоды, способны оказывать, при равенстве других условий, прямое и пролонгированное стимулирующее, а также прямое ингибирующее воздействие на природные популяции этих видов.

На рост и поддержание на высоком уровне численности теплолюбивого, но адаптированного к значительным суточным перепадам температур вида *C. quadrangula* также влияют не только абсолютные значения температуры среды обитания, но и ее ступенчатые изменения с определенной длительностью нахож-

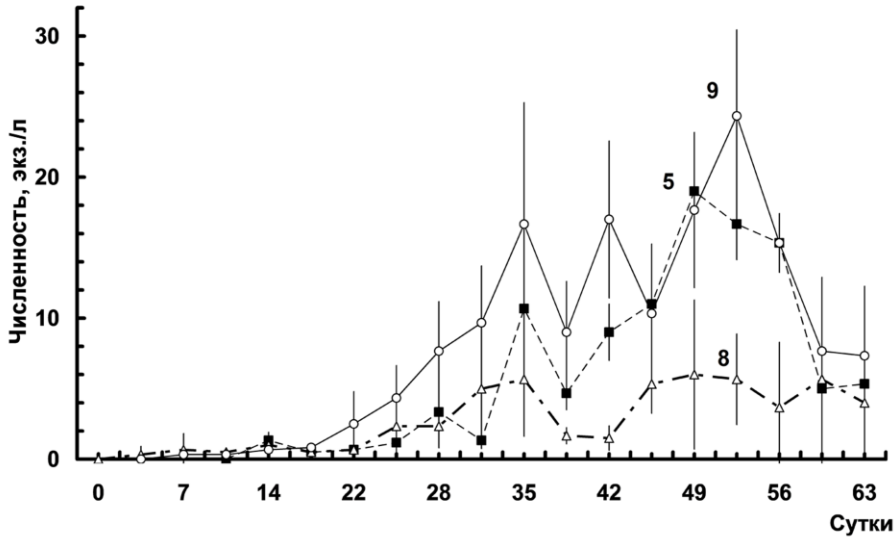


Рис. 2.6. Динамика численности *S. vetulus* при разных температурных режимах

дения при том или ином значении и с определенным интервалом между этими значениями, а также с определенной направленностью динамики (порядком чередования повышенных и пониженных значений). Кроме того, наблюдается эффект последействия повышенной температуры – продолжение роста численности популяции после изменения температурного режима.

В то же время у *Chidorus sphaericus* прослеживалась достаточно четкая связь численности с температурой среды: минимальная численность наблюдалась в вариантах с пониженной температурой, а максимальное нарастание численности – в вариантах с высокой температурой.

Развитие стенотермного термофильного вида *Diaphanjsoma brachyurum* также стимулировалось только высокими температурами. Любые перепады температур в диапазоне 15–25°С, кроме резкого прогрева с 15 до 25°С, или ингибировали развитие популяций, или не оказывали на них значимого воздействия.

На основании проведенных экспериментов с модельными популяциями Cladocera мы пришли к заключению, что при определении реального температурного оптимума вида наряду с определением диапазона оптимальных температур на шкале толерантности необходимо учитывать наличие или отсутствие стимулирующего или угнетающего влияния ступенчатых изменений температуры, а также наличие и характер эффектов последействия фактора (пролонгированных эффектов).

2.6. Влияние различных температур на плодовитость партеногенетических самок *Ceriodaphnia dubia*

Эксперименты с зоопланктонными сообществами микрокосмов выявили наличие температурных режимов, оказывающих стимулирующее воздействие на численность отдельных видов. Но эти эксперименты позволили только констатировать наличие достоверного стимулирующего эффекта, а причины его остались не

выясненными. Для выяснения этих причин были поставлены эксперименты на чистой линии (отдельном клоне) партеногенетических самок *Ceriodaphnia dubia* (Richard, 1894) по изучению показателей плодовитости при воздействии различных температурных режимов.

При всех вариантах температурного воздействия плодовитость исходных самок, подвергнутых нагреву на стадии фертильных и овулярных особей, была на 33.3–35.8% выше, чем у исходных самок, подвергнутых нагреву на ювенильной стадии (табл. 2.2).

Таблица 2.2

Плодовитость партеногенетических самок *C. dubia* при разных температурных режимах

Температуры, °C	Плодовитость	
	Исходные	F_1
15 →15→15	8.9 ± 2.3	8.9 ± 2.4
15→20→20	8.7 ± 3.9	5.2 ± 1.1
15→25→25	6.8 ± 1.7	5.6 ± 2.8
15→25→20 (I)	6.9 ± 2.7	12.1 ± 3.5
15→25→20 (II)	7.3 ± 2.3	10.4 ± 3.6

У особей F_1 максимальное стимулирование плодовитости наблюдали только у потомства самок, подвергнутых комбинированному воздействию температуры на ювенильной стадии, причем в обеих сериях экспериментов. Следовательно, воздействие в течение нескольких суток на ювенильные партеногенетические особи *C. dubia* температурой 25°C, близкой к верхней температурной границе жизни, с последующим её снижением до 20°C оказывает стимулирующее воздействие на их потомство, т.е. наблюдается «отсроченная реакция».

Очевидно, описанное выше явление нарастания численности экспериментальных популяций *C. quadrangula* при комбинированном воздействии температуры (15→25→20) также было вызвано эффектом стимулирования плодовитости у потомства самок, подвергнутых кратковременному прогреву высокими температурами.

Таким образом, проведенные исследования на разных видах Cladocera, при разных температурах показали, что на рост и поддержание на высоком уровне численности популяции влияет не только диапазон оптимальных значений температуры на шкале толерантности, но и нециклические, ступенчатые изменения, с определенной длительностью нахождения при том или ином значении (продолжительность воздействия той или иной «дозы» фактора) и с определенным интервалом между этими значениями, а также с определенной направленностью динамики (порядком чередования нагрева и охлаждения). Также выявлено наличие эффектов последействия – пролонгированного и отсроченного. Пролонгированный эффект проявляется при изменениях температуры, когда стимулирование/ингибирование численности популяции начинается при оптимальных/пессимальных значениях температуры и продолжается какое-то время после изменения этих значений на противоположные. Отсроченный эффект проявляется при стимулировании плодовитости потомства самок, подвергнутых кратковременному воздействию повышенной температуры.

2.7. Концепция статико–динамического температурного оптимума эктотермов

На основании проведенных многочисленных экспериментов, в которых изучалось влияние различных температурных режимов (колебательных циклических, разовых, ступенчатых) на динамику численности разных видов Cladocera был сделан вывод, что для определения реального температурного оптимума организма или популяции, а тем более для создания оптимальных условий, недостаточно только определить диапазон оптимальных значений и поддерживать их в статическом или даже в астатическом (циклическом) режиме. Необходимо также учитывать описанное выше возможное воздействие ступенчатых изменений температуры и наличие эффектов последействия [4, 7, 117].

В связи с этим нами было предложено при определении температурного оптимума разделять понятия «статического» оптимума (статические характеристики оптимума) и «динамического» оптимума (динамические характеристики оптимума).

«Статический» оптимум включает в себя диапазон оптимальных значений температуры на шкале толерантности и «дозу» температуры (фиксированная длительность нахождения при том или ином её значении), соответствующую потребностям организма и обеспечивающую наиболее благоприятные условия для его жизни.

Рис. 2.7. «Статический» оптимум температурного режима

«Динамический» оптимум включает в себя набор конкретных значений температуры с описанием их динамических характеристик, обеспечивающих оптимальные условия жизни организма в природных условиях или необходимых для создания таких условий.

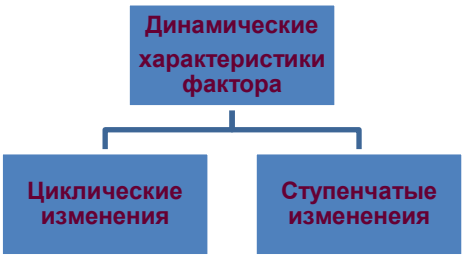


Рис. 2.8. «Статический» оптимум температурного режима

Динамический режим может быть периодическим (циклическим), случайным или ступенчатым.

К динамическим характеристикам можно отнести:

1. Оптимальные параметры периодических/циклических изменений (частота, амплитуда и продолжительность) фактора.
2. Оптимальные параметры случайных изменений (сила воздействия, его продолжительность и направленность).
3. Определение местоположения значений воздействующих изменений в диапазоне оптимальных значений (в его нижней, средней или верхней части).
4. Наличие или отсутствие стимулирующего влияния ступенчатых (непериодических) изменений температуры, включая продолжительность воздействия той или иной температурной «дозы», сила воздействия (интервал между значениями «дозы») и порядок чередования повышенных и пониженных значений температуры (направленность изменения фактора).

Кроме того, необходимо учитывать наличие и характер эффектов последействия (или инерционных эффектов), когда пребывание организма или популяции при оптимальных значениях фактора положительно проявляется через некоторое время после начала или даже окончания воздействия (на протяжении жизни этой же или последующих генераций). В этих случаях оптимальными будут не те значения фактора, при которых популяция демонстрирует максимальную численность, а значения, предшествующие этому максимуму.

Эффекты последействия, в свою очередь, можно разделить на пролонгированные и отсроченные.

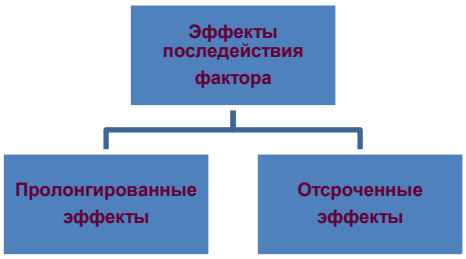


Рис. 2.9. Эффекты последействия температурного фактора

Пролонгированные эффекты – когда пребывание организма или популяции при оптимальных значениях фактора положительно проявляется через некоторое время после начала воздействия и продолжается некоторое время после окончания воздействия фактора. Эти эффекты давно и хорошо изучены и описаны на примере роли суммы температур для развития насекомых и растений [2, 58, 67, 73, 88, 115 и др.]. В наших исследованиях они проявлялись при изучении воздействия разных температурных режимов на динамику численности популяций Cladocera [8, 9, 10]. В основе подобных эффектов лежит механизм кумулятивного, или накопительного, действия фактора.

Отсроченные эффекты – когда пребывание организма или популяции при оптимальных значениях фактора положительно (проявляется не во время воздействия фактора, а через некоторое время после его окончания). Пребывание при определенном значении фактора включает (запускает) механизм перехода на оптимальный уровень обмена веществ и энергии. Причем время пребывания организма или популяции при указанном значении может быть непродолжительным

(минимальным) с последующим возвращением на предыдущий уровень (к предыдущим значениям) или на другой уровень. Пример: температурный фактор (стимулирующий эффект повышенных температур).

Для выяснения механизмов отсроченных эффектов требуются дальнейшие исследования, так как в их основе могут лежать механизмы как кумулятивного или сигнального воздействия (нелинейная зависимость между временем воздействия и величиной эффекта), так и комбинированные воздействия.

Очевидно, что применение статико-динамического подхода к определению понятия экологического оптимума может не только дать определенный стимул к дальнейшему развитию общей теории экологического оптимума, но также способствовать развитию аква- и марикультуры в части проведения работ по целенаправленному отбору и введению в аква- и марикультуру новых видов гидробионтов, новых тест-объектов для целей нормирования и оценки качества воды, а также позволит проводить оценку потенциальных возможностей к расселению и завоеванию новых биотопов видами-вселенцами.

Список литературы

1. Баранова В.П.Температура воды, рациональная для выращивания личинок карпа в управляемых условиях // Тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1979. Вып. 143. С. 21–26.
2. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. М.: Высшая школа, 1966. 496 с.
3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
4. Вербицкий В.Б. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 1. С. 44–56.
5. Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И. Динамика численности популяций *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776) (*Crustacea, Cladocera*) при воздействии непериодических ступенчатых изменений температуры // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 53–61.
6. Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И. Динамика численности экспериментальных популяций *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) при ступенчатых изменениях температуры // ДАН. Серия биологическая. 2009. Т. 424. № 2. С. 276–278.
7. Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И. Экологический оптимум и эффект отсроченного действия факторов // ДАН. 2007. Т. 416. № 6. С. 830–832.
8. Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Малышева О.А. Влияние различных температурных режимов на динамику численности и теплоустойчивость ветвистоусых ракообразных *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785) // Биология внутренних вод. 2009. № 1 С. 70–75.
9. Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И., Малышева О.А. Динамика численности популяций *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) и *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea, Cladocera) при стабильных и аритмических ступенчатых температурных режимах // Известия АН. Серия Биологическая. 2009. № 1. С. 79–87.

10. Вербицкий В.Б., Коренева Е.А., Курбатова С.А., Вербицкая Т.И. Реакция зоопланктона на температурные воздействия: динамика численности и реакции доминирующих видов // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 85–92.

11. Галковская Г.А., Митянина И.Ф., Головчиц В.А. Эколого-биологические основы массового культивирования коловраток. Минск: Наука и техника. 1988. 143 с.

12. Галковская Г.А., Сущеня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника. 1978. 141 с.

13. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с. *(Dajoz R.* Precis D'Ecologie. Paris: Deuxieme edition, 1972).

14. Зданович В.В. Рост молоди тиляпии при постоянных температурах и в условиях температурного градиента // Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. VII Всесоюз. конф. Ярославль: ЯрГУ. 1985. С. 151–152.

15. Зотин А.И., Озернюк Н.Д. Влияние температуры на дыхание и уровень АТФ в период дробления яиц вьюна // ДАН СССР. 1966. Т. 171. № 4. С. 1002–1004.

16. Иванов Д.И. Рост и физиолого-биохимическая характеристика личинок карпа, получавших корма типа Эквизо при разных температурах // Тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1983. Вып. 194. С. 69–73.

17. Ивлев В.С. Элементы физиологической гидробиологии // Физиология морских животных. М.: Наука. 1966. С. 3–45.

18. Ивлев В.С., Лейзерович Х.А. Экологический анализ распределения животных в градиентных температурных условиях // Тр. Мурманского морского биол. ин-та. 1960. Вып. 1(5). С. 1–27.

19. Кожанчиков И.В. К вопросу о жизненном термическом оптимуме. IX. Амплитуда температуры как фактор в развитии непарного и дубового шелкопряда // Энтомол. обозрение. 1952. Т. 32. Вып. 2. С. 27–42.

20. Кожанчиков И.В. К вопросу об изменениях физиологических процессов при развитии насекомых в различных термических условиях // Защита растений. 1935. Т. 12. № 5. С. 75–90.

21. Константинов А.С, Зданович В.В. Некоторые особенности роста рыб при переменных температурах // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 3. 1986. С. 448–454.

22. Константинов А.С. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди рыб // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 1. С. 55–63.

23. Константинов А.С. Рост молоди рыб в постоянных и переменных кислородных условиях // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1988. № 4. С. 3–7.

24. Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А. Влияние колебаний концентрации водородных ионов на рост молоди рыб // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. № 1.С. 120–125.

25. Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А., Ручин А.Б. Астатичность абиотической среды как условие оптимизации роста и развития личинок травяной лягушки *Rana temporaria* L. // ДАН. 2000. Т. 371. № 4. С. 559–562.

26. Константинов А.С., Зданович В.В. Влияние осцилляции температуры на рост и физиологическое состояние карпа *(Cyprinus carpio* L.) // ДАН СССР. 1985. Т. 282. № 3. С. 760–764.

27. Константинов А.С., Зданович В.В., Калашников Ю.Н. Влияние переменной температуры на рост эвритермных и стенотермных рыб // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 6. С. 971–977.

28. Лавровский В.В. Бионические основы управления замкнутыми рыбоводными системами // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. 1985. Вып. 46. С. 30-36.

29. Лапкин В.В., Поддубный А.Г., Пятницкий И.И. Способ выращивания рыб в искусственных условиях // Биол. внутр. вод. 1986. № 71. С. 62–66.

30. Лозино-Лозинский Л.К., Быченкова В.Н., Заар Э.И. Влияние на инфузорий физических условий, имитирующих среду на поверхности планеты Марс // Пробл. космич. биологии. 1971. Вып. 16. С. 281–292.

31. Мончадский А.С. Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общ.биологии. 1962. Т. 23. № 5. С. 370–380.

32. Мустаев С.Б., Акимов В.А. Саморегулируемость как основной принцип экологической концепции интенсификации рыбоводства // Рыбное хоз-во. 1992. № 1. С. 38–42.

33. Мустаев С.Б., Акимов В.А., Земляницына Т.Ю. Способ культивирования рыбы в искусственных условиях. Патент РФ № 2006534 // Б.И. 1996. № 26. С. 72.

34. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

35. Озернюк Н.Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000. 259 с.

36. Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 175 с.

37. Озернюк Н.Д., Прокофьев Е.А. Влияние температуры на энергетический обмен тиляпий в связи с определением температурного оптимума у эктотермных животных // ДАН СССР. 1989. Т. 306. № 6. С. 1512–1514.

38. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

39. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир. 1967. 766 с.

40. Раденко В.Н., Терентьев П.В., Радищева О.И. Биологическое обоснование температурного режима при заводском подращивании личинок пеляди // С.-х. биология. 1988. № 3. С. 35–42.

41. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

42. Сарвиро В.С. Об определении температурного оптимума пойкилотермных животных // Экология. 1977. Т. 18. № 1. С. 14–18.

43. Сарвиро В.С. Экологическая оценка влияния термических колебаний на параметры роста бокоплава *Gammarus lacustris* Sars // Гидробиол. журн., 1983. Т. 19. Вып. 4. С. 71–73.

44. Сарвиро В.С. Определение экологического температурного оптимума и температурных границ толерантности ракообразных // Вест. АН БССР. Сер. биол. наук. 1977. № 2. С. 122–125.

45. Свирский А.М., Валтонен Т. Суточный ритм терморегуляционного поведения молоди муксуна *Coregonus muksun* // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 6. С. 811–819.

46. Сущеня Л.М. Рост животных в условиях колеблющихся температур // Элементы водных экосистем // Тр. ВГБО. 1978. Т. 22. С. 140–150.

47. Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 1997. 512 с.

48. Angilletta M.J. Thermal Adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford: Oxford University Press, 2009. 289 p.

49. Angilletta M.J., Jr. Niewiarowski P.H., Navas C.A. The evolution of thermal physiology in ectotherms // J. Therm. Biol. 2002. V. 27. № 4. P. 249–268.

50. Benider A., Tifnouti A., Pourriot R. Growth of *Moina macrocopa* (Straus, 1820) (Crustacea, Cladocera): influence of trophic conditions, population density and temperature // Hydrobiologia. 2002. V. 468. №1–3. P. 1–11.

51. Brittain I.E. The effect of temperature on the egg incubation period of *Taeniopteryx nebulosa* (Plecoptera) // Oikos. 1977. V. 29. № 2. P. 302–305.

52. Brown J.H., Feldmeth C.R. Evolution in constant and fluctuating environments thermal tolerances of desert pupfish (Cyprinodon) // Evolution. 1971. V. 25. P. 390–398.

53. Chown S.L. Physiological variation in insects: hierarchical levels and implications // Journal of Insect Physiology. 2001. V. 47. P. 649–660.

54. Cox D.K. Acclimation states of juvenile striped bass held in constant and fluctuating temperature regimes // Energy and environmental stress in aquatic systems / Eds Thorp J.H., Gibbons J.H. Georgia: Tech. Inform. Center U.S. Dep. Energy. 1978. P. 703–713.

55. Daz F., ВьckleL. F. Effect of the critical thermal maximum on the preferred temperatures of *Ictalurus punctatus* exposed to constant and fluctuating temperatures // J. Therm. Biol. 1999. V. 24. P. 155–160.

56. Dent L., Lutterschmidt W.I. Comparative thermal physiology of two sympatric sunfishes (*Centrarchidae: Perciformes*) with a discussion of microhabitat utilization // J. Therm. Biol. 2003. V. 28. № 1. P. 67–74.

57. Diekmann M. Relationship between flowering phenology of perennial herbs and meteorological data in deciduous forests of Sweden // Canadian Journal of Botany. 1996. V. 74. P. 528–537.

58. Dong Y., Dong S., Jia T. Effect of different thermal regimes on growth and physiological performance of the sea cucumber *Apostichopus japonicas* Selenka // Aquaculture. 2008. V. 275. Is. 1–4. P. 329–334.

59. Dong Y., Dong S., Tian X., Wang F., Zhang M. Effects of diel temperature fluctuations on growth, oxygen consumption and proximate body composition in the sea cucumber *Apostichopus japonicas* Selenka // Aquaculture. 2006. V. 255. Is. 1–4. P. 514–521.

60. Du Wei Guo, Lu Yi Wei. Shu Lin, Bao Yi Xin. Thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in juvenile blue-tailed skinks, *Eumeceselegans* // Anim. Biol. 2007. V. 57. № 1. P. 29–38.

61. Edsall T.A., DeSorcie T.J. The growth-temperature relation and preferred temperatures of juvenile lake herring // Adv. Limn. 2002. V. 57. P. 335–342.

62. Elliott J.M., Hurley M.A. Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmotrutta*, feeding on invertebrates or fish // Freshw. Biol. 2000. V. 44. № 4. P. 605–615.

63. Fisher .I.R., Edwards D.L.Temperature-dependent egg hatch and cold storage of eggs of *Otiorhynchus ovatus* (L.) (Coleoptera: Curculionidae)// J. Agr. Urban Entomol. 2002. V. 19. IS. № 2. P. 109–116.

64. Gamperl A.K., Rodnick K.J., Faust H.A., Venn E.C, Bennett M.T., Crawshaw L.I., Keeley E.R., Powell M.S., Li H.W. Metabolism, swimming performance and tissue biochemistry of high desert redband trout *(Oncorhynchus mykiss* ssp.): evidence for phenotypic differences in physiological function // Physiol. Biochem. Zool. 2002. V. 75. № 5. P. 413–431.

65. Giebelhausen B., Lampert W. Temperature reaction norms of *Daphnia magna:* the effect of food concentration // Freshw. Biol. 2001. V. 46. № 3. P. 281–289.

66. Gilbert N. Control of fecundity in *Pierisrapae.* III. Synthesis // J. Anim. Ecol. 1984. V. 53. P. 599–609.

67. Gilroy A., Edwards S.J. Optimum temperature for growth of Australian abalone: preferred temperature and critical thermal maximum for blacklip abalone, *Haliotis*

rubra (Leach) and greenlip abalone, *Haliotis lavigata* (Leach) // Aquaculture Research. 1998. V. 29. Is. 7. P. 481–485.

68. Glossary of terms for thermal physiology, 3rd ed. // J. Thermal Biol. 2003. V. 28. № 1. P. 75–106.

69. Grant M.A., Janzen F.J. Phenotypic variation in smooth soft shell turtles *(Apalonemutica)* from eggs incubated in constant versus fluctuating temperatures // Oecologia. 2003. V. 134. № 2. P. 182–188.

70. Hagstrum D.H., Hagstrum W.E. A simple device for predicting fluctuationg temperature, with an evaluation of the ecological significance of fluctuating temperatures // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1970. № 63. P. 1385–1389.

71. Hagstrum D.H., Leach C.E. Role of constant and fluctuating temperatures in determining development time and feduncity of three species of stored-products Coleoptera// Ann. Entomol. Soc. Amer. 1973. № 66. P. 407–410.

72. Hakkinen R., Hari P. The efficiency of time and temperature driven regulation principles in plants at the beginning of the active period // Silva Fennica. 1988. V. 22. P. 163–170.

73. Halbach U. Life table data and population dynamics of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas as influenced by periodically oscillating temperature // Effects of temperature on the ectotermic organisms / Ed. Wieder W. Heidelberg. Berlin: Springer, 1973. P. 217–228.

74. Hernandez M., Bückle L. F., Espina S. Temperature preference and acclimation in *Poecilias phenops* (Pisces, Poeciliidae) // Aquaculture Research. 2002. V. 33. Is. 12. P. 933–940.

75. Hinz J., Isquith J.R. The effect of thermal shocking on several strains of *Blepharisma* // J. Protozool. 1974. V. 21. № 3. P. 416–417.

76. Hoelker F. The metabolic rate of roach in relation to body size and temperature // J. Fish Biol. 2003. V. 62. № 3. P. 565–579.

77. Hoffmann A.A., Watson M. Geographical variation in the acclimation responses of *Drosophila* to temperature extremes // American Naturalist. 1993. V. 142. P. 93–113.

78. Hofmann N. Fischer P. Impact of temperature on food intake and growth in juvenile burbot // J. Fish Biol. 2003. V. 63. № 5. P. 1295–1305.

79. Hokanson K.E.F., Kleiner C.F., Thorslung T.W. Effects of constants temperatures and diel temperature fluctuations on specific growth and mortality rates and yield of juvenile rainbow trout, *Salmogairdneri //* J. Fish. Res. Board Canada. 1977. V. 34. № 5. P. 639–648.

80. Humpesch U.H. Effect of fluctuating temperature on the duration of embryonic development in two *Ecdyonurus*s pp. and *Rhithrogena*c f. *hybrid* (Ephemeroptera) from Austrian Streams // Oecologia. 1982. V. 55. № 2. P. 285–288.

81. Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Sprina Harbor Symp. Quant. Biol. 1957. № 22. P. 415–427.

82. Jobling M. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning // Fish Ecophysiology / Eds Rankin J.C., Jensen F.B. L.: Chapman & Hall, 1993. P. 1–44.

83. Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum-rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures // J. Fish Biol. 1981. V. 19. P. 439–455.

84. Jobling M. The influence of environmental temperature on growth and conversion efficiency in fish // Causes of Observed Variations in Fish Growth. ICES CM. 1995. V. 4. P. 1–25.

85. Keen R. Effects of fluctuating temperature on duration of egg development of *Chydorus sphaericus* (Cladocera, Crustacea) // J. Therm. Biol. 1979. V. 4. P. 5–8.

86. Ketola T. *et al*. Can evolution of sexual dimorphism be triggered by developmental temperatures? // J. Evol. Biol. 2012. V. 25. P. 847–855.

87. Kramer K. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview // International Journal of Biometeorology. 2000. V. 44. P. 67–75.

88. Kreutzer C., Lampert W. Exploitative competition in differently sized Daphnia species. A mechanistic explanation // Ecology. 1999. V. 80. P. 2348–2357.

89. Lewontin R.S. Selection for colonising ability // In Genetics of colonizing species. H.I. Backer, G.L. Stebins (Eds.). N.Y.: Acad. Press, 1965. P. 77–94.

90. Lock A.R. McLaren L.A. The effects of varying and constant temperatures on the size of marine copepods // Limnol. Oceanogr. 1970. V. 2. № 15. P. 638–640.

91. Loiterton B., Sundbom M., Vrede T. Separating physical and physiological effects of temperature on zooplankton feeding rate // Aquatic sciences. 2004. V. 66. Is. 1. P. 123–129.

92. Manca M., de Bernardi R., Savia A. Effects of fluctuating temperature and light conditions on the population dynamics and the life strategies of migrating and non migrating *Daphnia* species // Mem. Ist. Ital. Idrobiol, 1986. V. 44. P. 177-202.

93. Melanie J.E., Shine R. Sex differences in optimal incubation temperatures in a scincid lizard species // Oecologia. 1999. V. 118. №4. P. 431–437.

94. Messenger P.S., Flitters N.E. Effect of variable temperature environments on egg development of three species of fruit flies // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1959. № 52. P. 191–204.

95. Messenger P.S. The influence of rhythmically fluctuating temperatures on the development and reproduction of the spotted alfalfa aphid. *Teorioaphis maculate //* J. Econ. Entomol. 1964. V. 57. № 1. P. 141–153.

96. Meyers D.G. Egg development of a Chydorid Cladoceran, *Chydorus sphaericus,* exposed to constant and alternating temperatures: significance to secondary prodactivity in fresh waters // Ecology. 1984. V. 65. № 1. P. 309–320.

97. Morales-Baquero R., Carrillo P., Cruz-Pizarro L. Effects of fluctuating temperatures on the population dynamics of *Hexarthra bulgarica* (Wiszniewski) from high mountain lakes in Sierra Nevada (Spain) // Hydrobiologia. 1995. V. 313/314. P. 359–363.

98. Munro I.G. The effect of temperature on the development of egg, naupliar and copepodite stages of two species of Copepoda: *Cyclops vicinus* Ullyanin and *Eudiaptomus gracilis* Sars // Oecologia. 1974. V. 16. № 3. P. 265–278.

99. Novingera D.C, Coon Th.G. Behavior and physiology of the red side dace, *Clinostomus elongatus,* a threatened species in Michigan // Env. Biol. Fish. 2000. V. 57. № 3. P. 315–326.

100. Orcutt J.D., Porter K.G. Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia* // Limnol. Oceanogr. 1983. V. 28. № 4. P. 720–730.

101. Otto G.R. The effects of acclimation to cyclic thermal regimes on heat tolerance of the western mosquitofish // Trans. Amer. Fish. Soc. 1974. V. 103. P. 331–335.

102. Panov V.E., McQueen D.J. Effects of temperature on individual growth rate and body size of a freshwater amphipod // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 1107–1116.

103. Park T. Studies in population physiology: effect of conditioned flour upon the productivity and population decline of *Tribolium confusum //* J. Exp. Zool. 1934. V. 68. P. 167–182.

104. Pilditch C.A., Grant J. Effect of temperature fluctuations and food supply on the growth and metabolism of juvenile sea scallops *(Placopecten magellanicus) //* Mar. Biol. 1999. V. 134. № 2. P. 235–248.

105. Renault D., Nedved O., Hervant E., Vernon P. The importance of fluctuating thermal regimes for repairing chill injuries in the tropical beetle *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae) during exposure to low temperature // Physiological Entomology. 2004. V. 29. P 139–145.

106. Rodnick K.J., Gamperl A.K., Lizars K.R., Bennett M.T., Rausch R.N., Keeley E.R., Thermal tolerance and metabolic physiology among redband trout populations in south-eastern Oregon // J. Fish Biol. 2004. V. 64. Is. 2. P. 310–335.

107. Salinas S., Munch S.B. Thermal legacies: transgenerational effects of temperature on growth in a vertebrate // Ecology Letters. 2012. V. 15. P. 159–163.

108. Shelford V.E. Animal communities in temperate America, as illustrated in the Chicago Region; a study in animal ecology // Bull. Geogr. Soc. Chicago. 1913. № 5. 362 p. URL: https://openlibrary.org/books/OL7199673M/Animal_ communities_in_temperate_America (дата обращения: 13.10.2014).

109. Shelford V.E. Laboratory and Field Ecology. Baltimore: Williams and Wilkins Co., 1929. 276 p.

110. Shelford V.E. The reactions of certain animals to gradients of evaporating power and air. A study in experimental ecology // Biol. Bull. 1913. V. 25. P. 79–120.

111. Smyly W.J.P. The effect of temperature on the development time of the eggs of three freshwater cyclopoid copepods from the English Lake district // Crustaceana. 1974. V. 27. Is. 3. P. 278–284.

112. Somero G.N., Hochachka P.W. Biochemical adaptation to the environment // Amer. Zool. 1971. V. 11. P. 159–172.

113. Tilman D., Kiesling R., Sterner R., Kilham S.S., Johnson F.A. Green, blue-green and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen // Arch. Hydrobiol. 1986. V. 106. P. 473–485.

114. Van Vliet A.J.H., Overeem A., De Groot R.S., Jacobs A.F.G., Spieksma F.T.M. The influence of temperature and climate change on the timing of pollen release in the Netherlands // International Journal of Climatology. 2002. V. 22. P. 1757–1767.

115. Van Winkle W., Rose K.A., Shuter B.J., Jager H.I., Holocumb B.D. Effects of climatic temperature change on growth, survival, and reproduction of rainbow trout: predictions from a simulation model // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1997. V. 54. P. 2526–2542.

116. Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I. Effects of constant and stepwise changes in temperature on the species abundance dynamics of four Cladocera species // Knowledge and management of aquatic ecosystems. 2011. V. 402. № 2. P. 03/1–19.

117. Willmer P., Stone G., Johnston I. Environmental physiology of animals / 2nd edition. USA: Blackwell Science Ltd, Blackwell publishing, 2005. 752 p.

118. Wurtsbagh W.A., Neverman D. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish // Nature. 1988. V. 333. № 6176. P. 846–848.

Глава III

ПРИНЦИПЫ ОБОСНОВАНИЯ НОРМАТИВОВ ДОПУСТИМОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ (НДВ) ПО ПРИВНОСУ ХИМИЧЕСКИХ И ВЗВЕШЕННЫХ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В ПОВЕРХНОСТНЫЕ ВОДНЫЕ ОБЪЕКТЫ

3.1. Общие положения

В 2006 г. впервые в Российской Федерации были введены в действие «Методические указания по разработке нормативов допустимого воздействия на водные объекты». Нормативы допустимого воздействия (НДВ) на водные объекты призваны обеспечить практическую реализацию принципов устойчивого водопользования с учетом региональных (бассейновых) особенностей, соблюдение экологической безопасности, предотвращение загрязнения, засорения и истощения водных объектов, охрану здоровья населения, а также поэтапную ликвидацию последствий вредных воздействий на водный объект и его экосистему. Нормативы НДВ также используются для регламентации видов хозяйственной деятельности, в результате которой в водный объект привносятся химические вещества и/или их смеси путем сброса, поступления с диффузным стоком и т.д., ухудшающие качество воды и способствующие деградации водной экосистемы.

Нормативы допустимого воздействия на водные объекты (НДВ) предназначены для установления безопасных уровней содержания загрязняющих веществ, а также других показателей, характеризующих воздействие на водные объекты, с учетом природно-климатических особенностей водных объектов данного региона и сложившейся в результате хозяйственной деятельности природно-техногенной обстановки.

Для регламентации видов воздействия на водные объекты НДВ определяются исходя из целевого назначения водного объекта и видов водопользования (источники питьевого водоснабжения; водные объекты рыбохозяйственного значения; особо охраняемые природные территории; сохранение существующего гидрохимического режима).

Основной расчетной территориальной единицей при разработке нормативов допустимого воздействия на водные объекты принимается водохозяйственный участок.

В полном объеме нормативы допустимого воздействия на водный объект разрабатываются для следующих видов воздействий:

- привнос химических и взвешенных веществ;
- привнос радиоактивных веществ;
- привнос микроорганизмов;
- привнос тепла;
- сброс воды;
- забор (изъятие) водных ресурсов;

- использование акватории водных объектов для строительства и размещения причалов, стационарных и (или) плавучих платформ, искусственных островов и других сооружений;
- изменение водного режима при использовании водных объектов для разведки и добычи полезных ископаемых.

Однако в этой главе будут рассмотрены только нормативы допустимых воздействий (НДВ) на поверхностные водные объекты по химическим показателям.

Нормативы качества воды для поверхностных водных объектов устанавливаются для следующих групп водных объектов.

Во-первых, это природные водные объекты, воздействие антропогенной нагрузки на которые не привели к изменению его основных гидрологических и морфологических характеристик.

Во-вторых, это природные водные объекты, которые в результате человеческой деятельности подверглись физическим изменениям, приведшим к существенному изменению их основных характеристик – гидрологических, морфометрических, гидрохимических и др. (русловые водохранилища, озера-водохранилища, спрямленные (канализованные) участки рек, природные водоемы и водотоки, трансформированные в технологические водоемы, и др.).

Наконец, в-третьих, это водные объекты, созданные в результате деятельности человека там, где ранее естественных водных объектов не существовало.

В случае комплексного использования водного объекта при отсутствии установленных приоритетов для расчета НДВ принимаются наиболее жесткие нормы качества воды для имеющихся на водном объекте видов водопользования.

По происхождению загрязняющие вещества могут быть:

- искусственного происхождения (ксенобиотики);
- двойного генезиса, т.е. распространенных в природных водах как по естественным причинам, так и в результате антропогенного воздействия.

Для ксенобиотиков, а также высокоопасных веществ *нормативы качества воды* принимаются в зависимости от целевого использования водных объектов *равными рыбохозяйственным или гигиеническим нормативам предельно допустимых концентраций (ПДК).*

Для веществ двойного генезиса в зависимости от конкретных условий и наличия приоритетных видов использования *нормативы качества воды* могут приниматься *равными нормативам ПДК* химических веществ, которые определяются *с учетом регионального естественного* (условно-естественного) гидрохимического фона дифференцированно для конкретных типов водных объектов.

Нормативы допустимого воздействия разрабатываются для водохозяйственных участков, которые подвергаются или могут быть подвергнуты в течение ближайших 5 лет существенным нагрузкам в результате хозяйственной и иной деятельности на соответствующей водосборной площади, включая акваторию водного объекта.

В пределах водохозяйственного участка виды воздействий нормируются в следующих случаях:

- если в современных условиях или перспективе развития хозяйствования могут наблюдаться нарушения санитарно-гигиенических требований на водных объектах, являющихся источниками питьевого назначения, в том числе резервных;
- оказывается негативное воздействие на особо охраняемые природные территории;

- затронуты интересы основных водопользователей, обусловленные ухудшением условий водопользования;
- более чем на 5% площади акватории водного объекта наблюдается деградация водного объекта, то есть ухудшение состава и свойств воды, состояния дна и берегов, видового состава животного и растительного мира водного объекта.

Нормативы допустимого воздействия на водные объекты по привносу химических и взвешенных минеральных веществ характеризуются общей массой привноса в водный объект или его часть веществ, включенных в перечень нормируемых, за расчетный временной период, зависящий от условий формирования качественных характеристик (мг/дм^3) и режима поступления загрязняющих веществ (г/час, т/год, т/сезон);

Нормативы допустимого воздействия на водные объекты устанавливаются для критических условий водности, при которых нормируемый вид воздействия наиболее сильно влияет на водный объект.

Нормативы допустимого воздействия на водные объекты устанавливаются на период не менее 15 лет, исходя из состояния каждого конкретного водного объекта, определенного в ходе разработки нормативов допустимого воздействия на водные объекты. Корректировка нормативов допустимого воздействия на водные объекты осуществляется на основе результатов государственного контроля и надзора за использованием и охраной водных объектов не чаще одного раза в 5 лет.

3.2. Схема расчета НДВ на водные объекты

Расчет нормативов допустимого воздействия на водные объекты по нормируемым видам воздействия проводится по схеме, состоящей из следующих этапов.

Этап 1. На основе гидрографического и водохозяйственного районирования производится выделение водохозяйственных расчетных участков, отличающихся приоритетными видами использования: особо охраняемые природные территории, источники питьевого водоснабжения, водные объекты рыбохозяйственного значения, включая рыбоохранные и рыбохозяйственные заповедные зоны.

Этап 2. Производится сбор данных о водном объекте и его водосборной площади в пределах расчетного участка, видах хозяйственной деятельности, оказывающих влияние на водный объект, определение видов воздействия, подлежащих нормированию.

Этап 3. Проводится ретроспективный анализ результатов существующего мониторинга по гидробиологическим и абиотическим (гидрохимическим и др.) показателям. При отсутствии мониторинга по гидробиологическим характеристикам фоновые или типовые показатели состояния принимаются по участкам с наименьшей антропогенной нагрузкой или могут быть организованы специальные натурные исследования для уточнения показателей качества воды и состояния экологических систем.

Этап 4. Анализируются результаты мониторинга с целью определения перечня веществ, подлежащих учету в составе нормативов допустимого воздействия на водные объекты, путем сравнения с ПДК химических веществ для приоритетных видов использования водных объектов (для высокоопасных веществ и веществ искусственного происхождения) и/или региональных фоновых показателей (для веществ двойного генезиса). Проводится ранжирование загрязняющих веществ по степени опасности и значимости для экологической системы водного объекта,

распространению в пределах водохозяйственного участка с последующим составлением перечня нормируемых веществ. При наличии опасных производств на водосборной площади возможны расширенные исследования для выявления наиболее опасных компонентов;

Этап 5. Оценивается фактическое экологическое состояние водного объекта на расчетных участках относительно региональных фоновых показателей и ПДК химических веществ для приоритетных целей использования;

Этап 6. Проводится оценка лимитирующих гидрологических характеристик для различных условий водности, установление экологического расхода (гидрографа).

Этап 7. Определяются нормативы ПДК химических веществ с учетом природных особенностей территорий и акваторий (региональный фон), назначения природных объектов и природно-антропогенных объектов, гарантирующих стабильность экологической системы водного объекта с заданной обеспеченностью, и/или удовлетворения требований приоритетных видов использования воды – *региональные ПДК.*

Этап 8. На основании анализа фактического состояния водного объекта, регионального фона, приоритетных видов использования водных ресурсов и расположения расчетного участка в гидрографической сети устанавливаются нормативы качества воды водного объекта, обеспечивающие сохранение экологических систем и удовлетворение социально-экономических и санитарно-эпидемиологических потребностей населения, в том числе целевое использование водных объектов.

Этап 9. Проводится расчет НДВ на водные объекты по привносу химических веществ в соответствии с принятыми нормативами качества воды водного объекта за характерные временные периоды (год, отдельные сезоны и т.д.).

Общая масса привноса в водный объект или его часть загрязняющих химических веществ, т.е. НДВ по привносу химических веществ, определяется на основании баланса веществ с учетом всех источников воздействия. Под источниками воздействия понимаются объекты, с которых осуществляется сброс или иное поступление в водные объекты веществ, ухудшающих качество поверхностных вод, ограничивающих их использование, а также негативно влияющих на состояние дна и берегов водных объектов. Кроме того, принимаются во внимание особенности миграции и трансформации веществ, ассимилирующая способность водного объекта и его водосборной площади, а также транзитное поступление загрязняющих веществ.

Среди источников загрязнения выделяются:

- источники, вносящие *неорганизованным путем* в поверхностные воды загрязняющие вещества, с измененной хозяйственной деятельностью части водосборной площади (т.н. источники диффузного загрязнения вод);
- объекты антропогенной деятельности, сточные воды которых содержат загрязняющие вещества, микроорганизмы или тепло и отводятся в водный объект *сосредоточенным потоком* с применением специальных сооружений или устройств (источники загрязнения *точечные*). Информация о таких источниках содержится в государственной статистической отчётности (форма 2 ТП-водхоз).

При превышении фактического содержания химических веществ в водном объекте над нормативом качества воды НДВ на водные объекты корректируется в сторону снижения.

В общей массе привноса в водный объект или его часть загрязняющих химических веществ выделяются три составляющие, зависящие от источников загрязнения:

- природный (не подлежит регулированию, учитывается при установлении допустимого воздействия по видам водопользования без изъятия водных ресурсов из водных объектов);
- неуправляемый или слабоуправляемый привнос (неорганизованные площадные диффузные источники загрязнения, управление которыми на современном этапе технически неосуществимо или малоэффективно);
- управляемый или потенциально управляемый привнос загрязняющих веществ (организованные источники загрязнения и диффузные источники загрязнения, чьи количественные и качественные характеристики могут регулироваться посредством технических средств на современном этапе).

Следует подчеркнуть, что суммарная величина нормативов допустимого сброса (НДС) для всех водопользователей по участку не может превышать составляющую НДВ по управляемому или потенциально управляемому привносу загрязняющих веществ.

3.3. Состав исходной информации для обоснования НДВ

Исходная информация, используемая при разработке НДВ на водные объекты, подразделяется на информацию по водному объекту и его водосборной площади, а также видам воздействия и связанной с ними хозяйственной деятельности.

В состав исходной информации по водному объекту включается информация о биотических и абиотических характеристиках самого водного объекта (или его участка) и его водосборной площади. При отсутствии информации, а также для сравнения с эталонными водными объектами привлекается информация по сопредельным или близлежащим водным объектам и их водосборным площадям.

В качестве абиотических характеристик рассматриваются:

- гидрологические (уровень, расход воды за характерные периоды заданной обеспеченности, внутригодовое распределение и др.);
- гидроморфологические (тип руслового процесса, характеристика русла и поймы, донных отложений, др.);
- морфометрические (глубина, ширина, объем и др.);
- физические (прозрачность, цветность воды, температура и др.);
- химические (концентрации веществ и соединений, класс вод, уровень загрязненности вод по различным классификациям, в том числе с использованием гигиенических, биологических и рыбохозяйственных показателей; степень токсичности воды; степень аккумуляции загрязняющих веществ в органах гидробионтов и донных отложениях и др.).

В качестве биотических характеристик рассматриваются:

- микробиологические (санитарно-микробиологические и санитарно-эпидемиологические: микробное число, количество сапрофитных бактерий, патогенной микрофлоры, бактерий группы кишечной палочки и др.);
- гидробиологические (видовое разнообразие, численность индикаторных организмов, биомасса, продукция, уровень воспроизводства гидробионтов, состав и численность особо охраняемых видов водных растений и животных и др.);

- паразитологические (жизнеспособные яйца гельминтов, патогенные, простейшие и т.п.).

Источниками исходной информации по водному объекту, его водосборной площади, видам воздействия и связанной с ними хозяйственной и иной деятельности являются:

- государственный водный реестр;
- государственный водный кадастр (данные предшествующего периода);
- государственный земельный кадастр;
- единый государственный фонд данных о состоянии окружающей среды и ее загрязнения;
- банк данных социально-гигиенического мониторинга, включающий данные оценки качества воды источников питьевого и хозяйственно-бытового водоснабжения и данных оценки состояния водных объектов, используемых для рекреационных целей и содержащих природные лечебные ресурсы;
- данные о состоянии водных биологических ресурсов и особо охраняемых рыбохозяйственных зонах;
- справочно-аналитические материалы, содержащие данные мониторинга и анализа социально-экономических процессов по Российской Федерации, субъектам и регионам Российской Федерации, отраслям и секторам экономики;
- результаты ранее проведенных изыскательских и научно-исследовательских работ по изучению водосборной площади и водных объектов в пределах водохозяйственного участка и соседних бассейнов;
- данные справочной литературы (системы классификации вод, оценки уровня токсичности вод, критерии отклика биоты на воздействие и т.д.).

Итоговыми материалами расчета нормативов допустимого воздействия на водные объекты являются сводный том нормативов допустимого воздействия на водные объекты с пояснительной запиской и приложениями к ней.

3.4. Алгоритмы расчета НДВ

Расчет НДВ по привносу химических веществ производится на основе баланса масс с учетом природных и хозяйственных особенностей конкретного водохозяйственного участка. Предложенный алгоритм расчета представляет собой достаточно гибкий механизм, позволяющий учитывать особенности внутригодового распределения стока, гидрохимического режима, особенности гидрографической сети и легко корректируется для лет различной обеспеченности. Его применение ориентировано в основном на водотоки и проточные водохранилища с коэффициентом водообмена более 5.

Норматив допустимого воздействия по привносу химических веществ ($НДВ_{хим}$) рассчитывается для наиболее неблагоприятных условий формирования качественных характеристик воды (водность заданной обеспеченности) с учетом влияния всех существующих и потенциальных источников загрязнения (точечных и рассредоточенных [диффузных]). При этом априорно принимается, что если в этих условиях будут соблюдаться нормативы качества водного объекта, то при более благоприятных условиях эти нормативы будут соблюдаться автоматически.

Норматив допустимого воздействия по привносу химических веществ ($НДВ_{хим}$) является суммарной массой загрязняющего вещества, которая максимально допустима на расчетном участке водного объекта в пределах уста-

новленного периода времени, когда концентрации загрязняющего вещества в замыкающем створе и в среднем по участку не превышают норматива качества воды, установленного для водного объекта или его участка – $C_н$.

Расчет выполняется по привносу химических и взвешенных минеральных веществ, включенных в список нормируемых, на основании установленных значений *нормативов качества воды* ($C_н$).

При установлении нормативов качества воды для конкретного водного объекта или расчетного водохозяйственного участка учитываются следующие принципы:

- приоритет охраны водных объектов перед их использованием, при котором не должно оказываться негативное воздействие на окружающую среду, приоритет использования водных объектов для целей питьевого и хозяйственно-бытового водоснабжения перед иными целями их использования;
- сохранение особо охраняемых водных объектов.

Приоритет при установлении нормативов качества при прочих равных условиях зависит от приоритетного целевого использования водного объекта или его участка, определяемого в соответствии с действующим законодательством.

В качестве нормативов качества воды в зависимости от сочетания условий, фактического состояния и использования водного объекта могут приниматься:

- предельно допустимые концентрации для химических веществ в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования (гигиенические ПДК);
- предельно допустимые концентрации для химических веществ в воде водных объектов рыбохозяйственного значения (рыбохозяйственные ПДК);
- ориентировочно допустимые уровни (ОДУ) химических веществ в воде водных объектов питьевого и хозяйственно-бытового (хозяйственно-питьевого) и рекреационного (культурно-бытового) водопользования;
- ориентировочно безопасные уровни воздействия (ОБУВ) вредных веществ в воде водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение;
- нормативы предельно допустимых концентраций химических веществ, установленных в соответствии с показателями регионального фона (рекомендуется применять для веществ двойного генезиса).

Под региональным фоном понимается значение показателей качества воды, сформировавшееся под влиянием природных факторов, характерных для конкретного региона, не являющееся вредным для сложившихся экологических систем. Наличие *экологического благополучия* в водном объекте определяется на основе *гидробиологических показателей*. Для расчета регионального фона используются гидрохимические данные только по створам, расположенным на участках с *подтвержденным экологическим благополучием*.

3.4.1. Расчет региональных ПДК

Норматив ПДК с учетом региональных особенностей определяется по формуле, аналогичной установлению фоновых концентраций в соответствии с действующими методическими документами по проведению расчетов фоновых концентраций химических веществ в водотоках.

За фоновую концентрацию (региональный фон, $C_{рф}$) вещества принимается статистически обоснованная верхняя доверительная граница возможных средних значений концентраций этого вещества, рассчитанная по результатам гидрохими-

ческих наблюдений для наиболее неблагоприятных гидрологических условий или наиболее неблагоприятного в отношении качества воды периода (сезона) в годовом цикле. Значение фоновой концентрации вещества $C_{рф}$ рассчитывается для конкретных створов водотоков и считается статистически обоснованным, если оно определено с доверительной вероятностью $P = 0.95$. При расчете фоновой концентрации вещества $C_{рф}$ следует учитывать только те створы наблюдений, где имеются данные не менее чем за один год – при ежемесячной, ежедекадной или еще более дробной системе отбора проб воды; не менее чем за двухлетний период при 6–11-разовом отборе проб воды в год; не менее чем за трехлетний период при 4–5-разовом отборе проб воды в год. Основное условие – чтобы наблюдения проводились во все характерные сезоны, не менее одного года и минимальное число данных в каждом сезоне за расчетный период было не менее трех.

В качестве оценки концентрации по тому или иному веществу по ряду наблюдений принимается концентрация $C_{рф}$

$$C_{рф} = C_{факт} + \frac{\sigma\, t_{St}}{\sqrt{n}}, \qquad (3.1)$$

где $C_{факт}$ – средняя концентрация вещества в ряду наблюдений; σ – среднеквадратическое отклонение; n – число наблюдений; t_{St} – коэффициент Стьюдента при $P = 0.95$.

Значение $C_{факт}$ используется при расчете НДВ$_{хим}$ для веществ двойного генезиса, поскольку поддержание в водном объекте концентраций на уровне верхнего предела приводит к завышению величины НДВ$_{хим}$ и возникновению временного тренда к ухудшению качества воды на перспективу.

Установление нормативов качества воды в замыкающем створе каждого из выделенных РВХУ выполнялось в соответствии со следующими условиями:

- для веществ исключительно антропогенного происхождения (ксенобиотиков), а также высокоопасных веществ, нормативы качества воды принимаются в зависимости от целевого использования водных объектов равными рыбохозяйственным или гигиеническим нормативам предельно допустимых концентраций (ПДК):

$$C_н = \text{ПДК}; \qquad (3.2)$$

- для веществ двойного генезиса:

если $C_{рф} \geq$ ПДК, то $C_н = C_{рф}$;
если $C_{рф} <$ ПДК, то $C_н =$ ПДК.

К ксенобиотикам, как правило, могут быть отнесены нефтепродукты, СПАВы, свинец, кадмий, мышьяк, молибден, ртуть.

3.4.2. Расчет НДВ

В общем виде расчет НДВ$_{хим}$ для расчетного участка водного объекта за любой период времени выполняется по балансовой формуле, учитывающей приходную часть (рис. 3.1):

$$\text{НДВ}_{хим} = C_{нр}W_{уч} - \text{SUM}(C_{нр}W_{ест} + C_{нвх}W_{вх} + C_{нобпр}W_{обпр}), \qquad (3.3)$$

где $W_{уч}$ – общий объем стока на водохозяйственном участке к замыкающему створу за определенный расчетный период, млн м^3; $W_{ест}$ – объем местного стока в пределах расчетного участка, млн м^3:

$$W_{ест} = W_{бпр} + W_{ндиф},$$

$W_{бпр}$ – объем боковой приточности с участков, не подверженных антропогенному воздействию (за вычетом участков водосборной площади, трансформированных хозяйственной деятельностью с имеющимися диффузными источниками загрязнения антропогенного происхождения, как управляемыми, так и неуправляемыми), млн м^3; $W_{ндиф}$ – объем боковой приточности на участках с неуправляемыми диффузными источниками загрязнения, млн м^3; $W_{супр}$ – объем водоотведения, включая точечные и потенциально управляемые диффузные источники загрязнения (в основном сточные воды), млн м^3. $W_{вх}$ – объем стока, поступающий с вышерасположенного водохозяйственного участка, млн м^3; $W_{обпр}$ – объем стока, поступающий с притоками первого порядка, обособленными в самостоятельные расчетные участки со своими нормативами качества воды водного объекта, млн м^3; $C_{нр}$, $C_{нвх}$, $C_{нобпр}$ – нормативы качества воды водного объекта для соответствующих водохозяйственных участков, мг/л.

$$НДВ_{теор.} = C_{нр}W_{уч} – (C_{нр}W_{ест} + C_{нвх}W_{вх} + C_{нобпр}W_{обпр}),$$
$$НДВ_{факт.} = C_{нр}W_{уч} – (C_{факт\ р}W_{ест} + C_{факт\ нвх}W_{вх} + C_{факт\ обпр}W_{обпр}),$$
$$W_{уч} = W_{ест} + W_{вх} + W_{обпр} + W_{супр} = W_{бпр} + W_{идиф} + W_{вх} + W_{обпр} + W_{супр}$$

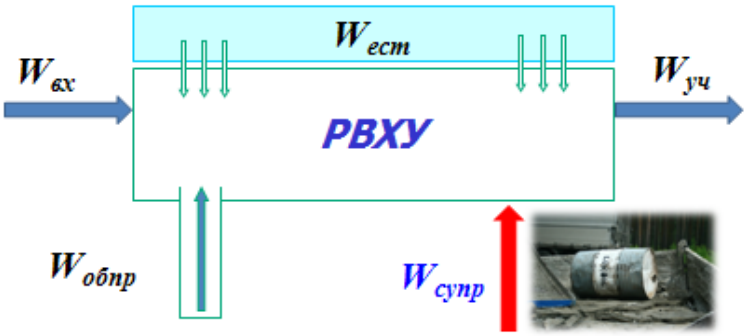


Рис. 3.1. Схема расчета НДВ по привносу химических веществ

Для веществ двойного генезиса расчетная формула имеет частично измененный вид:

$$НДВ_{хим} = C_{нр}W_{уч} – SUM(C_{сф}W_{ест} + C_{нвх}W_{вх} + C_{нобпр}W_{обпр}), \qquad (3.4)$$

где $C_{сф}$ – концентрация нормируемого вещества, соответствующая среднему или модальному значению диапазона абиотических факторов, при которых сохраняется экологическое благополучие водного объекта, определенное по гидробиологическим показателям, мг/л.

Для водохозяйственных участков, расположенных в верховьях, или обособленных притоков расчетная формула имеет вид:

- для веществ искусственного происхождения:

$$НДВ_{хим} = C_{нр}(W_{ест} + W_{супр}), \quad (3.5)$$

- для веществ двойного генезиса:

$$НДВ_{хим} = C_{нр}(W_{ест} + W_{супр}) - C_{сф}W_{ест}\ . \quad (3.6)$$

Для сильно измененных участков, находящихся в экологически неблагополучном состоянии, при определяющей роли сточных вод в общем стоке боковая приточность не учитывается и формула принимает вид:

$$НДВ_{хим} = C_{нр}W_{супр}\ . \quad (3.7)$$

Поскольку соблюдение норматива качества воды по всем показателям в течение всего годового цикла является идеальным (теоретическим) вариантом, для практического использования $НДВ_{хим(макс)}$ корректируется путем контрольного пересчета по фактическим усредненным концентрациям, определяющим текущую (фактическую) нагрузку ($НДВ^*_{хим}$).

Для верховых и обособленных участков расчет $НДВ^*_{хим}$ ведется по формуле:

$$НДВ^*_{хим} = C_{нр}W_{уч} - C_{факт}W_{ест}\ . \quad (3.8)$$

Для общего случая формула имеет вид:

$$НДВ^*_{хим} = C_{нр}W_{уч} - SUM(C_{фак\ тр}W_{ест} + C_{факт\ вх}W_{вх} + C_{факт\ обпр}W_{обпр}). \quad (3.9)$$

При расчетах $C_{сф}$ принимали равной значению среднемноголетней концентрации вещества $C_{факт}$.

В зависимости от конкретной ситуации и соотношения текущего $НДВ^*_{хим}$ (фактического) и максимального (теоретического) расчетного $НДВ_{хим(макс)}$ утверждаемый норматив $НДВ_{хим}$ определяется следующим образом:

1. Если $НДВ^*_{хим} < НДВ_{хим(макс)}$, то в качестве утверждаемого норматива принимается $НДВ_{хим} = НДВ^*_{хим}$. При этом на расчетном водохозяйственном участке имеет место **сверхнормативная нагрузка** загрязняющим веществом. На картосхемах соответствующие расчетные участки можно выделить **красным** цветом.

2. Если $НДВ^*_{хим} > НДВ_{хим(макс)}$, т.е. значение $C_{факт} < C_н$, в качестве утверждаемого норматива $НДВ_{хим} = НДВ_{хим(макс)}$, поскольку норматив не может превышать максимально допустимой массы сброса загрязняющих веществ. При этом на расчетном водохозяйственном участке имеется **возможность дополнительной нагрузки** загрязняющим веществом; на картосхемах соответствующие расчетные участки можно выделить **зеленым** цветом.

3. В случае если НДВ* = НДВ (макс), то на расчетном водохозяйственном участке **отсутствует возможность дополнительной нагрузки** загрязняющим веществом; на картосхемах соответствующие расчётные участки можно выделить **желтым** цветом.

Использование предложенной цветовой гаммы степени нагрузки загрязняющими веществами позволяет визуализировать соотношения $НДВ_{макс}$ и НДВ*, и

тем самым оценить экологическую обстановку в конкретном расчетном участке, что будет проиллюстрировано ниже на примере Горьковского водохранилища.

Величина допустимого воздействия по привносу химических веществ зависит от гидрологического и гидрохимического режима водных объектов, а также режима функционирования источников загрязнения, состав и характеристики которых значительно варьируют в течение года. В связи с этим расчет $НДВ_{хим}$ проводят дифференцированно по основным гидрологическим сезонам: зимняя и летне-осенняя межени, весеннее или весенне-летнее половодье.

При наличии разработанного и утвержденного гидрографа экологического стока расчет ведется на объемы, соответствующие ему; при отсутствии его – на самые неблагоприятные условия в пределах каждого характерного сезона.

В качестве наиболее неблагоприятных условий при указанном выше внутригодовом распределении рекомендуется принимать:

- летне-осеннюю и зимнюю межень года 95% обеспеченности и соответствующие им объемы стока;
- весеннее или весенне-летнее половодье года 50% обеспеченности и соответствующие им объемы стока (принятие данной обеспеченности обусловлено наиболее неблагоприятным соотношением между массой поступающих загрязняющих веществ от точечных и диффузных источников загрязнения и разбавляющей способностью водного объекта для данного сезона).

Наиболее неблагоприятные условия формирования качественных характеристик отдельных сезонов не совпадают по обеспеченности в пределах конкретного календарного или гидрологического года, поэтому норматив допустимого воздействия в годовом разрезе $НДВ_{хим\ год}$ определяется для условного года с критическими условиями формирования качества как сумма сезонных значений, рассчитанных по вышеприведенным формулам:

$$НДВ_{хим\ год} = НДВ_{хим\ зм\ 95\%} + НДВ_{хим\ лом\ 95\%} + НДВ_{хим\ вп\ 50\%}\,. \qquad (3.10)$$

Значения нормативов $НДВ_{хим\ год}$ для условного года являются теоретической величиной. При управлении водными ресурсами используются данные лет различной обеспеченности, обычно в диапазоне от 50% до 95%. Для перехода от условного года к расчетной обеспеченности применяются расчетные сезонные переходные коэффициенты от базового значения $НДВ_{хим}$ по сезонам. Например, норматив $НДВ_{хим}$ для года 95% обеспеченности, являющегося в большинстве случаев расчетным по условиям антропогенной нагрузки, определяется следующим образом:

$$НДВ_{хим\ год\ 95\%} = 1 \times НДВ_{хим\ зм\ 95\%} + \\ + 1 \times НДВ_{хим\ лом 95\%} + (W_{вп\ 95\%} / W_{вп\ 50\%}) \times НДВ_{хим\ вп\ 50\%} \qquad (3.11)$$

Для водопользователей, имеющих управляемые и потенциально управляемые источники загрязнения, остается часть от общего норматива $НДВ_{хим}$, а именно:

$$НДВ_{хим\ упр} = C_н W_{супр.} \qquad (3.12)$$

3.5. Методы анализа НДВ

Рассмотрим некоторые методы анализа НДВ на примере Горьковского водохранилища. Для этого водного объекта разработка НДВ проводилась по следующим водохозяйственным участкам:

08.01.03.001 р. Кострома от истока до в/п д. Исады;
08.01.03.002 р. Волга от Рыбинского г/у до г. Кострома (без р. Костромы);
08.01.03.003 р. Унжа: исток, устье;
08.01.03.004 р. Волга от г. Костромы до Горьковского г/у (без р. Унжи);
08.01.03.005 р. Волга от Горьковского г/у до устья р. Оки.

На основе анализа структурированной линейной водохозяйственно-гидрографической схемы бассейна р. Волги ниже Рыбинского водохранилища и до впадения реки Оки, а также границ природных физико-географических зон было выделено 29 расчетных водохозяйственных участков (РВХУ) (рис. 3.2), для каждого из которых устанавливались НДВ по 24 приоритетным загрязняющим веществам с учетом сезонной дифференциации. В качестве примера в табл. 3.1 приведены значения НДВ загрязняющих веществ, рассчитанные для РВХУ 08.01.03.001.01 (р. Воча) для года 95% обеспеченности. Река Воча – левый приток р. Костромы. Течет в песчаном русле, среди берегов, покрытых смешанным лесом. Длина реки составляет 62 км. Летом Воча сильно мелеет, обнажая множество мелких перекатов, берега зарастают болотной травой, ивняком. Несмотря на то, что р. Воча относится к категории малых рек, ее воды за год привносят в р. Кострому и далее в Горьковское водохранилище существенное количество за-

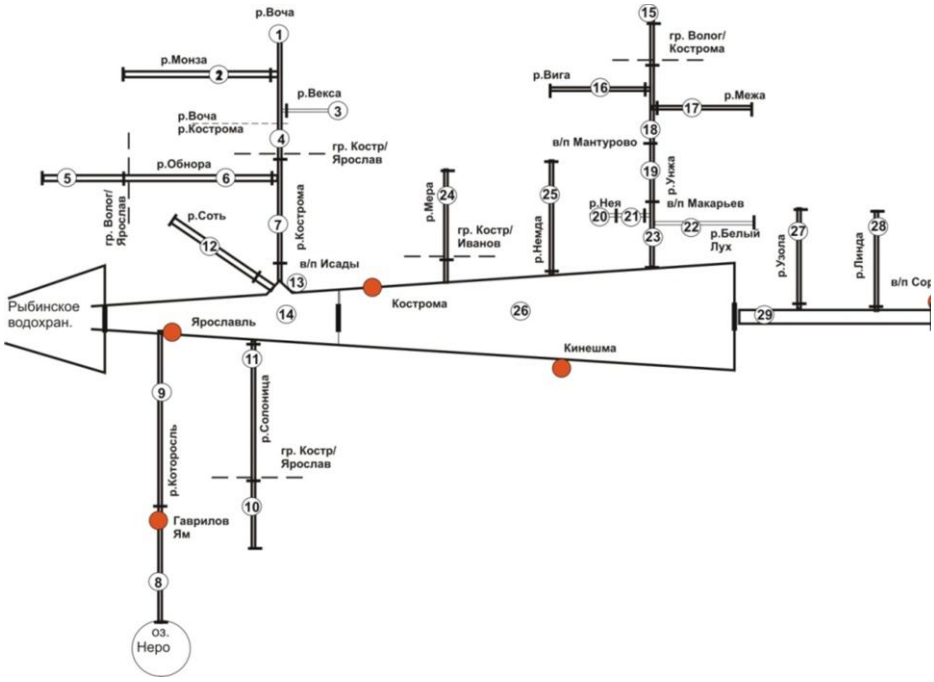


Рис. 3.2. Линейная схема гидрографической единицы подбассейнового уровня 08.01.03 (р. Волга ниже Рыбинского водохранилища до впадения р. Оки)

Таблица 3.1

Цветовая визуализация соотношений НДВ$_{макс}$ и НДВ*$_{хим}$ для расчётных водохозяйственных участков на участке бассейна р. Волги от Рыбинского гидроузла до впадения р. Оки

РВХУ	Взвешенные вещества	Сухой остаток	Хлориды	Сульфаты	Азот аммонийный	Нитраты	Нитриты	Фосфаты	БПК5	ХПК	СПАВ анионоактивный	Нефтепродукты	Фенолы	Железо общее	Медь	Цинк	Никель	Хром	Марганец	Алюминий	Кальций	Магний	Свинец	Кадмий
1	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
2	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
3	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
4	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
5	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
6	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🔴	🔴	🔴	🟢	🔴	🟢	🟢	🔴	🟢	🔴	🔴
7	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
8	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
9	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
10	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
11	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
12	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
13	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🔴	🟢	🔴	🔴
14	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
15	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
16	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
17	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
18	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
19	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
20	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
21	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
22	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
23	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
24	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
25	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
26	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴
27	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
28	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🟡	🟡	🟡	🟡	🔴	🔴
29	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🟢	🟢	🟢	🟢	🔴	🔴

🔴 на водохозяйственном участке имеет место сверхнормативная нагрузка загрязняющим веществом, НДВмакс > НДВ*

🟢 на водохозяйственном участке имеется возможность дополнительной нагрузки загрязняющим веществом, НДВмакс < НДВ*

🟡 на водохозяйственном участке отсутствует возможность дополнительной нагрузки загрязняющим веществом, НДВмакс = НДВ*

грязняющих веществ, хотя в целом в этом расчетном участке, как будет показано ниже, экологическая ситуация благополучная.

Использование предложенной выше цветовой гаммы степени нагрузки загрязняющими веществами позволило визуализировать соотношения НДВ$_{макс}$ и НДВ*$_{хим}$ и тем самым оценить экологическую обстановку на конкретном расчетном участке.

Так, например, из табл. 3.1 следует, что по СПАВам, нефтепродуктам, хрому свинцу и кадмию во всех РВХУ имеет место сверхнормативная нагрузка.

Диагностика экологического состояния РВХУ по уровню загрязнения отдельно взятыми загрязняющими веществами (ЗВ), как по его фактической концентрации, так и нормативу допустимого воздействия, при всей своей симптоматической

ценности имеет известные ограничения, поскольку не отражает комплексного воздействия всей суммы ЗВ на акваторию РВХУ. Как указывалось выше, список согласованных приоритетных ЗВ составлял для Горьковского водохранилища 24 наименования. Задача свертки информации об уровне загрязнения конкретного РВХУ комплексом из 24 загрязняющих веществ является нетривиальной. Получаемые в процессе экологического мониторинга сведения часто бывают трудно сопоставимы между собой и не всегда удовлетворяют требованиям метрологии, статистической воспроизводимости и другим условиям, которые позволили бы обоснованно использовать для их анализа традиционные методы математической статистики.

Для адекватной оценки качества окружающей среды, динамики происходящих в ней процессов и возможности сравнения объектов по ряду свойств между собой необходимо определять интегральные показатели, которые позволили бы избежать вышеупомянутых затруднений.

В основу разработки таких показателей могут быть положены элементы теории нечетких (размытых) множеств, предложенной Л. Заде и предназначенной для преодоления трудностей представления неточных понятий, анализа и моделирования систем, в которых участвует человек. Такой подход является, по сути дела, альтернативой общепринятым количественным методам анализа систем и дает приближенные, но достаточно эффективные способы описания сложных и плохо определенных систем, не поддающихся точному математическому анализу.

Методом, позволяющим с помощью комплексного показателя дать интегральную оценку экологического состояния природного или антропогенного объекта по произвольному числу показателей, может послужить, рассматриваемая в теории нечетких множеств, обобщенная функция желательности (ОФЖ). Функции желательности представляют собой способ перевода натуральных значений в единую безразмерную числовую шкалу с фиксированными границами. При этом граничные значения функции, например, «0» и «1» соответствуют градациям «плохо – хорошо».

Таким образом, обобщенная функция желательности (D) может служить некоторой интегральной мерой отклонения состояния системы от нормы. Для идеально функционирующей системы величина D будет равна 1, и соответственно чем меньше значение D, тем хуже состояние системы.

Обобщенная функция желательности может быть рассчитана по формуле:

$$D = \sqrt[n]{\prod_{i=1}^{n} d_i^{\alpha}} = \sqrt[n]{d_1^{\alpha} \cdot d_2^{\alpha} \cdot d_3^{\alpha} \ldots d_n^{\alpha}}\,, \qquad (3.13)$$

где d_i – частная функция желательности, α – весовой коэффициент, n – число показателей. Обобщенная функция желательности есть средняя геометрическая, и если хотя бы одна из переменных равна нулю, то и $D = 0$.

Чтобы избежать «зануления» обобщённой функции желательности (D), что неизбежно при использовании линейной нормировки по «минимаксу» для эмпирического ряда переменных с фиксированными значениями $X_{\min}$ и $X_{\max}$, можно воспользоваться предлагаемым нами алгоритмом, основанном на свертке функций. Свертка функций может быть интерпретирована как скалярное произведение функций, образующих бесконечномерное пространство векторов. Для двумерного случая свертка в виде конечных сумм может быть записана как:

$$\eta = \frac{2\sum_{i,j=1}^{n} x_i x_j}{\sum_{i,j=1}^{n}\left(x_i^2 + x_j^2\right)}. \qquad (3.14)$$

Для вычисления частной функции желательности удобно воспользоваться следующими выражениями:

$$d_{\max i} = \frac{2\left(x_i \cdot x_{\max}\right)}{x_i^2 + x_{\max}^2} \qquad (3.15)$$

для случая, когда увеличение натурального показателя является «желательным», и

$$d_{\min i} = \frac{2\left(x_i \cdot x_{\min}\right)}{x_i^2 + x_{\min}^2} \qquad (3.16)$$

в противном случае. Очевидно, что частная функция желательности, вычисленная по этим формулам, также определена на интервале [0, 1], но $d_i = 0$ только при x_{min} (x_{max}) = 0.

После того как выбрана шкала желательности и частные показатели преобразованы в частные функции желательности, можно решить основную задачу – построить обобщенный показатель – обобщенную функцию желательности.

Величина этой обобщенной желательности может служить некоторой интегральной мерой отклонения состояния системы от нормы. Для идеально функционирующей системы величина *D* будет равна 1, и соответственно чем меньше значение *D,* тем хуже состояние системы.

Для обоснования значений обобщенной функции желательности были приняты границы градаций функции желательности Харрингтона, которые позволяют дать приемлемую характеристику экологической ситуации (табл. 3.2).

Как уже указывалось, диагностическим критерием, позволяющим оценить экологическую обстановку в конкретном РВХУ является соотношение между НДВ$_{макс}$ и НДВ*$_{хим}$ (НДВ$_{факт}$). Если (НДВ*$_{хим}$/НДВ$_{макс}$) >1, то на расчетном водохозяйственном участке имеется **возможность дополнительной нагрузки** загрязняющим веществом, что оценивается как благополучная экологическая ситуация, т.е. «желательная». Соответственно, значения d_i будут стремиться к 1. При (НДВ*$_{хим}$/НДВ$_{макс}$) < 1 на расчетном водохозяйственном участке имеет место **сверхнормативная нагрузка** загрязняющим веществом, что является «нежелательным». В этом случае значения d_i будут стремиться к 0. Значение (НДВ*$_{хим}$/НДВ$_{макс}$) = 1 интерпретируется как **отсутствие возможности дополнительной нагрузки** загрязняющим веществом. При этом значения d_i будут определяться диапазоном значений НДВ*$_{хим}$/НДВ$_{макс}$ (рис. 3.3).

Из рис. 3.3 хорошо видно пространственное распределение РВХУ по состоянию экологической ситуации, определяемой соотношением фактической и максимально разрешенной нагрузки комплексом из 24 загрязняющих веществ. Как правило, верховые участки незарегулированных водотоков характеризуются «очень хорошей» экологической ситуацией. По мере приближения к акватории Горьковского водохранилища экологическая ситуация становится более напряженной и характеризуется как «удовлетворительная».

Таблица 3.2

Градации экологической ситуации по значению обобщенной функции желательности

Значения функции обобщенной желательности	Цветовая гамма	Характеристика экологической ситуации
1,000÷0,801		Очень хорошая
0,800÷0,631		Хорошая
0,630÷0,371		Удовлетворительная
0,370÷0,201		Плохая
0,200÷0,000		Очень плохая

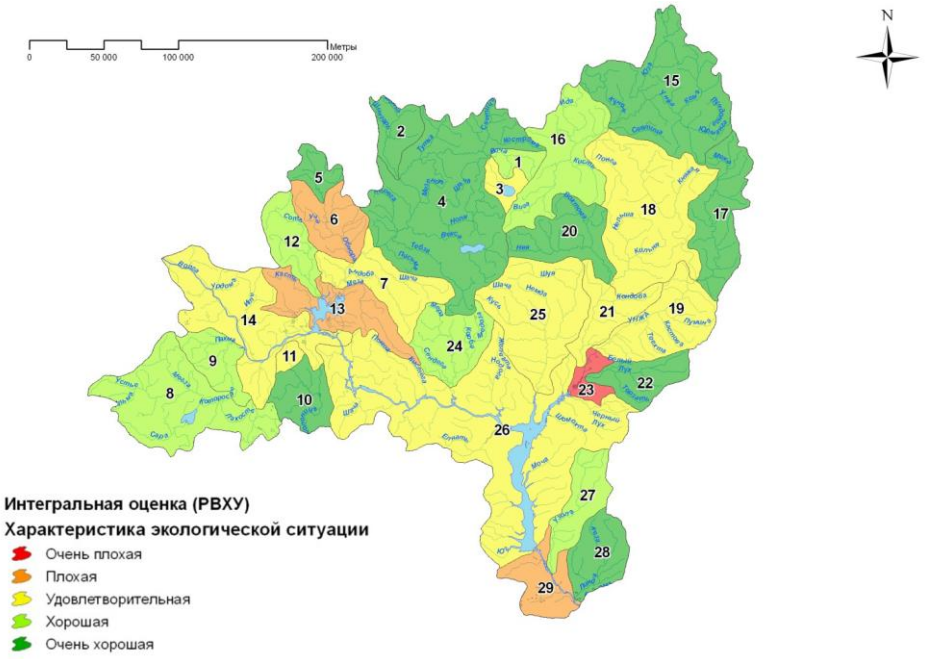


Рис. 3.3. Пространственное распределение РВХУ в бассейне р. Волги ниже Рыбинского водохранилища до впадения р. Оки с помощью обобщенной функции желательности, по соотношениям НДВ*$_{хим}$/НДВ$_{макс}$ для 24 загрязняющих веществ для условного года

Таблица 3.3

Устанавливаемые НДВ по привносу химических веществ для РВХУ 08.01.03.001.01 (р. Воча)
для года 95%-ной обеспеченности

Номер п/п	Вещества	Норматив качества, мг/л	Ед. измерения	Зимняя межень	Весенне половодье	Летне-осенняя межень	За год
1	Взвешенные вещества	30	т	154.2	342.0	888.0	1 384.1
2	Сухой остаток	1000	т	5 534.6	12 277.1	31 878.9	49 690.6
3	Хлориды	300	т	2 202.0	4 884.7	12 683.7	19 770.4
4	Сульфаты	100	т	436.2	967.7	2 512.6	3 916.5
5	Азот (NH_4^+)	0.65	кг	696.9	1 545.6	4 013.2	6 255.7
6	Нитраты	40	т	291.3	646.1	1 677.8	2 615.2
7	Нитриты	0.08	кг	530.2	1 176.1	3 053.9	4 760.2
8	Фосфаты	0.24	т	1.6	3.5	9.1	14.2
10	$БПК_5$	3.1	т	4.4	9.7	25.1	39.2
11	ХПК	53.71	т	108.5	240.6	624.9	974.0
12	СПАВ	0.5	т	3.7	8.2	21.2	33.0
13	Нефтепродукты	0.05	кг	0.0	0.0	0.1	0.1
14	Фенолы	0.004	кг	14.3	31.8	82.6	128.7
15	Железо общее	0.84	т	1.9	4.1	10.8	16.8
16	Медь	0.002	кг	5.3	11.8	30.6	47.7
17	Цинк	0.01	кг	42.1	93.4	242.4	377.9
18	Никель	0.01	кг	68.9	152.9	396.9	618.7
19	Хром	0.07	кг	530.4	1 176.5	3 055.0	4 762.0
20	Марганец	0.06	кг	116.6	258.6	671.4	1 046.6
21	Алюминий	0.04	кг	216.0	479.1	1 243.9	1 938.9
22	Кальций	58.23	т	34.8	77.1	200.2	312.0
23	Магний	40	т	171.7	380.9	989.0	1 541.6
24	Свинец	0.006	кг	9.9	21.9	56.9	88.8
25	Кадмий	0.001	кг	4.4	9.7	25.2	39.3
26	Мышьяк	0.01	кг	76.0	168.7	438.0	682.7
27	Молибден	0.001	кг	7.6	16.9	43.8	68.3
28	Ртуть	0.00001	кг	0.1	0.2	0.4	0.7

Некоторые РВХУ являются проблемными. Так, например, РВХУ 6, 13 и 29 характеризуются «плохой» экологической ситуацией, а РВХУ 23 – «очень плохой». Детальный анализ показывает, что для РВХУ 6 причиной является сверхнормативное загрязнение нефтепродуктами, железом, медью, цинком, хромом, свинцом, кадмием. Кроме того, следует учитывать, что РВХУ 13 является замыкающим в бассейне р. Костромы, а РВХУ 29 – фактический приемник всех загрязняющих веществ бассейна Горьковского водохранилища. Результаты такого анализа позволяют принять управленческие решения, направленные на оздоровление экологической ситуации. Таким образом, НДВ могут быть эффективным средством для управления водным хозяйством. Однако для этого необходимо создание унифицированной государственной системы комплексного экологического мониторинга водных объектов, включающей в себя в качестве ***обязательных и равноправных*** элементов, гидрологические, гидрохимические и гидробиологические наблюдения, координированные с Европейской рамочной водной директивой[1].

[1] European Water Framework Directive // Official Journal of the European Communities. L 327. 22 December 2000. P. 1–73.

Глава IV

СОВРЕМЕННАЯ ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА В ПЕРИОД ЛЕТНЕЙ МЕЖЕНИ

Введение

Самая крупная река Европы Волга ввиду своего выгодного природно-экономического положения и полноводности всегда была главной рекой России. В результате гидростроительства, начатого в 30-е годы прошлого столетия, сток реки зарегулирован 9 водохранилищами, восемь из которых представляют каскад (табл. 4.1).

В бассейн р. Волги входят полностью или частично территории 38 субъектов Российской Федерации, в том числе 8 республик, 28 областей, Пермского края и г. Москвы. В бассейне Волги проживает 42% населения и производится 48% валового регионального продукта России, что определяет высокую степень антропогенной нагрузки [2].

Водосборный бассейн Волги и ее притоков площадью 1360 тыс. км^2 (ppt[1], рис. 4.1), расположен в средней части Русской равнины, и только узкая полоса вдоль Уральского хребта находится в Уральской горной стране. Протяженность бассейна с севера на юг 1910 км, с запада на восток 1805 км [1].

На Русской равнине четко выражена широтная зональность. Только в пределах той части территории, которая находится в Уральской горной стране, влияние широтной зональности осложняется воздействием высотной поясности. Северная часть бассейна находится в лесной зоне, преимущественно в подзонах южной тайги и смешанных хвойно-широколиственных лесов. Южнее и юго-восточнее лесной зоны расположена зона лесостепей, а еще далее к югу – зоны степей, полупустынь и пустынь. Волжский бассейн находится в пределах умеренного климатического пояса.

Низменности, абсолютная высота которых менее 200 м, занимают примерно 65% водосбора Волги, а возвышенности – около 35%. Средняя высота Русской равнины 170 м. Среди низменностей расположены возвышенности, высота которых немного превышает 200–250 м. Значительно реже их высота достигает 300–320 м и только в немногих точках 350–400 м. Возвышенности являются водоразделами, ограничивающими Волжский бассейн от смежных бассейнов и разделяющими бассейны отдельных притоков Волги [1].

В пределах водосбора Волги и ее притоков насчитывается приблизительно 151 тыс. водотоков, т. е. рек и речек длиной более 10 км. Из этого количества 2600 рек непосредственно впадает в Волгу и в расположенные на ней водохранилища.

[1] См. диск с презентацией, подготовленной авторами для учебного процесса каф. экологии ННГУ.

Особенно сильно разветвлена сеть в северных, западных и в северо-восточных районах, расположенных в пределах лесной зоны Русской равнины и в предгорьях Уральской горной страны [1].

Волгу следует разделять на три основные части – Верхнюю, Среднюю и Нижнюю. Граница между Верхней и Средней Волгой – место впадения р. Шексны у Рыбинска. Границей Средней и Нижней Волги до заполнения Куйбышевского водохранилища было принято считать устье Камы. Однако проведение границы внутри водохранилища не только неудобно, но недопустимо. Поэтому более рационально проводить границу между Средней и Нижней Волгой по плотине Волжской ГЭС им. Ленина [7].

Географическая зональность в волжском каскаде проявляется в изменении ряда абиотических характеристик: увеличении с севера на юг прозрачности и общей минерализации, снижении цветности и взвешенных веществ, ослаблении ФАР в толще воды. Монотонность изменений нарушается на участке Средней Волги, принимающем воды крупнейших притоков – Оки и Камы – и испытывающем наибольшее антропогенное воздействие [6].

По данным Росводресурсов, в 2008 году в водные объекты бассейна Волги было сброшено 16.1 млрд куб. м сточных вод, из которых 6.7 млрд куб. м (41.6%) составляли загрязненные (недостаточно очищенные или без очистки) сточные воды (тем не менее – на 7% меньше, по отношению к 2004 г.). На Волжский бассейн приходится более трети сброса сточных вод в России. Качество поверхностных вод бассейна Волги в большинстве случаев оценивается как «загрязненная вода» и «грязная вода».

Обзор литературных источников показал, что обобщающих работ, в которых вся Волга рассматривалась бы как единая экологическая система, в настоящее время практически нет. Поэтому остаются необходимыми комплексные масштабные экспедиционные исследования современного экологического состояния и гидрохимического режима всей реки и ее водохранилищ.

Такие исследования были выполнены Институтом водных проблем РАН летом 2009 г. и летом 2011 г. на борту НИС «Валаам-1». Станции наблюдений были приурочены в основном к затопленному руслу Волги. Отбор проб воды осуществлялся из поверхностного горизонта. Летом 2009 г. исследования гидрохимического режима волжских водохранилищ проводилось с 26 июня по 11 июля при движении судна вниз по течению реки от порта Конаково до порта Астрахань и с 22 июля по 8 августа, когда судно двигалось вверх по течению от порта Астрахань до порта Конаково. Летом 2011 года исследования проводились с 5 по 25 августа при движении судна вниз по течению.

Схема реки Волги и ее водосборного бассейна со створами наблюдений летом 2009 г. представлена на рис. 4.1 (ppt[2]).

Основные морфометрические характеристики волжских водохранилищ помещены в табл. 4.1, а среднемноголетние значения составляющих водного баланса – в табл. 4.2.

---

[2] См. 1.

Таблица 4.1

Основные морфометрические характеристики волжских водохранилищ

Водохранилище	Объем, км^3		Площадь, км^2		Длина, км	Ширина наибольшая, км	Глубина, м		Расстояние от устья Волги, км	Годы заполнения и реконструкции
	полный	полезный	зеркала	мелководья до глубины 2 м			средняя	наибольшая		
Верхняя Волга										
Верхневолжское (НПУ = 206 м)	0.794	0.526	179	–	92	4.4	4.4	16.1	3425	1843 (1943–1947)
Иваньковское (НПУ = 124 м)	1.120	0.813	327	156	111	8.0	3.4	19.0	2970	1937
Угличское (НПУ = 113 м)	1.245	0.809	249	89	146	5.0	5.0	23.2	2834	1940
Рыбинское (НПУ = 109 м)	25.420	16.670	4550	950	250	56.0	5.6	30.4	2723	1941–1947
Средняя Волга										
Горьковское (НПУ = 84 м)	8.700	3.900	1591	368	430	15.0	5.5	21.0	2275	1955–1957
Чебоксарское (НПУ = 68 м)	13.850	5.700	2270	–	321	16.0	6.1	–	1954	1979–1981
Куйбышевское (НПУ = 53 м)	58.000	34.600	6450	1035	484	27.0	8.9	40.0	1470	1955–1957
Нижняя Волга										
Саратовское (НПУ = 28 м)	12.870	1.750	1830	329	348	20.0	7.3	32.0	1122	1967–1968
Волгоградское (НПУ = 15 м)	31.500	8.250	3120	565	546	17.0	10.1	41.1	576	1958–1960

Таблица 4.2

Среднемноголетние значения составляющих водного баланса волжских водохранилищ (по [1, 8])

Водохранилище	Приход (млн куб. м/%)			Расход (млн куб. м/%)		
	Приток	Осадки	Сумма	Сток	Испарение	Сумма
Иваньковское	10.07/98.1	0.19/1.9	10.26/100	10.09/98.3	0.17/1.7	10.26/100
Угличское	11.46/98.7	1.15/1.3	11.61/100	11.47/98.9	0.14/1.2	11.61/100
Рыбинское	33.1/93.6	2.26/6.4	35.36/100	33.3/94.2	2.06/5.8	35.36/100
Горьковское	49.53/98.1	0.95/1.9	50.48/100	49.57/98.2	0.91/1.8	50.48/100
Куйбышевское	238/98.8	3/1.2	241/100	237/98.4	4/1.6	241/100
Саратовское	246.3/99.7	0.7/0.3	247/100	239.2/98.8	2.9/1.2	242.1/100
Волгоградское	238/99.2	2/0.8	240/100	237/98.8	3/1.2	240/100

Первым звеном волжской ветви Волжско-Камского каскада является **Иваньковское водохранилище**, которое было заполнено в 1937 г. Водохранилище расположено в подзоне хвойно-широколиственных лесов лесной зоны. Его берега низкие и только в немногих местах умеренно возвышенные. Площадь водосбора 41000 км^2, из которых леса занимают 39%, болота 2.8%, озера 2.2% [1].

Зеркало водохранилища площадью 327 км^2 имеет расчлененную лопастную форму (ppt[3], рис. 4.2). Водохранилище разделяется на три основных плеса: Иваньковский (приплотинный), Шошинский – в пойме рек Шоши и Ламы и Волжский, протянувшийся от устья р. Сози до выклинивания подпора выше места впадения р. Тьмы.

Главная роль в питании Иваньковского водохранилища принадлежит Волге, сток которой составляет 57% общего притока речной воды. Наиболее многоводный левый приток – р. Тверца, впадает в водохранилище с севера в черте г. Тверь. Воды Тверцы составляют 25% общего притока. Тверца приносит не только воды, протекающие в пределах естественного водосбора Волги, но также сбрасываемые из Вышневолоцкого водохранилища.

К левым притокам Иваньковского водохранилища относятся также реки Орша и Созь, которые вытекают из обширного массива торфяных болот. Важнейшие правые притоки Шоша и Лама начинаются на склоне Клинско-Дмитровской гряды.

Из общего количества воды, аккумулированной в Иваньковском водохранилище, приблизительно 75% сбрасывается через Иваньковскую плотину в Угличское водохранилище, а около 25% поступает в канал им. Москвы и далее через р. Москву в Оку.

Ниже плотины Иваньковского гидроузла Волга поворачивает к северо-востоку. В этом участке Верхневолжская низменность с юго-востока окаймлена отрогами Клинско-Дмитровской гряды, Угличской и Борисоглебской возвышенностями. Здесь в 1940 г. было заполнено **Угличское водохранилище**. Форма этого типичного долинного водохранилища удлиненная со слабо развитой береговой линией (ppt[4], рис. 4.3). Длина водохранилища 146 км, площадь зеркала 249 км^2, полный объем 1.245 км^3, полезный – 0.809 км^3. Берега низкие или умеренно возвышенные.

Водохранилище расположено в лесной зоне, большая его часть лежит в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов, а северный участок простирается до границы подзоны южной тайги. Площадь водосбора 60020 км^2, из которых леса занимают 42%, болота 11%, озера 2% [1]. Боковая приточность невелика, в среднем составляет 3.360 км^3, сброс через Угличский гидроузел равен 11.47 км^3 в год.

Рыбинское водохранилище (ppt[5], рис. 4.4) является третьей ступенью Волжского каскада. Оно заполнялось с 1941 по 1947 г. после перекрытия плотинами Волги у Перебор и Шексны у Рыбинска. Водохранилище расположено в пределах подзоны южной тайги в обширной Молого-Шекснинской низине. Площадь водосбора 15500 км^2, из которых леса занимают 52%, болота 9.5%, озера 5.5% [1]. Площадь зеркала водохранилища 4550 км^2. Конфигурация зеркала сложная, с озеровидным Главным плесом шириной до 56 км, обособленными Моложским и

[3] См. 1.
[4] См. 1.
[5] См. 1.

Шекснинским плесами, несколькими воронкообразными расширенными устьями притоков, островами, проливами и удлиненным участком между Угличской плотиной и Главным озеровидным плесом.

Рыбинским водохранилищем затоплены не только русла рек, их поймы и надпойменные террасы, но также обширное междуречье Мологи и Шексны. Средняя глубина водохранилища по сравнению с площадью зеркала весьма незначительна – 5.6 м. Участки с глубинами до 2 м составляют 21% площади зеркала. Наибольшая глубина – 30.4 м (измерена в период затопления) находится на том месте, где р. Ухра впадала в Шексну. Участки с глубиной более 20 м составляют доли процента от общей площади водоема. В Рыбинское водохранилище впадает 64 реки, из которых, кроме Волги, крупнейшие – Молога, Шексна и Суда [1].

В водохранилище следует различать четыре плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский, Главный. В каждом из них имеются расширенные части, т. е. плесы в узком смысле этого слова, а также заливы, проливы и русловые участки впадающих рек, вплоть до границ выклинивания их подпора.

Участок Волги между Рыбинском и Городцом длиной 430 км занят **Горьковским водохранилищем** (ppt[6], рис. 4.5), которое было заполнено в 1955–1957 гг. и является четвертой ступенью каскада. Оба берега водохранилища расположены в лесной зоне в подзоне южной тайги. Зеркало имеет площадь 1591 км^2 и сложную конфигурацию. Его отдельные части сходны с водоемами разных типов. В верхнем участке между Рыбинском и Ярославлем водохранилищем затоплена только пойма и первая надпойменная терраса. В среднем участке в районе впадения р. Костромы затоплена обширная низина, называемая Костромским расширением. Здесь впадает р. Кострома с притоками Сотью, Обнорой и несколькими небольшими речками. В настоящее время при заполнении водохранилища до НПУ озера сливаются в общую акваторию Костромского расширения. Исток р. Костромы расположен в западной части возвышенности Северные Увалы. Длина реки 354 км, площадь водосбора 16000 км^2 [1].

Ниже Юрьевца начинается расширенная озеровидная часть водохранилища. Низовья больших рек – Унжи и Немды – подтоплены и превращены в заливы-эстуарии, глубоко вдающиеся в окружающую местность.

Из многочисленных рек, впадающих в Горьковское водохранилище с севера, кроме Костромы, впадают Немда и Унжа, с юга – Которосль. Суммарная боковая приточность водохранилища 580 м^3/с. Наиболее значительный приток – р. Унжа – имеет длину 426 км^2 при площади водосбора 27800 км^2 [1].

Пятой ступенью Волжской ветви Волжско-Камского каскада является **Чебоксарское водохранилище** (ppt[7], рис. 4.6). Левый (северный) берег находится в подзоне южной тайги, правый – в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов.

Водохранилище подразделяется на три части: верхнюю (от плотины Горьковского водохранилища до устья Оки), среднюю (между устьем рек Оки и Суры), нижнюю (от устья Суры до Чебоксарской плотины).

---

[6] См. 1.
[7] См. 1.

В верхнем участке водохранилища Волга пересекает Балахнинскую низменность. Оба берега здесь низкие. Вода по своему генезису и свойствам близка к воде Горьковского водохранилища.

Для среднего и нижнего участков характерна значительная асимметрия строения берегов. Правый берег, начиная от Нижнего Новгорода и ниже до Чебоксар, почти везде высокий и часто крутой, левый – низкий и отлогий. К правому берегу подходят северные отроги Приволжской возвышенности, к левому – Марийская низменность. Местность, прилегающая к правому берегу, сильно распахана. Для левобережья характерны лесные и луговые ландшафты [1].

Важнейшие из правых притоков водохранилища – Ока и Сура, из левых – Керженец и Ветлуга.

Шестой ступенью каскада является Куйбышевское водохранилище (ppt[8], рис. 4.7), заполнение которого происходило с 1955 по 1957 г. Протяженность отрезка Волги между Чебоксарами и Волжской плотиной имени Ленина 484 км. Площадь водосбора в створе плотины 1210000 км^2, площадь зеркала 6450 км^2, полный объем 58 км^3, полезный – 34.60 км^3.

Водохранилище расположено в пределах двух природных зон: выше Казани – в лесной зоне в подзоне хвойно-широколиственных лесов, южнее – в зоне лесостепи. На правом гористом берегу леса сохранились лучше. На левом берегу леса сильно вырублены, ландшафт естественной лесостепи под воздействием антропогенного фактора стал степным.

Конфигурация водного зеркала Куйбышевского водохранилища сложная. Расширенные участки шириной 15–20 км чередуются с узкими проливами, ширина которых не превышает 3–5 км. Берега водохранилища расчленены несколькими заливами различной конфигурации и размеров. Самый большой залив в верхней части водохранилища Свияжский, в нижней – Черемшанский с ответвляющимся от него Сусканским заливом. Черемшанский залив лопастной формы, вдается в восточный берег на 50 км по долине р. Большой Черемшан [1].

Согласно районированию водохранилища, предложенному Н.А. Дзюбаном [3], следует различать восемь плесов Куйбышевского водохранилища: Волжский, Камский, Волго-Камский, Тетюшинский, Ундорский, Ульяновский, Новодевиченский, Приплотинный.

В Куйбышевское водохранилище впадает приблизительно сто рек, среди которых особое место занимает Кама – первая по величине после Волги и наиболее многоводная река Волжского бассейна. До зарегулирования стока и произошедших в результате этого изменений гидрографической сети длина Камы достигала 2300 км, площадь бассейна – 522 тыс. км^2, а средний многолетний расход в нижнем течении – 4100 м^3/с [1].

Саратовское водохранилище (седьмая ступень Волжского каскада) расположено между Волжской плотиной им. Ленина на севере и Балаковской плотиной на юге. Протяженность этого участка 348 км, площадь зеркала 1830 км^2, полный объем 12.87 км^3, полезный – 1.75 км^3.

Весь правый берег Саратовского водохранилища расположен в зоне лесостепи, левый – степной. Границей зон на левом берегу принято считать р. Самару. В районе Жигулей Волга образует крутую излучину, называемую Самарской Лукой. Здесь Волга огибает Жигули и прорывается через Жигулевские ворота, где оба

[8] См. 1.

берега высокие и крутые. К левому берегу выше устья р. Сок подступают Сокские яры, ниже – Сокольи горы. Только у Сызрани река принимает основное направление к юго-западу.

К югу от Самарской Луки вдоль правого берега тянется Приволжская возвышенность, во многих местах достигающая высоты 300 м, с отдельными вершинами до 365 м. Возвышенность круто спускается к правому берегу. В противоположность этому левый берег, начиная от г. Куйбышева, низкий. В пределах Самарской Луки вдоль левого берега тянется узкая полоса пойменных лесов. Южнее левый берег степной. На левом берегу водохранилища затоплена не только пойма, но также ближайшие надпойменные террасы.

Саратовское водохранилище (ppt[9], рис. 4.8) предназначено для недельного регулирования стока и не накапливает значительных объемов воды на длительный период. Конфигурация его зеркала соответствует изгибам реки.

С правого берега в Саратовское водохранилище впадает только одна значительная река – Сызранка, длиной 168 км с площадью водосбора 5650 км^2. С левого берега еще в пределах излучины Самарской Луки выше Жигулевских ворот с северо-востока впадает р. Сок длиной 363 км с водосбором в 700 км^2. Ниже Жигулевских ворот впадает р. Самара длиной 594 км с водосбором 46500 км^2. По этой реке на левом берегу проходит граница лесостепной и степной зон. Реки, впадающие ниже Самарской Луки, – Чапаевка и Чагра, а также большое количество небольших степных речек несут заметное количество воды только во время весеннего половодья. В остальное время года в реках ничтожное количество воды или они совсем высыхают. В нижней части Саратовского водохранилища с востока впадает р. Малый Иргиз длиной 235 км с водосбором 3900 км^2. Эта река также многоводна только весной [1].

Восьмой, самой нижней ступенью Волжского каскада является Волгоградское водохранилище (ppt[10], рис. 4.9), расположенное между Балаковской плотиной Саратовского водохранилища и плотиной имени XXII съезда КПСС, находящейся в 10 км выше Волгограда. Длина водохранилища равна 546 км, площадь водного зеркала – 3120 км^2, полный объем – 31.5 км^3, полезный – 8.25 км^3.

Водохранилище вытянуто вдоль русла Волги. Его верхний участок по правому берегу простирается до южной оконечности Змеевых гор, где впадает р. Терешка. Длина ее 273 км, площадь водосбора 9680 км^2. Ширина водохранилища в этом участке только немного больше ширины, которую до зарегулирования Волга имела во время половодья. Ниже впадения Терешки водохранилище расширяется до 15–17 км. На протяжении побережья водохранилища существует только один большой залив, который по затопленной долине р. Еруслан глубоко к востоку вдается в Заволжские степи. Большая часть Волгоградского водохранилища расположена в степной зоне. Граница лесостепной и степной зон на правом берегу проходит севернее г. Саратова близ устья р. Терешки. На левом берегу к степной зоне относится верхняя и средняя части водохранилища на юг до р. Еруслан. Ниже впадения этой реки начинается зона полупустыни [1].

---

[9] См. 1.
[10] См. 1.

Левый берег Волгоградского водохранилища везде низкий, сложенный аллювиальными отложениями. В его южной части преобладают отложения Хвалынского моря.

К левым притокам водохранилища относятся реки Большой Иргиз и Еруслан. Первая из них впадает в верхнюю часть водохранилища недалеко от Балаковской плотины, вторая – в среднюю часть водохранилища с востока. Большой Иргиз начинается на склонах возвышенности Общий Сырт, его длина 675 км, водосбор 24 000 км^2. Длина Еруслана 278 км, водосбор 5570 км^2. Оба притока – типичные степные реки, относительно многоводные только во время таяния снегового покрова [1].

В таблицах 4.3–4.6, представленных ниже, приводятся значения определяемых показателей и ингредиентов в пробах воды, отобранных в верхних бьефах всех водохранилищ Волжского каскада в летние периоды 2009 и 2011 гг.

Одним из важнейших показателей качества вод является **водородный показатель (pH)**. Величина концентрации ионов водорода (pH) имеет большое значение для химических и биологических процессов, происходящих в природных водах. От величины pH зависит развитие и жизнедеятельность водных растений, устойчивость различных форм миграции элементов, агрессивное действие воды на металлы и бетон. Величина pH воды также влияет на процессы превращения различных форм биогенных элементов, изменяет токсичность загрязняющих веществ. В соответствии с требованиями к составу и свойствам воды водоемов у пунктов питьевого водопользования, воды водных объектов в зонах рекреации, а также воды водоемов рыбохозяйственного назначения, величина pH не должна выходить за пределы интервала значений 6.5–8.5 [4].

Как известно, величина pH в р. Волге имеет наиболее низкие значения в местах поступления кислых болотных вод. Значения pH воды изменяются в течение года и, как правило, наибольших значений достигают в период интенсивного цветения синезеленых водорослей.

Значения pH летом 2009 г., при движении судна вниз по течению Волги, изменялись в интервале от 7.4 в створах Угличского водохранилища до 8.8 в Куйбышевском водохранилище (створ выше г. Тольятти).

При движении судна вверх по течению Волги из порта Астрахань в порт Конаково наблюдаемая температура воды водохранилищ была выше, чем при движении судна вниз по течению, что обусловило более интенсивное цветение воды и соответственно более высокие значения pH. В Иваньковском водохранилище значения pH изменялись от 8.02 (Корчева) до 8.26 (Конаково), в Угличском – от 7.97 (Нерль) до 8.35 (Углич), в Рыбинском – от 7.87 (Переборы) до 8.06 (Углич). В Горьковском диапазон изменения значений pH составил: 8.03 (Плес) – 8.31 (Кострома); в Чебоксарском: 8.17 (Васильсурск) – 8.35 (Ленинская слобода); в Куйбышевском: 7.87 (Климовка) – 8.96 (Казань); в Саратовском: 8.04 (выше Самары) – 8.33 (Приволжье); в Волгоградском: 7.82 (Вольск) – 8.32 (ниже Саратова). Наибольшие значения pH летом 2009 г. были зафиксированы в Куйбышевском водохранилище в районе Казани.

Анализ результатов наблюдений за два года показал, что в воде ВБ водохранилищ Волжского каскада в период летней межени значения водородного показателя pH изменялись в небольшом диапазоне и имели межгодовую изменчивость (табл. 4.3). Так, летом 2009 г. значения pH в верхних бьефах водохранилищ изме-

Таблица 4.3

Физико-химические показатели воды ВБ водохранилищ Волжского каскада летом 2009 г. (над чертой) и летом 2011 г. (под чертой)

№ п/п	Водохранилище	pH	æ, mS/m	t, °C	O_2, мг/дм^3	% насыщения кислородом
1	Иваньковское	8.1/ 7.6	24.9/18.2	21.2/–	7.1/–	81/–
2	Угличское	8.2/7.6	21.8/20.4	22.1/–	7.6/–	88/–
3	Рыбинское	7.9/–	21.3/–	22.0/–	6.2/–	–
4	Горьковское	8.1/6.8	23.3/21.0	21.0/22.9	8.1/–	92/–
5	Чебоксарское	8.2/7.5	31.4/33.7	24.7/24.3	7.0/–	85/–
6	Куйбышевское	8.2/7.5	30.4/41.8	27.1/24.6	13.6/–	173/–
7	Саратовское	8.3/7.5	32.5/38.5	25.6/23.1	7.8/–	97/–
8	Волгоградское	8.0/7.6	31.7/41.3	30.8/25.5	9.7/–	133/–

нялись от 7.9 (Рыбинское) до 8.3 (Саратовское), а летом 2011 г. от 6.8 (Горьковское) до 7.6. (Иваньковское).

По значениям **электропроводимости** оценочно можно судить о минерализации воды водоемов и водотоков. Летом 2009 г. значения электропроводимости при движении судна вниз по течению Волги колебались в диапазоне от 18.3 mS/m (Рыбинское водохранилище, напротив мыса Рожновский) до 53.3 mS/m (устье р. Ока, Нижний Новгород).

При движении судна вверх по течению наименьшее значение электропроводимости было зафиксировано ниже Нижнего Новгорода (18.4 mS/m), а наибольшее значение (42 mS/m) у Астрахани. При движении судна вниз по течению значения электропроводимости были выше, чем при движении судна вверх по течению.

Резкий скачок значений наблюдался после станции ниже Нижнего Новгорода, что обусловлено влиянием более минерализованных вод р. Оки, которая впадает в р. Волгу в черте города.

Значения электропроводимости воды в воде верхних бьефов первых четырех волжских водохранилищ (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское) в летние периоды 2009 и 2011 гг. варьировали в диапазоне от 18.2 mS/m (Иваньковское, 2011 г.) до 24.9 mS/m (Иваньковское, 2009 г.) (табл. 4.3). В верхнем бьефе Чебоксарского водохранилища наблюдалось увеличение электропроводимости до 31.4 mS/m летом 2009 г. и до 33.7 mS/m летом 2011 г. В верхних бьефах Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ летом 2011 г. отмечались значения электропроводимости свыше 40 mS/m (табл. 4.3).

Прозрачность воды – это свойство воды пропускать вглубь световые лучи. Зависит от толщины слоя воды, проходимой лучами, от цветности и мутности воды, т.е. от содержания в ней различных окрашенных взвешенных минеральных и органических веществ. По наблюдениям в летнюю межень 2009 г. в Рыбинском, Горьковском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах прозрачность не превышала 2 м. На глубоководных участках Саратовского и Волгоградского водохранилищ величина прозрачности варьировала в интервале от 2.5 до 4.5 м (ppt[11], рис. 4.10).

[11] См. 1.

Кислородный режим

Кислород является весьма подвижным и химически активным компонентом природных вод, определяющим интенсивность окислительных и восстановительных биохимических процессов. Концентрация растворенного кислорода в поверхностных водах изменяется от нуля до 14 мг/дм^3 и подвержена значительным сезонным и суточным колебаниям, которые в основном зависят от соотношения интенсивности процессов его продуцирования и потребления. В случае высокой интенсивности фотосинтеза вода может быть значительно перенасыщена кислородом [4].

Летом 2009 г. при движении судна вниз по течению содержание растворенного кислорода в воде волжских водохранилищ изменялось: в Угличском водохранилище от 7.5 мг/дм^3 (г. Калязин) до 8.4 мг/дм^3 (верхний бьеф); в Рыбинском – от 7.3 мг/дм^3 (д. Переборы) до 11.4 мг/дм^3 (напротив мыса Рожновский); в Горьковском – от 8.1 мг/дм^3 (Тутаев, правый берег) до 9.5 мг/дм^3 (п. Городец, верхний бьеф); в Чебоксарском – от 7.6 мг/дм^3 (г. Балахна) до 9.7 мг/дм^3 (устье р. Ока, Нижний Новгород); в Куйбышевском – от 7.6 мг/дм^3 (ниже Казани) до 10.3 мг/дм^3 (д. Климовка); в Саратовском – от 7.2 мг/дм^3 (Тольятти, нижний бьеф) до 9.4 мг/дм^3 (п. Зольное); в Волгоградском – 8.0 мг/дм^3 (ниже Саратова, за ж/д мостом) до 10.3 мг/дм^3 (п. Горный Балыклей).

При движении судна от г. Астрахань до г. Конаково в 2009 г. в воде большинства водохранилищ, кроме Куйбышевского, содержание растворенного кислорода было близко к значениям, наблюдавшимся при движении вниз по течению. В Куйбышевском водохранилище в точке Тетюши концентрация растворенного кислорода составила 12.7 мг/дм^3, а в Тольятти – 13.6 мг/дм^3.

Перенасыщение воды кислородом в результате интенсивного фотосинтеза фитопланктона наблюдалось летом 2009 г. в основном на обратном пути в Волгоградском и Куйбышевском водохранилищах. Насыщение воды кислородом в Волгоградском водохранилище достигало 132.5% (верхний бьеф Волжской ГЭС), а в верхнем бьефе Жигулевской ГЭС (Куйбышевское водохранилище) – 173% (ppt[12], рис. 4.11).

Солевой состав

Преобладающая часть стока Волги формируется в зоне избыточного увлажнения (лесной), что обуславливает относительно низкое содержание солей в воде на всем протяжении реки [1]. Вода всех волжских водохранилищ среднеминерализована и относится к гидрокарбонатному классу вод кальциевой группы, к категории нейтрально-щелочных водоемов [5]. Наиболее низкие значения минерализации характерны для верхневолжских водохранилищ. Увеличение минерализации воды в замыкающем створе Чебоксарского водохранилища, по сравнению с расположенным выше Горьковским, объясняется влиянием более минерализованных Окских вод. За счет притока Камских вод в Куйбышевское водохранилище происходит дальнейшее увеличение минерализации воды Волги и увеличение концентраций главных ионов и особенно кальция, натрия, калия, сульфатов и хлоридов (табл. 4.4). В летний период 2009 г. минерализация воды в ВБ волжских водохранилищ изменялась в диапазоне от 129 мг/дм^3 (Рыбинское) до 278 мг/дм^3 (Волгоградское). В летний период 2011 г. минерализация воды в большинстве водохранилищ (кроме Чебоксарского и Куйбышевского) была ниже, чем летом 2009 г.

---

[12] См. 1.

Таблица 4.4

Концентрации главных ионов (мг/дм^3) и минерализация (мг/дм^3) воды ВБ водохранилищ Волжского каскада летом 2009 г. (над чертой) и 2011 г. (под чертой)

№ п/п	Водохрани-лище	Ca^{2+}	Mg^{2+}	$Na^{+}+K^{+}$	HCO_3^{-}	SO_4^{2-},	Cl^{-}	M
1	Иваньковское	36/26	9.1/6.1	1.9/2.0	116/97.6	7.0/8.5	4.0/2.8	174/ 143
2	Угличское	32/28	8.5/6.1	2.7/2.0	129.6/103.7	8.0/9.1	2.2/2.1	183/ 151
3	Рыбинское	31/–	7.9/–	1.5/–	76.2/–	10.0/–	2.2/–	129/ –
4	Горьковское	32/30	10.9/7.3	1.7/2.8	91.5/109.8	34/10.0	3.9/5.0	174/ 165
5	Чебоксарское	48/46	10.3/10.9	2.5/4.6	103.7/140.3	36.0/30.6	9.5/11.5	210/ 244
6	Куйбышевское	46/44	10.9/8.5	7.8/22.5	109.8/115.9	37.0/47.8	21.5/30.2	233/ 269
7	Саратовское	45/42	11.5/9.7	9.7/10	115.9/115.9	44/24.5	20.9/28.8	247/ 231
8	Волгоградское	50/44	10.9/13.4	12.8/3	134.2/128.1	46/24.5	24.1/25.9	278/ 239

и изменялась от 143 мг/дм^3 (Иваньковское) до 269 мг/дм^3 (Куйбышевское) (табл. 4.4).

Сульфаты и хлориды

Сульфатные ионы являются одним из главных анионов и присутствуют практически во всех природных водах, куда поступают главным образом за счет процессов химического выветривания и растворения серосодержащих минералов, в основном гипса. Значительные количества сульфатных ионов поступают в водные объекты в процессе отмирания организмов и окисления наземных и водных веществ растительного и животного происхождения и с подземным стоком. Сульфаты выносятся также со сточными водами промышленных предприятий, коммунального хозяйства и сельскохозяйственного производства [5].

Первичными источниками хлоридов в природных водах являются магматические породы. Значительные количества поступают из океана через атмосферу, в результате взаимодействия осадков с почвами. В последние десятилетия возрастающее значение приобретают также промышленные и хозяйственно-бытовые сточные воды, поэтому по содержанию хлоридов и сульфатов в воде водотоков можно судить об их техногенном загрязнении.

Анализ результатов экспедиционных исследований 2009 г. показал, что для верхневолжских водохранилищ и Горьковского водохранилища характерны невысокие концентрации сульфатов (до 16 мг/дм^3) и хлоридов (до 6 мг/дм^3) (ppt[13], рис. 4.12, 4.13). В водохранилищах Средней и Нижней Волги концентрации сульфатов изменяются в летний период в диапазоне от 20 до 48 мг/дм^3, а хлоридов от 9.5 до 24 мг/дм^3. Ниже Нижнего Новгорода происходит резкое увеличение концентрации хлоридов, что, очевидно, объясняется влиянием сброса сточных

[13] См. 1.

Таблица 4.5

Показатели содержания органического вещества в воде ВБ водохранилищ Волжского каскада летом 2009 г. (над чертой) и летом 2011 г. (под чертой)

№ п/п	Водохранилище	$БПК_5$, мг O_2/дм^3	Цветность, град.	ПО, мг O_2/дм^3
1	Иваньковское	1.9/2.2	80/73	12.2/20.3
2	Угличское	1.5/2.6	120/85	14.7/17.7
3	Рыбинское	1.5/–	80/–	13.9/–
4	Горьковское	0.9/–	60/30	11.6/11.6
5	Чебоксарское	6.8/–	50/28	9.9/11.6
6	Куйбышевское	7.4/–	45/28	7.1/8.8
7	Саратовское	1.0/–	25/28	7.2/10.3
8	Волгоградское	6.5/–	25/27	6/9.1

вод города, следующий скачок в росте концентрации хлоридов отмечается в устье Камы, еще более высокие концентрации отмечались в Куйбышевском водохранилище в черте г. Ульяновск (22.8 мг/дм^3).

Натрий

В распределении концентраций иона натрия вдоль течения Волги наблюдается та же тенденция, что и для хлоридного аниона: от Конакова до Нижнего Новгорода – не выше 1 мг/дм^3, а потом идет увеличение до 4.8 мг/дм^3 в районе Ульяновска и до 6.0–6.9 мг/дм^3 в Саратовском и Волгоградском водохранилищах (ppt[14], рис. 4.14).

Органическое вещество

Оценка содержания органического вещества в воде волжских водохранилищ производилась по таким показателям как: $БПК_5$, цветность, перманганатная окисляемость (табл. 4.5).

Биохимическое потребление кислорода ($БПК_5$)

Определение $БПК_5$ в поверхностных водах используется с целью оценки содержания биохимически окисляемых органических веществ, условий обитания гидробионтов и в качестве интегрального показателя загрязненности воды. Величины $БПК_5$ используются также при контролировании эффективности работы очистных сооружений. В поверхностных водах величины $БПК_5$ изменяются обычно в пределах 0.5–4 мг O_2/дм^3 и подвержены сезонным и суточным колебаниям [4].

Значение ПДК для $БПК_5$ рыбохозяйственных водоемов составляет 2.0 мг O_2/дм^3.

Летом 2009 г. на этапе экспедиции от Конакова до Астрахани, превышение ПДК по $БПК_5$ наблюдалось в Угличском, Рыбинском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах. Наибольшее значение в 7.4 мг O_2/дм^3 было зафиксировано в Куйбышевском водохранилище выше Казани, что может быть свидетельством локального загрязнения.

При движении судна от порта Астрахань до порта Конаково превышение ПДК по $БПК_5$ было зафиксировано во всех водохранилищах, кроме Рыбинского и Горьковского. Высокие значения $БПК_5$ были отмечены в верхних бьефах Чебоксарского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ (табл. 4.5), где также

[14] См. 1.

были зафиксировано перенасыщение воды кислородом в результате интенсивного фотосинтеза фитопланктона.

На **цветность** природных вод влияют вещества, поступающие в результате процессов химического выветривания горных пород, с подземным стоком, при вымывании из почв и торфяников.

Вниз по течению р. Волги наблюдается значительное снижение цветности воды, что объясняется, прежде всего, географической зональностью. Наиболее высокие значения цветности наблюдаются в верхневолжских водохранилищах, что связано со значительной заболоченностью их водосборных бассейнов и поступлением высоко окрашенных болотных вод с притоками в Иваньковское, Угличское, Рыбинское водохранилища (табл. 4.5). Максимальное значение цветности в 120 градусов Pt-Co шкалы было зафиксировано в Угличском водохранилище летом 2009 г. Ниже Нижнего Новгорода наблюдалось снижение значений цветности до 50 градусов Pt-Co шкалы. В Саратовском и Волгоградском водохранилищах значения цветности снижались до 25–35 градусов Pt-Co шкалы.

Перманганатная окисляемость (ПО) является косвенной характеристикой содержания в воде органических и минеральных веществ. Величины ПО в большой степени зависят от цветности воды, наибольшие значения ПО в летний период наблюдаются в водохранилищах Верхней и Средней Волги, а наименьшие значения в водохранилищах Нижней Волги. Максимальные значения в 17.7 и 20.3 мг O_2/дм^3 были зафиксированы в Угличском и Иваньковском водохранилищах летом 2011 г. В ВБ Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ летом 2009 г. значения ПО не превышали 6–7.1 мг O_2/дм^3 (табл. 4.5).

Биогенные элементы

Фосфор является одним из главных биогенных элементов, определяющих продуктивность водного объекта. Концентрация общего растворенного фосфора (минерального и органического) в незагрязненных природных водах изменяется от 0.005 до 0.2 мг/дм^3 и зависит от многих факторов: процессов выветривания почв и пород, скорости распада органических веществ, гидробиологических процессов и др.

Важным фактором повышения содержания фосфора в природных водах является хозяйственная деятельность человека, нередко приводящим к значительному эвтрофированию водных объектов. Загрязнению природных вод фосфором способствует широкое применение фосфорных удобрений, полифосфатов как моющих средств, флотореагентов и умягчителей воды. Органические и минеральные соединения фосфора образуются при биологической переработке остатков животных и растительных организмов, а также в процессах биологической очистки хозяйственно-бытовых и промышленных сточных вод [4].

Во всех отобранных пробах определились минеральный растворенный и общий растворенный фосфор, результаты химического анализа помещены в табл. 4.6.

Наибольшие концентрации общего и минерального фосфора были зафиксированы в ВБ Чебоксарского водохранилища. Из верхневолжских водохранилищ наибольшие концентрации отмечены в Иваньковском водохранилище. Исследования показали, что на станциях в черте больших городов и ниже крупных городов концентрации фосфора увеличиваются по сравнению со станциями выше городов, что является следствием влияния хозяйственно-бытовых стоков.

Таблица 4.6

Содержание биогенных элементов в воде ВБ волжских водохранилищ летом 2009 г. (над чертой) и летом 2011 г. (под чертой)

№ п/п	Водохранилище	$(P_{мин})_{раств.}$ мкг/ дм^3	$(P_{общ.})_{раств.}$, мкг/дм^3	NH_4^+, мг N/дм^3	NO_2^-, мг N/дм^3	NO_3^-, мг N/дм^3
1	Иваньковское	44/38	49/76	0.21/0.39	0.018/0.014	0.47/0.21
2	Угличское	36/14	41/57	0.33/0.28	0.020/0.001	0.40/0.08
3	Рыбинское	18/–	41/–	0.25/–	0.013/–	0.32/–
4	Горьковское	35/35	56/59	0.26/0.50	0.018/0.005	0.42/0.34
5	Чебоксарское	75/89	101/117	0.19/0.14	0.013/0.022	0.59/0.18
6	Куйбышевское	43/11	65/26	0.91/0.14	0.013/0.051	0.10/0.23
7	Саратовское	24/65	44/102	0.04/0.15	0.015/0.018	0.45/0.34
8	Волгоградское	50/25	65/39	0.12/0.33	0.061/0.064	0.73/0.34

Неорганические соединения азота (аммоний, нитриты и нитраты) образуются в воде в результате биохимического разложения и окисления органических остатков, как природного происхождения, так и попадающих в реки и водоемы со сточными водами.

Концентрации аммонийного азота летом 2009 и 2011 г. во всех волжских водохранилищах в основном не превышали 0.5 мг N/дм^3, и лишь в верхнем бьефе Куйбышевского водохранилища достигали 0.91 мг N/дм^3 (лето 2009 г.). Высокие концентрации свыше 1 мг N/дм^3 отмечались ниже крупных городов (Кострома, Казань, Ульяновск, Тольятти, Саратов, Астрахань). У гг. Тетюши и Ульяновск содержание аммонийного азота достигало 1.5 мг N/дм^3, у г. Тольятти – 1.20 мг N/дм^3, что можно объяснить влиянием хозяйственно-бытовых и промышленных стоков.

Все наблюдаемые концентрации нитритного азота в основном не превышали 0.064 мг/дм^3. Повышенные, по сравнению с другими водохранилищами, концентрации нитритов в верхнем бьефе Волгоградского водохранилища связаны, главным образом, с процессами разложения органических веществ и нитрификацией.

Концентрации нитратного азота в летние периоды 2009 г. и 2011 гг. в воде волжских водохранилищ изменялись в широком диапазоне: от 0.3 до 3.8 мг N/дм^3. В пунктах наблюдений, где были зафиксированы наименьшие концентрации нитратного азота (Конаково, Кимры, Тетюши, Ульяновск, Тольятти, Саратов) отмечалось бурное «цветение» фитопланктона. В верхних бьефах водохранилищ диапазон изменения нитратного азота был менее значительным – от 0.08 мг N/дм^3 (Угличское, 2011 г.) до 0.73 мг N/дм^3 (Волгоградское, 2009 г.) (табл. 4.6).

Железо общее

Повышенное содержание железа наблюдается в болотных водах, в которых оно находится в виде комплексов с солями гуминовых кислот – гуматами. Для региона Верхней Волги характерна высокая степень заболоченности водосборов, вследствие чего болотные воды играют значительную роль в питании водоемов и водотоков и определяют повышенные концентрации железа в воде водных объектов.

Летом 2009 г. концентрации железа общего практически во всех створах наблюдений не превышали 0.1 мг/дм^3, но в водохранилищах Верхней Волги были

более высокие концентрации по сравнению с остальными водохранилищами. Наибольшая концентрация в 0.26 мг/дм^3 отмечалась на станции у Костромы (Горьковское водохранилище).

Сравнительный анализ некоторых показателей гидрохимического режима волжских водохранилищ, зафиксированных летом 2009 г., со средними летними значениями за период с 1969 по 1974 гг.[1] (ppt[15], рис. 4.15–4.20) выявил следующее.

Средние многолетние суммы главных ионов в замыкающих створах были выше, по сравнению с летом 2009 г., в Иваньковском, Рыбинском, Куйбышевском и Саратовском водохранилищах и в р. Волге у Чебоксар. В остальных водохранилищах сумма главных ионов была ниже, чем летом 2009 г. Так, в период экспедиционных исследований в 2009 г. в Иваньковском водохранилище сумма главных ионов составила 174 мг/дм^3, а в период с 1969 по 1974 гг. она колебалась в интервале от 188 до 246 мг/дм^3. В Угличском водохранилище летом 2009 г. сумма главных ионов составила 183 мг/дм^3, что близко к среднему значению в 177.2 мг/дм^3 за период с 1969 по 1974 гг.

Создание Чебоксарского водохранилища привело к уменьшению минерализации воды за счет увеличения расхода воды. Так, в реке Волге на участке будущего Чебоксарского водохранилища сумма главных ионов за период с 1969 по 1973 гг. колебалась в летний период от 117.5 до 277 мг/дм^3. Летом 2009 г. она составила 210 мг/дм^3 и была значительно ниже средней многолетней величины (238.4 мг/дм^3).

Концентрации хлоридов и сульфатов практически во всех замыкающих створах водохранилищ летом 2009 г. были меньше значений средних за период с 1969 по 1974 гг. [1]. Очевидно, это связано с уменьшением количества сульфатов и хлоридов, поступающих со сточными водами городов Волжского бассейна.

Заключение

Исследование гидрохимического режима водохранилищ Волжского каскада летом 2009 и 2011 гг. показало, что вниз по течению Волги происходит увеличение минерализации воды, жесткости, прозрачности, концентраций ионов кальция, магния, сульфатов, хлоридов, натрия и уменьшение цветности и перманганатной окисляемости. При этом резкие скачки в изменении большинства показателей были зафиксированы после впадения рек Ока и Кама.

Кислородный режим в летние периоды 2009 и 2011 гг. в поверхностных горизонтах ВБ всех водохранилищ Волжского каскада, как правило, был благоприятным. Содержание растворенного кислорода в поверхностном горизонте в верхних бьефах большинства водохранилищ летом 2009 г. было в пределах нормы. И лишь в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах наблюдалось значительное перенасыщение воды кислородом, что явилось следствием бурного развития фитопланктона.

Высокие значения БПК$_5$ были отмечены в воде ВБ Чебоксарского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ, что вызвано в основном интенсивным

[15] См. 1.

развитием фитопланктона. Значения $БПК_5$ у городов Тетюши и Ульяновск достигали 7.8–7.9 мг $O_2/дм^3$ (3.9 ПДК), а у г. Тольятти – 7.5 мг $O_2/дм^3$ (3.75 ПДК).

Ухудшение качества воды р. Волги по ряду показателей (аммонийный азот, $БПК_5$) наблюдалось ниже крупных городов, что обусловлено поступлением хозяйственно-бытовых стоков в водохранилища.

Сравнительный анализ некоторых показателей гидрохимического режима волжских водохранилищ летом 2009 г. со средними летними значениями за период с 1969 по 1974 гг. [1] показал, что однозначной тенденции в изменении значений суммы главных ионов за многолетней период для всех водохранилищ волжского каскада не наблюдалось. В одних водохранилищах (Горьковское, Волгоградское) за многолетний период произошло увеличение суммы главных ионов в летний период, а в других (Иваньковское, Рыбинское, Саратовское) – уменьшение, или значения были близки к средним многолетним (Угличское водохранилище).

Что касается концентраций отдельных компонентов, то за многолетний период произошло увеличение концентраций магния в воде большинства водохранилищ по сравнению со средними многолетними значениями.

Концентрация хлоридов и сульфатов, практически во всех замыкающих створах водохранилищ летом 2009 г., были меньше значений средних за период с 1969 по 1974 гг. [1]. Можно полагать, что это связано с некоторым уменьшением количества сульфатов и хлоридов, поступающих со сточными водами городов Волжского бассейна, хотя о значительном улучшении качества воды волжских водохранилищ пока говорить рано.

Список литературы

1. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с.
2. Демин А.П. Оценка эффективности водопользования в бассейне р. Волги // 11-й Межд. науч.-пром. форум «Великие реки». Секция 1. Рациональное использование водных ресурсов в бассейнах великих рек: тезисы выступлений. С. 5–10.
3. Дзюбан Н.А. О районировании Куйбышевского водохранилища // Бюллетень Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960. № 8–9. С. 53–56.
4. Зенин А.А., Белоусова Н.В. Гидрохимический словарь. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. 240 с.
5. Корнева Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов // Автореферат дисс. … д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 2009. 48 с.
6. Минеева Н.М. Водохранилища как среда обитания гидробионтов // Труды Межд. научно-практ. конф. «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь, 2007. С. 254–259.
7. Фортунатов М.А. О некоторых проблемах изучения Волги и водоемов Волжского бассейна // Материалы 1-й конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Волга-1. Куйбышев, 1971. С. 11–18.
8. Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯТГУ, 2001. 427 с.

Глава V

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ГРУНТОВОГО КОМПЛЕКСА ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ

Введение

В мире насчитывается более 45 тыс. водохранилищ объемом свыше 3 млн м^3 [29] (ppt[1], слайд 2). В России эксплуатируются 2.2 тыс. водохранилищ и прудов, объем каждого из них > 1млн м^3 [26]. Выполняя свои основные функции – накопления пресной воды и регулирования водного стока, они задерживают транспортировку терригенного материала во внутренние и окраинные моря континентов, внося существенный дисбаланс в глобальный круговорот вещества и энергии. Поэтому исследование седиментогенеза в водохранилищах может рассматриваться как самостоятельный раздел изучения осадочного вещества в верхнем слое литосферы Земли [17].

Водохранилища стали неотъемлемой частью ландшафтов. Главной особенностью искусственных водоемов является большая пространственная неоднородность, внутригодовая и многолетняя изменчивость гидрологических, морфометрических и гидрохимических характеристик состояния экосистем. Регулирование уровня воды обусловливает особый, присущий только водохранилищам гидроэкологический режим, который определяет специфику формирования, распределения, накопления и качественного состава седиментов.

Донные отложения – это многокомпонентные природные объекты, отражающие в своей структуре и свойствах все разнообразие внутриводоемных, бассейновых и планетарных гидрофизических и биогеохимических процессов, непосредственно влияющих на функционирование пресноводных экосистем через взаимодействие между водой, седиментами и биотой (ppt[2], слайд 3, 4).

Исследование донных отложений в водохранилищах имеет большое научное и практическое значение при решении общелимнологических, гидробиологических, экологических и социальных проблем, а также при проектировании водохранилищ, эксплуатации, реконструкции и восстановлении. Изучение донных отложений с геоэкологических позиций является наиболее комплексным, так как позволяет использовать достижения различных отраслей знаний (ppt[3], слайд 5).

Сложные взаимодействия в водных экосистемах, вызванные проявлением абиотических и биотических факторов, характеризующихся как однонаправленными трендами, так и стохастическими флуктуациями, невозможно представить без качественных и количественных показателей. Цепочка связей через круговорот вещества и энергии: водные балансы – седиментационные – биотические,

---

[1] См. диск с презентацией, подготовленной автором для учебного процесса каф. экологии ННГУ.

[2] См. 1.

[3] См. 1.

Таблица 5.1

Основные показатели водохранилищ Волги
(год – начало заполнения; *V* – объем, км^3; *S* – площадь зеркала, км^2; *F* – площадь мелководий, км^2; *L* – длина, км; A_{max} – максимальная ширина, км; H_{max} – максимальная глубина, м; $К_в$ – коэффициент водообмена, год$^{-1}$) [1, 18, 26]

Водохранилище	Год	*V*	*S*	*F*	*L*	A_{max}	H_{max}	$К_в$
Иваньковское	1937	1.1	327	191	120	8	19	7.9
Угличское	1940	1.2	249	108	143	5	23	9.0
Рыбинское	1941	25.5	4550	2553	250	56	30	1.9
Горьковское	1955	8.7	1580	775	430	15	22	6.1
Чебоксарское	1981	5.2	1200	637	340	9	23	19.8
Куйбышевское	1955	52.5	5900	1924	484	40	41	5.2
Саратовское	1967	13.4	1833	668	336	20	33	18.2
Волгоградское	1958	31.6	3126	701	546	17	41	8.2

подкрепленные гидрофизическими и биогеохимическими оценками, становятся инструментом в познании геоэкологических процессов в гидросфере [2].

Физико-географические характеристики водохранилищ Волги рассматриваются с позиций многофакторных особенностей и степени их воздействия на происхождение, формирование, распределение, структуру и качественный состав донных отложений. Бассейн Волги и ее притоков расположен в средней части Русской равнины, и только узкая полоса простирается в Уральской горной стране. Площадь водосбора 1360 тыс. км^2, что составляет 62% поверхности европейской территории России. Протяженность бассейна с севера на юг – 1910 км, а с запада на восток – 1805 км. Вдоль Волги тянется гигантская складка, изгибаясь, она образует волжскую флексуру, называемую «швом» Русской платформы. От Казани до Волгограда она переходит в Приволжский прогиб, где теряется в обширной Прикаспийской низменности [5] (ppt[4], слайд 6).

Волжский каскад вытянут в меридиональном направлении более чем на 2.5 тыс. км и пересекает несколько природно-климатических зон, что определяет особенности гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов водохранилищ и географическую зональность осадкообразования. На европейской территории России создано 1807 водохранилищ, объемом более 1 млн м^3 и суммарной площадью акваторий свыше 45 тыс. км^2 [26]. Строительство плотин на Волге началось с создания Верхневолжского водохранилища в 1843 г. Но лишь спустя 100 лет с 1937 по 1981 гг. было построено 8 гидроузлов, которые превратили Волгу в каскад водохранилищ комплексного назначения. Гидроморфометрические характеристики водохранилищ Волги представлены в табл. 5.1 (ppt[5], слайд 7).

По морфологической классификации водохранилища относятся: к простым долинным руслового типа – Угличское, Саратовское, Волгоградское; сложным долинным – Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское; и сложным котловинно-долинным – Иваньковское и Рыбинское. Особенностью равнинных водохранилищ является их малая глубина (средняя глубина от 3.4 м в Иваньковском до 10.1 м в

[4] См. 1.
[5] См. 1.

Волгоградском) и большая площадь мелководий – от 22% в Волгоградском до 58% в Иваньковском.

Специфика рельефа характеризуется резко выраженной асимметрией речных долин. Правый берег Волги, на значительном протяжении крутой и высокий, сложен глинисто-мергелистыми, известковисто-гипсовыми породами, левый, сравнительно низкий и пологий, – аллювиальными песками и супесью.

Дно будущих водохранилищ было представлено широким спектром почвогрунтов с четко выраженным типом широтной зональности – от торфяно-подзолисто-болотных на севере (Верхняя Волга), серых лесных, оподзоленных и выщелочных черноземов (Средняя Волга) и до темно-светло-каштановых, солонцеватых почв на юге (Нижняя Волга), а также корой выветривания.

Более подробная характеристика водохранилищ и особенности их абиотических условий, включая уровенный и термический режимы, ветроволновые явления, течения и водные балансы, приведены в статьях и монографиях [3, 4, 5].

Создание водохранилищ привело к изменению климата, ледово-термического режима и условий жизни населения в их бассейнах. Микро- и макроклиматические изменения в совокупности с глобальным потеплением заметнее всего на побережьях озеровидных расширений и глубоководных приплотинных плесах [26]. Это приводит к сокращению времени ледостава и увеличению периода открытой воды и соответственно увеличению продолжительности гидродинамических процессов, влияющих на дно и берега, вызываемых ветровыми и стоковыми течениями. Образование водохранилищ сопровождается резким увеличением численности населения и концентрацией промышленного потенциала на их берегах. Так, население камских и волжских городов с 2 млн в 1926 г. выросло до 14.5 млн человек в 1992 г., что привело к увеличению антропогенной нагрузки на водные экосистемы.

Гидроморфометрические характеристики водохранилищ в сочетании со спецификой геолого-литологического строения берегов и дна, роста техногенных нагрузок, режима эксплуатации накладывают отпечаток на эволюцию преобразования ложа.

Одним из первых в России фундаментальным трудом считается книга Г.И. Шамова «Заиление водохранилищ» [24], в которой приводятся сведения о формировании и распределении донных отложений, методах расчета накопившихся наносов и продолжительности их занесения. Процесс осадкообразования, механизм и закономерности, связь с физико-географическими условиями среды рассмотрены в классической работе Н.М. Страхова и др. [21]. Впоследствии это получило дальнейшее развитие в исследованиях на водохранилищах Восточной Европы, отраженных в монографических трудах по верхневолжским [4], камским [19], донским [14] и днепровским [20] искусственным водоемам. Первоначальные исследования водохранилищ Волжского каскада были связаны с проблемами формирования ложа и переработки берегов. Затем появились работы, посвященные формированию, распределению и накоплению донных отложений и аккумуляции в них органического вещества и биогенных элементов. Следующим этапом исследования водохранилищ стал геоэкологический, обеспечивающий комплексный подход в изучении функционирования пресноводных экосистем [6, 7, 8, 10, 11].

Таблица 5.2

Материалы грунтовых съемок

Водохранилище	Годы	Число станций	Количество проб
Иваньковское	1957	267	30
	1968–1969	182	50
	1975–1976	191	145
	1990–1992	333	226
	2012	57	210
Угличское	1958	161	30
	1967–1968	198	50
	1977	177	122
	1991–1992	349	148
	2012	200	380
Рыбинское	1955–1957	1082	70
	1960–1962	650	120
	1965	721	150
	1978	950	464
	1992–1994	1454	500
	2002	87	31
Горьковское	1955	16	16
	1962	50	50
	1980	205	90
	1992	234	78
	1999	348	90
	2009–2010	450	270
Чебоксарское	1981	50	50
	1991	200	100
	2000–2001	350	150
	2010	300	230
Куйбышевское	1957–1963	150	50
	1983	810	520
	1991–1993	250	250
	2001–2002	1140	800
Саратовское	1968	60	30
	1985–1990	448	300
	2006	593	120
Волгоградское	1960	80	50
	1985	245	150
	1990	585	200

За время существования водохранилищ Волги на них проведено от 3 до 6 плановых (через 10–15–20 лет) и специальных грунтовых съемок (табл. 5.2, ppt[6], слайд 8), во время которых в полевых условиях определяли типы, мощность и распределение осадков, а в камеральных – гидрофизические и химические показатели по единым методикам, апробированным на водоемах бассейна Верхней Волги [4].

Съемки выполнены с помощью грунтовых трубок ГОИН (Государственный океанографический институт) с вкладышами, позволяющими отбирать керны с

[6] См. 1.

ненарушенной структурой, а также другие приборы и лабораторное оборудование (ppt[7], слайды 9, 10, 11). Для определения интенсивности седиментации каждое водохранилище делилось на плесы (районы), участки (от 1 на Саратовском, до 20 на Рыбинском), и интервалы глубин, в пределах которых однородны морфометрия, гидрологический режим и, следовательно, условия накопления наносов (ppt[8], слайд 12).

Наличие в осадках маркирующего слоя в виде полуразложившейся дерновины, размытой почвы, руслового песка позволило оценить мощность отложившейся толщи. Объем отложений рассчитан как произведение средней толщины слоя отдельных осадков на площадь ими занимаемую. Вес наносов вычисляли по объемной массе различных типов отложений в пересчете на воздушно-сухой остаток. Накопление биогенных элементов и загрязняющих веществ рассчитывалось как произведение общего запаса отдельных типов донных отложений на их концентрации.

Прогнозы основывались на методе экстраполяции пространственно-временного распределения основных типов грунтов и интенсивности их накопления с корректировкой хода процесса осадкообразования на других равнинных водохранилищах с большими сроками эксплуатации и темпах переработки берегов.

Происхождение и формирование грунтового комплекса. Формирование донных отложений водохранилищ начинается с момента их заполнения и продолжается длительное время. Изначальный грунтообразующий комплекс затопленного ложа был представлен обнаженными кристаллическими и осадочными породами, перекрытыми чехлом аллювиальных осадков, и разнообразными почвами и торфяниками. Все это, созданное природой на поверхности Земли, ушло под воду и послужило исходным материалом для формирования грунтов водохранилищ. За короткое время (от нескольких месяцев до нескольких лет) резко изменились условия их существования − от аэральных до аэрально-аквальных (период наполнения до НПУ − нормального подпорного уровня или в результате регулирования уровня воды) и аквальных (ppt[9], слайд 13).

Оказавшись в аквальной среде, почвы разбухают под действием процессов пептизации, а под воздействием гидродинамических сил размываются и переоткладываются (аккумулируются) в местах, где эти явления слабо проявляются (заливы, заостровные пространства, затопленные русла рек, старицы и озера). Там, где находятся подводные месторождения торфа (Иваньковское и Рыбинское водохранилища), происходит его всплытие и образование торфяных сплавин. По мере развития высшей водной растительности происходит образование отложений из отмерших макрофитов. Их избыток приводит к созданию макрофитных сплавин, которые, срастаясь с дном, образуют массивы суши (биогенные берега), сокращая площадь акватории [27].

Подъем уровня грунтовых вод и переменный подпор создают условия для формирования гидроморфных почв − заболачивающихся и болотно-луговых.

В сугубо аквальных условиях формируются разнообразные донные осадки, отличающиеся особенностями гидродинамического воздействия на ложе, размерами водоема и свойствами материала, поступающего из ближайших и трансграничных (аллохтонных и автохтонных) источников. В первую очередь происходит

[7] См. 1.
[8] См. 1.
[9] См. 1.

Таблица 5.3

Классификация грунтов и донных осадков водохранилищ Волги

Грунты			Основные физико-химические характеристики		
Группа	Подгруппа	Тип	Сумма фракций, %		Орг. в-во, %
			>0.1 мм	<0.01 мм	
Реликтовые (остаточны)	Минеральные	Скалы	–	–	<1
		Валуны	–	–	<1
		Галька	–	–	<1
		Гравий	–	–	<1
		Пески	>90	<10	<1
		Глины	<10	>90	<1
	Органические	Торф	–	–	>70
Трансформированные	Минеральные	Обнаженные (размытые) почвы и породы	>30	<30	<3
		Разбухшие почвы и породы	<30	>30	>10
		Заболачивающиеся почвы	<30	>30	<30
	Органические	Болотные почвы	<30	>30	>30
Вторичные	Минеральные	Пески	100	–	<1
		Илистые пески	>70	<30	1–5
		Песчанистые илы	<70	>30	5–10
		Глинистые илы	<30	>70	10–30
		Отложения из раковин	–	–	<1
	Органические	Торфогенный ил	<30	>30	30–40
		Торфянистый ил	–	>30	40–70
		Отложения из макрофитов	–	–	>30

упорядоточение гранулометрического состава в зависимости от скорости стоковых и ветровых течений и воздействия волнового размыва на дно, от крупнозернистых – валуны, галька, гравий, песок, к тонкодисперсным (алеврито-пелитовые фракции) – песчанистым и глинистым илам различного цвета.

Основные процессы им сопутствующие – размыв, седиментация, трансседиментация (переотложение) и первые стадии диагенеза (окислительно-восстановительные реакции).

В основе классификации грунтов водохранилищ лежит генетический принцип, разработанный В.П. Курдиным [15, 16] и принятый многими исследователями с небольшими изменениями и дополнениями [8, 20] (табл. 5.3; ppt[10], слайд 14).

Грунты водохранилищ подразделяются на три группы:

- «*Первичные», реликтовые (остаточные)* − сохранившие после затопления свои свойства и качество − скальные, каменистые, галечно-гравийные, песчаные (коэффициент сортировки более 2), глины и торф.
- *Трансформированные* − сохранившиеся после затопления почвы и подстилающие породы – разбухшие (заболоченные), обнаженные (размытые вплоть до иллювиального горизонта) и болотно-луговые в пределах границ НПУ.

[10] См. 1.

Таблица 5.4

Трансформация балансовых характеристик взвешенных наносов, %

Водохранилище	Период, гг.	ПРИХОД			РАСХОД	
		Абразионная деятельность	Сток речных наносов	Продукция гидробионтов	Сброс через гидросооружения	Осадконакопление
Иваньковское	1937–68[2]	66	29	5	29	71
	1937–76	68	26	6	27	73
	1937–90	63	30	7	30	70
Угличское	1940–68[2]	58	39	3	44	56
	1940–77	57	41	2	43	57
	1940–91	57	40	3	38	62
Рыбинское	1941–65[2]	80	18	2	5	95
	1941–78	84	14	2	4	96
	1941–94	87	10	3	4	96
Горьковское	1955–80[3]	78	20	2	7	93
	1955–99	65	32	3	16	84
Чебоксарское	1981–91	45	51	4	54	46
	1991–01	61	36	3	37	63
Куйбышевское	1957–61[1]	68	31	1	2	98
	1961–02	85	14	1	5	95
Саратовское	1967–85	57	42	1	40	60
	1967–06	67	32	1	31	69
Волгоградское	1958–85	51	48	1	23	77
	1959–00[4]	73	26	1	20	80

Примечание. [1] – [25]; [2] – [4], 1975; [3] – [28]; [4] – [23].

- *Вторичные* − образовавшиеся в водохранилище – собственно донные осадки – гетеродисперсные минерально-органические крупнозернистые наносы и тонкодисперсные отложения.

Каждая из групп делится на две подгруппы − минеральные и органические. Первые содержат менее 30% органического вещества (по потере в весе при прокаливании), вторые – более 30%. Разделение подгрупп на отдельные типы производится по гранулометрическому составу в зависимости от принадлежности (процентного соотношения) к фракциям песка, алеврита и пелита и содержания органического вещества. Основным критерием выделения типа грунта служит 30%-ная доля в преобладании той или иной фракции и содержание органического вещества.

Главными источниками поступления осадкообразующего материала являются продукты абразии берегов, размыва ложа и сплавин (51–87%), речные взвеси и наносы (10–48%), сточные воды, атмосферные осадки и продукция гидробионтов (1–7%). Их доля (табл. 5.4; ppt[11], слайд 15) определена в результате расчета приходных балансовых составляющих за многолетний период (от начала заполнения водохранилища до последней грунтовой съемки или между съемками).

[11] См. 1.

Роль главных источников – разрушение берегов и ложа, сток речных наносов и взвесей и продукция гидробионтов в формировании донных осадков достаточно хорошо описана в отечественной литературе [4, 14, 19, 20, 21]. Ввиду отсутствия систематических наблюдений количественные их оценки в различных водохранилищах мира весьма неоднозначны. Такие недостатки имеются и на водохранилищах Волги. Исследования отдельных авторов включают некоторые допущения, поэтому балансовые расчеты ориентировочные. Несмотря на это использование единых методик и многолетних рядов наблюдений привело к уменьшению ошибок расчетов отдельных статей балансов, которые верно отражают ход природных процессов в рассматриваемых водоемах.

Формирование ложа и берегов водохранилищ волжского каскада определяется их гидрологическим режимом, в том числе и уровенным. Уровенный режим водохранилищ Волги сложный и зависит как от водности года, так и от множества эксплуатационных вариантов, выражающихся в работе ГЭС, а также в решении водно-хозяйственных проблем каскада (навигация, ирригация, рыболовство). Такой совмещенный режим отразился на развитии экзогенных процессов по переработке берегов, особенно абразионно-аккумулятивных, и ложа, а также в подтоплении территории. Первые годы заполнения водохранилищ до проектных отметок – определяющие в развитии процессов становления берегов и подводного рельефа. Если водохранилище наполняется до НПУ за короткий период времени, то эти процессы происходят не столь болезненно для формирующейся экосистемы водоема. Сложнее ситуация, когда заполнение водохранилища растягивается на десятилетия, с поэтапным повышением уровня воды или значительными сезонными и межгодовыми колебаниями. К первым водохранилищам относятся Рыбинское (период наполнения с 1941 по 1947 гг.) и Чебоксарское (до сих пор не заполнено до 65 м БС). Ко вторым – Куйбышевское (до 7.6 м), Угличское (до 7.4 м), Иваньковское (до 6.9 м), Рыбинское (до 6.3 м), Волгоградское (до 3.6 м), Горьковское (до 3.0 м) и Чебоксарское с Саратовским (до 0.5 м) [26].

Водохранилища испытывают значительное разнообразие ветрового волнения на отдельных озеровидных и приплотинных участках, а в зонах переменного подпора решающее значение имеют стоковые течения.

Форма, величина и геолого-литологическое строение береговых склонов – это второй комплекс условий, существенно влияющих на характер и темпы деформации берегов и процессы седиментации. Как правило, левобережье водохранилищ Волги представляет собой уступ поймы или первой надпойменной террасы, сложенной преимущественно песчаными, рыхлыми породами. Частично такие же берега и на правобережье. Но чаще всего здесь к урезу подходят коренные склоны волжской долины, сложенные довольно прочными глинисто-мергелистыми породами и песчаниками. Эти склоны высокие и крутые, предрасположены к оползанию и имеют большей частью оползневый облик. Наиболее прочные при размыве песчаники, менее – алевролиты и аргиллиты (глины) и аллювиальные пески. Особенно резкий размыв происходит в породах водопроницаемых и морозонеустойчивых.

Проявление этих процессов на водохранилищах Волги неодинаково, а следовательно, они приводят к различным количественным показателям, которые могут быть в той или иной степени учтены, как прямыми определениями, так и балансовыми расчетами.

Наносы рек являются производными не только от древнеаллювиальных отложений речных долин, но и почв, слагающих бассейны. Пик изучения мутности рек пришелся на 40–50-е годы прошлого столетия и был связан с увеличением масштабов расширения посевных площадей и строительством крупных водохранилищ. Усиление сельскохозяйственной деятельности привело к негативным последствиям смыва плодородного слоя почв, в результате чего количество растворенных веществ, взвешенных и влекомых наносов в руслах рек резко возросло, что повлекло за собой изменение качества воды.

По картам средней мутности рек европейской территории России бассейн Верхней Волги относится к зоне с мутностью, не превышающей 50 г/м^3 или преимущественно в интервале 20–50 г/м^3. Границу этой зоны можно условно провести по линии городов: Смоленск – Москва – Н. Новгород – Киров – Пермь. Южнее расположенные зоны по руслу Волги имеют пределы колебаний мутности от 50 до 150 г/м^3 – Чебоксары, далее 150–500 г/м^3 – Казань и более 500 г/м^3 – Волгоград, тем самым подтверждая зональность водно-эрозионных процессов. Главным в стоке наносов являются характер, количество и интенсивность атмосферных осадков и смена почвенно-растительных зон. Важную роль в интенсификации твердого стока играют и азональные факторы, такие как ориентация, крутизна и длина склонов, неоднородность подстилающих почву материнских пород, состояние и густота речной сети, залесенность, заболоченность, распаханность, степень урбанизации, вид и культура земледелия и многое другое. Материалы наблюдений за мутностью рек в бассейне верхневолжских водохранилищ немногочисленны, исследованиями охвачено около 50% площади водосбора. На Среднюю и Нижнюю Волгу приходится еще меньше. Сток взвешенных наносов рек тесно связан с водным стоком, поэтому в своих расчетах мы опирались на среднемноголетний приток воды с основной рекой Волгой в районе Твери и рек, на которых осуществлялись исследования мутности. Где таких работ не проводилось, выбиралась река-аналог или несколько рек, которые наиболее характерны для остальных притоков. Основой расчетов послужили средние многолетние водные балансы водохранилищ с момента их образования по 1990–1991 гг. с периодами наблюдений 33–44 года [18], а также данные по мутности воды и стоку наносов отдельных рек бассейнов из справочников «Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши», где приводятся результаты наблюдений от 3 до 20 лет. Кроме того, использовались специальные исследования ИБВВ РАН на притоках Рыбинского водохранилища, реках Тверской, Ярославской, Костромской и других областей и республик Поволжья за отдельные годы.

Внутригодовое распределение стока воды в реках определяет и сток наносов. Режим мутности незарегулированных рек повторяет гидрографы стока, иногда опережая или отставая от пиков водности, что связано с мозаичностью выпадения атмосферных осадков, особенностями водосборов или других географических или гидрофизических факторов. Максимальная мутность наблюдается в период половодья, а затем она резко уменьшается и сохраняет небольшую величину в течение летних месяцев. Осенью при прохождении паводков происходит некоторое увеличение мутности, зимой она минимальна [12]. Не все наносы рек достигают водохранилища. В зависимости от гранулометрического состава и скорости водного потока они могут быть взвешенными, влекомыми и донными. Поэтому на протяжении своего пути от истоков к устью они образуют гряды, которые постепенно

перемещаются вниз по течению. Большая часть наносов аккумулируется в зоне переменного подпора водохранилища, образуя конусы выноса или дельты. Это вызвано тем, что на участках, переходных от речных условий к водохранилищным, резко уменьшается транспортирующая способность потоков. В зоне переменного подпора оседает от 30 до 80% общего количества наносов, транспортируемых рекой. Попадая далее в водоемы замедленного водообмена, они в значительной мере осветляются, смешиваются с местными (автохтонными) взвесями, образованными за счет разрушения берегов и ложа, фито-, зоо- и бактериопланктона, отмерших макрофитов и эоловых осадков. В зависимости от гидродинамических факторов взвеси поддерживают уровень мутности в водных массах или выпадают в осадок, образуя донные осадки минерально-органического происхождения.

Важным биотическим фактором, вызывающим обогащение воды взвесями, является продукция гидробионтов. Как источник поступления осадкообразующего материала он невелик и составляет от 0.1 до 5% в балансе взвешенных веществ. Однако в результате синтеза автотрофных организмов они создают органическое вещество, которое выпадает в осадок и служит энергетическим потенциалом для животных и растительных сообществ, не только в конечной стадии (осадке), но и в промежуточной (воде). Из автотрофных организмов основную массу органического вещества продуцирует фитопланктон, второе место принадлежит высшей водной растительности, третье – бактериопланктону. В волжских водохранилищах из планктонных водорослей господствует диатомовые и синезеленые, затем следуют эвгленовые, протококковые, пирофитовые и золотистые. Ведущая роль в продуцировании органического вещества среди высших водных растений принадлежит рогозу, рдестам, хвощу и маннику. В результате хемосинтеза аэробными и анаэробными микроорганизмами синтезируется ничтожно малое его количество, которое не имеет значения в общем балансе. Несколько больше органического вещества продуцируется в процессе гетеротрофной ассимиляции CO_2 всеми организмами, но если с точки зрения синтеза оба этих процесса можно отнести к первичному звену, то с энергетической стороны – это вторичные процессы, т.к. при этом синтезируется энергия, запасенная в химических связях при фотосинтезе. То же самое можно сказать и по фотосинтезу бентосных автотрофных организмов, доля которых также относительно мала в балансе взвешенных веществ.

Главная роль гидробионтов заключается не в транспорте седиментационного материала, а в обогащении донных осадков необходимыми пищевыми ресурсами в биотической цепи передачи энергии фотосинтеза, окисления автохтонной и аллохтонной органики, окислительно-восстановительных реакций и т.д. от одного организма к другому и поддержания оптимальных условий функционирования водной экосистемы. Этот процесс выходит за пределы гидросферы и включает в себя все другие оболочки и сферы Земли [17].

Изучение режима взвесей в водохранилищах имеет большое научное и практическое значение. В первую очередь для решения гидрологических вопросов, связанных с выделением водных масс, для познания процессов осадкообразования и оценки качества воды. Количественное выражение этого важнейшего фактора формирования донных отложений водохранилищ позволяет выразить осадконакопление в них как функцию соотношения прихода и расхода взвешенных веществ в балансовых расчетах [4]. Принимая во внимание запросы гидробиоло-

гов, исследование взвесей было включено в общую программу работ, проводимых лабораторией гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН с 1959 г., а также при оперативной оценке распространения пятен мутности во время подводной добычи песчано-гравийной смеси и ее влияние на гидробионтов в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и в дельте р. Согожа .

Строительство плотин вызывает замедление течения в подпертых реках, что способствует оседанию привносимых (аллохтонных) взвесей. При этом создаются благоприятные условия для массового появления взвесей автохтонного происхождения (продуктов размыва ложа, берегов, торфяных и макрофитных сплавин, фито-, зоо- и бактериопланктона). Таким образом, в состав взвешенных веществ водохранилищ входят частицы минерального и органического происхождения, а также живые организмы (гидробионты) и мертвые, находящиеся в различных стадиях разложения. Оседание взвесей не угрожает заилению водоемов, но оказывает существенное влияние на режим функционирования водоема в силу своего богатства органическим веществом, биогенными элементами и микробиальным населением. Прохождение вещества через стадию взвесей – не только условие формирования донных отложений, но и форма взаимодействия их с водными массами. Благодаря большой активной поверхности, взвешенные частицы могут извлекать из растворов различные химические элементы и соединения, служат посредниками их переноса, что приобретает чрезвычайно важное значение для решения экологических проблем. Повышение концентраций минеральных взвесей, с одной стороны, увеличивает скорость их выпадения в осадок и захоронение загрязняющих веществ на дне, а с другой – отрицательно влияет на развитие гидробионтов (заиливание нерестилищ, гибель рыб, зоо- и фитопланктона) за счет увеличения гидравлической крупности частиц, механического истирания и изменения оптических свойств воды. Так, повышение мутности с 5 до 19 г/м^3 снижает интенсивность фотосинтеза на 25%.

Пространственно-временное распределение взвесей в крупных равнинных водохранилищах связано с влиянием многих факторов. Наиболее существенными из них являются: стоковые и ветровые течения, высота волн, продолжительность штормов, уровенный режим, активность абразии, интенсивность снеготаяния и ливней, гранулометрический состав донных осадков и биологический фактор – интенсивность продуцирования гидробионтов.

Для познания процессов осадкообразования изучение режима водных взвесей в водохранилищах имеет первостепенное значение. Строительство плотин на Волге привело к тому, что из транзитной для взвесей водной магистрали с режимом среднегодового твердого стока в верховьях – 20 мг/л (г. Тверь), а в низовьях до 120 мг/л (с. Лебяжье) она превратилась в отстойник наносов. Содержание их в районе Астрахани снизилось до 29 мг/л, а сток уменьшился с 19.3 до 7.8 млн т/год$^{-1}$ [22].

Анализ взвесей, сбрасываемых через гидросооружения показал, что это прежде всего алеврито-пелитовые фракции. Создание гидросооружений привело к тому, что типичный гидрограф стока взвешенных наносов для незарегулированных рек – пик во время половодья, сохранился в отдельных водохранилищах (Иваньковское, Угличское), в других сместился к осенним паводкам (Рыбинское, Горьковское), когда усиливаются штормовые явления, или сменился на двувершинный (водохранилища Средней и Нижней Волги).

Естественным процессом в трансформации взвешенных веществ, поступающих из различных источников, является их интегральное перемешивание и аккумуляция на дне водоемов и водотоков в виде донных осадков. В зависимости от проявления гидродинамической активности они безвозвратно захораниваются или многократно участвуют во внутриводоемных процессах переотложения и взаимодействия с водой и гидробионтами. При этом они или теряют первоначальные свойства в результате растворения, сорбции, десорбции, микробиальной деструкции и т. д. или приобретают новые. Процесс седиментации – осаждение взвешенных минерально-органических частиц (80–90%), биологической субстанции и химическое выпадение солей в осадок (10–20%) представляет собой не просто проявление физического закона гравитации, а сложное превращение вещества и энергии в природе (круговорот), где наряду со взвешенными частицами (сестон) в процессе седиментации участвуют растворенные в воде вещества, поступившие с площади водосбора, со стоками сельскохозяйственных и промышленных предприятий, с атмосферными осадками и т. д.

При исследовании осадкообразования в крупных равнинных водохранилищах целесообразно выделять следующие виды седиментации:

- *Занесение* – аккумуляцию всех типов наносов в расчете на площадь водохранилища при НПУ.
- *Осадконакопление* – аккумуляцию всех типов наносов (крупнозернистых и тонкодисперсных) на площадь их распространения, без площадей размыва и гидроморфного почвообразования.
- *Илонакопление* – аккумуляцию тонкодисперсных отложений (алевритовой и пелитовой фракций) на площадь их распределения.

Таким образом, разделение седиментации по видам важно, ибо в первом случае дается характеристика наносоудержания, необходимая для расчета времени эксплуатации водоема, а в других – выясняются гидроэкологические аспекты, связанные с особенностями накопления осадков, биопродуктивностью дна, депонированием загрязняющих веществ, оценкой риска вторичного загрязнения воды, эвтрофированием водоемов, эксплуатацией, реконструкцией, реабилитацией и т. д. Это позволяет в изучении донных отложений использовать комплексный геоэкологический подход.

До зарегулирования р. Волги ее русло в пределах верхневолжского региона характеризовалось каменистым и крупно-песчанистым дном. От Ярославля вниз по течению оно становилось песчаным, а в глубоких местах (ямах), затонах, старицах, протоках (воложках) накапливались илистые отложения. Дно реки на всем своем протяжении до Каспийского моря изобиловало галечниками, где метало икру и нагуливалось обширное стадо осетровых рыб.

Морфометрические и гидрологические особенности водохранилищ обусловливают специфику распределения донных осадков. Уже первые грунтовые съемки, проведенные через 10–20 лет с момента их заполнения, зафиксировали резкое сокращение площадей, занятых почвами, увеличение ареалов песка в местах размыва и выделились зоны накопления тонкодисперсных отложений. От съемки к съемке идет процесс трансформации грунтового комплекса. Распределение площадей основных типов грунтов каскада волжских водохранилищ, характеризую-

щее их изменение во времени, имеет следующую последовательность (ppt[12], слайд 16):

- Сокращение площадей, занятых почвами, переход их в категорию трансформированных грунтов и новообразованных почв – заболачивающихся и болотно-луговых.
- Увеличение площадей крупнозернистых наносов.
- Увеличение площадей тонкодисперсных отложений, а затем их сокращение.

Диаграмма суммарной величины последних (вторичных осадков) демонстрирует постепенное увеличение, а затем стабилизацию площадей. Однако это не означает, что формирование грунтового комплекса будет идентичным для всех водохранилищ. Тем не менее, общие закономерности все же проявляются. На стрежневых участках в верховьях водохранилищ преобладают пески различной крупности. В местах перехода речных участков в долинные происходит накопление песчано-илистых отложений. В озерных и приплотинных плесах, заливах, преимущественно аккумулируются илисто-глинистые отложения. Гранулометрический состав различных типов осадков, по мере увеличения глубины водоема, изменяется от песчаных к алеврито-пелитовым.

Анализ результатов грунтовых съемок свидетельствует, что в различных по морфометрии и гидрологическому режиму водохранилищах специфическим является наличие песков и трансформированных грунтов в мелководной зоне на глубинах от 0 до 3–6 м. Исключение составляет Рыбинское водохранилище, где из-за озерности и достаточно большого разгона ветровых волн эта граница достигает 10 м изобаты. Вся глубоководная зона (более 14 м), так называемая русловая ложбина, занята серыми глинистыми илами и только в Рыбинском – затопленные русла рек Волги, Шексны и Мологи, а также пойменные озера и старицы бывшей Молого-Шекснинской низины заполнены илами торфогенного происхождения.

На промежуточных отметках дна (6–14 м) сосредоточены переходные типы осадков – илистый песок и песчанистый ил. В закрытых от волнения заливах, вокруг всплывших торфяных массивов и затопленных болот Иваньковского и Рыбинского водохранилищ формируются отложения из отмерших макрофитов и торфянистый ил. Начиная с озерной части Горьковского и далее вниз по каскаду, в местах интенсивного обрушения правого коренного берега, сложенного глинисто-мергелистыми и известковисто-доломитовыми породами, накапливаются бурые и белые илы.

В качестве иллюстрации трансформации грунтового комплекса приводятся карты Рыбинского водохранилища, выполненные в пакете программ Arc GIS с дешифровкой реальной ситуации на дне (ppt[13], слайд 17).

Такие электронные карты составлены по всем водохранилищам Волги, что является одним из главных достижений.

На распределение осадков оказывают влияние главным образом стоковые течения, особенно в Иваньковском, Угличском, Чебоксарском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах и на речных участках Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского, а также колебания уровней воды и ветровое волнение в Главном

---

[12] См. 1.
[13] См. 1.

плесе Рыбинского, в озерной части Горьковского и Волгоградского и в расширениях Куйбышевского водохранилищ.

Материалы зондирования толщи осадков использовались для определения темпов осадкообразования. Расчеты показали, что максимум отложений (по абсолютной величине) отмечается в литорали, так как основное поступление грунтообразующего материала происходит за счет эрозионно-абразионных процессов. На мелководьях накапливается 45–60% поступающего в водоем крупнодисперсного осадочного материала, что хорошо согласуется с независимыми геоморфологическими исследованиями по переработке берегов [13, 28].

По результатам мониторинга установлено, что в каждом отдельно взятом водохранилище происходит увеличение толщины слоя осадков, но среднегодовое накопление уменьшается и выравнивается по отдельным водохранилищам с хорошо выраженным линейным трендом от северных водохранилищ бассейна к южным (табл. 5.5, 5.6; ppt[14], слайд 18, 19).

Увеличение сроков эксплуатации водохранилищ привело к дифференциации темпов осадкообразования. Вытянутость каскада в меридиональном направлении и пересечение нескольких природно-климатических зон определило географическую зональность осадкообразования, выраженную в увеличении темпов седиментации не только в среднем по водохранилищам, но и по участкам затопленного русла Волги от Твери до Волгограда (ppt[15], слайд 20). Наиболее четко она проявляется в изменении интенсивности осадконакопления – суммарного процесса осаждения крупнозернистых наносов и тонкодисперсных отложений и менее четко по другим видам осадкообразования – занесению и заилению, которые в большей степени зависят от азональных факторов, связанных с особенностями режима эксплуатации, проточностью, уровнем воды и антропогенным воздействием.

Таблица 5.5

Динамика интенсивности осадконакопления (римские цифры – номера грунтовых съемок)

Водохранилище	Средняя толщина слоя, см				Скорость аккумуляции, мм · год$^{-1}$			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Иваньковское	6.0	7.5	9.1	11.2	3.0	2.6	2.5	2.1
Угличское	6.8	7.2	7.9	12.7	3.8	2.4	2.1	2.5
Рыбинское	12.9	13.5	14.0	14.8	9.2	5.6	3.8	2.9
Горьковское	6.7	8.3	12.4		9.6	3.3	2.8	
Чебоксарское	0.3	1.3	4.5		3.0	1.3	2.3	
Куйбышевское	4.0	17.1	20.8		8.0	6.1	4.4	
Саратовское	0.5	8.5	14.5		5.0	4.7	3.7	
Волгоградское	2.0	14.5			10.0	5.4		

[14] См. 1.
[15] См. 1.

Таблица 5.6

Интенсивность осадкообразования в водохранилищах Волги, (год$^{-1}$)

Водохранилище	Занесение			Осадконакопление			Илонакопление		
	мм	млн. т	кг · м$^{-2}$	мм	млн. т	кг · м$^{-2}$	мм	млн. т	кг · м$^{-2}$
Иваньковское	1.9	0.5	1.6	2.1	0.5	1.8	3.3	0.2	1.8
Угличское	1.9	0.4	1.4	2.5	0.4	1.9	5.6	0.1	1.9
Рыбинское	2.3	6.4	1.4	2.9	6.4	1.8	6.7	2.2	2.0
Горьковское	2.2	2.6	1.7	2.8	2.6	2.1	4.5	1.3	2.3
Чебоксарское	1.8	2.6	2.2	2.3	2.6	2.7	3.6	0.9	2.6
Куйбышевское	3.8	14.6	2.5	4.4	14.6	2.9	7.0	10.0	3.8
Саратовское	2.7	5.6	3.1	3.7	5.6	4.3	9.1	1.7	6.0
Волгоградское	4.6	12.6	4.0	5.4	12.6	4.7	8.0	7.3	5.3
R^2	0.59	0.54	0.84	0.70	0.54	0.85	0.50	0.42	0.81

Примечание. R^2 – коэффициент детерминации.

Исследования показали, что для водохранилищ каскада характерно увеличение темпов седиментации по их длине – от места выклинивания подпора к плотине. Так, в речных участках водохранилищ отмечается снижение скоростей седиментации, а в озеровидных – увеличение, что связано с транспортом наносов и их аккумуляцией. Это свойственно для Горьковского, Чебоксарского, Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Понижение интенсивности седиментации в Куйбышевском водохранилище (1500–1540 км) объясняется морфометрией участка, а в Приплотинном плесе – суточным режимом работы ГЭС, что приводит к уменьшению скорости илонакопления и увеличению массы крупнозернистых наносов в нижележащих водоемах.

Интенсивность осадконакопления в каскаде подчинена географической зональности по целому ряду показателей. Главными факторами являются изменение природно-климатических зон водосборных бассейнов в меридиональном направлении и повышение концентраций взвесей из основных источников (абразия берегов и ложа, сток взвешенных наносов боковых притоков), обусловленные увеличением периода открытой воды (особенно в осенне-зимнее время), продолжительностью скоростей ветра > 15 м/с, литологией осадочных пород и количеством пыльных бурь [9].

Исходя из балансовых характеристик, основная масса наносов, поступающих из аллохтонных и автохтонных источников, оседает в водоеме (62–96%), через гидросооружения сбрасывается от 4 до 38%.

В расходной части сброс взвесей через замыкающие гидроузлы находится в зависимости от доли наносов, накопившихся на дне, которая выражает полную наносоудерживающую способность водохранилища. Характер пространственно-временного распределения грунтового комплекса и накопления осадков свидетельствует о том, что интенсивная стадия формирования ложа сменилась на пассивную. Водохранилища, в отличие от древних озерных систем, находятся в большей степени под влиянием неустоявшихся естественных и антропогенных факторов, поэтому период стабилизации распределения основных типов грунтов наступит не скоро. Исходя из вышеперечисленных тенденций, распределение донных осадков на ближайшую перспективу будет примерно таким, как по ре-

зультатам последних грунтовых съемок, а на отдаленную – с учетом гидродинамических и геоморфологических процессов.

Автором предложено три варианта прогноза (ppt[16], слайд 21):

1. При существующем режиме эксплуатации водохранилищ кривые площадей вторичных осадков и трансформированных грунтов не соединятся ни в ближайшее, ни в отдаленное время. Изменения площадей донных отложений (в отдельности для крупнозернистых и тонкодисперсных наносов) будут носить волнообразный асинхронный характер. Их колебания связаны с разными периодами водности (маловодными и многоводными).

2. В связи с тем что режим эксплуатации водохранилищ находится под контролем и уровни воды независимо от периода водности поддерживаются стабильно, графики площадей, при соблюдении этих условий, станут относительно прямыми и параллельными. Рассмотренный вариант может быть характерен только для отдельных водохранилищ.

3. Конечная стадия существования водохранилищ, когда в результате занесения и заболачивания все кривые сливаются в одну. Водохранилищам это не грозит, так как потеря полного объема в водохранилищах Волги не превышает 0.07% в год. Такая картина характерна для бессточных озер, когда некоторые из них превращаются в болота. Скорее всего, будет превалировать первый вариант, как наиболее отвечающий ритмичному характеру природных процессов.

Максимальная толщина осадков, зарегистрированная в Иваньковском водохранилище, составляет 120 см, в Угличском – 85, в Рыбинском – 300, в Горьковском – 96, в Чебоксарском – 110, в Куйбышевском – 120, в Саратовском – 65 и в Волгоградском – 85 см.

Итак, материалы грунтовых съемок разных лет и количественная оценка компонентов балансов взвешенных веществ позволили установить, что формирование ложа произошло практически во всех водохранилищах Волги. Изменения в распределении площадей грунтов и донных осадков, темпов седиментации в отдельных водохранилищах будут носить локальный характер и зависеть от гидрометеорологических особенностей периода, предшествующего грунтовой съемке, и режима эксплуатации водного объекта.

Заключение

Автором систематизированы и обобщены результаты мониторинговых исследований осадкообразования в водохранилищах Волги, выполненные с 1955 по 1975 гг. Н.В. Буториным, Н.А. Зиминовой, В.П. Курдиным [4], а с 1975 г. по настоящее время В.В. Законновым [8].

Впервые составлены карты распределения донных отложений в водохранилищах Волги в масштабах 1:100000 – 1:400000. Оценено экологическое состояние биотопов по физико-химическим показателям. Определены зоны седиментации, трансседиментации, размыва, гидроморфного почвообразования и т. д.

Заложены основы для оценки масштабности современных биогеохимических обменных процессов в системе вода – донные осадки – биота в континентальных пресноводных водоемах.

---

[16] См. 1.

Полученные результаты по седиментации, структуре и физико-химическим свойствам осадков были использованы автором для интерпретации исследований в озерах, водохранилищах и реках. Они осуществлены в следующих научных направлениях, обеспечивающих геоэкологический подход (водосбор – водные массы – донные осадки – биота) в изучении функционирования водных экосистем:

1. *Гидролого-геоморфологическом* – для оценки роли главных источников поступления осадкообразующего материала в результате переработки берегов, ложа, сплавин, эрозионных процессов на водосборе, а также взвешенных и влекомых наносов с речным стоком.

2. *Седиментологическом* – для расчетов темпов осадконакопления, пространственно-временного изменения структуры и стратификации горизонтов донных наносов с использованием математических, картографических и палеомагнитных методов.

3. *Гидрохимическом* – для выяснения локализации, распределения и накопления органического вещества, биогенных элементов, тяжелых металлов, полихлорбифенилов с учетом их взаимодействия по трофическим цепям и возможностью утилизации и выведения из круговорота веществ, посредством естественных природных процессов.

4. *Гидробиологическом* – для выявления количественных связей абиотических и биотических факторов среды, оценки местообитаний гидробионтов, установления связей основных физико-химических характеристик грунтов с сукцессионными процессами макрофитов, растительными пигментами, токсичностью донных осадков, определения численности бактерий на частицах грунта различного размера и интенсивности микробиологических процессов.

Водохранилища занимают особое место среди водных объектов. Их специфика заключается в том, что они являются техногенными образованиями, режим работы которых регулируется и контролируется человеком. В процессе формирования и становления водоемов замедленного водообмена главным считается изменение в строении котловины, включающее переработку берегов и ложа, распределение и накопление донных осадков, затем аккумуляция органических и загрязняющих веществ на дне и выделение их в водную толщу. Эти процессы оказывают влияние на продуктивность и функционирование пресноводных экосистем и качество воды.

Основные итоги выполненного исследования:

- Обоснован методологический подход в изучении осадконакопления с использованием прямых (*in situ*) определений толщины вторичных осадков, позволивший получить новые сведения, необходимые для объяснения закономерностей осадкообразования в каскаде.
- Составлены электронные карты грунтового комплекса водохранилищ Волги.
- Создана база данных по гидроэкологии водохранилищ Верхней Волги (ГИС), отражающая абиотические и биотические параметры среды (информационный ресурс 120 Мб), которая может быть использована на более высоком уровне исследований и управления процессами в пресноводных экосистемах.
- Полученные материалы по пространственно-временному распределению донных осадков, интенсивности осадкообразования, составу, свойствам, локализации и накоплению биогенных элементов и загрязняющих веществ позволяют от

лабораторных экспериментов по изучению функционирования водных экосистем перейти к натурным и оценить их масштабность.

Изучение закономерностей осадкообразования, пространственно-временного распределения и накопления донных осадков в водохранилищах Волги является важной составляющей в познании функционально-продукционных и деструкционных процессов в зарегулированной реке.

Материалы исследования послужили основой для разработки практических рекомендаций по снижению негативного влияния на экосистемы водоемов дноуглубительных работ, спрямления русел и подводной добычи строительных материалов, прокладки по дну газовых и нефтяных транспортных магистралей, линий кабельных электропередач, связи, автомобильных и железнодорожных мостов и проведению мероприятий по восстановлению нарушенных местообитаний гидробионтов (рекультивация отработанных карьеров, создание обвалованных водоемов – нерестово-выростных хозяйств), а также могут быть учтены в проектах будущих водохранилищ при выборе мест водозаборов, рекреации и т.д.

Список литературы

1. Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.Л. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 258 с.
2. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
3. Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 320 с.
4. Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Курдин В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1975. 160 с.
5. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
6. Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги / Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. СПб. : Гидрометеоиздат, 1993. С. 3–16.
7. Законнов В.В. Пространственно-временная неоднородность распределения и накопления донных отложений верхневолжских водохранилищ // Водные ресурсы, 1995. Т. 22, № 3. С. 362–371.
8. Законнов В.В. Осадкообразование в водохранилищах Волжского каскада // Дисс. … д-ра географ. наук. ИГ РАН. М., 2007. 379 с.
9. Законнов В.В., Законнова А.В. Географическая зональность осадконакопления в системе водохранилищ Волги // Известия РАН. Сер. географ. № 2, 2008. С. 105–111.
10. Законнов В.В., Иванов Д.В., Законнова А.В., Кочеткова М.Ю, Маланин В.П., Хайдаров А.А. Пространственно-временная трансформация донных отложений водохранилищ Средней Волги // Водные ресурсы. 2007. Т. 34. № 3. С. 583–581.
11. Законнов В.В., Иконников Л.Б., Законнова А.В. Формирование берегов и донных осадков Чебоксарского водохранилища // Водные ресурсы, 1999. Т. 26, № 4. С. 418–426.
12. Зиминова Н.А. Взвешенное вещество в равнинных водохранилищах // Гидрология озер и водохранилищ. М.: МГУ, 1975. С. 89–96.

13. Иконников Л.Б. Формирование берегов водохранилища. М.: Наука, 1972. 95 с.

14. Клюева В.А., Долженко Г.П. Осадконакопление в водохранилищах бассейна Нижнего Дона. Изд. Ростовского ун-та, 1985.142 с.

15. Курдин В.П. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. Л., 1959. Вып. I (4). С. 25–37.

16. Курдин В.П. О классификации и происхождении грунтов водохранилищ // Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР. Л., 1960, № 8–9. С. 57–61.

17. Лисицын А.П. Потоки вещества и энергии во внешних и внутренних сферах Земли // Глобальные изменения природной среды–2001. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео». С. 163–248.

18. Литвинов А.С. Энергомассообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. 83 с.

19. Матарзин Ю.М., Богословский Б.Б., Мацкевич И.К. Формирование водохранилищ и их влияние на природу и хозяйство. Пермь, 1981. Ч. IV. 96 с.

20. Новиков Б.И. Донные отложения днепровских водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1985. 169 с.

21. Страхов Н.М., Бродская Н.Г., Князева Л.М., Разживина А.Н., Ратеев М.А., Сапожников Д.Г., Шишова Е.С. Образование осадков в современных водоемах. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 791 с.

22. Тарасов М.Н., Бесчетнова Э.И. Гидрохимия Нижней Волги при регулировании стока (1935–1980 гг.) // Гидрохим. матер. Л.: Гидрометеоиздат, 1987. 120 с.

23. Филиппов О.В. Формирование природных аквальных комплексов озерной части Волгоградского водохранилища в условиях измененного гидрологического режима. Автореф. дис. … канд. геогр. наук. Волгоград, 2004. 24 с.

24. Шамов Г.И. Заиление водохранилищ. М.-Л.: Гидрометеоиздат, 1939. 378 с.

25. Широков В.М. Формирование подводного рельефа Куйбышевского водохранилища. Автореф. дис. … канд. геогр. наук. Казань, 1964. 19 с.

26. Эдельштейн К.К. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.

27. Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Иваньковского водохранилища // Тр. ИБВВ РАН, 1990, Вып. 59(62). С. 120–132.

28. Ярославцев Н.А. Исследования переформирования берегов Горьковского водохранилища // Сб. работ Горьковской, Волжской и Рыбинской ГМО. Вопросы гидрологии. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. Вып. 12. С. 106–128.

29. Dams and development. A new framework for decision-making. The report of the World commission on dams. 2000. 600 p.

Глава VI

ПРИЧИНЫ И ПОСЛЕДСТВИЯ АНТРОПОГЕННОГО ЗАКИСЛЕНИЯ ОЗЕР

Введение

Из огромного количества физико-химических факторов, влияющих на жизнедеятельность пресноводных организмов, можно выделить сравнительно небольшое число тех, которые имеют ведущее экологическое значение. К таким факторам относится химический состав воды и, в частности, концентрация водородных ионов. Величина pH в пресных водах нестабильна даже в одном и том же водоеме в течение года и происходящие изменения этого показателя могут оказывать сильное влияние на биологические процессы. Летом, в дневные часы, когда фотосинтез достигает максимума, концентрация водородных ионов в воде снижается в десятки и сотни раз. Поступление в водоем в это время незначительного количества солей аммония, например с дождевым стоком с полей, может послужить причиной летнего замора. Так как ионы аммония при высоких значениях pH воды переходят в более токсичную форму (NH_3), способную легко проходить через клеточные мембраны. Зимой, когда преобладают процессы разложения органического вещества с образованием углекислого газа и органических кислот, наблюдается снижение уровня pH воды. В крупных водоемах такие колебания значений pH находятся в пределах нормального существования большинства гидробионтов (6.5–8.5), что отражено в российских и зарубежных нормативных документах, регламентирующих качество поверхностных вод. Небольшие по размеру водоемы могут проявлять значительную вариабельность этого показателя. Степень закисления поверхностных вод определяется двумя факторами: чувствительностью водоемов региона к кислотному воздействию и количеством кислотного реагента природного или антропогенного происхождения. Наиболее сильные изменения уровней pH наблюдаются в слабо минерализованных водоемах, где атмосферные осадки, содержащие большое количество кислот, на водосборах не претерпевают существенных изменений.

Исследование феномена кислотных атмосферных осадков и их влияния на окружающую среду насчитывает не одно столетие и представляет собой сложную, до конца не изученную проблему, затрагивающую несколько научных дисциплин не только естественного, но и гуманитарного характера, на решение которой направлены усилия многих стран Европы и Северной Америки. Особое положение России заключается в том, что при всей очевидности существования проблемы, подтвержденной научными работами и участием России (а раньше СССР) в международных конвенциях, ни масштабы закисления поверхностных вод на территории нашей страны, ни причинно-следственные связи между силой кислотного воздействия и характером реакции водных организмов не имеют ясного описания. В 1852 г. Роберт Смит опубликовал данные по химическому составу дождей, выпадавших вокруг и внутри города Манчестер в Англии. Особо подчеркивалась способность атмосферной серной кислоты вызывать коррозию металлов и

выцветание красок текстиля. Двадцать лет спустя, в своей знаменательной книге «Воздух и дождь: Начало химической климатологии», Р. Смит (1872) впервые употребил термин «кислотный дождь» и сформулировал основные принципы нашего настоящего понимания феномена кислотных атмосферных осадков [1].

6.1. Основные причины закисления поверхностных вод

Закисление рек и озер (увеличение концентрации ионов водорода) может быть вызвано несколькими причинами, которые выделяются в две группы: природного и антропогенного характера. Антропогенное закисление поверхностных вод во временном аспекте протекает довольно стремительно (годы и десятилетия) и носит более жесткий характер, по сравнению с большинством природных причин. Несмотря на одинаковый результат (снижение уровня pH воды) каждая причина находит конкретное отражение в особенностях химического состава поверхностных вод.

6.1.1. Закисление водоемов в результате природных процессов

- Заболачивание дренируемого бассейна, сопровождающееся увеличением поступления в озера органических кислот, которые в этом случае доминируют над минеральными. Масштабы этого влияния особенно велики в России, где до 16% территории представляют собой болота и заболоченные леса. Для некоторых областей этот показатель еще выше. Вместе с тем воздействие болотных вод носит умеренный характер, определяемый изменением pH воды рек и озер до уровней не ниже 5.0–5.5, о чем свидетельствуют результаты палеолимнологических исследований ацидных в настоящее время озер, которые испытывали влияние заболачивания в доиндустриальный период и не имели значения pH воды ниже, чем 5.2.
- Занос морских солей и ионообменные процессы (Na^+/H^+) в почвах и геологических породах на водосборе, сопровождающиеся образованием повышенных концентраций ионов водорода и хлора, что характерно для регионов, близко расположенных к морскому побережью, как, например, на заболоченных территориях Флориды, США. При этом отмечаются высокие величины отношения Cl^-/Na^+ в воде. Закисление такого типа территориально ограничено, и неизвестно для приморских районов России.
- Вулканическая активность регионального характера приводит к сильной (до pH = 1) ацидификации даже высоко минерализованных водоемов. Закисление поверхностных вод в зонах вулканической деятельности существенно менее масштабно по сравнению с другими путями природной ацидификации.

6.1.2. Антропогенная ацидификация водоемов

- Наиболее значимой причиной антропогенной ацидификации рек и озер в настоящее время является атмосферное выпадение кислотообразующих соединений серы и азота. Закисление поверхностных вод считается возможным при уровне выпадения сульфатов, превышающем 1.5 г/м^2 в год. Превышение этого уровня характерно для большей части европейской территории России. В воде подверженных такому влиянию рек и озер сульфаты доминируют в пуле анионов, повышается содержание растворенных форм тяжелых металлов и алюминия.

- Вымывание соединений серы из пород и отвалов горных выработок (в основном пиритов) приводит к накоплению сульфатов в поверхностном стоке и в воде озер в количествах, превышающих атмосферное поступление. Количество сульфатов столь велико, что уровень pH воды снижается даже в высокоминерализованных водоемах. Закисление такого рода носит локальный характер.
- Нерациональное отношение к окружающей среде. Нерациональное землепользование (интенсивные вырубки, уничтожение растительного покрова) стимулирует закисление почв и поверхностных вод. Высокое содержание нитратов служит показателем нарушений экосистем на водосборе. Мелиоративные работы на торфяниках существенно снижают уровень болотных вод, в результате чего создаются аэробные условия, благоприятные для окисления серы, находящейся в связанном состоянии в растительных остатках. Сульфаты, образовавшиеся в результате окисления, растворяются атмосферной влагой и в больших количествах поступают в открытые водоемы. В районах интенсивного животноводства с атмосферными осадками выпадает большое количество соединений аммония (одна корова в год выделяет около 700 кг аммиака). Соединения аммония, попадающие в водоем таким путем, характеризуются как физиологически кислые. Закисление такого происхождения ограничено по времени.

6.2. Кислотообразующие соединения серы и азота. Формирование, атмосферный перенос и выпадение с осадками

Содержание углекислого газа в атмосфере довольно постоянно. Растворяясь в атмосферной влаге, двуокись углерода может снижать уровень pH осадков до 5.6–5.7. Поэтому атмосферные осадки тысячелетиями имели в основном нейтральную или слабокислую реакцию (из-за присутствия углекислоты), о чем свидетельствуют результаты исследований многолетних льдов Гренландии и Антарктиды. Отмечались лишь незначительные изменения величины pH (5,5–7,6), связанные с вулканической активностью и пылевыми заносами. Интенсивное развитие промышленности при слабой эффективности очистки газообразных отходов производства привело к загрязнению атмосферы и, как следствие, снижению значений pH осадков.

Сжигание природных углеводородов (угля, нефти, газа и продуктов их переработки) сопровождается выбросами в атмосферу, кроме H_2O и CO_2, больших количеств окислов серы и азота. При сжигании угля в атмосферу попадают в основном окислы серы. Высокотемпературные процессы сжигания нефти и нефтепродуктов сопровождаются образованием окислов азота. Газ – экологически самое чистое из всех сжигаемых природных ископаемых топливных средств – также не свободен от примесей серы и азота.

В процессе использования серосодержащего сырья на металлургических заводах и тепловых станциях образуется двуокись серы SO_2, незначительная часть которой (2–3%) окисляется еще в дымоотводной трубе до SO_3, сорбирует влагу и выпадает в виде 5 M H_2SO_4 в окрестностях предприятий. Основная часть SO_2, растворяясь в мельчайших каплях атмосферной влаги или на поверхности мелких частичек пыли и дыма, покрытых пленкой воды, образует H_2SO_3, которая диссоциирует на H^+, HSO_3^- и SO_3^{--}. С пылью в атмосферу попадают ионы железа –

катализаторы дальнейшего окисления сернистой кислоты до серной. Как бы мало железа ни находилось в атмосфере, через 30–60 минут окисление происходит полностью. К этому времени кислота может уже находиться в 100 км от источника выброса. Выброс топочных газов в более высокие слои атмосферы, благодаря постройке высоких дымоотводных труб (200 м и выше), способствует тому, что кислота с воздушными массами перемещается на расстояния в сотни километров, переводя проблему загрязнения атмосферы из локальной в крупномасштабную. Установлено, что большая часть кислоты преодолевает расстояние около 1000 км от места выброса. Об этом свидетельствует наличие серы во льдах Гренландии, источником которой являются предприятия европейских государств. Уже не одно десятилетие в северном полушарии атмосферные осадки с величинами pH 4.0–5.0 выпадают на обширной территории Северной Америки и Европы.

В 1950–1970-х годах кислотность осадков на 60–70% определялась присутствием серной кислоты (преимущественно от сжигания угля) и на 20–30% – азотной кислоты (преимущественно в результате высокотемпературного сжигания нефтепродуктов, включая бензин и дизельное топливо). К концу прошлого столетия это соотношение в США и Европе выравнивается. Доля соляной и некоторых органических кислот значительно меньше и практически не влияет на величину pH осадков.

Выбросы кислотообразующих соединений в атмосферу являются показателем степени развития энергоемких процессов в стране и эффективности природоохранного законодательства. В начале 1980-х гг. только с европейской части России эмитировалось свыше 7 млн тонн SO_2. Еще около 5 млн тонн приходилось на Украину, Беларусь, Молдавию и прибалтийские республики, что составляло 40–60% от общеевропейских выбросов. С началом перестройки в СССР связано усиление природоохранных мероприятий, иногда экономически очень дорогих. Как результат этих программ – наметилось устойчивое снижение загрязнения атмосферы. Однако развал СССР привел к драматическому падению промышленного производства и резкому снижению выбросов окислов серы в атмосферу даже без применения газоочистительного оборудования. В настоящее время с ЕТ России выбросы окислов серы не превышают 2 млн тонн, что соизмеримо или ниже, чем в Великобритании, Польше, Чехии и Словакии, на Украине, достоверно ниже, чем в Германии.

Несколько иная ситуация складывается по окислам азота, устойчивый рост выбросов которых наблюдался вплоть до 1990 г., когда уровень составил 2 675 000 тонн. Загрязнение атмосферы окислами азота связано в первую очередь не с промышленным производством, а с работой двигателей внутреннего сгорания и дизельных установок. Если объем железнодорожных и речных перевозок за последнее десятилетие сократился, то парк автомобилей возрос. Поэтому 2.5 млн тонн в год окислов азота представляется вполне реальной величиной.

В настоящее время считается возможным закисление поверхностных вод при уровне выпадений сульфатов (сульфатной серы), превышающем 1.5 (0.5) г/м^2 в год, что соответствует среднему значению pH дождевой и снеговой воды в странах Северной Европы около 4.7. Вклад сухих выпадений серы обычно составляет до 80% общего их количества в промышленных районах центральной Европы, где расположены источники эмиссии окислов серы в атмосферу, и до 20% в северной Норвегии, удаленной на значительное расстояние от промышленных районов. Газообразные окислы серы поглощаются водной поверхностью почти в 10 раз более

интенсивно, чем снегом и льдом, а хвоя деревьев, и особенно растительность болот, в бесснежный период года представляют собой эффективный сорбент как двуокиси серы, так и мелкодисперсных аэрозолей, содержащих сульфаты.

Значительная часть атмосферного выпадения соединений серы имеет антропогенное происхождение. Для того чтобы определить вклад продуктов хозяйственной деятельности, необходимо знать естественные фоновые характеристики ионного состава атмосферных осадков. Стабильный и наиболее важный элемент неантропогенного обогащения атмосферных осадков ионами – вынос морских аэрозолей. Содержание компонентов морского происхождения в них можно рассчитать, учитывая, что натрий и хлор попадают в атмосферу, главным образом, в результате выноса морских солей и что соотношение ионов в морских аэрозолях, несмотря на разбавление, то же, что и в морской воде. Значения весовых отношений основных ионов в морской воде: Cl = 1.000; SO_4 = 0.140; Ca = 0.021; Mg = 0.067; K = 0.020; Na = 0.556.

6.3. Трансформация атмосферных выпадений на водосборных бассейнах и в озерах

Атмосферные осадки, выпадающие на территории дренируемого бассейна водоема, претерпевают определенные изменения в химическом составе, прежде чем достигают реки или озера. Принципиально важными считаются:

- Биологические (бактериальное восстановление, утилизация биотой) и физико-химические (адсорбция) процессы удаления из раствора кислот атмосферного происхождения. Количество нитратов и сульфат-ионов, использованных при этом, увеличивает кислотонейтрализующую способность воды (ANC) на эквивалентную величину.
- Выщелачивание и вымывание катионов из почв и подстилающих пород. Происходит полная или частичная нейтрализация атмосферных кислот.

Интенсивность биологических процессов по задержанию и нейтрализации атмосферных сульфатных выпадений на площади водосборных бассейнов зависит от характера и структуры почвенного и растительного покрова, которые условно можно разделить на две категории. К первой относятся ландшафтные и микроландшафтные комплексы с хорошо дренируемым стоком, не испытывающие сильного переувлажнения, а ко второй – болота (верховые и низовые), заболоченные леса и луга. Роль биологических процессов по утилизации сульфатов в первом случае невелика, поскольку потребность растительности в сере незначительна по сравнению с количеством ее атмосферных выпадений, особенно в индустриальных районах. Некоторая часть сульфатов атмосферного происхождения задерживается в верхнем горизонте почв, богатом гумусом (за счет как микробиологических, так и физико-химических – адсорбция – процессов). Однако эта иммобилизация носит временный характер, и по мере разложения органического вещества сера вновь окисляется и поступает с поверхностным стоком в водоемы. Совершенно по-иному идут процессы на болотах и заболоченных территориях. Определяющим моментом в данном случае представляется особенность биогеохимических процессов, направленных на накопление и/или захоронение органического вещества, когда интенсивность продукции существенно выше, чем скорость разложения. Микробиологическое восстановление сульфатов до серы, серо-

водорода, сульфидов и особенно содержащих серу органических соединений – преобладающий процесс нейтрализации сульфатного воздействия. Суть явления заключается в том, что бескислородная зона на болотах располагается довольно близко к поверхности. Интенсивность бактериальной инактивации сульфатов сильно варьирует от болота к болоту и неоднородна даже на ограниченной территории. Так же, как и в предыдущем случае, имеется определенная вероятность окисления серы до сульфатов, например при снижении уровня воды на болоте. Однако в целом такое направление процессов цикла серы выражено в меньшей степени.

Принципиально такие же процессы протекают и в самих озерах. Поскольку площадь водосборных бассейнов, как правило, значительно превосходит площадь поверхности воды в озерах, справедливо будет предположить, что доминирующая роль принадлежит именно водосборам.

Таким образом, поступающие с атмосферными осадками сульфаты могут, по крайней мере частично, трансформироваться на водосборах озер. В то же время сам водосбор может быть источником поступления сульфатов, образующихся вследствие вымывания серосодержащих соединений из почв и подстилающих пород. Для определения доли сульфатов, поступающих в водоемы с их водосборов, применяют соотношение ожидаемой, рассчитанной по содержанию в атмосферных осадках, и реально наблюдаемой концентрации сульфатов в их водах: коэффициент SR (sulfate ratio). Водосбор не является источником поступления сульфатов в водоем, если SR не превышает 1.25; может быть источником при SR = 1.25–1.50; водосбор служит одним из основных источников поступления сульфатов при SR = 1.50–2.0; поступление с водосбора преобладает над атмосферным при SR = 2.0 и выше.

Существенно более низкая концентрация сульфатов в воде большинства озер (SR < 1), по сравнению с рассчитанной по атмосферному поступлению ожидаемой концентрацией, свидетельствует об интенсивной трансформации кислотного загрязнения на водосборах. Максимальная трансформация сульфатов отмечена на водосборах гумифицированных озер (РОВ > 10–15 мг/л) с повышенным содержанием биогенных элементов. В этих озерах коэффициенты SR снижаются почти на 70% по сравнению со светловодными и минимальны для водосборов переходных и нейтральных гумифицированных озер Вологодской области (SR = 0.39 $\pm$ 0.13). Статистически достоверная корреляционная связь установлена между величиной SR и количеством органических анионов от общего содержания анионов зимой, когда в ряде озер наблюдался дефицит кислорода.

Максимальные коэффициенты (SR = 1.17 $\pm$ 0.08) получены для водосборов светловодных (РОВ < 5 мг/л), в основном карельских, озер. Вероятно, бассейны последних озер можно считать не способными к трансформации сульфатов так же, как водосборы финских и норвежских озер. В некоторых работах в качестве источника сульфатов в болотных водах указано биогенное окисление образующегося при разложении растительности сероводорода. Если учитывать этот дополнительный источник серосодержащих соединений, то уровень трансформации сульфатов на заболоченных водосборах исследованных озер будет еще выше. Таким образом, из заболоченных бассейнов в воды озер выносится существенно меньшее количество сульфатов по сравнению с тем, которое поступает на водосборы из атмосферы.

6.4. Методы оценки степени антропогенного воздействия на озера

Результаты анализа химического состава поверхностных вод могут дать ответ не только на вопрос о причинах закисления того или иного водоема, но и охарактеризовать масштабы кислотного загрязнения.

В настоящее время существуют различные системы оценки кислотной антропогенной нагрузки. Все они основываются на анализе изменений ионного состава поверхностных вод при закислении. Для выявления связи степени закисления водоемов с ионным составом их вод и прогноза эволюции этого процесса при изменении кислотной нагрузки могут быть использованы регрессионные уравнения.

Для карельских и вологодских озер методом пошаговой множественной регрессии была установлена зависимость величины pH воды от содержания основных ионов и растворенного органического вещества, которая может быть описана следующим уравнениями:

$$pH = 6.26 + 5.53(\text{сумма катионов}) - 11.01(SO_4) - 0.081(\text{РОВ}) \qquad (6.1)$$

$$(R^2 = 0.72,\ p < 0.0001\ ),\ \text{или}$$

$$pH = 6.25 + 5.85(Ca^{++} + Mg^{++}) - 9.20(SO_4^{--}) - 0.075(\text{РОВ}) \qquad (6.2)$$

$$(R^2 = 0.70,\ p < 0.0009).$$

Для светловодных озер с содержанием РОВ меньше 10 мг/л, уравнение имеет следующий вид:

$$pH = 5.64 + 11.0(Ca^{++} + Mg^{++}) - 13.0(SO_4^{--}) \qquad (6.3)$$

($R^2 = 0.84$, $p < 0.0017$) (Все концентрации ионов указаны в мкг-экв/л, а РОВ – мг/л)

Это соотношение показывает, что определяющую роль в формировании реакции среды имеет содержание в воде озер двухвалентных катионов, сульфатов и растворенного органического вещества. Исходя из того, что почвы и подстилающие породы в исследованных регионах бедны серой, процесс закисления малых и средних озер зависит от поступления окислов серы с атмосферными осадками и органических кислот с площади дренируемого бассейна, а светловодных озер – исключительно от атмосферного загрязнения.

Другой способ оценки воздействия кислотного загрязнения на водоемы представляют региональные статистические модели, разработанные, в частности, для озер Скандинавии и Северной Америки. Наиболее часто используются модели, предложенные А. Хенриксеном [3]. Они выполнены на большом статистическом материале по озерам Скандинавии, которые расположены на скальных породах, характеризуются низким содержанием органического вещества и низким уровнем преобразования атмосферных выпадений на площади дренируемых бассейнов. Такие озера не характерны для большей части европейской территории России. Поскольку соотношение содержания кальция и магния довольно стабильно в широком диапазоне концентраций в природных водоемах, предложено использовать лишь одну величину – содержание кальция. При этом исходили из предположения, что закисление водоемов аналогично титрованию раствора бикарбоната

сильной кислотой. Первая стадия титрования соответствует озерам с бикарбонатным типом (классом) воды и уровнем pH выше 5.5. Вторая стадия включает в себя водоемы, характеризующиеся истощением бикарбонатной буферной системы, промежуточным содержанием сульфатов и имеющие значения pH воды в пределах 5.0–5.5. Третья стадия – ацидные водоемы с уровнем pH воды ниже 5.0, высоким содержанием сульфатов и отсутствием в ней бикарбонатов. При исследовании поверхностных вод, испытывающих разную нагрузку атмосферных сульфатов выявлено две зависимости между степенью закисления и ионным составом воды.

Первая зависимость касается уровня pH воды и содержания кальция не морского происхождения. Эмпирически построенная кривая делит озера на две группы. Озера, которые располагаются выше кривой, имеют уровни pH воды в пределах, определяемых содержанием кальция и, как следствие, щелочностью. Поступающие с атмосферными осадками кислоты успешно нейтрализуются в водоеме и на площади дренируемого бассейна. Под кривой располагаются озера, значения pH воды которых ниже, чем расчетные для незагрязненных водоемов. Это следует рассматривать как результат кислотного воздействия, т.е. снижение щелочности и pH воды без изменений содержания кальция.

Вторая зависимость, предложенная А. Хенриксеном [3] для оценки кислотного воздействия на водоемы, основывается на соотношении содержания ионов кальция или суммы $Ca^{++} + Mg^{++}$ к содержанию сульфатов в воде. Деление озер на три группы происходит при значениях pH воды 4.7 и 5.3.

Предложенные А. Хенриксеном модели для оценки кислотного воздействия на водоемы справедливы в случае изменения сульфатной нагрузки без изменения содержания кальция в поверхностных водах. Обе модели не учитывают трансформацию сульфатов на водосборе и роль органических кислот. Поэтому механический перенос схемы, разработанной в Скандинавии, на водоемы других регионов может быть не эффективным.

В соответствии с моделью Дж. Крамера и А. Тейссера [1] в оценке кислотного воздействия на водоемы должны учитываться не только кальций и магний в воде рек и озер, но и другие катионы. Теоретически зависимость между уровнем pH воды и суммой катионов может быть рассчитана по уравнению, описывающему реакцию углекислотного выветривания (выщелачивания). Озера, разделенные теоретической кривой, будут представлять собой либо водоемы, получающие излишнее количество ионов водорода, либо водоемы с повышенным содержанием нейтрализующих веществ. Допустимое расхождение с теоретически рассчитанной кривой 0.5 единицы pH. Эта модель не учитывает влияния органических соединений, значение которых может быть велико, особенно в реках и озерах с высокоцветной водой. Использование результатов измерений уровня pH и содержания катионов в воде исследованных нами водоемов свидетельствует о том, что озера, испытывающие повышенную кислотную нагрузку, присутствуют во всех выбранных нами районах. Коррекция данных, которая заключалась в вычитании из суммы концентраций катионов величины, эквивалентной содержанию органических анионов, принципиально не изменила положение озер в отношении линии раздела. От теоретической кривой ацидные озера остались на удалении более чем 0.5 единицы pH, что может свидетельствовать, во-первых, о повышенном поступлении кислот на водосбор этих водоемов, которое не может быть нейтрализовано, и,

во-вторых, о том, что влияние органических анионов существенно ниже, чем минеральных кислот.

Модель М. Томпсона, [1] так же как и предыдущая, требует включения всех катионов и не учитывает влияние органических кислот. Модель предполагает сбалансированность катионов сульфатами и бикарбонатами, а также атмосферное происхождение сульфатов. Для всех ионов делается поправка на океанический источник заноса. Точки, находящиеся ниже линии pH = 5.1 соответствуют озерам, в которых содержание катионов находится в избытке по отношению к бикарбонатам и которые можно рассматривать как закисленные. Применение этой модели для оценки сульфатного загрязнения исследованных нами озер без корректировки данных дает очень низкую сходимость теоретически построенных величин pH с реально наблюдавшимися. Коррекция данных таким же образом, как и для предыдущей модели, увеличивает долю сходимости до 30–50% (в основном за счет озер с уровнем pH < 6.0), что, однако, также мало приемлемо для оценочных работ.

6.5. Расчет критических нагрузок окислов серы для анализа масштабов антропогенного закисления озер

Предельно допустимой антропогенной кислотной нагрузкой является максимальная плотность атмосферных выпадений окислов серы и азота антропогенного происхождения, которая не приводит на территории данного региона к истощению бикарбонатной буферной системы, изменениям в структуре сообществ биоты и скорости протекания биологических процессов в водоемах. Химическим выражением предельной, или критической, нагрузки может служить такая плотность выпадения этих окислов, при которой содержание сульфатов и нитратов в водоеме становится равным содержанию основных катионов, несбалансированных органическими анионами.

Оценка кислотного воздействия на основе исследования ионного состава природных поверхностных вод широко используется в мировой практике. Однако различия природно-климатических, особенно геологических и гидрологических, условий не позволяют в настоящее время создать универсальную систему оценки. К наиболее удачным относится метод, учитывающий чувствительность водоема и динамику его закисления, который основывается на сравнении химического состава воды, имевшего место до антропогенного воздействия, с существующим в настоящее время. В целом химический состав описывается следующим соотношением концентраций ионов:

$$[Ca^{++}] + [Mg^{++}] + [Na^{+}] + [K^{+}] + [H^{+}] + [NH_4^{+}] = \\ = [HCO_3^{-}] + [SO_4^{-}] + [NO_3^{-}] + [Cl^{-}] + [A^{n-}], \qquad (6.4)$$

где A – концентрация органических анионов – расчитывается при условии, что другие ионы, помимо указанных, не имеют существенного значения.

Поскольку для большинства озер содержание ионов в воде до начала закисления неизвестно, обычно это соотношение рассчитывается по отношению прироста катионов неморского происхождения к приросту сульфатов неморского происхождения, которое варьирует почти от 0 в очень мало минерализованных водое-

мах, расположенных на слабовыветриваемых породах, до 1, при концентрации катионов выше 200–400 мкг-экв/л:

$$F = \Delta BC^*/\Delta SO_4^*, \quad (6.5)$$

где Δ – увеличение концентрации, * – концентрация ионов неморского происхождения.

Этот коэффициент (F-фактор) может быть применен как для прогноза последствий изменения сульфатной нагрузки, так и для расчета концентраций катионов в воде озер до начала закисления. В последнем случае величина коэффициента находится из уравнения:

$$F = \sin (90(BC^*)/S), \quad (6.6)$$

где S – сумма катионов, при которой F = 1 (200, 300 или 400 мкг-экв/л).

Исходная концентрация сульфатов (SO_{40}) неантропогенного происхождения в воде может быть рассчитана или найдена эмпирически, путем анализа химического состава воды в озерах, не испытывающих кислотного воздействия. Эта концентрация для озер Норвегии определена в 15 мкг-экв/л. Вероятно, содержание сульфатов природного происхождения в озерах Карелии должно быть аналогичного порядка, а в озерах Вологодской области существенно меньше, поскольку озера изолированы от подстилающих пород слоем торфа, в котором происходит ассимиляция и восстановление сульфатов, а сами породы почти не содержат серу. Поэтому за исходную концентрацию анионов в закисленных озерах принимается сумма: 15 мкг-экв/л + концентрация органических анионов.

Концентрация основных катионов неморского происхождения до начала закисления (BC_0^*) рассчитывается, согласно уравнению:

$$BC_0^* = BCt^* - F(SO_4t^* - SO_{40}), \quad (6.7)$$

где BCt* и SO_4t^* – измеренные современные концентрации основных катионов и сульфатов в воде озер.

При этом считается, что содержание нитратов и органических анионов при закислении (по мере роста сульфатной нагрузки) не изменяется или меняется незначительно. Согласно этому подходу, ацидные водоемы, где расчетная сумма исходных концентраций основных катионов (BC_0^*) ниже суммы органических анионов и фоновых сульфатов неморского происхождения, принято считать закисленными в результате природных процессов.

Критическая кислотная нагрузка (critical loads – CL) – это максимальное поступление кислот, которое не приводит при длительном воздействии к изменениям в биоте. Расчет критической нагрузки основывается на анализе баланса поступления кислот из атмосферы и некоторых предельных величин кислотонейтрализующей способности (ANC_{limit}) вод озер и рек. Как правило, используют три предельных значения (ANC_{limit}): 50, 20 и 0 мкг-экв/л. Кислотонейтрализующая способность (ANC) характеризует способность вод озер и рек нейтрализовать поступление сильных кислот без изменения кислотного баланса. Озера с ANC < 0 считают сильно (окончательно) закисленными (pH < 4.9–5.3). Уровень ANC до 50 мкг-экв/л соответствует чувствительным к закислению водоемам. Водоемы с

ANC выше 50 мкг-экв/л относят к достаточно устойчивым к кислотному загрязнению.

Величину критической нагрузки находят из уравнения:

$$CL = (BC_0^* - ANC_{limit})Q - BC_d^*, \quad (6.8)$$

где Q – суммарное количество осадков за год (мм = дм^3/м^2 в год); BC_d* – атмосферное поступление основных катионов (Ca^{++} + Mg^{++} + Na^+ + K^+) неморского происхождения (мкг-экв/м^2), BC_0* – исходная (расчетная) концентрация катионов неморского происхождения до закисления (мкг-экв/л). BC_0* рассчитывают по [2]:

$$BC_0^* = Bct^* - F(SO_4t^* - SO_{40}), \quad (6.9)$$

где: Bct* и SO_4t* – современная (измеренная) концентрация основных катионов и сульфатов в воде озер, SO_{40} – исходная (расчетная) концентрация сульфатов неантропогенного происхождения, для норвежских озер принимают 15 мкг-экв/л, F – коэффициент, представляющий отношение прироста основных катионов к приросту сульфатов.

Если количество поступающих в систему озеро/водосбор кислотообразующих соединений приводит к превышению концентрации кислот над содержанием основных катионов, то данное озеро будет закислено. Таким образом, критическая антропогенная кислотная нагрузка может быть определена как количество поступающих из атмосферы окислов серы и азота, которое приводит к образованию в воде озер сульфатов и нитратов в концентрации, эквивалентной содержанию основных катионов.

На основании наших данных о химическом составе воды исследованных озер и поступлении сульфатов с атмосферными осадками были определены величины критической нагрузки сульфатов для ландшафтов, где расположены исследованные озера (Карелия, север и юг Вологодской области). Для уровня ANC_{limit} = 0 критическая нагрузка по сульфатам составила 37 мкг-экв/м^2 в год в ландшафтах Карелии, 104 мкг-экв/м^2 в год на севере Вологодской области и 135 мкг-экв/м^2 в год на юге, или 1.8, 4.9 и 6.5 г/м^2 в год соответственно. Во всех группах были озера, для которых критическая нагрузка равнялась нулю, то есть они были закислены до начала антропогенной ацидификации вследствие природных процессов. Для уровня ANC_{limit} 50 мкг-экв /л величины критической нагрузки были ниже. Сравнение полученных критических нагрузок с реально наблюдаемым антропогенным поступлением сульфатов в исследованных ландшафтах позволяет сделать следующее заключение. Для водосборов карельских озер при ANC_{limit} = 0 плотность только одних влажных выпадений окислов серы в 1.5 раза выше критической нагрузки. Критическая нагрузка на водосборы Вологодской обл. близка к сумме влажных и сухих выпадений окислов серы. Это и определяет высокий уровень закисления малых озер.

Таким образом, ацидные водоемы, где расчетная сумма исходных концентраций основных катионов (BC_0*) ниже суммы органических анионов и фоновых сульфатов неморского происхождения, принято считать закисленными в результате природных процессов. Для них критическая кислотная нагрузка близка к нулю или отрицательна. До начала антропогенной ацидификации в результате забо-

лачивания были закислены только некоторые сильно гумифицированные озера, а светловодные были циркумнейтральными.

6.6. Реакция гидробионтов на снижение уровня pH воды

Реакция живых организмов на снижение уровня pH воды отличается разнообразием, как между таксономическими группами, так и внутри одних и тех же групп, но обитающих в разных регионах. Те немногочисленные изменения в структуре сообществ и функционировании организмов, которые наблюдались во всех без исключения исследованиях, в данном разделе будут выделены *курсивом*.

6.6.1. Фитопланктон

Сторонники гипотезы олиготрофикации водоемов под влиянием кислотных атмосферных осадков исходят из предположения о том, что ацидные озера имеют большую прозрачность воды по сравнению с циркумнейтральными озерами. Вероятно, в силу того, что продукция фитопланктона в таких условиях снижается, потому что нарушаются циклы ключевых биогенных элементов. Однако данные по состоянию фитопланктона в озерах на период времени, предшествующий закислению, отсутствуют. За исключением одного случая, экспериментальное искусственное закисление озер в нескольких регионах (1980–1990) не приводило к снижению продукции и биомассы фитопланктона. Более того, регистрировалось увеличение продукции фитопланктона. Объяснением такого эффекта было повышение прогревания нижних слоев воды в результате увеличения прозрачности. Вместе с тем во всех исследованиях было показано, что *число видов фитопланктона и его разнообразие снижалось по мере снижения уровня pH воды*. При этом исходные виды замещались ацидотолерантными формами, количество которых невелико [1].

Исследования в Дарвинском заповеднике показало, что в закисленных озерах пропорция зеленые – диатомовые в основном сохраняется, но на второй план выступают золотистые или динофлагелляты. При этом резко снижается доля синезеленых. Сокращается и число видов эвгленовых, предпочитающих воды с высоким содержанием органического вещества. Связь числа таксонов (n) с величиной pH аппроксимировалась прямой линейной зависимостью и описывалась уравнением, очень близким к полученному для озер Адирондак (США). При увеличении ацидности возрастает относительное число олигосапробов, предпочитающих воды с низким содержанием органического вещества. Число *ацидофилов и ациобионтов возрастает с увеличением степени ацидности* озер.

Таким образом, снижение уровня pH воды озер приводит к обеднению таксономического богатства фитопланктона и способствует увеличению доли стенобионтов. Происходит увеличение степени доминирования. Увеличивается средний размер клеток [1].

6.6.2. Перифитон и макрофиты

Наземные виды мха, первую очередь Sphagnum, при закислении озер разрастаются по дну, переходя в подводное состояние. Такие наблюдения были сделаны в Швеции, Финляндии, Германии, России и восточных районах Канады. При

этом происходила элиминация исходных видов макрофитов. Летом, при прогревании воды, в прибрежной зоне ацидных озер интенсивно развиваются нитчатые водоросли. *Видовое разнообразие водорослей перифитона снижается при снижении уровня pH воды*. В ацидных озерах, по сравнению с циркумнейтральными, биомасса сообществ перифитона в литорали высокая, а продукция низкая, вероятно, из-за ограниченного количества доступного углерода (при низких значениях pH воды карбонаты и бикарбонаты переходят в двуокись углерода, которая в свою очередь улетучивается в атмосферу). Высшая водная растительность нечувствительна к существующим в настоящее время изменениям уровня pH воды [1].

6.6.3. Зоопланктон

Нейтральные и слабокислые озера по составу зоопланктона практически не различаются (сходство их фаун 92–100%). Такая высокая степень сходства зоопланктона во всем интервале pH воды от 4.1 до 7.5 не дает возможности различать по качественному составу фауны сообщества водоемов даже с крайними значениями pH. При переходе от нейтральных водоемов к слабокислым эдификатор зоопланктона не изменяется, но происходят существенные трансформации на уровне субдоминантов зоопланктоценозов. Обычные для сообществ нейтральных озер рачки *Daphnia cristata* и *Mesocyclops leuckarti* замещаются таксономически близкими *Daphnia longispina* и *Thermocyclops oithonoides*, приспособленными к существованию при пониженном уровне pH воды и высокой гумификации. При pH воды ниже 5 в наиболее закисленных водоемах *E. graciloides* постоянно занимает место эдификатора сообществ зоопланктона и образовывал до 40% от суммарного обилия (в отдельные годы – 45–55%). Для сильно закисленных водоемов с pH воды ниже 5 характерна своеобразная структура сообществ зоопланктона, при которой на фоне высокого уровня доминирования формируются комплексы зоопланктона с 2 эдификаторами и происходит полное замещение коловраток *Asplanchna* диаптомидами как в светловодных, так и в гумифицированных озерах. В сообществах этой группы водоемов резко возрастает доля кладоцер. Основную часть биомассы в закисленных озерах образуют ракообразные. Коловратки играют незначительную роль в планктоне этих водоемов, их доля по численности не превышает 30%, по биомассе – 6% от суммарных значений этих величин.

6.6.4. Макрозообентос

Бентосные сообщества довольно тонко реагируют на снижение уровня pH:

- элиминацией некоторых кислото-чувствительных видов (моллюски и крупные ракообразные);
- изменением обилия остающихся ацидофильных видов (например, через смену в системе хищник – жертва).

Снижение pH обычно ассоциируется со снижением числа видов, однако в случае с некоторыми толерантными к закислению беспозвоночными обилие может возрастать.

Концентрация кальция обычно рассматривается как один из главных факторов распределения и обилия пресноводных моллюсков, особенно гастропод. Гастроподы не были обнаружены в озерах с концентрацией Ca ниже 1,7 мг/л и Mg ниже 0,5 мг/л. Соответствующая величина для Bivalvia была 1 мг/л и 0,4 мг/л. Гастроподы более чувствительны к кислотности, мелкие Bivalvia более устойчивы, но

также отсутствуют в ацидных озерах. Тем не менее, в малых закисленных озерах северной Финляндии (с уровнем pH > 5,0) отмечается высокая встречаемость моллюсков *Pisidium spp*. Отсутствие моллюсков в озерах с мягкой водой традиционно связывают с ацидификаций, в то время как величина общей жесткости, присутствие водных макрофитов и характер грунта могут считаться важными факторами, влияющими на распределение этих организмов. Взаимосвязь между числом видов моллюсков и кислотностью была сильнее, когда были исключены гумифицированные озера (цветность > 50 мг Pt/л) r = – 0,68 (p < 0,001) для гастропод и r = – 0,70 (p < 0,001) для Bivalvia. Большинство олигохет (за исключением *Lumbriculidae*) не найдены в озерах с уровнем pH воды 5,3 и ниже. С другой стороны *Limnodrilus sp.* встречается в водоемах с периодическим снижением уровня pH воды до этого уровня.

При pH < 4,9 пиявки не встречаются, а при pH < 5,5 они редки.

Насекомые реагируют на снижение pH в водоеме в основном снижением численности; многие виды отрядов *Ephemeroptera* и *Plecoptera* исчезают, хотя крупные беспозвоночные хищники, такие как личинки стрекоз, веснянок и вислокрылок *Sialis* индифферентны к кислотности. Численность личинок стрекоз бывает даже выше в ацидных озерах по сравнению с циркумнейтральными. В озерах Норвегии присутствие 10 из 22 видов этих двух отрядов прямо коррелирует с уровнем pH воды. *Paracapnia angulata* Hanson (*Plecoptera*: *Caphidae*) толерантны к низким pH. Сообщества насекомых резко отличаются в зависимости от того, есть в озере рыба или нет, и подчеркивается, что именно наличие рыб, а не высокая кислотность является основной причиной изменений в составе сообществ водных насекомых. Даже чувствительные к закислению виды в какой-то степени выигрывают при исчезновении пресса рыб, несмотря на увеличение численности ацидотолерантных крупных видов насекомых.

В группе ацидных озер Вологодской области эдификатор сообществ тот же, что и в нейтральном озере – это виды р. *Chironomus*, но в составе доминантов появляется много хищных форм, таких как *Procladius sp.*, личинок ручейников *Cyrnus flavidus*, большекрылых, *Sialis* и личинок стрекоз п/отр. *Anizoptera*. Центральная часть ацидных озер отличается от нейтральных количественной и качественной бедностью донной фауны. Численность, в зависимости от трофического статуса и гумификации, от 77 до 457 экз/м^2, биомасса от 1,0 до 4,4 г/м^2 [1].

6.6.5. Микрофлора и микробиологические процессы

Ацидификация поверхностных вод имеет огромное воздействие на процессы разложения макрофитного материала. *Скорость разложения водных макрофитов и опада прибрежной растительности резко снижается при закислении в зимнее время*. Причина снижения скорости разложения макрофитов в ацидной воде комплексная. Отмечается прямое воздействие низкого уровня pH на число и активность водных бактерий и грибов. Несмотря на то что все грибы могут развиваться при низких величинах pH, мацерация ими листьев нимфейных наблюдается только при pH > 5,5. Видимо подавление разрушения пектина является главным фактором, обусловливающим подавление фрагментации листьев при низком pH. На озерах Вологодской области показано, что с наибольшей интенсивностью деструкция протекает в период влияния весеннего паводка в нейтральном озере, где минерализовалось 150 мг/(м^3 сут.) органического вещества. Гораздо медленнее распад ОВ шел в воде ацидного полигумозного озера – 40 мг/(м^3 сут.). Летом при

максимальной температуре деструкционные процессы протекали наиболее интенсивно в озерах с высокой первичной продукцией ОВ – в эвтрофном озере и мезотрофном озере, за сутки в них разрушалось в 2–3 раза больше ОВ, чем весной. Отношение валовой продукции ОВ к суммарной деструкции было равным 0,7–1,0, т.е. для жизнедеятельности микроорганизмов было достаточным содержания автохтонного ОВ. В ацидном олиготрофном озере оно соответствовало 0.4, что свидетельствует о более значительной роли ОВ аллохтонного происхождения в жизни водоема, нежели автохтонного. Суммарная суточная деструкция ОВ в весенне-зимнее время составила менее 100 мг/м^3. В ацидном олиготрофном озере за сутки минерализовалось 16 мг/м^3. В марте перед вскрытием озер деструкция увеличилась в 2–4 раза. Максимальные величины наблюдались в эвтрофных нейтральных озерах. Доля бактериальной деструкции в среднем по озерам составила 87%. В ацидных озерах бактериальная деструкция может достигать 80–100% от суммарной. Продукция бактериальной массы нередко близка к величинам продукции органического вещества фитопланктона. Это свидетельствует о том, что в метаболизм бактерий вовлекается как автохтонное, так и аллохтонное органическое вещество. В ацидных озерах, как правило, величины биомассы и ее продукция соизмеримы, т.е. количество продуцируемых бактерий приблизительно равно к таковому элиминируемых. В озерах с pH воды, близкой к нейтральной, продукция превалирует над биомассой бактерий, что является характерным для эвтрофных водоемов.

Проведенные исследования показали, что влияние ацидификации озер на микобиоту неоднозначно. При низких значениях pH воды снижается численность и изменяется качественный состав низших водных грибов, оомицетов. В то же время ацидификация не оказывает лимитирующего воздействия на заспоренность воды клетками дрожжей и диаспорами гифальных грибов, известных как почвенные, или наземные, грибы-деструкторы. Их количество сохраняется в ацидных озерах, либо превышает в них уровень заспоренности нейтральных вод. Высокая численность этих организмов является косвенным свидетельством их вклада в организацию экосистем водоемов, особенно гумифицированных, с низким уровнем pH воды. Значительная часть грибов относится к ацидотолерантным организмам, способным компенсировать существование в экстремальных условиях среды с помощью регуляции дыхания и ферментных систем, являясь одной из редких групп организмов в озерах, которые могут «извлекать выгоду» из эффекта ацидификации и участвовать в изменении циркулирования питательных веществ на разных трофических уровнях [1].

6.6.6. Паразитофауна рыб

С уменьшением трофности и pH воды число видов сокращается и снижается зараженность. Наиболее сложные жизненные циклы характерны для трематод. В жизненном цикле *Bunodera luciopercae* участвуют промежуточный (моллюски сем. *Pisidiidae*), дополнительный (*Cladocera*), реже (*Copepoda*) и окончательный (окунь, ерш) хозяева. Рассматривая встречаемость этой трематоды в озерах Вологодской области, нетрудно заметить, что она зависит от присутствия моллюсков, так как последние являются обязательным звеном в жизненном цикле всех трематод. Существование моллюсков, в свою очередь, определяется уровнем минерализации воды, концентрацией в ней ионов кальция, идущего на построение раковин. Минимальное содержание кальция, достаточное для развития моллюсков, имеется

в олигоацидных озерах. Цестоды ерша и окуня представлены 2 видами – *Proteocephalus percae* и *Triaenophorus nodulosus*. *P. percae* развивается с участием промежуточного (*Copepoda*) и дефинитивного (окунь, ерш) хозяев; *T. nodulosus* – с участием 2 промежуточных (*Copepoda*; окунь, ерш) и дефинитивного (щука) хозяев. Окунь и копеподы относятся к обычным членам сообществ в озерах любой степени закисления. Наличие всех необходимых хозяев позволяют *P. percae* заселять водоемы с различным уровнем pH. Распространение *T. nodulosus* лимитируется отсутствием щуки. Поэтому эта цестода встречается только в нейтральных и слабозакисленных озерах. В исследованных озерах из 2 видов нематод (*Eustrongylides tubifex* и *Camallanus lacustris*), встречающихся у окуней и ерша, жизненный цикл известен только для последнего. Он протекает с участием копепод, личинок стрекоз, водяного ослика (промежуточные хозяева), молоди карповых рыб (резервуарные хозяева) и хищных рыб (в качестве окончательных хозяев). Развитие паразита может успешно завершаться и при отсутствии ряда хозяев, таких как водяной ослик, личинки стрекоз и карповые рыбы. В озере любого типа эта нематода находит необходимый набор видов хозяев для своего развития, что делает ее самым обычным паразитом окуня. По характеру своего развития *Camallanus lacustris* отличается от других рассмотренных видов. Самкам этих нематод свойственно живорождение. Их личинки способны подолгу вести свободный образ жизни в воде, сохраняя инвазионность. В целом для этих личинок нематод характерна очень высокая устойчивость к самым разным факторам внешней среды.

В кислых озерах зараженность окуня нематодой *Camallanus lacustris* значительно выше, чем во всех других. В большинстве исследованных нами ацидных озер экстенсивность инвазии рыб достигала 100%.

6.6.7. Кислотное воздействие на рыб

Ихтиофауна ацидных водоемов обеднена. Сиг, форель, голец, гольян, плотва, налим – далеко не полный список рыб, исчезающих из водоемов. Абсолютные значения pH воды, при которых отмечалась массовая гибель рыб, не одинаковы даже для одного вида. Для лососевых эти значения колеблются в пределах 3,9–5,2, вероятно из-за того, что содержание отдельных металлов и их токсическое действие может варьировать на фоне изменяющихся значений pH воды. Налим исчезает из водоемов при снижении уровня pH воды в течение нескольких месяцев до 6,0, плотва и большинство карповых – 5,5. Самым устойчивым видом ихтиофауны является окунь.

Стадии развития рыб по степени уменьшения чувствительности к низким значениям pH среды образуют следующий ряд: созревание гонад, выживаемость личинок, рост личинок, оплодотворение икры. В некоторых исследованиях обнаружены отклонения от данной схемы, так же как отмечаются расхождения между лабораторными и полевыми наблюдениями. Нарушения формирования гонад при закислении среды обитания наблюдались как у самок, так и у самцов.

В полевых наблюдениях и в экспериментальных условиях неоднократно отмечалось перед гибелью рыб резкое снижение содержания ионов натрия и хлора в плазме крови независимо от степени минерализации воды и видовой принадлежности рыб. При хроническом воздействии регистрировались нарушения минерального обмена, что отражалось на костных структурах.

Список литературы

1. Комов В.Т. Причины и последствия антропогенного закисления озер. Курс лекций. Нижний Новгород: Вектор-ТиС, 2007. 112 с.

2. Forsius M., Kamari J., Kortelainen P., Manio J., Verta M., Kinnunen K. Statistical lake survey in Finland: regional estimates of lake acidification / Acidification in Finland. Berlin – Heidelberg, 1990. P. 759–781.

3. Henriksen A. Acidification of freshwaters – a large scale titration // Ecological impact of acid precipitation. Proceedings of on international conference. Sandefjord, Norway. 1980. P. 68–74.

Глава VII

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ЭВТРОФИРОВАНИЯ

Введение

Во второй половине XX столетия в связи с усилением хозяйственного развития территорий, приводящего к увеличению сбросов минеральных и органических веществ, стало наблюдаться резкое изменение экологического состояния водоемов и ухудшение качества их вод. Одна из причин этого процесса – увеличение продуктивности (трофии) водных экосистем, что в настоящее время наблюдается практически во всех водоемах мира. Оно тесно связано с увеличением продукции и биомассы основных фотосинтезирующих организмов – микроскопических планктонных водорослей. Из лимнологии известно, что на протяжении своего существования (старения) водоем обычно проходит определенные стадии трофии. Этот процесс развивается медленно (десятки или сотни лет) и скорость его определяется морфометрическими параметрами водоема, его историей и географическими особенностями. Быстрое повышение биопродуктивности и весь комплекс связанных с этим нарушением параметров водной среды вызван антропогенным эвтрофированием. Для понимания процессов, происходящих в водных экосистемах в ходе эвтрофирования, и принятия адекватных решений для устранения его последствий необходимо знать, каковы его причины и влияние на водоемы, их обитателей и человека.

7.1. Проблема эвтрофирования. Основные понятия и термины. Естественное эвтрофирование

Эвтрофирование – процесс роста общей продуктивности экосистемы водоема (водной толщи, донных отложений), т.е. накопления органического вещества в водоеме. Понятие трофии (trophe – питание, эутро (греч.) – тучность, жирность) введено в лимнологию во втором десятилетии XX века для характеристики способности водоема воспроизводить органическое вещество как основу рыбопродуктивности. Вскоре это понятие приобрело более широкое значение. В ходе дальнейшего изучения лимнических процессов, превращения вещества и потоков энергии оно стало **интегрирующей характеристикой водных экосистем и представляет основу биолимнологической классификации и типологии водоемов.**

Основными компонентами водных экосистем, способными самостоятельно создавать (продуцировать) органическое вещество являются **автотрофные организмы** (водоросли, высшая водная растительность) и **хемосинтетики** (бактерии). Однако именно органическое вещество растительного происхождения является исходной энергетической основой для всех последующих этапов продукционного процесса. В основе образования первичного органического вещества находится, как известно, балансовое равновесие фотосинтеза:

$$6CO_2 + 6H_2O + 2818.7\ кДж \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \qquad (7.1)$$

В процессе фотосинтеза природная вода, взаимодействуя с углекислым газом под влиянием солнечной радиации, является одновременно источником образования органического вещества. Использование световой энергии для биосинтеза стало возможно благодаря наличию у растений комплекса поглощающих свет пигментов, главным из которых является хлорофилл. Растения в грандиозных масштабах осуществляют процесс преобразования солнечной энергии в химическую энергию продуктов фотосинтеза, необходимую для поддержания жизни и круговорота вещества и потоков энергии в биосфере нашей планеты. Основными фотосинтетиками в водоемах являются **фитопланктон и высшая водная растительность.**

Растения каждые 2 млн лет разлагают столько воды, сколько ее содержится в настоящее время в морях и океанах. Особенно велика роль микроскопических водорослей. Суммарное количество фитопланктона в Мировом океане составляет 1.5 млрд т (для сравнения – бактериопланктона – 70 млрд т, зоопланктона – 22.5 млрд т, зообентоса – 10 млрд т, фитобентоса – 0.2 млрд т). Биомасса водорослей, имеющаяся в водоемах, значительно ниже той, которая воспроизводится ими в течение года. Это объясняется тем, что водоросли – основной источник питания животных. Живое органическое вещество – основа кормовой базы населения гидросферы. По данным В.Г. Богорова, годовая продукция водорослей мирового океана достигает 550 млрд т, зоопланктона – 53 млрд т, зообентоса – 3 млрд т. Таким образом, водоросли – основной источник пищи и энергии для всего биоценоза. Их еще называют **первичными продуцентами**.

Первичная продукция – скорость новообразования органического вещества автотрофными организмами. По ориентировочным расчетам, первичная продукция в озерах и водохранилищах варьирует от 4 млн до 2.1×10^7 т С в год или 8.4×10^6 – 4.4×10^7 т органического вещества. Концентрация углекислоты в воде, используемая морским фитопланктоном, в 10 раз больше содержания ее в атмосферном воздухе. Планктонные водоросли имеют больше, чем наземные растения, возможности контакта с внешней средой для питания, так как воспринимающей поверхностью в процессе фотосинтеза у них является вся поверхность клеток.

Создавать органическое вещество своего тела могут и микроорганизмы – **хемосинтетики,** но на основе использования энергии различных химических реакций. **Хемосинтетики – это хемосинтезирующие бактерии, или хемотрофы**. Углерод, как и в случае с фотосинтетиками, они получают за счет углекислого газа, но используют в качестве энергии энергию окисления неорганических веществ и ферментов. К хемосинтезирующим бактериям относят серобактерии, водородные, железобактерии, нитрифицирующие, марганцевые. Хемосинтезирующие бактерии встречаются во всех водоемах, как пресных, так и морских. Они обитают в толще воды, на поверхности и в глубине грунта. В наибольшей степени они концентрируются там, где анаэробные условия сменяются аэробными, так как для своей жизнедеятельности нуждаются в кислороде и восстановленных соединениях, которые, в частности, образуются в результате анаэробного распада органических веществ. Наибольшее значение в водоемах имеют бактерии, окисляющие сероводород и серу. Так как хемосинтетики используют недоокисленные

продукты анаэробного распада, наибольшее их количество концентрируется в грунтах. Среди грунтов наиболее богаты ими илы, содержащие значительное количество органического вещества. Интенсивность хемосинтеза в толще воды обычно в десятки и сотни раз ниже, чем в грунтах. Хемосинтез в водоемах следует рассматривать как вторичный процесс, который в конечном итоге использует энергию органического вещества, создаваемого при фотосинтезе. Следовательно, роль хемосинтетиков заключается в трансформации энергии, аккумулированной фотосинтетиками. Таким образом, подавляющее количество органических веществ, образующихся в водоемах, синтезируются из минеральных в процессе фотосинтеза за счет утилизации солнечной энергии. **Количество органического вещества, продуцируемого в единицу времени, называется продуктивностью**. Продуктивность автотрофных организмов называют первичной продуктивностью, а продуктивность других живых компонентов экосистем – вторичной продуктивностью.

Для синтеза органического вещества необходима углекислота, входящая в состав атмосферы или находящаяся в растворенном состоянии в воде. Основные звенья круговорота углерода представлены на рис. 7.1 (ppt[1]), из которого видно, что в процессе фотосинтеза углекислота превращается в органические вещества (углевод, белки, липиды), служащие пищей животным. Дыхание, брожение (разложение) и сгорание топлива возвращают углекислоту в атмосферу.

Органические вещества в водоеме обычно подразделяют на **автохтонные и аллохтонные**. Запасы автохтонного органического вещества пополняются за счет фотосинтеза фитопланктона, а запасы аллохтонного – за счет выноса их с водосборной площади, поступления с атмосферными осадками, а также с бытовыми и промышленными стоками. Однако именно органическое вещество растительного происхождения является исходной энергетической базой для последующих этапов продукционного процесса. Перенос энергии пищи от ее источника (автотрофов) через ряд организмов, происходящий путем поедания одних организмов другими, называется **пищевой цепью**. Первый трофический уровень занимают зеленые растения и их называют продуценты, второй трофический уровень – травоядные (первичные консументы), хищники – вторичные консументы, вторичные хищники – третичные консументы. Можно выделить консументов 4, 5 и 6 порядков. Обычно пищевые цепи состоят не более чем из 5–6 звеньев. Конечное звено пищевой цепи образуют деструкторы, или редуценты – микроорганизмы, разлагающие органические вещества: бактерии, дрожжи, грибы-сапрофиты. Пищевые цепи можно разделить на два основных типа: **пастбищная** и **детритная** цепь. **Пастбищная цепь** начинается с зеленого растения (фитопланктона) и далее идет к растительноядным животным (пасущимся), поедающим живые растительные клетки. **Детритная цепь** (цепь разложения) идет от мертвого органического вещества (детрита – совокупности взвешенных в воде органо-минеральных частиц) к микроорганизмам-редуцентам и животным, поедающим мертвые остатки (детритофагам), а затем к питающимся ими хищникам (ppt[2], рис. 7.2).

Пищевые цепи не изолированы друг от друга и тесно переплетаются, образуя так называемые пищевые сети. В ответ на воздействие факторов внешней среды в экосистеме может быстро происходить переключение энергетических потоков.

---

[1] См. диск с презентацией, подготовленной автором для учебного процесса каф. экологии ННГУ.

[2] См. 1.

Чем длиннее пищевая цепь, тем большая роль различных плотоядных (хищников), чем она короче, тем выше роль редуцентов (детритной цепи). На рис. 7.3 (ppt[3]) представлена схема структуры классической пищевой цепи и микробной петли в толще воды и на дне водоема с учетом всех возможных звеньев.

С переходом с одного трофического уровня к следующему численность и биомасса нередко снижается за счет трансформации органического вещества на каждой ступени. С точки зрения законов термодинамики принципы организации пищевых цепей выглядят следующим образом: приток энергии на каждый трофический уровень уравновешивается ее оттоком, и каждый перенос энергии сопровождается ее рассеиванием в форме, недоступной для использования (при дыхании). На каждом последующем уровне поток энергии уменьшается. Так, на первом трофическом уровне поглощается 50% падающего света, а превращается в энергию пищи всего 1% поглощенной энергии. Вторичная продуктивность на каждом последующем трофическом уровне консументов составляет 10% предыдущей (правило Линдемана, правило 10%) (ppt[4], рис. 7.4). Поскольку растения и животные производят немало трудно перевариваемого органического вещества (целлюлоза, лигнин, хитин), а также химические ингибиторы, препятствующие поеданию всевозможными консументами, то средняя эффективность переноса энергии между трофическими уровнями в целом составляет 20% и менее.

7.2. Первичная продукция, минеральное питание, круговорот основных биогенных элементов

Первичную продукцию обычно отождествляют с фотосинтезом, преимущественно планктонных водорослей. На самом деле ее следует рассматривать как первичный биосинтез, который складывается из фотосинтеза и минерального питания. Элементы минерального питания оказывают влияние на всю жизнедеятельность гидрофитов. Уменьшение или увеличение их количества отражается на интенсивности фотосинтеза и на составе образующихся в этом процессе продуктов.

Минеральные элементы влияют на фотосинтез, изменяя состояние клеточных мембран и соответственно на фотосинтетическое фосфорелирование и транспорт электронов. Для синтеза протоплазмы живым организмам необходимо около 40 химических элементов, из которых самыми важными считаются углерод, азот, фосфор, кремний, железо, марганец и некоторые микроэлементы. **Минеральные соединения, которые наиболее активно участвуют в жизнедеятельности водных организмов, называются биогенными веществами** (от греч. bios – жизнь, genos – рождение). Биогенные вещества, содержащиеся в воде, не только исчерпываются растениями, но и непрерывно возобновляются (регенерируют) в результате отмирания гидробионтов и их разложения, так что химическая база фотосинтеза непрерывно восстанавливается.

Углерод. В качестве углеродного минерального питания растения способны использовать различные соединения. Некоторые водоросли могут утилизировать углерод бикарбонатов. У некоторых интенсивность фотосинтеза зависит только

[3] См. 1.
[4] См. 1.

от присутствия свободных молекул CO_2. Для пресноводных цианопрокариот (синезеленых водорослей), например, установлено преимущественное потребление углерода в форме бикарбонатов. В наилучшей степени обеспечивает ход фотосинтеза присутствие в воде свободной углекислоты, диффундирующей из атмосферы или выделяющейся из бикарбонатов. Чем интенсивнее растения потребляют углекислоту, тем большее количество ее поступает в воду. Поскольку при ее поглощении растения повышают pH воды, происходит переход бикарбонатов в монокарбонаты с высвобождением молекул CO_2. Пока в воде достаточно бикарбонатов, фотосинтез не ограничивается недостатком источников углеродного питания.

Фосфор относится к числу наиболее важных биогенных элементов. Он присутствует в клеточном материале. Фосфатные группы являются основными структурными элементами нуклеиновых кислот, фосфолипидов и частью АТФ, участвующих в энергетических и анаболических процессах. Фосфор ассимилируется из среды обитания в процессах фотосинтеза, хемосинтеза и разложения органических остатков. В природных водах он содержится в виде минеральных и органических соединений. Запасы фосфора в водоемах пополняются за счет выщелачивания почвенных и горных пород и биохимического распада водной и наземной растительности (ppt[5] рис. 7.5). Фосфор в воде находится в виде минеральных и органических соединений, каждая из этих форм может быть или в растворенном состоянии, или в виде взвешенных частиц. Сумма всех форм фосфора обозначается как общий фосфор.

Содержание общего фосфора варьирует от десятых до нескольких сотых мг/л. При отсутствии фосфора водоросли не фотосинтезируют и вскоре отмирают. При избытке фосфора водоросли накапливают его в своих клетках, что позволяет некоторое время им функционировать в среде, лишенной фосфора. Наиболее легко усваиваемая фитопланктоном форма фосфора – ортофосфаты ($H_2PO_4^-$ при pH 3–7, HPO_4 при pH 8–12). Различные формы фосфора находятся в непрерывном взаимодействии, что создает трудности при изучении динамики биогенных элементов.

Взвешенный фосфор – адсорбирован на поверхности взвешенного материала или связан с его структурами. Взвешенные частицы в состоянии покоя оседают на дно под действием силы тяжести и могут там находиться неопределенно долго. Органический (связанный с углеродом) взвешенный фосфор может потребляться организмами и бактериями, питающимися детритом. Неорганический (минеральный) взвешенный фосфор может растворяться и усваиваться растениями и бактериями. В результате взмучивания, перемешивания, диффузии фосфор из донных отложений попадает в толщу воды.

Растворенный фосфор – к этой форме относятся свободные ионы и частицы < 1 мкм. Они находятся в толще воды и биологически доступный фосфор сосредоточен главным образом в поверхностных слоях (в эвфотической зоне – зоне фотосинтеза). Ниже зоны фотосинтеза потребление фосфора не происходит. Фосфор, который не утилизируется водорослями, может ассимилироваться бактериями и превращаться в органический фосфор. Он может также осаждаться и связываться с частицами донных отложений и может быть вынесенным из водоема водным потоком.

Для оценки количества биологически доступного фосфора или общего фосфора, поступающего в водоем в течение года, используют меру – **фосфорная**

---

[5] См. 1.

нагрузка. Это основной показатель возможности обогащения биогенными элементами. Например в оз. Балатон (Венгрия) фосфорная нагрузка составляет 0.62 г/м^2 в год, в Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга) – 1.4 г/м^2 в год.

Круговорот фосфора в водной среде существенно однонаправлен (ppt[6], рис. 7.3). В отличие от углерода и азота он не может вернуться в газовую фазу. Фосфор поступает в биосферу в результате эрозии горных и осадочных пород, глинистых материалов и торфяников. Антропогенными источниками фосфора являются очищенные сточные воды и смываемые с водосбора удобрения.

Азот – важнейший участник внутриклеточных процессов растений, необходимый для фотосинтеза, построения белков и обмена веществ, входит в структурный состав белков и аминокислот. В водоемах он существует в нескольких формах, имеющих динамическую взаимозависимость, которую можно описать в виде круговорота азота (ppt[7], рис. 7.6). Минеральные соединения азота присутствуют в воде в трех формах: аммонийный, нитритный и нитратный. В воде преобладают нитратные формы, нитриты присутствуют в меньшем количестве, чем нитраты. Различные виды водорослей нуждаются в разной концентрации солей азота. Например, некоторые виды рода *Anabaena* усваивают в первую очередь аммиачный азот, другие преимущественно используют нитраты. Очень требовательны к азоту цианопрокариоты (синезеленые водоросли) и некоторые зеленые (хлорококковые). Избыток солей азота приводит к угнетению развития водорослей, особенно при высоких концентрациях аммиачного азота.

Одним из основных источников азотных соединений в водоемах является усвоение молекулярного азота цианопрокариотами и разными видами бактерий. Основное количество азотфиксаторов принадлежит бактериям, второе место занимают цианопрокариоты. Однако последние имеют наибольшее значение в фиксации молекулярного азота. Схематично круговорот азота биогенного происхождения в водоемах можно представить так: $N_2 \rightarrow$ фиксация свободного N $\rightarrow$ N органический в растениях и животных $\rightarrow$ продукты биохимического распада и **нитрификация** (поэтапное бактериальное окисление: $NH_4 \rightarrow NO_2 \rightarrow NO_3$) $\rightarrow$ потребление азота фитопланктоном и макрофитами. Органические формы азота находятся в продуктах частичного распада водных организмов.

Следует знать, что нитриты являются нестойкой промежуточной формой и составляют в воде тысячные доли мг/л, аммонийные соли – сотые или десятые доли мг/л, нитраты изменяются в более широких пределах от 0 до 3 мг/л, иногда 4–5 мг/л. Потери азота происходят за счет его потребления водорослями и **денитрификации** (восстановления азота). В анаэробных условиях в придонном слое водоемов происходит восстановление NO_3 до N_2 и O_2 ($2NO_3 \rightarrow N_2 + 3O_2$). Трансформация азота на границе раздела вода – донные отложения представлена на рис. 7.7 (ppt[8]).

Для оценки количества биологически доступного азота или общего азота, поступающего в водоем в течение года, используют меру – **азотную нагрузку**. Например в оз. Балатон азотная нагрузка составляет 1.3 г/м^2 в год, в Рыбинском водохранилище –14.3 г/м^2 в год.

Абиогенные источники азота:

1. При грозовых разрядах образуется окись азота.

---

[6] См. 1.
[7] См. 1.
[8] См. 1.

2. Образующийся при сгорании топлива, окисляется при высокой температуре с образованием значительного количества оксида азота (NO) и диоксида азота (NO_2), которые потом поступают в атмосферу.

3. Азот поступает с водосборной площади и атмосферными осадками. В наиболее индустриальных районах атмосферные осадки ежегодно поставляют до 15–17 кг аммонийного и нитратного азота на 1 га земельных угодий. С расширением использования минеральных удобрений приток азота в водоемы возрастает.

Наиболее важные биогенные элементы в эвтрофировании водоемов – фосфор и азот. Их круговорот имеет некоторые общие черты, но для фосфора отсутствует обратный путь в газовую фазу, поэтому он часто накапливается в озерах и водохранилищах.

7.3. Классификация водоемов по уровню их трофии

Уровень биологической продуктивности лежит в основе типизации водоемов по уровню трофии. Трофический тип водоема – это интегральная характеристика, определяемая множеством взаимосвязанных физико-химических и биологических процессов. Определение трофического статуса включает использование комплексов признаков, дополняющих друг друга. Уровень биологической продуктивности озер всегда связан с определенными лимнологическими характеристиками того или иного трофического типа, а также с характером водосбора, особенностями гидрографической сети, притоком тепла и другими компонентами, объединенными в единую систему как внутри водоема, так и в системе «водосбор-озеро». Однако возможно определение трофического типа водоема по небольшому числу показателей и даже одному, наиболее информационному, – величине первичной продукции, как мере интенсивности процесса новообразования органического вещества (основы трофической пирамиды).

В истории лимнологии можно выделить несколько этапов в развитии типологического направления:

1-й этап – 1920–30-е годы. А. Тинеман (Германия) и Э. Науман (Швеция) предложили выделить три типа озер: **олиготрофный, эвтрофный и дистрофный**. Они показали, что уровень биологической продуктивности (трофии) тесно связан с абиотическими факторами, географическим положением водоема и характером водосбора (субальпийский тип и балтийский тип). Классификацию А. Тинемана определяют как экологическую, так как трофический тип строится на связи биологических показателей с абиотическими факторами (глубина, цветность, прозрачность водоема, наличие гиполимниального (придонного) кислорода, pH, биогены и др.).

Олиготрофный водоем характеризуется незначительным количеством биогенных веществ, имеет высокую прозрачность, низкую цветность, большую глубину. Развитие фитопланктона слабое. Содержание кислорода лишь немного отклоняется от его нормального насыщения. В водоеме преобладают пастбищные трофические цепи, микроорганизмов мало и цепи разложения выражены слабо.

Эвтрофный водоем характеризуется большей минерализацией, повышенным содержанием биогенных веществ, интенсивным развитием фитопланктона, низкой прозрачностью. В верхних слоях часто возникает избыток кислорода, а у дна – его значительный недостаток. Все больше приобретают значение детритные

(редуцентные) цепи. Они становятся единственными в условиях дефицита кислорода и обилия мертвого органического вещества.

Дистрофный водоем характеризуется низкой минерализацией, незначительным количеством биогенных веществ, обильным содержанием гумусовых веществ (продуктов биохимического распада остатков отмерших организмов). Водный гумус состоит из труднорастворимых гуминовых кислот и составляет основную массу растворенного органического вещества в водоемах. Низкое развитие фитопланктона. Растворенное органическое вещество составляет 90–98% и лишь 2–10% представлено в форме живых организмов и детрита.

Мезотрофный тип – промежуточный тип между олиготрофным и эвтрофным.

Существенным недостатком этой типизации является отсутствие данных о гумифицированных озерах, которые в зависимости от содержания водного гумуса можно классифицировать как олигогумозные (светлые), мезогумозные и полигумозные (темные) типы. Еще В. Оле (1934) подметил, что шведские дистрофные озера – олиготрофные, а дистрофные озера в Германии – эвтрофные. Ф. Руттнер (Австрия) (1952) также указывал, что среди гумозных озер встречаются эвтрофные. Х. Ярнефельт (1958) (Финляндия) установил, что дистрофия не новая категория, которую можно сравнить с двумя типами эвтрофным и олиготрофным, а дополнительная. Как эвтрофные, так и олиготрофные озера могут быть дистрофными и не дистрофными. Л.С. Берг (1956) указывал, что дистрофный тип фундаментально отличается от других типов водоемов.

В природе нет таких четких градаций между водоемами, и существует много переходных типов. В. Роде (1942) писал, что главная характеристика дистрофного озера – коричневая вода, содержащая ацидный гумус и торфянистые илы. Это – высокоцветные озера. Уровень цветности влияет на величину pH. С повышением цветности увеличивается pH, как показал В. Оле (1934).

K. Hansen (1962) предложил в качестве критерия для типизации вод использовать соотношение углерода и азота в донных отложениях. Из почвоведения известно, что если C : N > 10, то почвы содержат кислый гумус. Если в донных отложениях озер C : N > 10, то озеро более дистрофное.

Функционирование дистрофных гумифицированных водоемов в значительной степени определяется количеством энергии, поступающей извне с аллохтонным органическим веществом. Структура биоценозов здесь упрощена, в трофических связях преобладают детритно-бактериальные цепи питания. По-видимому, типизацию этой группы следует строить на основе специфики круговорота органического вещества и трофических связей, которые складываются в условиях чрезвычайно низкой интенсивности новообразования автотрофного органического вещества. Это новое перспективное направление в лимнологии.

2-й этап – 1950–60-е годы. Известный лимнолог В. Оле (1955) предложил новую концепцию трофической типизации озер, поддержанную Г. Эльстером, В. Роде и Г. Винбергом. Она основана на **оценке интенсивности круговорота органического вещества**. При этом функциональным показателем является величина первичной продукции фитопланктона и концентрация хлорофилла в воде. На этой основе появились первые количественные шкалы, дополненные позже величинами биомассы фитопланктона. Подход, предложенный Г. Винбергом еще в 1930-е годы, был назван продукционно-биологическим, или балансовым, основанным на соотношении величин продукции (A) и деструкции (R). В это время он не привлек еще должного внимания, но в 1960-е годы занял свое достойное место.

В основе балансового подхода лежит общая биоактивность, оценивающая функционирование водоема в целом. Мерой биоактивности служит «удельная продуктивность», т.е. сумма всех биогенных превращений органического вещества (A + R) в единицу времени на единицу площади.

Классификации, построенные на продукционно-биологической основе, дают возможность не только определить трофический статус водоема по шкалам, но и оценить динамику его состояния, что очень актуально в современной экологической ситуации. Служба мониторинга, используя количественные функциональные показатели, имеет возможность следить за незначительными изменениями в экосистемах даже в пределах одного трофического типа. Границы между отдельными типами, определяемыми по предложенным показателям, условны. Ряд авторов предложили более дробную классификацию, выделяя ультраолиготрофные и гиперэвтрофные типы или разделяя каждый тип на 2 группы.

3-й этап – современный. Концепция системной экологии, рассматривающей водоем как единое целое, как организованную систему, в которой тесно взаимосвязаны все ее элементы, позволили сделать значительный шаг в развитии типологического направления. Среди большого числа показателей заметное место стали занимать интегральные. Появились новые классификационные шкалы, в том числе нумерические, предложенные Р. Карлсоном. В основу расчетов трофического индекса Р. Карлсона (TSI) положены тесные корреляции между параметрами водной среды – прозрачностью, концентрацией хлорофилла в воде и содержанием общего фосфора (ppt[9], табл. 7.1). В основу критерия трофности Р. Карлсон выбрал прозрачность воды по белому диску, которая теоретически может меняться от 0.06 до 64 м. Этим крайним значениям присвоены индексы трофического статуса от 0 до 100. Исходя из этого, трофический индекс (trophic state index) выражается следующим образом:

$$TSI = 60 - 10 \log_2 SD, \qquad (7.2)$$

где SD – прозрачность.

Достоинство нумерических шкал состоит в условности численного выражения от 0 до 100 непрерывного ряда трофических состояний. При многочисленных наблюдениях показатели этих шкал позволяют следить за незначительными изменениями в водных экосистемах.

Японские исследователи сопоставляли трофический индекс с большим числом параметров: сестоном, БПК (биологическим потреблением кислорода), числом бактерий, фосфором, органическим углеродом, азотом. В 1980-е годы американскими лимнологами предложен комплексный индекс трофического состояния на основе общего фосфора, хлорофилла, прозрачности (КИТС). Российский гидробиолог В.В. Бульон предложил индекс (ИТС), рассчитывающийся по концентрации хлорофилла (C) в воде:

$$ИТС = 40 - 20 \lg C, \qquad (7.3)$$

или скорости фотосинтеза на глубине оптимального фотосинтеза (A):

[9] См. 1.

$$ИТС = 10.4 – 20 \lg A. \quad (7.4)$$

В целом появилось множество классификационных шкал, основанных на гидрологических, гидрохимических и биологических характеристиках водоемов (ppt[10], табл. 7.2). В этой сложной системе не был забыт и экологический подход – оценка состояния вод по видам индикаторам (ppt[11], табл. 7.3, 7.4, 7.5). Среди биологических показателей по-прежнему приоритетными являются количественные оценки, связанные с развитием фитопланктона (первичная продукция).

7.4. Основные характеристики водоемов разного трофического типа

Существует несколько определений, характеризующих трофический тип водоемов.

Олиготрофные водоемы: фитопланктон не обеспечен минеральным питанием (азотом и фосфором) и добавление этих элементов оказывает благоприятное воздействие на первичную продукцию. Биохимический распад автохтонного органического вещества составляет 90–95%. Накопление его в донных отложениях слабо, поэтому содержание кислорода близко к нормальному насыщению. Подобные озера характеризуются большими размерами и большой глубиной.

Эвтрофные водоемы: фитопланктон обеспечен минеральным питанием. Увеличиваются продукционные процессы. Интенсивно увеличивается цикл взаимодействия органических и неорганических компонентов. С увеличением эвтрофирования снижается глубина эвфотной зоны, где идет фотосинтез. Снижается прозрачность.

Классификация Л.Л. Россолимо

Олиготрофные водоемы: расположены в окружении кристаллических пород, выщелоченных морен, подзолистых и неплодородных почв. Ортоградная кривая послойного распределения кислорода и богатый кислородом гиполимнион. Соответственно кислороду распределение в толще воды других гидрохимических компонентов и окислительно-восстановительных процессов. Анаэробных условий в придонных слоях нет. Невысокая обеспеченность биогенными веществами. Низкий уровень продукционных процессов. Низкое содержание органического вещества в донных отложениях. Небольшая величина положительного баланса продукционно-биологических процессов, т.е. небольшое превышение продукции над деструкцией – небольшое накопление органического вещества.

Эвтрофные водоемы: разная картина в зависимости от морфометрических параметров водоемов (глубины). Для стратифицированных озер (меромиктических) характерна клиноградная кривая послойного распределения кислорода, которая в озерах с неустойчивым расслоением может нарушаться. Голомиктическим озерам свойственно равномерное распределение кислорода, в соответствии с кислородом и другими гидрохимическими показателями, характеризующими условия стагнации в гиполимнионе летом и зимой. В стратифицированных водоемах в

[10] См. 1.
[11] См. 1.

гиполимнионе дефицит кислорода, анаэробные условия, образуется восстановительная микрозона. Возникают условия для накопления углекислого газа, восстановленных соединений – сероводорода, аммиака, нередко закисного железа, продуктов анаэробного разложения органического вещества.

Дистрофные водоемы: скорость фотосинтеза невысокая из-за высокого содержания аллохтонного органического вещества.

Один из ведущих лимнологов Р. Ветцель предложил схемы метаболизма различных по типологии водоемов, из которых видно, что дистрофный тип озер принципиально отличается от олигоэвтрофных тем, что испытывает большую внешнюю нагрузку аллохтонных органических веществ (ppt[12], рис. 7.8, 7.9, 7.10). В. Роде (1969) предложил схему распределения трофических типов водоемов на основании скорости обеспечения органическими веществами из автотрофных и аллотрофных источников (ppt[13], рис. 7.11).

7.5. Лимитирование процесса эвтрофирования

Развитие биоты в каждой экосистеме определяется набором гидрохимических и гидрологических параметров. **Еще в 1840 г. Ю. Либих сформулировал закон лимитирования, в соответствии с которым главенствующая роль отводится тому фактору, который в данных условиях ограничивает нормальное развитие организма**. В рамках экосистемного подхода эта концепция получила широкое распространение, и значительное внимание уделено поиску лимитирующих факторов для различных сообществ. В случае водных сообществ продуцирование фитопланктона и высшей водной растительности может зависеть от термических, гидродинамических, гидрооптических, общей минерализации, газового режима, кислотности (pH) и концентрации биогенных веществ и от морфометрии водоема.

После обзорно-теоретической работы А. Редфилда (1958), в которой автор показал, что планктон и выделяемые им продукты в любой точке океана содержат одинаковое соотношение углерода, азота и фосфора – 106:16:1, сложилось мнение, что основным элементом, лимитирующим продуцирование водных фитоценозов, является фосфор. Гипотеза об углеродном лимитировании водных экосистем углекислым газом оказалась несостоятельной, поскольку углекислый газ атмосферы – неисчерпаемый источник углерода для экосистемы.

Признание главной роли фосфора в лимитировании процесса эвтрофирования позволило выдвинуть гипотезу, на основе которой построены эмпирические зависимости, а затем математические модели, в которых отражена связь показателей, характеризующих трофический уровень водоема с величинами, описывающими поступление в него общего фосфора. В 1960–1970-е годы были установлены положительные статистические связи общего фосфора и хлорофилла «а» (ppt[14], рис. 7.12, 7.13). Это показало, что концентрация общего фосфора в воде может считаться показателем уровня трофии водоема. Признание получил метод Р. Фолленвайдера (1968), в соответствии с которым легко определить трофический уровень водоема, зная величину поступления в него фосфора (фосфорную

[12] См. 1.
[13] См. 1.
[14] См. 1.

нагрузку). Исходная формула Р. Фолленвайдера (1969) была модифицирована Диллоном – Риглером (1974):

$$\lg Chl = 1.45 \lg P_{общ.} - 1.14, \qquad (7.5)$$

где Chl – концентрация хлорофилла в воде, $P_{общ.}$ – содержание общего фосфора.

Появились модели, учитывающие фосфорную нагрузку. По данным из 20 озер Р. Фолленвайдер установил связь между ежегодным поступлением фосфора и средней глубиной озера (ppt[15], рис. 7.14).

Однако в некоторых водоемах, водосборная площадь которых находится среди почв подзолистого типа, наблюдается азотное лимитирование. В. Смит (1984) высказал предположение, что это характерно также для эстуариев и водохранилищ речного типа, где наблюдается высокая концентрация фосфора в притоке и обеспечивается постоянное пополнение запасов фосфора при высоком водообмене, а скорость фиксации атмосферного азота гидробионтами невысока. Исследования последних двух десятилетий показали, что азотное лимитирование наблюдается в ацидных озерах, где происходит нарушение цикла азота за счет подавления процесса нитрификации, протекающего в щелочной среде, в гумозных озерах с низкой концентрацией азота, в соленых озерах, где происходит увеличение концентрации фосфора за счет увеличения испарения или за счет высокой концентрации сульфатов, а также в некоторых высокотрофных и тропических озерах, в горных озерах США, в озерах Англии, в карстовых озерах Испании, где биогенный перенос осуществлялся за счет атмосферных выпадений, в мягководных карстовых озерах центральной России.

Современные исследования убедительно доказали, что при дефиците кислорода и увеличении внутренних источников фосфора в высокопродуктивных озерах значительно увеличивается роль процесса денитрификации. Поэтому при высокой степени эвтрофирования лимитирование переходит от фосфора к азоту. Развитие фитопланктона определяется соотношением азота и фосфора (N:P), которое в озерах варьируется в зависимости от их трофического статуса (табл. 7.1):

Таблица 7.1

Соотношение азота и фосфора (N:P) в озерах разного трофического типа

Трофический тип озера	N:P
Олиготрофные и мезотрофные	30–40 : 1
Эвтрофные	20–25 : 1
Гиперэвтрофные	10–15 : 1
Гумифицированные	130 : 1

В коммунальных сточных водах N:P составляет 5:1, в сточных вод животноводческих комплексах – 3:1. В водоемах, находящихся под сильным антропогенным воздействием, можно ожидать лимитирование фитопланктона азотом.

Установлено, что при N:P > 17:1, наблюдается P лимитирование, при N:P < 10:1 – N лимитирование, при N:P = 10–17 – N и P лимитирование. Низкое соотношение N:P чаще наблюдается в олиготрофных озерах низких широт, чем в озерах умеренной зоны, в субтропиках штата Флорида (США), где многие озера и

[15] См. 1.

реки расположены на морских отложениях с высоким содержанием фосфора, в семиаридной зоне тропических и умеренных водоемов и рек, в тропических озерах Южной Америки. Предполагают, что в низкоширотных озерах N лимитирование может быть результатом круглогодичной высокой температуры и как следствие высокой денитрификации при типично анаэробном гиполимнионе.

К настоящему времени предложено около двух десятков формул, в основе которых лежит пространственно-временное осреднение характеристик биогенного питания и продукционных процессов. Можно говорить, что создана полуэмпирическая теория эвтрофирования водоемов. По современным оценкам, первичная продукция лимитируется фосфором в более чем 80% внутренних водоемов, в отличие от океанов, где она лимитируется азотом.

Следует учитывать, что принцип лимитирования Либиха применим только для стационарно сбалансированных экосистем. Для экологического моделирования лучше применять закон мультипликативного лимитирования, когда несколько элементов рассматриваются лимитирующими, что воспроизводит многофакторную зависимость развития фитопланктона. Хотя для упрощения часто используют модели, построенные на принципе Либиха. В последние годы разрабатывается новая парадигма N и P лимитирования в озерах.

7.6. Развитие и эволюция водоемов. Сукцессии

Эвтрофирование – это природный процесс, развитие которого оценивается в рамках геологических масштабов времени, когда постепенно водоемы из олиготрофных превращаются в эвтрофные, а по мере накопления донных отложений, уменьшения глубины, развития восстановительных условий в придонных слоях, водоемы зарастают и умирают. Биогены связываются не с короткоживущим фитопланктоном, а с долгоживущей растительностью (рис. 7.15, ppt[16]).

Развитие экосистемы называется **экологической сукцессией,** которое рассматривается как изменение во времени биоценотических процессов. В отсутствие внешних нарушений сукцессия представляет собой направленный, предсказуемый процесс. Если изменения в экосистеме определяются преимущественно внутренними взаимодействиями, то говорят об **аутогенной** сукцессии, если на изменения регулярно воздействуют внешние силы, то такую сукцессию называют **аллогенной**.

Если сукцессия начинается с состояния $P > R$ (P – продукция, R – дыхание, деструкция), то такую сукцессию называют – **автотрофной**, если с состояния $P < R$, то **гетеротрофной**. Обычно $P/R > 1$. В условиях, богатых органическими веществами (очистной отстойник), – $P < R$. Такую среду обычно населяют бактерии и гетеротрофные организмы. Положение различных сообществ в системе классификации, основанной на их метаболизме, представлено на рис. 7.16 (ppt[17]).

Олиготрофно-эвтрофную сукцессию называют как основной тип эволюции озер. Поэтому трофический тип каждого водоема можно рассматривать, как стадию этой эволюции, а каждое устойчивое повышение уровня автотрофной продукции, как эвтрофирование. Потенциальный онтогенез четырех основных типов озер представ-

[16] См. 1.
[17] См. 1.

лен на рис. 7.17 (ppt[18]). Первопричиной олиготрофно-эвтрофной сукцессии является повышение биогенной нагрузки. При этом имеется в виду внешняя нагрузка. Поток биогенных веществ из донных отложений – это внутренняя нагрузка. В отличие от эволюции видов, в эволюции водных экосистем может наблюдаться обратный процесс, т.е. при уменьшении биогенной нагрузки происходит деэвтрофирование (олиготрофизация). Механизм естественного эвтрофирования еще недостаточно изучен. Для этого нужны данные по реконструкции трофического состояния озер в разные периоды голоцена и о причинах изменения их продуктивности.

По мнению крупнейшего англо-американского лимнолога Д. Хатчинсона, озеро может быстро стать эвтрофным сразу после своего образования, если оно расположено на богатом биогенным материалом водосборе, т.е. является частью эвтрофной системы. Видный отечественный лимнолог Л.Л. Россолимо считал, что возраст подавляющей части озер, на которых разрабатывались биолимнологические классификации, расположенных в областях четвертичных оледенений Европы и Сев. Америки, более или менее одинаков. Наблюдающиеся различия в их современном состоянии отражают разную скорость их развития, определяемую ландшафтно-географическими факторами, и эволюцию природных комплексов. В процессе эволюции ландшафтов, формирования почвенного и растительного покровов происходило обогащение их питательными веществами. Этот процесс протекал с разной скоростью в зависимости от географических и геохимических условий. В соответствии с этим с разной скоростью обогащались питательными веществами и озера.

По мнению крупного российского гидробиолога В.В. Бульона (1999), увеличение продуктивности экосистем в ходе их эволюции не всегда обусловлено эвтрофированием. Доступность биогенных элементов может увеличиваться благодаря возрастанию видового разнообразия, усложнению трофических связей и достижению равновесия между биотическими и абиотическими факторами. В течение эволюции озеро становится все более экономичным в трансформации вещества и энергии. Поскольку процесс эвтрофирования определятся внешней биогенной нагрузкой, а внутренняя нагрузка – лишь отклик на внешнюю, В.В. Бульон высказал мнение, что олиготрофно-эвтрофную сукцессию нельзя рассматривать как естественное эвтрофирование, а только как антропогенное, связанное с человеческой хозяйственной активностью на водосборной площади.

По мнению известного российского гидролога Ю.С. Даценко (2001), при естественном эвтрофировании основным фактором увеличения продуктивности водоема становится уменьшение глубины водоема (т.е. изменение морфометрии) в результате его заиления, как следствие – изменение гидрофизического режима (условий вертикального перемешивания, термического режима и т.п.) и увеличение интенсивности седиментации фосфора, что и определяет естественную олиготрофно-эвтрофную сукцессию озера.

7.7. Антропогенное эвтрофирование и его последствия

Эвтрофирование водоемов является природным процессом и его развитие оценивается в рамках геологических масштабов времени. Однако за несколько по-

[18] См. 1.

следних веков человек существенно увеличил использование биогенных веществ, особенно в качестве удобрений и детергентов. Во многих водоемах в течение нескольких последних десятилетий наблюдается возрастание трофии, сопровождающееся резким увеличением обилия фитопланктона, зарастания водной растительностью прибрежных мелководий и изменение качества воды. Этот процесс стали называть **антропогенным эвтрофированием**.

Г.С. Шилькрот (1977) определяет антропогенное эвтрофирование как увеличение первичной продукции водоема и связанное с этим изменение ряда его режимных характеристик в результате возрастающей добавки в водоем минеральных питательных веществ. На Международном симпозиуме по вопросам эвтрофирования поверхностных вод (1976) принята следующая формулировка: «**Антропогенное эвтрофирование – это увеличение поступления в воду питательных для растений веществ вследствие деятельности человека в бассейнах водных объектов и вызванное этим повышение продуктивности водорослей и высших водных растений».**

Антропогенное эвтрофирование водоемов стали рассматривать как самостоятельный процесс, принципиально отличающийся от естественного эвтрофирования водоемов.

Естественное эвтрофирование – процесс очень медленный во времени (тысячи, десятки тысяч лет), развивается главным образом вследствие накопления донных отложений и обмеления водоемов. Антропогенное эвтрофирование – процесс очень быстрый (годы, десятки лет), отрицательные последствия его для водоемов проявляются зачастую в очень резкой и уродливой форме.

7.7.1. Показатели антропогенного эвтрофирования

Абиотические показатели

1. Послойное распределение кислорода в водоеме, выражающееся в форме «клиноградной кислородной кривой» и дефицит кислорода в гиполимнионе (наиболее широко используется). Однако он не применим к тропическим водоемам, в которых в условиях высокого прогрева анаэробный гиполимнион устанавливается независимо от уровня трофии.
2. Снижение прозрачности воды.
3. Непосредственный показатель – увеличение содержания азота и фосфора.

Биотические показатели

1. Соотношение продукции и деструкции.
2. Изменение в структуре биоценозов.
3. Устойчивое «цветение» воды.
4. Увеличение степени зарастания прибрежных мелководий.
5. Массовое развитие нитчатых водорослей.
6. Засорение берегов остатками водной растительности.
7. Появление неприятного запаха в результате гниения массы отмирающих нитчатых водорослей и высшей водной растительности.

Если эти показатели появляются и развиваются в течение более или менее короткого времени, то они становятся специфическими для антропогенного эвтрофирования. Вопрос о показателях, которые были бы специфичны для антропогенного эвтрофирования, обсуждался в течение последнего десятилетия многими

авторами. Как отмечают многие специалисты, ни один из них не позволяет уверенно отличать антропогенное эвтрофирование от естественного. По общему признанию, единственным критерием, определяющим их различия, может быть скорость развития эвтрофирования, которая устанавливается путем длительных наблюдений (мониторинга).

Некоторая возможность диагностики начальных этапов эвтрофирования появляется при возникновении этого явления в крупных водоемах, характеризующихся сильно расчлененной акваторией и сложным рельефом дна. В отдельных обособленных районах, отдельных плесах или котловинах таких водоемов под влиянием биогенных веществ, поступающих с прилегающей частей водосбора, могут проявляться признаки эвтрофирования и развиваться со скоростью, легко определяемой при сопоставлении с другими участками водоема, не подвергающимися непосредственно воздействию эвтрофирующих веществ. Можно сравнивать два близких по своему положению и особенностям водоема: один, находящийся под антропогенным воздействием, другой – контроль.

7.7.2. Факторы, определяющие антропогенное эвтрофирование

Увеличение запасов минеральных и органических веществ в водоемах происходит под влиянием как природных, так и антропогенных факторов.

Природные факторы

Абиотические факторы

1. Поступление минеральных и органических веществ из грунтов.

Обогащение воды минеральными и органическими веществами в значительной степени зависит от грунтов, формирующих ложе. Подзолистые почвы с низким содержанием гумуса бедны питательными веществами. Почвы с высоким содержанием гумуса (лугово-черноземные, дерново-подзолистые) характеризуются высоким содержанием мобильных соединений, которые поступают в воду. Болотные почвы перегнойно-торфянистого типа, или торфяники, наряду с повышением минерализации вод способствуют обогащению их органическими веществами торфяного происхождения. Влияние подстилающих пород на обогащение воды биогенными и органическими веществами особенно наглядно проявляется при строительстве водохранилищ. Максимальное количество питательных веществ поступает в воду в первые 120 часов взаимодействия почвы с водой. Это играет большую роль при паводковом подъеме уровня и при колебаниях уровня в результате сработки гидроузлов.

2. Поступление минеральных и органических веществ из атмосферы.

В последние десятилетия загрязнение водоемов за счет атмосферных осадков приобретает значительные масштабы. Подсчитано, что существующий уровень выбросов в атмосферу достаточен для загрязнения слоя толщиной 1–3 км до ПДК. Существенное влияние оказывают выветривание из рудных гор токсических веществ, микроэлементов, а также ежегодное испарение в атмосферу около 350 тыс. т растворителей и около 2.5% производимого бензина (для США – это 10 млн т). В целом в воздух попадает более 200 различных веществ. Поэтому за 50 лет уровень загрязненности воздуха, даже вдали от промышленных стран, увеличился в 2 раза.

Наряду с рассеиванием в космосе значительная доля веществ увлекается атмосферными осадками и попадает на поверхность земли и в водоемы. В частности, дождевая вода еще в атмосфере может содержать 53 и даже 102 мг/л взвешенных веществ. Поэтому значительное обогащение водоемов биогенными веществами происходит в половодье за счет паводковых вод после выпадения атмосферных осадков.

В связи с резким усилением антропогенного загрязнения и атмосферной миграции среди химических элементов фосфор занимает особое место. При изучении 55 озер севера и центральной части Флориды установлено, что выпадение осадков на акватории составляют 12–59% всего поступления фосфора, а в Балтийском море – 30%, который поступает с речным стоком. Количество атмосферной составляющей еще не определено. В атмосферу попадают растительные остатки, споры, пыльца, растения поставляют летучие продукты метаболизма, минерально-органические выделения листьев, хвои. Известно, что в атмосферной влаге, просочившейся сквозь кроны деревьев, фосфора в 5 раз больше, чем в дождевой воде, собранной на открытом месте. Дожди над океаном содержат фосфора на порядок меньше, чем над сушей, что подтверждает представление о преобладании континентальных источников фосфора. При первом приближении доля растворимого фосфора в осадках составляет 50% общего его содержания. Если вынос фосфора с поверхностными водами выше его поступлений с осадками, то водосбор испытывает повышенную антропогенную нагрузку.

3. Поступление в водоем аллохтонных растительных остатков.

Большое количество биогенных и органических веществ поступает в воду с периодически затопляемых участков лесов, лугов, а также с опадом древесной и кустарниковой растительности прибрежной зоны. Известно, что масштабы биологического круговорота минеральных веществ под пологом цветковой травянистой растительности в 2–3 раза выше, чем под пологом леса из лиственных деревьев, и в несколько раз выше, чем под пологом хвойного леса. Травянистая цветковая растительность, отмирая и минерализуясь, возвращает в почву всю массу своих органических веществ и обогащает соединениями азота, фосфора, углерода, кальция и другими веществами верхнюю часть почвенного профиля, откуда в основном и происходит сток в водоемы. Разложение растительных остатков происходит с различной скоростью в зависимости от их биохимического состава, температуры, pH, степени кислородного насыщения и других факторов. Например, при разложении 1 г свежей древесины (ива, тополь, клен, сосна) в 1 л воды поступает 0.59–2.22 мг/л NH_4–N; 0.05–0.6 NO_3–N; 0.07–1.07 $P_{общ.}$; 10.9 – 19.2 $C_{орг.}$, а также $N_{орг.}$, аминокислоты, сахара.

Биотические факторы

Обогащение водоемов органическими веществами происходит за счет процессов фотосинтеза и азотфиксации, в результате чего происходит связывание и поступление в водоем атмосферной углекислоты и азота. Общая годовая мировая продукция фотосинтеза на суше и в океанах оценивается в 80 млрд т. Эта цифра приблизительно в 14 раз превышает количество добываемого ежегодно на земном шаре топлива (в пересчете на калорийность она превышает в 7–8 раз). Фитопланктон и макрофиты, связывая в процессе фотосинтеза значительное количество углерода, способствуют пополнению запасов органических соединений в

экосистеме водоема, а также вовлекают в круговорот биогенные элементы, захороненные в толще донных отложений.

Наряду с фотосинтетическими процессами важную роль в пополнении запасов биогенных веществ в водоемах играет азотфиксация за счет жизнедеятельности синезеленых водорослей (циаопрокариот) и бактерий (азотобактер – аэроб, клостридиум – анаэроб).

Таким образом, процесс природного эвтрофирования обусловлен рядом природных факторов: вымыванием из грунтов, поверхностным стоком, притоком аллохтонного вещества за счет попадающих в водоем растительных и животных отстатков, берегоразрушением, выпадением атмосферных осадков, фотосинтезом и азотфиксацией, за счет чего происходит обогащение водоемов минеральными и органическими веществами.

Когда к природным факторам обогащения водоемов присоединяются антропогенные происходит усиление темпов эвтрофирования.

Антропогенные факторы

К числу факторов антропогенного воздействия относят гидротехническое строительство, связанное с зарегулированием или переброской стока, поверхностный сток с окультуренных площадей (с/х сток, дождевые воды городов). сток сточных вод (бытовых, промышленных, животноводческих и т.п.).

1. Гидротехническое строительство.

В мире создано около $10x10^3$ водохранилищ. Строительство водохранилищ наряду с положительным влиянием на формирование качества вод (повышение рыбопродуктивности, усиления разбавления, уменьшения запаха, цветности и повышения прозрачности) стало одной из причин их значительного эвтрофирования и проявления ряда отрицательных последствий, связанных со снижением их самоочистительной способности.

Важный результат строительства – повышение уровня грунтовых вод, переформирование берегов и изменение климатических условий. Увеличение запасов биогенных и органических веществ в водохранилище, по сравнению с рекой, вызвано значительными поступлениями их из залитых грунтов, разложением растительности, попавшей в зону затопления, замедлением водообмена и течения, снижением степени кислородного насыщения и нарастания степени восстановленности, что ослабляет минерализацию и усиливает поступление веществ из донных отложений.

2. Сток биогенных и органических веществ из с/х угодий.

Вносимые под сельскохозяйственные культуры удобрения вымываются с поверхностным и внутрипочвенным стоком, а также за счет сброса коллекторных и дренажных вод в зонах орошаемого земледелия. В озерах, окруженных пашней, интенсивно протекают процессы заиления и зарастания. Доля вынесенных в водоем из с/х угодий питательных веществ зависит от геологических условий региона, возделываемой культуры, типа почвы, системы агротехнических приемов и в первую очередь количества и вида внесенных удобрений. В максимальном количестве выносится азот, в минимальном – калий и фосфор.

3. Поступление биогенных и органических веществ из животноводческих комплексов обогащают водоемы за счет поверхностного стока атмосферных осадков и внутрипочвенного стока.

4. Поверхностный сток городских территорий.

Уже в конце XIX века моечные воды признаны существенным фактором загрязнения водоемов в разных странах. Это объясняется тем, что они несут с собой пыль, листья, мусор, нефтепродукты, химикаты. Например, дождевая вода в атмосфере содержит до 53 мг/л взвешенных веществ. При скатывании с крыш содержание взвешенных веществ повышается до 440 мг/л, а при стекании с улиц и площадей – до 40 х 10^3 мг/л.

5. Сточные воды (канализация, стоки промышленных предприятий).

Одной из основных причин эвтрофирования и загрязнения является сбрасывание сточных вод. Даже в водах, прошедших биологическую очистку, содержится такое количество нитратов и фосфатов, которое вполне достаточно для роста и развития многих водорослей. Многолетний анализ сточных вод показал, что содержание азота в 1959–1970 гг. составило 6.6–14.7 г/сутки на одного жителя, а содержание фосфора – 2.2–11.2 г/сутки с тенденцией повышения. Это объясняется увеличением потребления детергентов, содержащих фосфор.

Соотношение доли в эвтрофировании водоемов каждого из перечисленных факторов изменяется по-разному, в зависимости от географической зоны, степени интенсификации промышленности и сельского хозяйства. Однако независимо от региона общим является односторонняя направленность потока биогенных и органических веществ в водоем, в результате чего происходит аккумуляция вещества и энергии и нарушение экологического равновесия со всеми вытекающими последствиями.

7.8. Последствия антропогенного эвтрофирования

Увеличение биогенной нагрузки и перестройка потоков фосфора и азота влекут за собой существенные нарушения в функционировании экосистем, что нарушает круговорот органического вещества в биосфере. В настоящее время естественные и антропогенные потоки тесно переплелись, изменилось функционирование природных экосистем, произошло значительное замещение естественных экосистем искусственно созданными, практически невозможно количественно определить собственно природный и антропогенный круговорот. **Сутью антропогенных изменений круговорота углерода и биогенных веществ в биосфере является нарушение обменных процессов, активное подключение к биологическим процессам неживого вещества литосферы.**

Известно, что на протяжении существования и эволюции биосферы величины запасов и потоков вещества в различных ее частях неднократно менялись. Однако в целом иерархичность биосферы не нарушалась, изменения происходили в рамках общего природного круговорота вещества на фоне эволюционных изменений. Современные планетарные круговороты органического вещества и биогенных элементов представляют собой результат длительного антропогенного вмешательства в природный круговорот. **Последствия антропогенного вмешательства:**

1. В круговорот, протекающий в биосфере, включается вещество литосферы в количествах, соизмеримых с основными биологическими потоками.

2. Производится постепенная искусственная замена естественных экосистем антропогенными с соответствующими изменениями характеристик локальных круговоротов (замена лесных и степных экосистем агроэкосистемами).

3. Нарушается замкнутость круговоротов, биологический круговорот переводится в транзитную схему движения: литосфера – хозяйственная деятельность человека – гидросфера.

4. Нарушаются естественные геохимические барьеры, контролирующие миграцию элементов.

Анализ изменений, происходящих с качеством воды во внутренних водоемах в связи с процессом антропогенного эвтрофирования, что вызывает увеличение потоков биогенных веществ в водоем, позволил выделить **шесть этапов воздействия человека на круговорот вещества:**

1. **До XVII века.** Медленное развитие земледелия и животноводства, небольшое суммарное городское население, локальное изменение экосистем, вклад антропогенных потоков в биологический цикл не превышал 1%.

2. **XVIII–XIX вв.** Активизация сведения лесов и их замещение аграрными экосистемами, рост городского населения.

3. **Начало XX-го века**. Быстрая урбанизация, расширение использования запасов литосферы наряду с топливом и рудами. Начало применения литосферных запасов фосфора, калия, серы, фиксация атмосферного N в промышленных масштабах.

4. **Конец 40-х – 60-е годы.** Бурное развитие хозяйственной деятельности в развитых странах, демографический взрыв, дальнейшая урбанизация, химизация сельского хозяйства и быта, постепенное ухудшение качества природных вод, воздуха и почв. К концу периода объем антропогенных потоков фосфора сравнялся с потоками природного происхождения.

5. **Середина 60-х – середина 80-х годов.** Значительный рост всех антропогенных потоков, ухудшение экологической ситуации в планетарном масштабе, быстрый рост эвтрофирования водоемов, накопление CO_2 в атмосфере, вызывающее парниковый эффект, начало истончения озонового слоя, начало активного поиска путей исправления ситуации за счет законодательных мер как в отдельных государствах, так и на уровне межгосударственных проектов.

6. **Середина – конец 80-х годов.** Критические ситуации с качеством воды и воздуха в отдельных регионах, начало инструментальных регистраций глобальных изменений, переход к технологиям с максимальной замкнутостью, попытки разработки международных механизмов регулирования хозяйственной деятельности.

Таким образом, до начала XX столетия главным видом антропогенного воздействия на водоемы были уничтожение лесов и распашка земель, в последующие годы – рост численности населения, строительство крупных животноводческих ферм на берегах, искусственное изменение уровня (гидростроительство), развитие промышленности.

В дальнейшей эволюции биосферы усиление круговорота, например углерода, через обогащение атмосферы диоксидом углерода и уменьшение запаса гумуса в почве может привести к противоречивым последствиям – **к уменьшению продуктивности наземной части биосферы при явном росте продуктивности гидросферы.**

Суммарная планетарная фосфорная нагрузка на воды суши в настоящее время увеличилась по сравнению с природной в 2.5 раза. Все изменения, связанные с поступлением органических и биогенных веществ в гидросферу, создают условия для развития глобального процесса антропогенного эвтрофирования. Увеличение

продуктивности водоемов отмечается практически во всех развитых странах, приводя к коренной перестройке водных экосистем.

Антропогенное эвтрофирование приводит к изменению абиотических характеристик водоемов. В водоемах **замедленного водообмена в процессе антропогенного эвтрофирования в общем виде происходит следующее:**

1. Увеличение содержания биогенных элементов в воде и донных отложениях.
2. Увеличение органического вещества. Однако эта связь не всегда очевидна из-за маскирующей роли аллохтонных органических соединений, высокой вариабельности деструкции и утилизации синтезированного органического вещества, а также величинами обменных процессов на границе вода – дно.
3. Для стратифицированных водоемов характерно увеличение контрастности химического состава воды между эпилимнионом и гиполимнионом.
4. Создание дефицита кислорода в период стагнации.
5. Изменение окислительно-восстановительных условий в поверхностных слоях донных осадков и, как следствие, изменение миграционной способности элементов с переменной валентностью (железо, марганец, сера). Восстанавливаясь в анаэробной среде, соединения этих элементов поступают в толщу воды в избыточных количествах.
6. Возникновение в придонной зоне восстановительных условий. Усиление процессов анаэробного обмена. Накопление сероводорода и метана. Наиболее значительными становятся сульфатредукция и метаногенез.
7. При зарегулировании стока происходит увеличение фосфора органического и NH_4–N в 2 раза.

7.8.1. Антропогенная трансформация водных экосистем

В общих чертах при эвтрофировании происходит резкое увеличение биомассы и первичной продукции фитопланктона, появляются в массе цианобактерии, вызывающие «цветение» воды, происходят структурные изменения в сообществах. Крупные формы с длительными циклами замещаются на мелкие короткоцикловые, среди рыб доминируют преимущественно планктофаги, в зоопланктоне преобладают коловратки и ветвистоусые ракообразные, уменьшается видовое разнообразие. Увеличивается доминирование какой-то группы животных и растений на разных трофических уровнях. Происходит изменение разнообразия в сторону упрощения сообществ гидробионтов. Наблюдается развитие видов, лучше адаптированных к изменяющимся условиям, возрастание амплитуды флуктуации популяций.

«Цветение» воды

Наиболее наглядным проявлением последствий эвтрофирования является «цветение» воды. **«Цветение» воды – массовое развитие планктонных организмов, обуславливающее изменение ее окраски.** В пресных водах оно обычно обусловлено массовым развитием синезеленых водорослей (цианобактерий, цианопрокариот), в морских – динофлагеллат (ppt[19], рис. 7.18–7.22). Продолжительность «цветения» воды колеблется от нескольких дней до нескольких месяцев.

[19] См. 1.

Периодическая смена максимумов численности отдельных массовых видов планктонных водорослей в водоемах представляет закономерное явление, обусловленное сезонными колебаниями температуры, освещенности, содержания биогенных элементов, а также генетически детерминированными внутриклеточными процессами. Среди водорослей, образующих многочисленные популяции до масштабов «цветения» воды наибольшую роль по темпам размножения, образуемой биомассе и экологическим последствиям играют синезеленые (цианопрокариоты) из родов *Microcystis, Aphanizomenon, Anabaena, Oscillatoria (Planktothrix, Limnothrix)* (ppt[20], рис. 7.20). Научное изучение этого явления началось в XIX веке, а рациональное объяснение и анализ механизмов массового размножения синезеленых были даны только в середине XX века в США лимнологической школой Дж. Хатчинсона. Аналогичные исследования проводились в Институте биологии внутренних вод РАН (Борок) К.А. Гусевой и в 1960–70-е годы коллективом Института гидробиологии (Украина), в конце 1970-х – Институтом Великих озер (США).

Водоросли, вызывающие «цветение» воды, принадлежат к числу видов, способных к предельному насыщению своих биотопов. Установлено, что исходный биофонд представителей рода *Microcystis* зимой находится в поверхностном слое иловых отложений. *Microcystis* зимует в виде ослизненных колоний, внутри которых скопления мертвых клеток покрывают единственную живую. По мере повышения температуры центральная клетка начинает делиться, причем на первом этапе источником пищи являются мертвые клетки. После распада колоний клетки начинают утилизировать органические и биогенные вещества ила.

Aphanizomenon и *Anabaena* зимуют в виде спор, пробуждающихся к активной жизни при повышении температуры до +6°С. Другим источником биофонда синезеленых водорослей являются их скопления, выброшенные на берега и зимующие в слое сухих корок. Весной они отмокают и начинается новый цикл вегетации. Первоначально водоросли питаются осмотически, и биомасса накапливается медленно, затем всплывают и начинают активно фотосинтезировать. За короткий срок водоросли могут захватывать всю толщу воды и формируют сплошной ковер.

Механизм взрывного характера размножения водорослей был раскрыт работами Института Великих озер (США). Учитывая колоссальный потенциал размножения синезеленых водорослей (до 10^{20} потомков одной клетки за сезон), можно отчетливо представить масштабы, которые принимает этот процесс. Синезеленые водоросли – это древнейшая группа организмов, появившиеся на Земле 3 млрд лет тому назад, обнаруживаемая даже в архейских отложениях. Современные условия и антропогенная нагрузка лишь вскрыли их потенции и дали им новый импульс для развития.

Если фактором первичного эвтрофирования водоемов является обеспеченность их фосфором, то фактором вторичного эвтрофирования – процесс заиления, поскольку илы – идеальный субстрат для водорослей.

После интенсивного размножения под действием стягивающих электростатических сил начинается формирование колоний, стягивание их в агрегаты и слияние в пленки. Образуются «поля» и «пятна цветения», мигрирующие по акватории под воздействием течений и сгоняемые к берегам, где образуются разлагающиеся скопления

[20] См. 1.

с огромной биомассой – до сотен кг/м^3. Разложение сопровождается рядом опасных явлений: дефицитом кислорода, выделением токсинов, бактериальным загрязнением, образованием ароматических веществ (ppt[21], рис. 7.23). В этот период могут возникать помехи в водоснабжении вследствие забивания фильтров на водопроводных станциях, становится невозможной рекреация, возникают заморы рыб. Вода, насыщенная продуктами метаболизма водорослей, аллергенна, токсична и непригодна для питьевых целей. Она может вызывать свыше 60 заболеваний, особенно желудочно-кишечного тракта, подозревается, хотя и не доказана, ее онкогенность. Воздействие метаболитов и токсинов синезеленых вызывает у рыб и теплокровных животных «гаффскую» болезнь, механизм действия которой сводится к возникновению B_1 авитоминоза. Нагонные разрушающиеся массы синезеленых водорослей приобретают неприятную желто-бурую окраску и в виде дурнопахнущих скоплений разносятся по акватории, постепенно разрушаясь к осени. Весь этот комплекс явлений получил название «**биологического самозагрязнения**». Незначительное количество ослизненных колоний оседает на дно и перезимовывает. Этот резерв вполне достаточен для воспроизводства новых генераций.

При массовом отмирании синезеленых происходит быстрый распад и лизис колоний, особенно в ночные часы. Предполагается, что причиной массового отмирания может быть массовое отравление собственными токсинами, а толчком – симбиотические вирусы, которые не способны разрушать клетки, но способны ослабить их жизнедеятельность.

Синезеленые водоросли подщелачивают воду и создают благоприятные условия для развития патогенной микрофлоры и возбудителей кишечных заболеваний, в том числе холерного вибриона. Отмирая и переходя в состояние фитодетрита, водоросли влияют на кислород глубинных слоев воды. Синезеленые в период «цветения» сильно поглощают коротковолновую часть видимого света, разогреваются и являются источником инфракрасного излучения, что может влиять на термический режим водоема. Уменьшается величина поверхностного натяжения, что может вызывать отмирание гидробионтов, обитающих в поверхностной пленке. Образование поверхностной пленки, экранизирующей проникновение в толщу воды солнечной радиации, вызывает световое голодание у других водорослей, замедляет их развитие (ppt[22], рис. 7.24).

Массовому развитию синезеленых водорослей (цианобактерий) способствуют как внешние (эвтрофирование, изменение климата), так и внутренние причины: высокая скорость размножения, плавучесть, способность к фиксации азота, к образованию акинет, интенсивное развитие в теплое время года, хорошая адаптация к экстремальным условиям, способность образовывать крупные слизистые колонии, синтезировать токсины, которые защищают их от выедания (ppt[23], рис. 7.25, 7.26).

Последствия эвтрофирования для фитопланктона

Антропогенное эвтрофирование приводит к повышению первичной продукции фитопланктона, его биомассы, изменению характера сезонной динамики фитопланктона. По мере увеличения трофии водоемов увеличивается число пиков в сезонной динамике его биомассы. Летний максимум синезеленых водорослей

[21] См. 1.
[22] См. 1.
[23] См. 1.

начинает преобладать над весенним, обусловленным развитием диатомовых водорослей (ppt[24], рис. 7.27) В структуре сообществ роль диатомовых и золотистых водорослей снижается, а увеличивается – синезеленых и динофитовых. Динофлагеллаты характерны для стратифицированных глубоководных озер. В зависимости от морфометрии водоема также может увеличиваться роль хлорококковых зеленых, эвгленовых и криптофитовых водорослей. В последние годы участились случаи «цветения» воды рафидофитовыми водорослями (*Gonyostomum semen*), крупными фитофлагеллатами, характерными для высокоцветных (гуматных) высокотрофных вод (ppt[25], рис. 7.28). По мере роста трофии происходит изменение соотношения баланса мелкоклеточных и крупноклеточных видов в сторону увеличения участия первых (ppt[26], рис. 7.29). Увеличивается степень доминирования фитопланктона. Начинают преобладать виды, более адаптированные к увеличению трофии вод, содержанию легкоусвояемого органического вещества. Снижается видовое разнообразие (ppt[27], рис. 7.30).

Последствия эвтрофирования для зоопланктона

Преобладание видов с коротким жизненным циклом (ветвистоусых рачков и коловраток), преобладание мелких форм, высокая продукция и небольшая доля хищников. Упрощается сезонная структура сообществ, в сезонной динамике преобладание одновершинной кривой с максимумом летом. Снижается число доминирующих видов, изменяется структура сообществ в сторону увеличения участия таксонов-индикаторов повышения уровня трофии. Увеличивается соотношение биомассы фито- и зоопланктона. На основе соотношения таксонов-индикаторов зоопланктона разработаны показатели трофического типа озер, например индекс Мяэметс (1979, 1983):

$$E = K\,(x+1) / (A + V)\,(y+1), \qquad (7.6)$$

где К – число видов коловраток, А – число видов веслоногих рачков, V – число видов ветвистоусых рачков, х – число мезоэвтрофных видов, у – число олиго-мезотрофных видов.

Индекс $E < 0.2$ – в олиготрофных озерах, $E = 0.2–1.0$ – в мезотрофных озерах, $E = 1.0. – 4.0$ – в эвтрофных озерах, $E > 4.0$ – в гипертрофных озерах.

Последствия эвтрофирования для фитобентоса

Усиленное развитие нитчатых водорослей. Исчезновение харовых водорослей, которые не выдерживают высоких концентраций биогенных элементов, особенно фосфора. С уменьшением глубины озера и увеличением площади литорали происходит расширение площадей зарастания тростника обыкновенного, рогоза широколистного и манника, рдеста гребенчатого и соответственно увеличение обилия фитоперифитона. Значение растительных сообществ в первичной продукции озер зависит от их морфометрии. Роль макрофитов увеличивается в мелководных

[24] См. 1.
[25] См. 1.
[26] См. 1.
[27] См. 1.

озерах с хорошо выраженной литоралью. Такие озера относят к «макрофитному» типу. Мелководные озера Карелии (средняя глубина 2 м) имеют зарастаемость 39–86%, а крупные и относительно глубокие (глубина 5 м) – 6–12%. Нормальная жизнь водоема возможна, когда высшей водной растительностью покрыто не более 25% его площади.

Последствия эвтрофирования для бактериопланктона

Увеличение общей численности бактерий, уменьшается средний объем бактериальных клеток.

Последствия эвтрофирования для зообентоса

По мере увеличения трофии озер наблюдается увеличение численности и биомассы зообентоса. Изменение характера донных отложений, состава и концентрации органического вещества приводит к улучшению кормовой базы донных животных. Нарушение кислородного режима в придонных слоях способствует изменению в составе зообентоса. В структуре макрозообентоса наблюдается снижение видового и трофического разнообразия, доминирование детритофагов и хищников заменяется на фильтраторов, а при развитии высшей водной растительности – фильтраторов и собирателей. Происходит снижение доли мейобентоса и увеличение доли протозойного бентоса. В составе бентоса исчезают оксифильные виды, начинают преобладать организмы, приспособленные к пониженному содержанию кислорода. Увеличивается доля личинок некоторых двукрылых насекомых, менее чувствительных к дефициту кислорода. Возрастает плотность популяций малощетинковых червей. На поздних этапах эвтрофирования в составе зообентоса остаются немногие организмы, приспособленные к условиям анаэробного обмена.

Последствия эвтрофирования для рыб

Эвтрофирование водоемов оказывает влияние на рыбное население в двух основных формах:

- **Прямое влияние на рыб.**

Прямое влияние относительно редко. Оно проявляется как единичная или массовая гибель икры и молоди рыб в береговой зоне и происходит при поступлении стоков, содержащих летальные концентрации минеральных и органических соединений. Такое явление обычно носит локальный характер и не охватывает водоем в целом.

- **Опосредованное влияние, проявляющееся через разнообразные изменения водных экосистем.**

Опосредованное влияние наиболее распространено. При эвтрофировании может возникать зона с пониженным содержанием кислорода и даже заморная зона. В этом случае сокращается сфера обитания рыб, уменьшается доступная для них кормовая база. «Цветение» воды создает неблагоприятный гидрохимический режим. Смена растительных ассоциаций в прибрежье, нередко сопровождающаяся усилением процессов заболачивания, приводит к сокращению площадей нерестилищ и мест нагула личинок и молоди рыб.

Под влиянием эвтрофирования в ихтиофауне водоемов происходит следующее:

- снижение численности, затем исчезновение наиболее требовательных к качеству воды видов рыб (стенобионтов);
- изменение рыбопродуктивности водоема или его отдельных зон;
- переход водоема из одного рыбохозяйственного типа в другой по схеме: **лососево-сиговый → лещево-судачий → лещево-плотвичный → плотвично-окуневый → карасевый.**

Эта схема аналогична преобразованию озерных ихтиоценозов в ходе исторического развития водных экосистем. Однако под влиянием антропогенного эвтрофирования она совершается в течение нескольких десятилетий. В результате сначала исчезают сиговые рыбы (а в редких случаях – лососи). Вместо них ведущими становятся карповые (лещ, плотва, и др.) и в меньшей степени окуневые (судак, окунь). Причем из карповых лещ постепенно вытесняется плотвой, из окуневых господствует окунь. В предельных случаях водоемы населяются преимущественно карасем.

На рыбах подтверждаются общие закономерности в изменении структуры сообществ при эвтрофировании водоемов – длинноцикловые виды замещаются короткоцикловыми. Отмечается рост рыбопродуктивности. Однако при этом ценные сиговые виды замещаются видами, обладающими невысокими товарными качествами: крупночастиковые (лещ, судак) замещаются мелкочастиковыми (плотва, окунь).

Часто последствия антропогенного эвтрофирования для рыбного населения носят необратимый характер**.** При возвращении уровня трофии к исходному состоянию исчезнувшие виды появляются далеко не всегда. Их восстановление возможно лишь при наличии доступных путей расселения из соседних водоемов. Для ценных видов (сиг, ряпушка, судак) вероятность такого расселения невелика.

7.8.3. Последствия эвтрофирования водоемов для человека

Основным потребителем воды является человек. Как известно, при избыточной концентрации водорослей происходит ухудшение качества воды. Особое внимание заслуживают токсические метаболиты, в частности синезеленых водорослей. Альготоксины проявляют значительную биологическую активность по отношению к различным гидробионтам и теплокровным животным. Альготоксины относятся к высокотоксичным соединениям. Токсины синезеленых действует на центральную нервную систему животных, что проявляется в возникновении параличей задних конечностей, десинхронизации ритма центральной нервной системы. При хронических отравлениях токсины угнетают окислительно-восстановительные ферментативные системы, холинэстеразу, повышают активность альдолазы, в результате чего нарушается углеродный и белковый обмен, а во внутренних средах организма накапливаются недоокисленные продукты углеводного обмена. Наблюдается уменьшение количества эритроцитов. Угнетение тканевого дыхания вызывает гипоксию смешанного типа. В результате глубокого вмешательства в обменные процессы и тканевое дыхание теплокровных животных токсины синезеленых водорослей имеют широкий спектр биологического действия и могут быть отнесены к числу протоплазматических ядов высокой биологической активности. Все это свидетельствует о недопустимости использования в питьевых целях воды из мест скопления водорослей и водоемов, подверженных сильному «цветению», поскольку токсические вещества водорослей не обезвреживаются системами обычной водоочистки и могут попадать в водопроводную

сеть как в растворенном виде, так и вместе с отдельными клетками водорослей. Загрязнение и ухудшение качества воды может отражаться на здоровье человека через ряд трофических звеньев. Так, загрязнение воды органическими соединениями ртути становится причиной ее накопления в рыбе. Употребление в пищу такой рыбы вызвало в Японии весьма опасное заболевание – болезнь Минамата, в результате которой отмечены многочисленные смертельные случаи, а также рождение слепых, глухих и парализованных детей.

Установлена связь между возникновением детской **метгемоглобинемии** и содержанием нитратов в воде. Отмечено высокое содержание нитратов в колодцах в кукурузном поясе США. Часто подземные воды из-за этого непригодны для питья. Возникновение **менингоэнцефалита** у подростков связывают после продолжительного купания в пруду или в реке в теплый летний день. Предполагается связь между **асептическим менингитом**, **энцефалитом** и купанием в водоемах, где может наблюдаться с ростом трофии усиление вирусного загрязнения воды.

Широкую известность приобрели инфекционные заболевания за счет микроскопических грибов, попадающих из воды в раны, вызывающие у человека сильное поражение кожи.

Контакт с водорослями, употребление воды из водоемов, подверженных «цветению» или рыбы, питающейся токсическими водорослями, может вызвать «**гаффскую» болезнь**, **коньюктивиты** и **аллергии.** Часто вспышки **холеры** совпадают с периодом «цветения» воды синезелеными водорослями.

Массовое развитие водорослей в водоеме наряду с помехами в водоснабжении и ухудшением качества воды значительно затрудняет рекреационное использование водного источника, а также является причиной помех в техническом водоснабжении. На стенках трубок водоводов и систем охлаждения усиливается развитие биообрастаний. При подщелачивании среды вследствие развития водорослей происходит образование твердых карбонатных отложений, а из-за оседания частиц и водорослей снижается теплопроводность трубок теплообменных устройств.

7.9. Сапробность. Биологический анализ качества вод

Сапробность воды (sapros – от греч. гнилой) – насыщенность разлагающимися органическими веществами (определение из экологического словаря Б.А. Быкова, 1988). Этот термин предложил в 1956 г. R. Sramek-Husek**.** В русской литературе в 1960-е годы для методов гидробиологического анализа предлагали следующую формулировку: сапробность – это комплекс физиологических свойств организмов, обуславливающих их способность развиваться в водах, имеющих определенное содержание органических веществ, определенную степень загрязнения. M. Zelinka и P. Marvan (1966) принимали следующую формулировку: сапробность – термин для определенных экологических условий, для отражения комбинации факторов (кислорода, биогенов, токсичности), которые стимулируют в определенных сообществах и дают возможность определенным внутривидовым взаимодействиям. В 1967 г. H. -J. Elster показал, что первичный фактор сапробности – количество и интенсивность разлагающегося органического вещества. **Сапробность = скорость разложения**. H. Casper и L. Karbe (1966) определяли сапробность как интенсивность разложения мертвого органического вещества. На коллоквиуме в Праге в 1966 г. признана компромиссная формулировка: это сумма всех метаболических процессов, которые сопровождаются потерей потенциаль-

ной энергии, что в комбинации с биогенными, физическими и окислительными компонентами определяет уровень сапробности вод. Уровень сапробности может определяться как метаболическими-динамическими показателями среды, так и путем анализа живых сообществ. Ступени сапробности соотносятся с кислородным режимом, скоростью разложения и факторами среды. Токсичность, радиоактивность и некоторые другие лимитирующие факторы независимы от сапробности. Эвтрофирование и загрязнение проявляются в прогрессивных стадиях, деградация и самоочищение – за счет регрессивных стадий. **Сапробность охватывает сумму всех тех метаболических процессов, которые являются антитезой первичной продукции. Иначе сапробность – степень загрязнения органическими веществами и продуктами их распада.** Поскольку распад органического вещества носит ступенчатый характер, то водоемы или их зоны в зависимости от степени загрязнения органическими веществами подразделяют на олигосапробные, мезосапробные и полисапробные.

- **Олигосапробная зона** – отсутствие сероводорода, диоксида углерода мало, количество кислорода приближается к нормальному насыщению, растворенных органических веществ практически нет. Характерно высокое видовое разнообразие водорослей, но численность и биомасса незначительны.
- **Мезосапробная зона** – отсутствие неразложившихся белков, сероводорода и диоксида углерода немного, кислород присутствует в заметных количествах, однако в воде есть еще такие слабоокисленные азотистые соединения, как аммиак, амино- и амидокислоты. Эта зона подразделяется на α- и β-мезосапробные подзоны. В β-мезосапробной подзоне встречаются аммиак, амино- и амидокислоты, есть кислород. Минерализация органического вещества в основном идет за счет аэробного окисления, в частности бактериального. Следующая α-мезосапробная подзона характеризуется присутствием аммиака и продуктов его окисления – азотной и азотистой кислот. Аминокислот нет. Сероводород встречается в незначительных количествах. Кислорода много. Минерализация идет за счет полного окисления органического вещества. Видовое разнообразие водорослей значительное.
- **Полисапробная зона** – вблизи от места сброса сточных вод, происходит расщепление белков и углеводов в аэробных условиях. Полное отсутствие свободного кислорода, наличие в воде неразложившихся белков, значительного количества сероводорода и диоксида углерода. Восстановительный характер биохимических процессов.

Определение уровней (зон) сапробности на основании метаболических процессов в экосистеме (по H. Casper, 1966):

- **Олигосапробная зона –** все питательные вещества, поступающие в экосистему, целиком минерализуются и включаются в метаболический цикл.
- **Мезосапробная зона –** только часть питательных веществ минерализуется в экосистеме и вовлекается в метаболический цикл. β-мезосапробный уровень, где аутосапробность превосходит аллосапробность и разложение только аэробное; α-мезосапробный уровень, где аутосапробность равняется аллосапробности и разложение достигает максимума и частично происходит в анаэробных условиях.
- **Полисапробная зона –** питательные вещества не освобождаются при разложении и настоящая аутотрофия использует только аллохтонный запас.

Как изменяется структура биологических сообществ при изменении трофии и сапробности и как соотносятся эти два процесса, представлено на рис. 7.31 (ppt[28]).

[28] См. 1.

Оценка уровня органического загрязнения (качества вод) может проводиться с помощью химического, бактериологического и биологического методов.

Биологический анализ качества вод – оценка качества вод по растительным и животным организмам. Качество и степень органического загрязнения воды по составу гидробионтов может оцениваться двумя способами:

1) по индикаторным организмам,

2) по результатам сравнения структуры сообщества на участках с различной степенью загрязнения и с контролем.

Списки видов-индикаторов различного уровня сапробности начали составлять еще в начале XX века. С учетом соотношения видов-индикаторов разработаны индексы сапробности, которые позволили численно выражать степень сапробности воды. Наиболее популярным из-за простоты в расчетах и широко используемым на практике стал индекс П. Пантле и Г. Букк (1955) в модификации В. Сладечека: $S = \sum sh / \sum h$, где s – индикаторная значимость отдельного вида, h – численность или биомасса отдельного вида. В олигосапробной зоне S варьирует от 1 до 1.5, в β-мезосапробной – от 1.5 до 2.5, в α-мезосапробной – от 2.5. до 3.5, в полисапробной – от 3.5 до 4.0.

7.10. Пути преодоления отрицательных последствий эвтрофирования природных вод

Существует широкий набор методов, способных ослабить, остановить или сделать процесс эвтрофирования водоемов обратимым. Эти методы реализуются следующими путями:

1. Уменьшение нагрузки по специфичным биогенным веществам за счет контроля их источников.
2. Удаление биогенных веществ из воды.
3. Производство таких биогенных веществ, с которыми связан меньший синтез биомассы.
4. Понижение способности биомассы к синтезу.

Эти методы могут быть достигнуты путем контроля следующих параметров:

1) поступление биогенных веществ,
2) водообмен,
3) температура,
4) седиментация,
5) перемешивание вод,
6) химический состав воды,
7) солнечная радиация.

7.10.1. Профилактические методы

Контроль сброса

Существуют ограничения на типы и количество сбрасываемых в воду веществ. Подобным контролем занимаются организации по защите окружающей среды. В основном проводится контроль коммунальных и промышленных стоков. Контролируется содержание взвешенных частиц, значения БПК, контрольные измерения

биогенов, особенно детергентных фосфатов, запрещенных в некоторых странах (Швейцарии, Японии, некоторых Штатах Америки). Будущее контроля сбросов многообещающее, особенно в США, где в «Поправках к акту федерального контроля загрязнения воды» от 1972 г. устанавливается, что конечной целью должен быть «нулевой уровень сброса загрязнений». В качестве промежуточной меры предполагалось, что все воды должны быть пригодны для купания и рыболовства к середине 1980-х годов. В «Поправках к акту о чистоте воды» от 1977 г. содержались требования к Агентству по охране окружающей среды США опубликовать отчеты о методах и мероприятиях по восстановлению пресноводных озер, являющихся национальным достоянием. Национальный совет Швеции по защите окружающей среды в 1970 г. представил программу контроля эвтрофирования водных объектов, основанную на законе, предусматривающем установление на всех очистных сооружениях устройств для удаления из воды фосфатов.

Удаление и подавление активности биогенных веществ

Это наиболее эффективный метод контроля искусственного эвтрофирования. Он может быть осуществлен путем предотвращения сброса биогенных веществ или путем обработки стоков. В Южной Африке, согласно закону, принятому в 1985 г., концентрация ортофосфатов в коммунальных и промышленных стоках не должна превышать 1 г/м^3. Обработка сточных вод – крупномасштабная операция, очистные сооружения должны быть расположены на каждом притоке. В Швеции, где проблема эвтрофирования встала очень остро, в национальной программе было предусмотрено удаление фосфора на 80% на государственных очистных сооружениях. Удаление фосфатов на 90% было достигнуто путем использования методов химического дозирования. Методы обработки сточных вод основаны преимущественно на химическом дозировании, осаждении и очистке активным илом, что приводит к значительному снижению концентрации фосфора.

Использование предварительного отстойника

Если удаление фосфора при очистке сточных вод невозможно или связано с большими затратами, можно применить альтернативный метод – построить предварительный отстойник-водохранилище (или использовать существующие водотоки или болота) в районе, где приток впадает в озеро или водохранилище. Такой водоем действует как отстойник или ловушка для наносов, он может снизить нагрузку по фосфору примерно на 97%. Такие отстойники-водохранилища успешно использованы в Западной Германии. Если используются три последовательных отстойника, то за счет физического осаждения неорганических частиц и потребления биогенных веществ водорослями, можно снизить концентрацию фосфора на 70 и даже 90%. В них нужно регулярно поддерживать аэробные условия для стимулирования сорбции фосфора и регулярно проводить драгирование грунта, иначе сами отстойники станут эвтрофными и заиленными.

Практика использования земель

Повсюду в мире выпущены руководства, которые устанавливают ответственность управляющих за отсутствие действий по предотвращению или снижению до минимума влияния загрязняющих веществ. В качестве рекомендаций для территорий, используемых под сельхозугодья – снижение поверхностного стока и

эрозии за счет террасирования, контурной обработки земли, устройства дренажа, установки труб под травяным покровом, посадки лесозащитных полос, земельного зонирования и правильного внесения удобрений. В США специалисты по охране окружающей среды используют практические рекомендации, чтобы улучшить качество городских стоков, – снижение поверхностного стока, ограничение применения химических веществ, тщательная уборка улиц, отведение ливневых вод, использование пористых тротуаров.

7.10.2. Восстановительные методы

Отвод сточных вод

Сточные воды – один из источников обогащения водоемов биогенными веществами. Возможно отведение сточных вод за пределы водосборной площади водоемов в вытекающие реки или море, если водоемы расположены недалеко от побережья. Накопленный опыт показал эффективность такого рода мероприятий. Оздоровление сильно эвтрофированного озера Вашингтон произошло после отведения ранее поступающих в него сточных вод г. Сиэтл в залив на тихоокеанском побережье США. До 1936 г. в это озеро поступали во все возрастающем количестве городские сточные воды. К 1963 г., когда были начаты работы по отводу стоков (законченные в 1968 г.), обилие фитопланктона возросло в 20 раз, достигнув степени интенсивного «цветения»; при этом содержание хлорофилла в верхнем 10-метровом слое воды летом увеличилось от 2–3 до 40 мкг/л, прозрачность воды уменьшилась с 4 до 1 м, концентрация в верхнем слое воды фосфора зимой возросла от 12 до 50 мкг/л, содержание растворенного кислорода у дна в конце летней стагнации упало с 8 до 3 мг/л. После отведения сточных вод к 1970 г. содержание хлорофилла снизилось до уровня 1950-х годов, прозрачность увеличилась вдвое, концентрация общего фосфора уменьшилась до 20 мкг/л, а придонное содержание кислорода летом – до 6 мг/л. Особенно резко изменилось содержание фосфора, а концентрация нитратов и углекислоты оставалась довольно высокой. Во Франции этот метод позволил добиться значительного улучшения состояния ранее олиготрофного горного озера Аннеси. Первые признаки эвтрофирования стали заметны в 1937 г., а явные – в 1960 г. («цветение», снижение кислорода, изменение в составе сообществ). В 1962 г. было начато сооружение вокруг коллектора, собирающего сточные воды расположенных по берегу населенных пунктов с последующей их очисткой и спуском в вытекающую из озера реку. Через 5 лет уже появились признаки благоприятных последствий, когда канализационная сеть принимала стоки только от 32% всего населения, а в 1970 г. – 64%. Большой интерес представляет пример с оз. Тахо (США), олиготрофного горного водоема. Все сточные воды были подвергнуты тщательной очистке и отведены за пределы бассейна. Для этого был построен трубопровод длиной 43 км, по которому очищенные воды поступали в специально сооруженное водохранилище площадью 65 га, где 82% составляли сточные воды оз. Тахо. Водохранилище предназначено для целей рекреации, спортивного рыболовства и ирригации. Эти мероприятия не всегда эффективны. В шведском оз. Норвикен в окрестностях Стокгольма замедленный эффект отвода сточных вод объясняется слабым водообменом. В первоначально олиготрофном оз. Трюммен (Швеция) прекращение поступления сточных вод не вызвало эффекта даже через 10 лет из-за слоя черного

ила. Когда слой ила был удален, начались признаки оздоровления. Накопленный опыт показывает, что отведение сточных вод за пределы водосбора может давать положительный результат. Однако он применим только в определенных условиях, когда есть техническая возможность отвода стока за пределы водосборного бассейна и когда отводимые стоки не вызовут нежелательных последствий в принимающих их водоемах. Оптимальным является отведение стоков в моря и океаны, где обеспечено быстрое перемешивание вод благодаря приливам и отливам.

Разбавление

Разбавление водой, взятой из какого-нибудь внешнего источника с низким содержанием биогенных элементов. Полное замещение воды при откачке эвтрофной. Этот метод применялся в США (оз. Грин в Сиэтле; оз. Мозес, штат Вашингтон). Впоследствии снижалось содержание фосфора, увеличивалась прозрачность воды, уменьшалась концентрация хлорофилла.

Углубление дна

Для снижения влияния взмучивания, вызываемого ветровым воздействием, особенно в мелководных водоемах, увеличивают их объем за счет дноуглубительных работ. При этом может увеличиваться время водообмена, способствующего удалению поступающих биогенных веществ, и сформироваться вертикальная стратификация, которая снижает степень взмучивания донных отложений. Для этого метода наиболее пригодны озера с крутыми берегами, тогда при увеличении глубины не будет увеличиваться площадь поверхности водоема, что может привести к затоплению окружающих территорий и образованию обширных мелководий. Последнее может способствовать вторичному эвтрофированию.

Драгирование

Удаление биогенных и органических веществ со дна путем драгирования. Гидравлическое драгирование путем вакуумной очистки (отсасывание) и ковшовое – с помощью ковша Суремана, который срезает слой донных отложений, экскаватором или с помощью конвейнерного механизма. Это один из дорогостоящих методов.

Снижение уровня водохранилища

Снижение уровня водохранилищ, которое достигается регулированием стока, приводит к обнажению и уплотнению донных отложений. За счет этого снижается их способность к взмучиванию и происходит ограничение вовлечения биогенных веществ в круговорот. Спуск воды вызывает перемещение богатой биогенными веществами воды в более глубокие слои донных отложений.

Изъятие вод из гиполимниона

Извлечение (откачивание) гиполимниальных вод с помощью водоотборников приводит к уменьшению уровня биогенных веществ, увеличению средней концентрации кислорода и повышению температуры воды. Метод применим только в стратифицированных водоемах.

Изоляция дна озера

Создается физический барьер на поверхности раздела вода – донные отложения. При этом предотвращается перенос биогенных веществ со дна в толщу воды. Зимой поверхность льда покрывается перфорированной пластиковой пленкой, покрытой в свою очередь слоем песка, которая погружается на дно после таяния льда и закрывает донные отложения. Песок становится новым дном, обедненным биогенными веществами. Перфорации в пленке необходимы для диффузии газов. В качестве покрытия можно использовать почву (пепел, золу), гидрооксиды металлов, которые являются хорошими адсорбентами фосфатов, гели с высокой сорбционной способностью. Эффективность метода зависит от скорости поступления аллохтонных биогенных веществ.

Химическая обработка

Добавление химических веществ для осаждения биогенных элементов или преобразования их в менее доступную для организмов форму. Часто добавляют сульфат меди в качестве альгицида, но повторное его применение может привести к замене синезеленых водорослей на зеленые, которые толерантны к меди. В донных отложениях может происходить накопление меди. Это может привести с изчезновению макрофитов и снижению численности бентосных беспозвоночных. Поэтому обработку сульфатом меди нужно проводить с большой осторожностью. Популярно добавление квасцов (сульфат железа или алюминия) Химическое осаждение разработано для удаления фосфора из сточных вод. Наиболее часто используют такие осадители: Ca^{2+}– эффективность 90%, Fe^{3+}– эффективность 80%, Al^{3+}– эффективность 95%. Чаще используют известь из-за высокой стоимости квасцов. Положительные эффекты наблюдаются через 1–2 года. Лучшие результаты получены на стратифицированных водоемах.

Нарушение стратификации и аэрация

В стратифицированных водоемах, где наблюдается гиполимниальный дефицит кислорода, можно с помощью гидравлических и пневматических средств искусственно создавать условия дестратификации. Гидравлическая дестратификация – закачивание вод эпилимниона в придонные слои, откачивание вод гиполимниона и их отведение в поверхностный слой. Этим достигается процесс перемешивания. Метод осуществляется с помощью насосов или гидросиловыми подстанциями. Пневматическая дестратификация осуществляется путем выпускания пузырьков воздуха с помощью «пузырьковой пушки» вблизи дна. Процесс аэрации предотвращает возникновение анаэробных условий, снижает перенос фосфора из донных отложений в толщу воды. Метод можно использовать для аэрации гиполимниона, не затрагивая термоклин, иначе может происходить «цветение» воды синезелеными водорослями круглый год, что характерно для нестратифицированных водоемов. Кроме того, можно осуществлять общую аэрацию – непрерывный выпуск воздуха для дестратификации. В Великобритании 16 водохранилищ оборудованы специальными устройствами для дестратификации вод.

Сбор биомассы

При сборе биомассы устраняются биогенные элементы, которые включены в ее структуру. Наиболее популярен сбор макрофитов. Удаление макрофитов из воды позволяет уменьшить поступление фосфора на 92% и снижение биогенной нагрузки на 47%. Пока нет еще надежных данных, указывающих на то, что при устранении водорослей происходит снижение концентрации биогенных веществ в воде. Собранную биомассу водорослей можно использовать для медицинских целей и в качестве подкормки для животных. Например, водоросли из оз. Чад использовали для изготовления диетических продуктов питания человека. Химический состав водорослей сопоставим с соевыми бобами по содержанию в них протеинов, липидов, углеводов, волокна, золы и витамина В. На протеине водорослей выращиваются свиньи, домашняя птица и рыбы. Ламинария и другие морские макрофитные водоросли в течение столетий уже используются для медицинских целей и в продуктах питания. Из микроскопических водорослей как объектов коммерческого использования наиболее привлекательны синезеленые и зеленые, так как при этом доходы от их использования намного превышают затраты на контролирование эвтрофирования. Сбор микроскопических водорослей осуществляется на фильтры или с использованием флокулянтов, полиэлектролитов, способных вызывать агрегации водорослей.

Предложенные методы могут применяться в комплексе и по отдельности. Перед использованием любого из них необходимо проводить комплексные исследования водоемов.

Заключение к главе VII

Проблема антропогенного эвтрофирования водоемов возникла в середине 20-х годов XX века и за короткий срок приобрела значение одной из актуальных в современной лимнологии. Много усилий направленно на решение вопросов количественных связей между нагрузками биогенных элементов на водоем и уровнем его трофии. Количественные оценки этих связей открывают возможности для прогнозирования возникновения и развития процесса эвтрофирования. Вопросы прогноза неотделимы от оценок и анализа интенсивности и характера хозяйственной и культурной деятельности человека. В основу анализа должны быть положены экономико-географические карты, перспективные планы роста и размещения населения, развития сельского хозяйства, промышленности, урбанизации, городского и дорожного строительства, рекреации. Нельзя упускать из виду, что этот процесс может идти разными путями и скоростью в соответствии с зонально-географическими и ландшафтными условиями территорий. Недалеко то время, когда на любом континенте нелегко будет найти водоем, сохранивший ненарушенные свойства. Попытки установить типологические связи с ненарушенной географической средой становятся все менее реальными и все более условными. Попытки географического районирования озерного фонда оказываются устаревшими. Разработка новых систем, в которых роль антропогенного фактора становится главенствующей, становится в ряд наиболее актуальных задач борьбы с нарушениями, вызванными антропогенным эвтрофированием.

Список литературы

1. Алекин А.А. Эвтрофирование озер // Водные ресурсы. 1979. № 4. С. 8–14.
2. Андронникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
3. Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука. 1980. 172 с.
4. Антропогенное перераспределение органического вещества в биосфере. СПб.: Наука, 1993. 206 с.
5. Даценко Ю.С. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС, 2007. 252 с.
6. Изменение структуры экосистем озер в условиях возрастающей биогенной нагрузки. Л.: Наука, 1988. 312 с.
7. Каминский В.С. Вопросы замедления и устранения процесса эвтрофирования // Водные ресурсы. 1979. № 4. С. 51–63.
8. Каминский В.С. Вопросы терминологии при изучении процесса эвтрофирования // Водные ресурсы. 1979. № 4. С. 64–71.
9. Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
10. Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л., 1974. 60 с.
11. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
12. Покровская Т.Н., Миронова Н.Я., Шилькрот Г.С. Макрофитные озера и их эвтрофирование. М.: Наука, 1983. 152 с.
13. Прыткова М.Я. Научные основы и методы восстановления озерных экосистем при разных видах антропогенного воздействия. СПб.: Наука, 2002. 148 с.
14. Россолимо Л.Л. Антропогенное эвтрофирование водоемов // Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М., 1975. Т. 2. С. 8–60.
15. Россолимо Л.Л. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука, 1977. 144 с.
16. Сиренко Л.А. Основные факторы естественного и антропогенного эвтрофирования // Водные ресурсы. 1979. № 4. С. 15–30.
17. Сиренко Л.А., Гавриленко М.Л. «Цветение» воды и эвтрофирование. Киев: Наукова думка, 1978. 232 с.
18. Скопинцев Б.А. Химические и биохимические показатели эвтрофирования водоемов // Водные ресурсы. 1979. № 4. С. 43–50.
19. Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Р. Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 279 с.
20. Шамардина И.П. Борьба с антропогенным эвтрофированием водоемов // Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М., 1975. Т. 2. С. 100–136.
21. Шилькрот Г.С. Причины антропогенного эвтрофирования водоемов // Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М., 1975. Т. 2. С. 61–99.
22. Эволюция круговорота фосфора и эвтрофирование природных вод. Л.: Наука, 1988. 204 с.
23. Эвтрофирование мезотрофного озера. Л.: Наука, 1980. 248 с.
24. Экология зарастающего озера и проблема его восстановления. СПб.: Наука, 1999. 222 с.
25. Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Beih. 7. Ergebnisse der Limnologie. H. 7. 218 p.

26. Sládečková A., Sládeček V. Bioindication within the aquatic environment // Acta Universitatis Carolinae Environmentalica. 1993. V. 7. № 1–2. P. 3–69.

27. Wetzel R. Limnology. Lake and river ecosystems. Academic Press, 2001. 1006 p.

ЗООПЛАНКТОН ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ–СРЕДООБРАЗОВАТЕЛЕЙ

Введение

У всякого естествоиспытателя есть одно желание – найти что-то новое, неисследованное, неизведанное. Огромный поток научной литературы иногда вводит отчаяние: все уже исследовано, узнано, ничего нового найти невозможно...

А в литературе порой попадаются настолько противоречивые данные, что признанный зоопланктовед страны И.К. Ривьер как-то в отчаянии заявила о желании оказаться в XVIII или XIX веке у самых истоков науки, чтобы начать все с белого листа.

Однако впадать в отчаяние или желать перенестись в прошлое необязательно – «белых пятен» в гидробиологии и сейчас великое множество.

Всем известно, что одна из основных задач экологии (и большого раздела гидробиологии) – изучение процессов преобразования биогеоценозов под влиянием биотических и абиотических факторов. И совершенно справедливо то, что большое внимание исследователи уделяют воздействию на разнотипные экосистемы самых различных видов хозяйственно-бытовой деятельности человека, изменений климата, ландшафта и т.д. Но все эти, безусловно, важные проблемы скрыли одно из классических и интереснейших направлений экологических исследований – взаимоотношения между разными элементами биоты. В частности, неоправданно мала доля исследований, направленных на изучение преобразования природных сообществ видами-средообразователями, которые в разных источниках могут именоваться ключевыми видами, видами-мутуалистами, видами-средопреобразователями, экосистемными инженерами [1, 2, 3, 7, 21, 22, 23, 28, 74, 80, 84, 85, 89]. Без серьезного внимания к их жизнедеятельности мы не сможем выявить все многообразие факторов, оказывающих заметное влияние на формирование условий среды, организацию и поддержание разнообразия и обилия сообществ в отдельных местообитаниях. Хотя значение средообразователей было показано еще Ч. Дарвином в известном классическом труде о роли дождевых червей в формировании почвы [68].

Среди основоположников, заложивших фундаментальные основы современного понимания средообразующей деятельности живых организмов, были отечественные ученые. Так, В.Н. Сукачев [55] определил фитосоциальные типы растений – эдификаторы и ассектаторы. В.Н. Беклемишев [7] описал и систематизировал симфизиологические связи, выделив четыре типа прямых связей (топическая, трофическая, фабрическая и форическая) и соответствующих им четыре типа косвенных. Однако в настоящее время среди концепций, рассматривающих вопросы средопреобразования, наибольшую известность в мире имеют концепция ключевых видов (*keystone species*) [84] и концепция экосистемных инженеров (*ecosystem engineers*) [74, 85, 89].

Понятия ключевых видов и экосистемных инженеров близки между собой, они вполне могут выступать как синонимы, хотя в разных источниках могут трактоваться по-разному. Ключевые виды – это виды, чье влияние на сообщество большое и непропорционально большое по сравнению с их обилием [85]. Экосистемные инженеры – это организмы прямо или опосредованно изменяющие доступность ресурсов для других видов, изменяя физическое состояние биотических или абиотических материалов. Тем самым экосистемные инженеры изменяют, поддерживают или создают местообитания [74]. Между обеими концепциями много общего, но если концепция ключевых видов в большей степени рассматривает результат «экосистемной работы» видов, то концепция экосистемных инженеров больше внимания уделяет процессу: оценке роли вида в сообществе через: (1) анализ произведенных видом модификаций среды и (2) реакции других видов на эти изменения [89]. Среди существующих категорий ключевых видов один, а именно «ключевой модификатор», по сути, синоним «экосистемного инженера» [85].

Во время обсуждения этих вопросов удалось услышать прекрасное образное представление, которое высказал М.В. Ермохин (Национальный исследовательский Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского). Он сказал, что это как возведение жилища: можно построить шалаш, а можно капитальный дом. И в первом случае человек вынужден периодически подновлять стены и крыши. Во втором случае – не думать об этом продолжительное время, а только четко отслеживать состояние. Более того, в случае ухода хозяина шалаш в относительно короткое время развалится и не сможет никому стать кровом, а капитальный дом будет стоять десятилетия и в нем еще многие смогут пожить. Так вот, ключевые виды – это строители шалаша, а экосистемные инженеры – строители капитального дома.

Необходимо заметить, что в русском языке наиболее точно изучаемые процессы описывает термин «средообразующая деятельность» [19], при этом «средообразование» (или кондиционирование среды, или инженерная деятельность) подразумевает модификацию среды обитания.

В почвоведении [27, 28], а также в фитоценологии [47, 48] уже давно и активно рассматривается роль животных. В фитоценологии существуют даже специальные термины, раскрывающие разнообразные формы влияния животных на образ жизни, размножение и свойства растений (орнитофилия, энтомофилия, зоохория, мирмекохория и т.д.). Гидробиология же относится к тем биологическим наукам, в которых остро ощутим явный недостаток изучения последствий жизнедеятельности видов-средообразователей. И это притом, что с пресными водоемами и водотоками тесно связано существование земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, жизнедеятельность которых в определенных случаях может выступить в роли средообразующего фактора.

Настоящее сообщение посвящено двум группам позвоночных животных, которые активно преобразуют состояние абиотических и биотических материалов разнотипных пресноводных экосистем, тем самым прямо и опосредованно изменяют доступность ресурсов для гидробионтов и их сообществ – евроазиатскому бобру (*Castor fiber* L.) и гидрофильным птицам.

Вопрос о влиянии жизнедеятельности видов-средообразователей имеет очень широкий круг аспектов. Но ведущим, на наш взгляд, является их изучение как агентов эвтрофирования в результате воздействия продуктов их жизнедеятельности (экскрементов) вкупе с изменениями морфометрических параметров локальных участков экосистем. Вместе с экскрементами на почву и в воду разнообразных биоценозов поступают органические, биогенные и минеральные вещества, что способствует изменению абиотических и биотических условий существования организмов [24, 38, 71, 72 и др.], а также структурно-функциональной организации растительных и животных сообществ наземных и водных экосистем [10, 14, 15, 16, 18, 22, 33, 41, 57, 61, 78, 82, 83 и др.].

Обогащение воды дополнительным количеством биогенных веществ – основа эвтрофирования водоемов. Как известно, эвтрофирование определяется комплексным воздействием естественных процессов и хозяйственной деятельности человека [17, 51, 53]. Разграничение этих воздействий при глобальном антропогенном влиянии весьма проблематично. Существует мнение, что ни один из показателей не позволяет уверенно их отличать [51], а в некоторых случаях и вовсе отрицается наличие естественного эвтрофирования [12, 73]. Мы полностью разделяем мнение, что основная отличительная черта естественного и антропогенного эвтрофирования – время [17]. Если первое происходит в течение длительных геологических периодов, то второе – значительно быстрее. Жизнедеятельность совокупности организмов, так или иначе связанных с водными экосистемами, – одна из составляющих процесса естественного эвтрофирования. Однако совсем иначе дело обстоит с видами-средообразователями, которые в течение краткого промежутка времени значительно изменяют внутриводоемные процессы, увеличивая биологическую продуктивность и перестраивая потоки вещества и энергии [22, 31, 32].

В качестве показателя происходящих процессов нами использованы сообщества зоопланктона, который чутко реагирует на изменения экологического состояния водных объектов, в том числе и при эвтрофировании [4, 5, 6, 40, 46, 49, 50]. Накопленные в научной литературе богатые сведения о закономерностях развития зоопланктона под влиянием различных факторов среды позволяют провести сравнительный анализ его трансформации в условиях жизнедеятельности видов-средообразователей с изменениями, наблюдающимися в ходе антропогенного эвтрофирования.

8.1. Зоопланктон малых рек в условиях влияния евроазиатского бобра

До недавнего времени изучению зоопланктона малых рек в России уделяли мало внимания. Считалось, что течение мешает обильному развитию фауны в толще воды, препятствует питанию и размножению коловраток и ракообразных. Однако для равнинных малых рек характерны невысокие скорости течения (< 0.2 м/с, за исключением перекатов, а также периодов половодья и паводков), при которых органические остатки оседают, а органический ил формирует биологически богатую среду. Кроме этого, биотопы, характеризующиеся замедленным водообменом, богатым содержанием органических и биогенных веществ, разной степенью освещенности, формируются в результате деятельности человека при

строительстве плотин и сбросе стоков промышленных предприятий. Но наиболее заметные изменения характеристик среды, оказывающих влияние на зоопланктон, происходят в результате жизнедеятельности бобров (*Castor fiber*).

Бобры, наряду с бизоном, зубром, уссурийским и бенгальским тиграми, выступают примером того, что грамотно и своевременно проводимые природоохранные мероприятия и усилия по восстановлению видов животных приводят к успеху.

По данным раскопок, люди знали бобров с незапамятных времен. На них охотились ради шкур, мяса и «бобровой струи». Однако еще в древности, при первобытнообщинном строе, велось достаточно грамотное «бобровое хозяйство», позволяющее поддерживать численность этих животных. И в XV веке на территории России существовали «бобровые ловы» – места, где шла добыча, и «бобровые гоны» – места, где отстрел был запрещен. Но страсть к обогащению за счет ценных шкурок и «бобровой струи» нарушила традиции «бобрового хозяйства», и численность зверей была подорвана. К XX веку бобры оказались на грани исчезновения: в 1917 г. в России оставалось не более 700–900 особей, разбросанных в пятнадцати местах.

Ради сохранения этого вида зверей были созданы Воронежский и Кондо-Сосьвинский заповедники. Результаты не замедлили сказаться, и уже за первые 25 лет в одной только европейской части из Воронежского и Березинского заповедников было перевезено и выпущено 2300 бобров. Согласно некоторым данным, в начале XXI века бобры обитали в 63 из 87 регионов России.

Этот вид, единственный из известных млекопитающих, целенаправленно производит преобразование местообитаний, создавая своеобразную среду. Внешний облик биоценозов, преобразованных бобрами, имеет столь специфический характер, что получил специальное название «бобровый ландшафт». Для него характерно: устройство плотин и образование прудов площадью до 20–30 га; изменение гидрологического режима водотоков; создание благоприятных условий для гнездования водоплавающих птиц и полуводных зверей (выдра, ондатра, водяная полевка); создание дополнительных кормовых ресурсов для лосей, оленей, зайцев.

Существенное изменение гидрологического режима бобрами производится исключительно на малых реках и ручьях. Здесь бобры строят плотины для затопления кормов на зиму, для облегчения транспортировки корма и обеспечения безопасности от хищников. В бобровом поселении обычно несколько плотин. Например, в Дарвинском государственном заповеднике их количество варьирует от 1 до 30 (в среднем 3.7 на одно поселение). Средняя длина плотин – 19 м (максимальная – до 220 м) [22]. На р. Латка, длина которой всего около 12 км, было зарегистрировано 29 плотин [20].

При влиянии жизнедеятельности бобров на малых водотоках наблюдаются глубокие изменения структуры и функционирования зоопланктона.

На протяжении всего вегетационного периода наибольшие величины численности и биомассы зарегистрированы в бобровых прудах, среди которых первенствует зоопланктон зарастающих макрофитами прудов (рис. 8.1).

Численность и биомасса зоопланктона бобровых прудов во всех случаях выше, чем на любом другом участке реки (табл. 8.1).

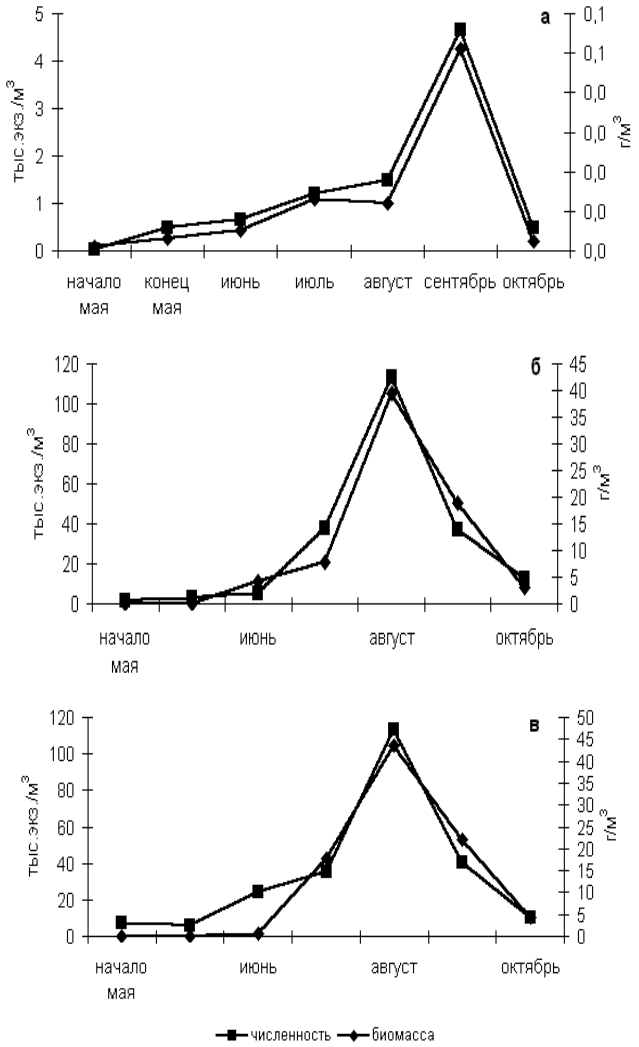


Рис. 8.1. Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона исследованных участков: а – речного участка; б – бобрового пруда со степенью зарастания макрофитами < 30%; в – бобрового пруда со степенью зарастания макрофитами > 60%

Порой наблюдаются просто рекордные величины численности (до 900000 экз./м^3) и биомассы (до 200 г/м^3). Все это происходит за счет развития крупных видов ветвистоусых ракообразных родов *Daphnia*, *Simocephalus*, *Eurycercus* и др. Причем по мере снижения проточности и увеличения сроков жизни прудов наблюдается увеличение численности и биомассы сообществ, обилия ветвистоусых ракообразных (табл. 8.1).

Как и при антропогенном эвтрофировании сокращается число видов и выравненность сообществ зоопланктона (табл. 8.2). Исключение составляют лишь заросшие растениями бобровые пруды – растения «забирают» на себя избыток биогенных веществ, предоставляют зоопланктерам дополнительные биотопы.

Таблица 8.1

Обилие зоопланктона бобровых прудов по мере снижения их проточности и увеличения сроков существования

Показатель		I*	II	III	IV	V
Численность	Rotifera, %	47.7	32.1	28.9	11.1	8.0
	Copepoda, %	31.1	16.6	15.4	21.7	6.5
	Cladocera, %	21.2	51.3	55.7	67.2	85.5
	Всего, тыс. экз./м^3	2.1±1.5	4.0±2.2	7.2±2.2	113.2±44.1	37.3±12.1
Биомасса	Rotifera, %	11.0	8.0	10.0	0.1	0.2
	Copepoda, %	41.5	22.8	31.5	0.6	0.5
	Cladocera, %	47.5	69.2	58.5	99.3	99.1
	Всего, г/м^3	0.016±0.01	0.216±0.15	0.43±0.12	32.4±12.3	6.5±2.5

Примечание. Здесь и в табл. 8.2: * I – контроль; II – проточный пруд 1–го года; III – проточный пруд 4-го года; IV – слабопроточный пруд, время существования > 4 лет, степень зарастания макрофитами < 30%; V – слабопроточный пруд с зарослями макрофитов, степень зарастания макрофитами > 60%.

Таблица 8.2

Изменения разнообразия и выравненности сообществ зоопланктона бобровых прудов по мере снижения их проточности и увеличения сроков существования

Показатель	Таксон	I*	II	III	IV	V
Количество видов	Rotifera	4±1.0	6±1.2	6.0±0.8	2±0.3	2±1.2
	Copepoda	2±0.8	3±0.4	2±0.3	2±0.2	2±0.6
	Cladocera	4±0.5	6±1.6	7±0.7	4±0.5	7±0.4
	Всего	10±0.8	14±1.3	15±2.1	8±0.5	11±1.2
Индекс Шеннона, рассчитанный по численности		1.8±0.2	2.0±0.3	1.7±0.2	0.9±0.1	1.9±0.3
Индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе		1.5±0.1	1.8±0.1	0.9±0.1	0.2±0.06	2.2±0.1
Коэффициент трофности (Мяэметс, 1980)		1.9±0.8	3.0±0.5	1.50±0.2	0.3±0.1	0.2±0.05

Для бобровых прудов также характерны наибольшие величины продукции и рациона зоопланктеров, причем, за счет крупных фильтраторов, добывающих пищу в толще воды (рис. 8.2).

Гетеротрофные микроорганизмы (бактерии и простейшие) являются важным структурным и функциональным компонентом планктона малых рек, хотя роль микробной «петли» испытывает существенные пространственные и временные вариации. Развитие микроорганизмов регулируется как трофическими ресурсами (контроль «снизу»), так и выеданием метазойным планктоном (контроль «сверху»). Например, на фоновом участке р. Латка, который характеризуется относительно быстрым течением, а также в зоне, загрязненной сточными водами сыроваренного завода, содержание зоопланктона низкое, а гетеротрофные микроорганизмы составляют более половины (до 96.1%) общей биомассы планктона. Микробные сообщества этих биотопов реки, в большей степени, функционируют по типу микробной «петли», т.е. основная часть углерода, фотосинтетически фикси-

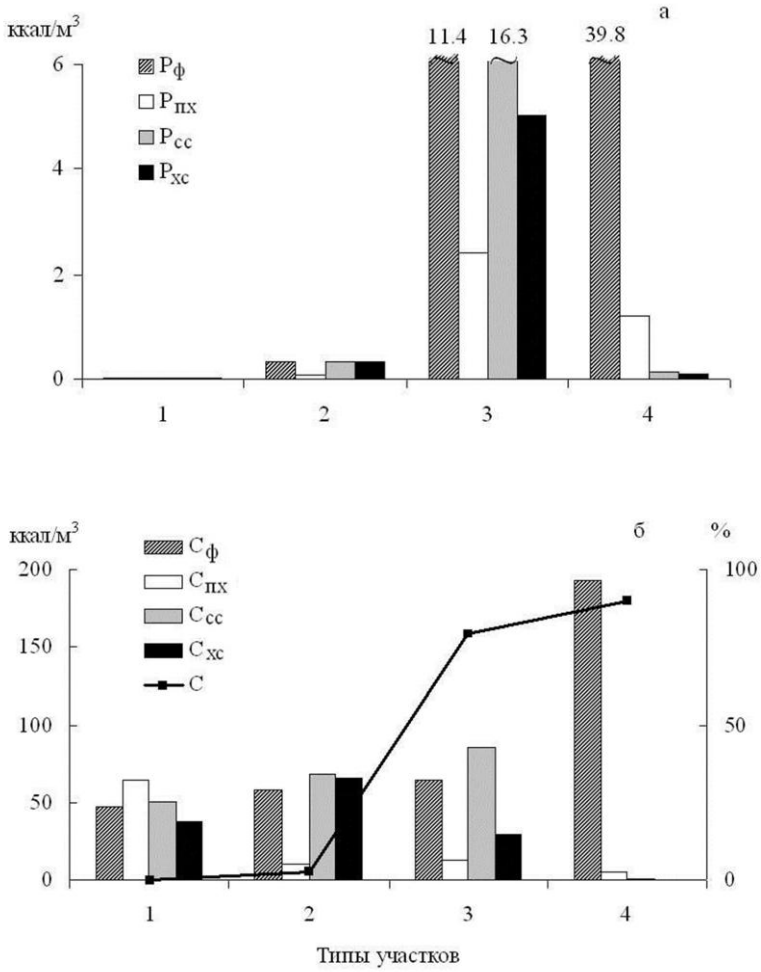


Рис. 8.2. Продукция (а) и рационы (б) трофических групп зоопланктона различных участков малых рек. 1 – фоновые медленнотекущие участки; 2 – загрязняемый медленнотекущий участок; 3 – зарегулированные человеком участки; 4 – зарегулированные бобрами; $P_ф$ ($C_ф$) – продукция (рацион) мирных животных, питающихся в толще воды; $P_{пх}$ ($C_{пх}$) – хищных животных, питающихся в толще воды; $P_{сс}$ ($C_{сс}$) – мирных животных, питающихся с поверхности субстрата; $P_{хс}$ ($C_{хс}$) – хищных животных, питающихся с поверхности субстрата

рованного фитопланктоном, переходит в форму растворенного органического вещества, усваивается бактериями и далее простейшими и не поступает на высшие трофические уровни (рис. 8.3). При зарегулировании стока реки бобрами планктонное сообщество функционирует в основном как классическая пищевая цепь.

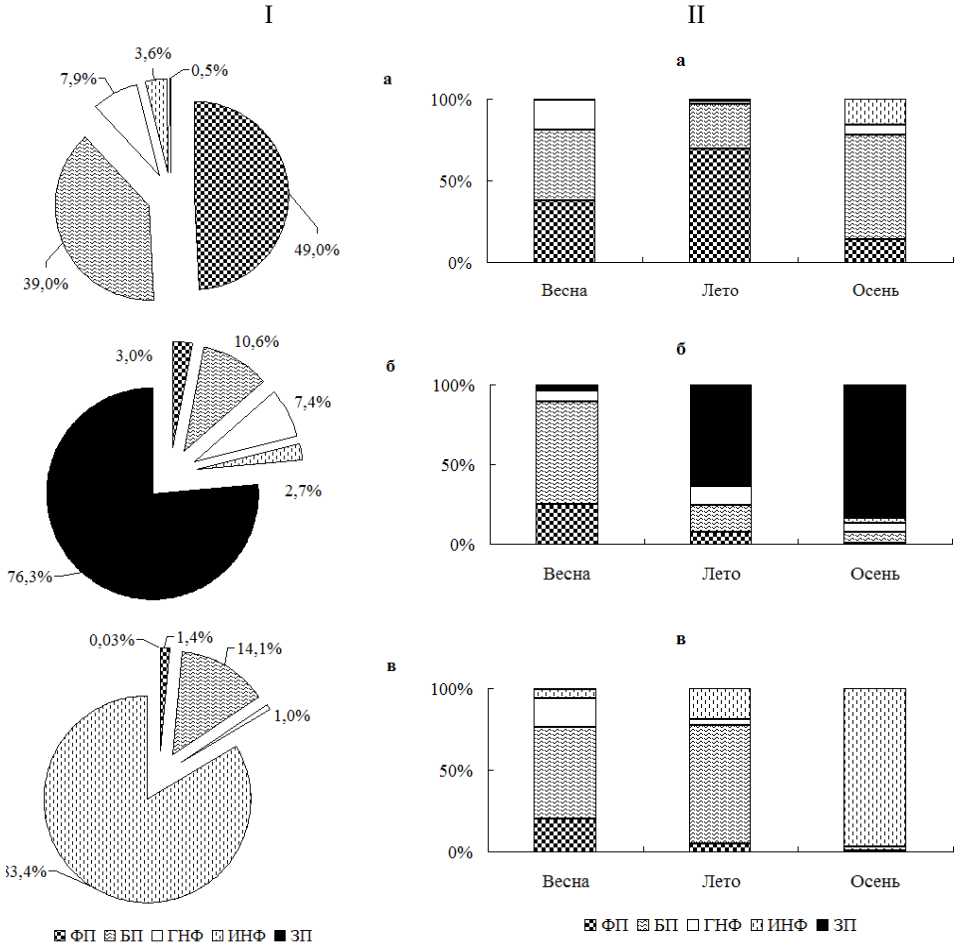


Рис. 8.3. I – Структура планктонного сообщества в различных биотопах: фоновый проточный участок (*а*), бобровый пруд (*б*) и загрязняемый участок (*в*); II – Сезонные изменения структуры планктонного сообщества в различных биотопах реки: фоновый участок (*а*), бобровый пруд (*б*) и загрязняемый участок (*в*)

Интересный факт: возведение бобрами плотины непосредственно на загрязняемом участке приводит фактически к полному исчезновению проточности, уменьшению содержания растворенного кислорода и увеличению количества легкоокисляющихся органических веществ. В зоопланктоне резко увеличивается численность, биомасса, число видов и выравненность. Благодаря устойчивому доминированию крупных видов Cladocera до 31 тыс. раз возрастает средняя за вегетационный период биомасса ветвистоусых ракообразных [34]. То есть, сооружение бобрами плотины приводит к нивелированию влияния сточных вод.

Весьма справедливо было бы замечание о том, что высокие величины численности и биомассы зоопланктона за счет доминирования Cladocera, что характерно

для бобровых прудов, может быть спровоцировано снижением, а зачастую и исчезновением скорости течения участков водотоков вследствие строительства плотины. Поэтому возникают закономерный вопрос: существуют ли особенности развития ветвистоусых ракообразных при зарегулировании водотока бобрами по сравнению с участками, зарегулированными человеком?

Полученные данные свидетельствуют, что снижение скорости течения малых рек в результате деятельности человека и бобров способствует увеличению обилия Cladocera (табл. 8.3). Однако глубина изменений зависит не только от непосредственно возведения плотины на реке, но и от природы ее происхождения. В частности, наиболее яркие изменения структуры и функционирования Cladocera отмечены в бобровых прудах (табл. 8.3).

Таблица 8.3

Структурно-функциональные показатели зоопланктона на фоновом (I), зарегулированном человеком (II) и бобрами (III) участках

Участок	Число видов	Численность, тыс. экз./м^3	Биомасса, г/м^3	От общей численности,%	От общей биомассы,%	Продукция,кал/(м^3×сут)
I	1.7	0.1	0.01	6.7	23.7	0.2
II	3.3	20.9	5.19	28.3	52.2	210.8
III	4.3	47.7	9.11	41.2	69.2	353.9

Это подтверждают данные лабораторных экспериментов на *Ceriodaphnia dubia* Richard. Достоверно большее количество потомства *C. dubia* зарегистрировано в воде бобрового пруда (рис. 8.4).

Следовательно, увеличение обилия зоопланктона в бобровых прудах за счет массового развития Cladocera вызвано не только изменением проточности, но и стимулирующим эффектом комплекса факторов жизнедеятельности бобров, в том числе и продуктами их жизнедеятельности, поступающими непосредственно в воду. А от средней бобровой семьи в год их поступает свыше 500 кг.

8.2. Зоопланктон водоемов в условиях влияния гидрофильных птиц

К гидрофильным относятся две экологические группы птиц: 1) водные (водоплавающие) птицы; 2) околоводные (голенастые бродные) птицы. Среди всего многообразия гидрофильных птиц на большинстве пресных водоемов наиболее плотные гнездовые колонии из водных птиц образуют представители сем. чайковых (Laridae), из околоводных – сем. цаплевых (Ardeidae).

Исследования проводили в литоральной зоне разнотипных водоемов, различающихся по трофическому статусу и испытывающих воздействие колониальных поселений гидрофильных птиц семейств чайковых (Laridae) и цаплевых (Ardeidae).

Число видов зоопланктеров, обнаруженных в течение исследованного периода, на фоновом участке олиго-мезотрофного водоема (оз. Севан) было ниже, чем в зоне влияния птиц (рис. 8.5). На исследованных участках мезотрофно-эвтрофного водоема (Рыбинское водохранилище) по числу видов за счет коловраток и ветвистоусых ракообразных первенствовал зоопланктон, развивавшийся в зоне гнездо-

вий чаек. На мелководье эвтрофно-гипертрофного водоема (оз. Чистое), испытывающего влияние продуктов жизнедеятельности цапель, отмечено бóльшее число видов зоопланктеров за счет Rotifera и Cladocera.

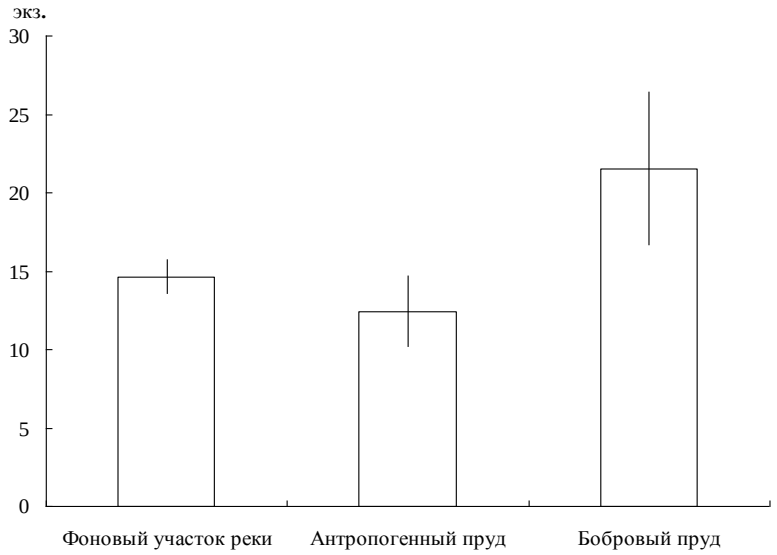


Рис. 8.4. Среднее количество потомства от одной самки *Ceriodaphnia dubia* в течение 7 суток.

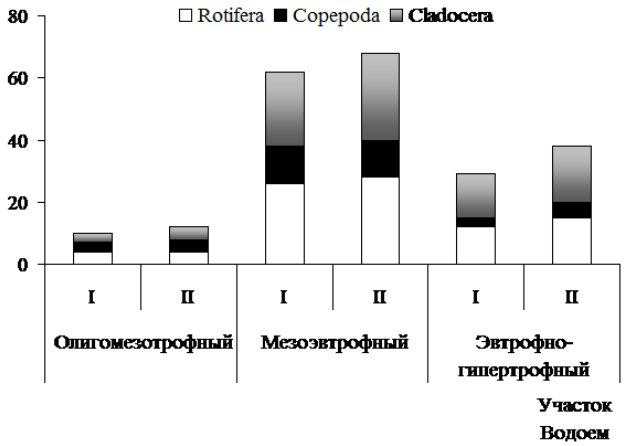


Рис. 8.5. Видовое богатство зоопланктеров, обнаруженных за период исследования на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов

В среднем для одной пробы в оз. Севан наблюдалось увеличение числа видов в зоне влияния птиц, причем в июле различия были достоверными (рис. 8.6). В районе поступления продуктов жизнедеятельности птиц в Рыбинском водохранили-

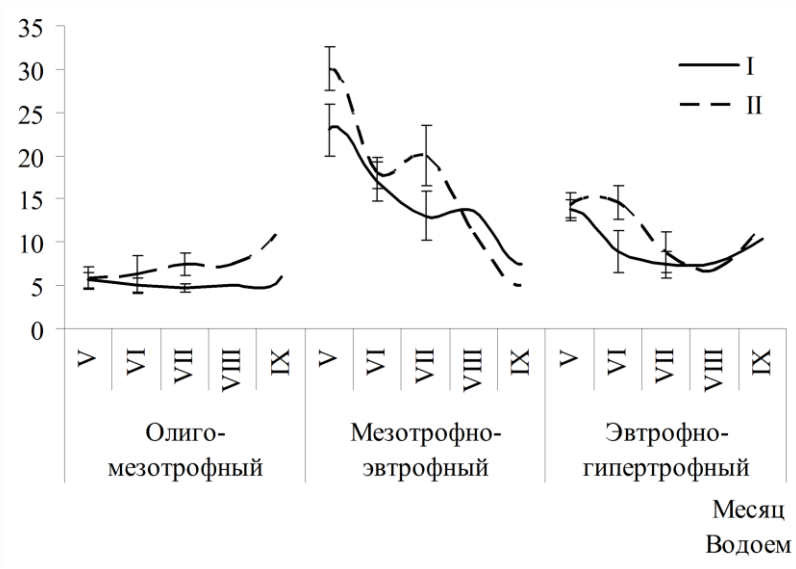


Рис. 8.6. Среднее удельное число видов на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов

ще в период их гнездования в одной пробе количество видов было больше, чем на фоновом участке, но в августе и сентябре большее разнообразие обнаруживалось в контроле. Количество видов, зарегистрированных в одной пробе, в зоне влияния колонии цапель на оз. Чистое в мае – июле было больше, причем в июне различия были достоверными, в августе и сентябре – минимальными.

Численность зоопланктона фонового участка оз. Севан была меньше, чем в районе влияния птиц в 2.5–12.8 раз, причем в период гнездования различия были достоверными (рис. 8.7). В контроле бульшую часть периода исследования основу численности составляли ветвистоусые рачки при массовом развитии *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia longispina*, а также *Euchlanis dilatata* и науплиусов веслоногих ракообразных (табл. 8.4). В то же время в зоне гнездования преобладали веслоногие ракообразные при доминировании науплиусов и копеподитов Calanoida, *Acanthodiaptomus denticornis*, кроме которых в состав доминантов входили *Asplanchna girodi* и *Diaphanosoma brachyurum*.

В литоральной зоне Рыбинского водохранилища в районе поселения чаек численность зоопланктона была выше, чем на фоновом участке в 1.1–3.3 раза (рис. 8.7). В отдельные сроки исследования наблюдали достоверные различия представленности разных таксономических групп зоопланктеров: в июне в зоне влияния птиц доля коловраток и веслоногих ракообразных была меньше, а доля ветвистоусых – больше, чем на фоновом участке, в июле здесь значимо возрастала доля ветвистоусых рачков (табл. 8.4). Среди доминирующих по численности видов на фоновом биотопе отмечены *Asplanchna priodonta*, *Polyphemus pediculus*, *Conochilus unicornis*, *Bosmina longirostris*, *Acroperus harpae*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta pectinata*, *Brachionus angularis*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida, на заселенном птицами – *Asplanchna priodonta*,

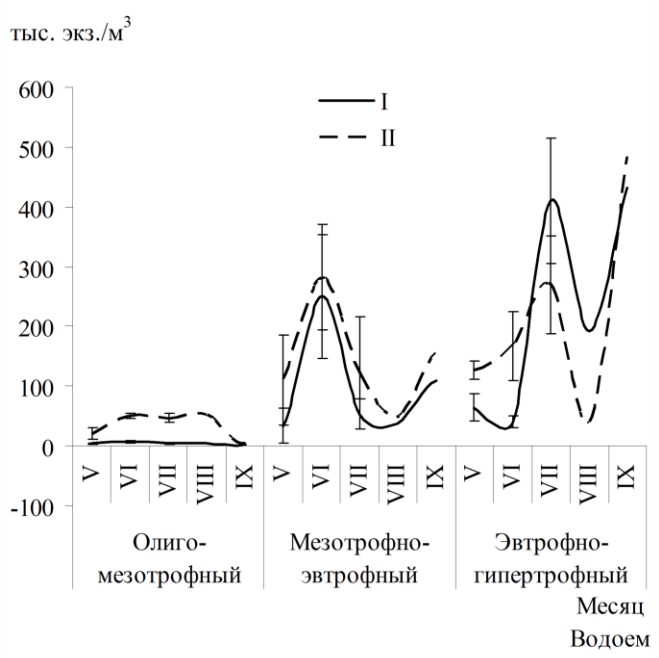


Рис. 8.7. Численность зоопланктона на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов

Polyphemus pediculus, Acroperus harpae, Chydorus sphaericus, Ceriodaphnia pulchella, Simocephalus vetulus, науплиусы и копеподиты Cyclopoida.

В оз. Чистое максимальная численность зоопланктона в мае и июне была зарегистрирована на участке, прилегающем к колонии цапель, в июле и августе здесь наметилась тенденция к ее снижению, а в сентябре показатели на обеих станциях сравнялись (рис. 8.7). Различалась и представленность таксономических групп зоопланктеров за счет низкого обилия коловраток и большей доли веслоногих и ветвистоусых ракообразных в зоне воздействия цапель, что наиболее ярко проявлялось в период их гнездования (табл. 8.4). На фоновом участке по численности доминировали науплиусы и копеподиты циклопов, *Brachionus angularis, Limnosida frontosa* и *Daphnia cucullata*, а на участке, находящемся под влиянием жизнедеятельности птиц – ювенильные особи веслоногих рачков, *Ceriodaphnia pulchella, Bosmina longirostris, Limnosida frontosa* и *Daphnia cucullata*.

Биомасса зоопланктона литоральной зоны оз. Севан, находящейся под влиянием продуктов жизнедеятельности птиц, была выше, чем на фоновом участке в 1.3–13.0 раза (рис. 8.8). На контрольной станции в общей биомассе отмечена меньшая доля веслоногих ракообразных, а также бóльшее относительное обилие коловраток и ветвистоусых рачков (табл. 8.4). Среди доминантов здесь зарегистрированы *Daphnia longispina, Acanthodiaptomus denticornis, Diaphanosoma brachyurum, Arctodiaptomus spinosus*, в зоне гнездовья – *Acanthodiaptomus denticornis, Arctodiaptomus spinosus*, науплиусы и копеподиты веслоногих ракообразных.

Таблица 8.4

Доля таксономических групп беспозвоночных в общей численности и биомассе зоопланктона ($M \pm m$, $p < 0.05$)

Месяц	Водоем	Участок	В общей численности, %						В общей биомассе, %					
			Rotifera		Copepoda		Cladocera		Rotifera		Copepoda		Cladocera	
			M	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*
V	1	I	4.5	1.2	29.0*	13.2	66.4*	23.1	1.4*	0.9	39.1*	10.4	59.5*	19.6
		II	6.0	1.5	80.9	16.8	13.2	11.3	4.9	1.2	91.7	15.2	3.5	3.8
	2	I	34.4	12.5	62.8	10.2	2.8	1.9	28.4	12.1	46.4	14.1	25.2	12.2
		II	40.1	18.9	53.2	8.4	6.8	2.4	26.8	9.7	49.3	9.6	33.9	16.3
	3	I	54.9*	24.2	42.7*	6.7	2.4*	2.2	28.2*	7.5	58.5	7.3	13.2*	5.4
		II	16.3	9.3	63.3	4.3	20.4	8.5	2.4	2.3	66.7	9.9	30.9	9.1
VI	1	I	1.4*	1.6	7.9*	6.9	90.7*	7.9	2.0*	2.5	29.7*	17.2	68.2*	13.3
		II	13.0	6.3	81.0	21.1	6.0	5.1	22.3	12.3	68.3	18.5	9.4	6.3
	2	I	20.5*	9.1	39.1*	12.4	40.4*	5.4	15.6	4.6	25.8	14.3	58.6	7.6
		II	4.4	4.5	79.9	16.1	15.7	6.8	5.5	5.8	34.0	7.1	60.5	5.5
	3	I	32.6*	12.6	51.3*	7.2	16.1	8.1	13.3*	6.4	36.2*	16.1	50.5	11.9
		II	1.5	1.8	83.1	15.4	15.4	3.2	0.3	0.5	71.2	13.3	28.5	12.2
VII	1	I	3.9*	2.9	13.2*	11.1	82.9*	5.1	5.5	2.4	41.9*	8.4	52.6*	6.8
		II	11.3	2.8	81.1	15.2	7.6	7.2	4.4	3.8	93.5	12.9	2.1	2.7
	2	I	10.5	5.3	77.9	14.2	11.6*	2.8	35.1*	10.2	31.7*	6.4	33.2	14.1
		II	2.9	4.9	65.9	11.8	31.2	8.7	10.5	7.9	49.0	8.2	40.5	17.2
	3	I	40.0*	20.1	50.8*	10.1	9.2*	3.4	6.2*	3.1	32.0*	8.8	61.8	11.4
		II	6.9	4.8	76.3	11.2	16.8	3.8	1.7	1.5	51.9	5.2	46.5	19.2
VIII	1	I	15.7	–	19.2	–	65.1	–	4.9	–	40.0	–	55.0	–
		II	8.9	–	85.0	–	6.1	–	4.9	–	93.6	–	1.4	–
	2	I	15.6	–	45.5	–	38.9	–	2.1	–	22.7	–	75.1	–
		II	6.8	–	66.0	–	27.2	–	0.4	–	40.9	–	58.6	–
	3	I	0.1	–	41.4	–	58.5	–	0.0	–	9.9	–	90.1	–
		II	0.4	–	84.3	–	15.3	–	0.0	–	28.1	–	71.9	–
IX (X)	1	I	52.9	–	41.2	–	5.9	–	24.9	–	60.3	–	14.7	–
		II	49.4	–	34.1	–	16.5	–	50.1	–	11.6	–	38.3	–
	2	I	19.9	–	77.3	–	2.9	–	14.9	–	70.4	–	14.7	–
		II	3.6	–	84.5	–	11.9	–	1.5	–	49.4	–	49.1	–
	3	I	10.3	–	40.8	–	48.9	–	0.4	–	16.4	–	83.2	–
		II	21.6	–	61.4	–	17.0	–	1.6	–	33.0	–	65.5	–

Примечание. * – статистически значимые отличия; «–» – не подсчитывали из-за малой для статистической обработки выборки.

В Рыбинском водохранилище биомасса зоопланктона мелководья, заселенного птицами, в 1.7–2.3 раза превышала таковую на фоновом участке (рис. 8.8). В условиях влияния продуктов жизнедеятельности чаек доля коловраток и ветвистоусых ракообразных в общей биомассе сообщества была меньше, причем к концу периода гнездования различия были достоверными (табл. 8.4). На контрольном участке доминировали *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Acroperus harpae*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, науплиусы и копеподиты циклопов, на заселенном птицами – *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*, *Acroperus harpae*, *Macrocyclops albidus*, *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Alona affinis* и *Ceriodaphnia dubia*.

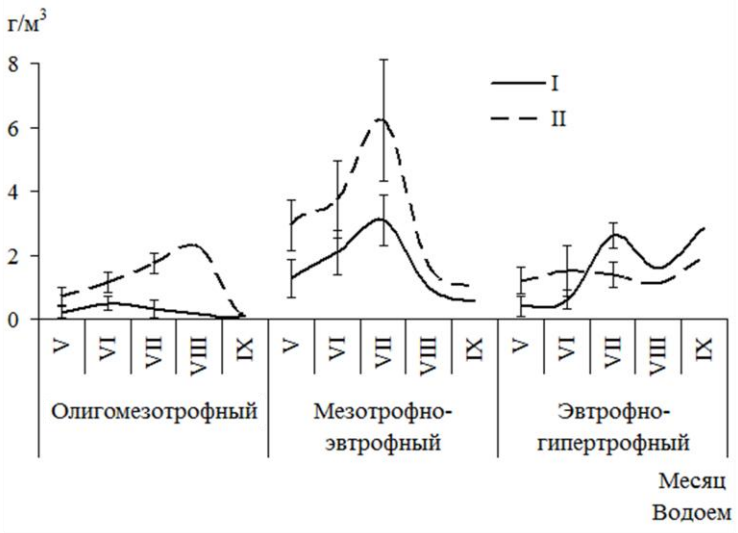


Рис. 8.8. Биомасса зоопланктона на фоновых (I) и находящихся в зоне влияния птиц (II) участках разнотипных водоемов

В оз. Чистое в мае и июне максимальная биомасса зоопланктона зарегистрирована в зоне, прилегающей к колонии цапель. Ее значения превышали величины фонового участка в 2.5–3.0 раза (рис. 8.8). Однако в июле – сентябре отмечено снижение биомассы зоопланктона в зоне гнездования относительно показателей контрольной станции в 1.5–1.9 раза. На участке в районе гнездовья цапель снижалась доля коловраток в общей биомассе сообщества, а в мае также достоверно выше была доля ветвистоусых ракообразных, в июне и июле – веслоногих (табл. 8.4). На фоновом участке доминировали *Leptodora kindtii*, *Limnosida frontosa*, *Diaphanosoma brachyurum*, копеподиты циклопов, на участке в зоне воздействия птиц – *Limnosida frontosa*, *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*, копеподиты циклопов, *Cyclops vicinus* и *Acanthocyclops vernalis*.

В целом полученные результаты свидетельствуют о том, что при влиянии продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц в общей численности и биомассе зоопланктона увеличивается доля веслоногих ракообразных ($r = 0.64$ и $r = 0.41$ соответственно) и сокращается доля ветвистоусых рачков ($r = –0.45$), а также величина соотношения численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных ($r = –0.43$).

Однако реакция зоопланктона на влияние птиц в исследованных водоемах имела некоторые отличия. Так, в олигомезотрофном оз. Севан в течение вегетационного периода в районе колонии чаек достоверно возрастала численность ($r = 0.75$) и биомасса ($r = 0.67$) зоопланктона, увеличивалась доля веслоногих ($r = 0.84$) и снижалась доля ветвистоусых ракообразных ($r = –0.78$) в общей численности, уменьшалось относительное обилие Cladocera в общей биомассе сообщества ($r = –0.77$), а также соотношение численности Cladocera и Copepoda ($r = –0.75$). В мезотрофно-эвтрофном Рыбинском водохранилище в зоне воздей-

ствия птиц увеличивалась биомасса зоопланктона (r = 0.76), а в период наибольшей активности чаек – в июне – достоверно уменьшалась доля коловраток и возрастала доля веслоногих ракообразных в общей численности сообщества, а в июле аналогичные изменения представленности таксономических групп зарегистрированы в общей биомассе зоопланктона (табл. 8.4). В районе влияния цапель в эвтрофно-гипертрофном оз. Чистое снижалась биомасса зоопланктона (r = –0.67), однако в начале и середине периода гнездования отмечено ее повышение относительно фоновых значений (рис. 8.8). Кроме этого, здесь увеличивалась доля веслоногих ракообразных в общей численности сообщества (r = 0.81), а в период гнездования – снижалась доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона, в отдельные даты возрастала доля ветвистоусых рачков.

То есть, в ряде водоемов по мере повышения их трофического статуса в районах влияния продуктов жизнедеятельности птиц достоверно возрастала численность зоопланктона (r = 0.56), доля веслоногих ракообразных (r = 0.63) в общей численности и биомассе сообщества, а также сокращалась доля ветвистоусых рачков в общей численности (r = –0.45). Необходимо сказать, что по мере увеличения трофического статуса водоемов изменялись показатели зоопланктона и фоновых участков. В частности, достоверно увеличивалось число видов, численность и биомасса зоопланктона (соответственно r = 0.71, r = 0.87 и r = 0.75).

8.3. В чем причины специфических изменений зоопланктона при влиянии продуктов жизнедеятельности бобров и гидрофильных птиц?

Изменения структурных и функциональных показателей зоопланктона, регистрируемые в бобровых прудах и в местах, приуроченных к колониальным поселениям гидрофильных птиц, имеют черты сходства и различий с изменениями, наблюдаемыми при антропогенном эвтрофировании (табл. 8.5).

В условиях влияния гидрофильных птиц, как и при антропогенном воздействии, в зоопланктоне олигомезотрофного и мезотрофно-эвтрофного водоемов количество зоопланктона увеличивается, в эвтрофно-гипертрофных – снижается. Ранее было показано [89], что сообщества высокопродуктивных экосистем, обитающие в измененных животными-средопреобразователями пятнах, характеризуются меньшим видовым богатством по сравнению с сообществами неизмененных биотопов, и, наоборот, – сообщества низкопродуктивных экосистем – бóльшим разнообразием видов. Наши исследования выявили аналогичную закономерность для таких показателей, как удельное разнообразие, численность и биомасса сообществ гидробионтов. Одновременно она не прослеживается относительно общего видового богатства планктонных беспозвоночных в условиях влияния птиц, которое возрастает по мере увеличения трофического статуса водоемов.

Еще целый ряд специфичных, нехарактерных для сообществ при антропогенном эвтрофировании, черт перестройки зоопланктона, развивающегося в зонах влияния гидрофильных птиц, проявляется независимо от трофического статуса водоемов. Отметим основные.

Во-первых, увеличение представленности веслоногих ракообразных, разнообразие и количество которых в условиях антропогенного воздействия, напротив, уменьшается при повышении аналогичных показателей ветвистоусых ракообразных и коловраток [6]. При влиянии продуктов жизнедеятельности птиц количество ветвистоусых ракообразных возрастает лишь в условиях увеличения степени зарастания биотопов макрофитами, а незначительная стимуляция развития коловраток может наблюдаться лишь в олигомезотрофных водоемах.

Во-вторых, в сообществах, развивающихся в местах гнездования птиц, как минимум не наблюдается изменений числа доминирующих видов. В отдельные периоды их количество увеличивается, причем среди доминантов не выявлено увеличения представленности индикаторов высокой степени органической нагрузки.

Наибольшие отличия реакции на продукты жизнедеятельности бобров и гидрофильных птиц от реакции на антропогенное эвтрофирование проявляются в увеличении видового богатства планктонных беспозвоночных, удельного числа видов, уменьшении величины коэффициента трофности, отсутствии стадии снижения общей биомассы сообществ при повышении обилия коловраток.

При этом между последствиями влияния жизнедеятельности бобров и гидрофильных птиц также отмечаются некоторые различия. В частности, это касается обилия отдельных таксономических групп зоопланктеров. Если в бобровых прудах по мере увеличения сроков их эксплуатации в зоопланктоне возрастает доля крупных *Cladocera*, то в условиях влияния птиц увеличивается представленность *Copepoda*, которые в бобровых прудах массово развиваются лишь в первые годы их существования [33].

Каковы же возможные причины столь специфических изменений зоопланктона при влиянии продуктов жизнедеятельности птиц?

Во-первых, большую роль играет ограниченное время поступления продуктов жизнедеятельности птиц, которое зависит от сроков их гнездования. При поступлении даже значительного объема биогенных веществ в течение короткого периода времени возможно проявление только эффекта стимуляции развития гидробионтов. Такой эффект был отмечен в зонах смешения природных и сточных вод на малых водотоках [19, 33], а также на первых этапах развития зоопланктона в удобряемых прудах [9].

Во-вторых, специфическую реакцию гидробионтов может определять состав продуктов жизнедеятельности птиц. Было измерено содержание веществ в помете 5 видов чаек. Суммарная суточная продукция общего азота на птицу варьировала от 608 мг в помете обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*) до 1819 мг в помете серебристой чайки (*L. argentatus*), а уровень общего фосфора от 38 мг до 115 мг соответственно [70]. Изучение пищи и экскрементов гидрофильных птиц в Нидерландах также показало наличие в них высокого количества азота и фосфора. Позвоночные животные, используемые в пищу околоводными птицами, содержали 104 ± 1.6 мг N $г^{-1}$ и 28.8 ± 2.8 мг P $г^{-1}$, а при смешанной диете, состоящей из равных долей позвоночных и беспозвоночных животных, были обнаружены концентрации 96.3 ± 7.78 мг N $г^{-1}$ и 19.0 ± 9.86 мг P $г^{-1}$ [71, 72]. Содержание веществ в экскрементах в зависимости от вида птиц составило от 12.5 до 241.3 мг N $г^{-1}$ (в среднем 103 ± 19.2 мг N $г^{-1}$) и от 13.1 до 143 мг P $г^{-1}$ (в среднем 47.2 ± 12.7 мг P $г^{-1}$).

Таблица 8.5

Изменения зоопланктона при антропогенном эвтрофировании и влиянии продуктов жизнедеятельности бобров и гидрофильных птиц

Показатели зоопланктона	Антропогенное эвтрофирование			Влияние позвоночных животных-средообразователей										
	Озера [1]	Удобряемые пруды [2, 3]	Малые реки [4]	Жизнедеятельность бобров на малых реках [4]	Продукты жизнедеятельности птиц									
					О-М*			М-Э			Э-Г			
					Период гнездования**									
					Н	С	К	Н	С	К	Н	С	К	
Видовое богатство	–	–	–	+	+			+			+			
Число видов в пробе	–	–	–	+	=	+	+	+	=	+	=	+, =	+	
Число доминирующих видов	–	–	–	–	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	=/+	
Биомасса	До гиперэвтрофной стадии – «+»; в дальнейшем – «–»	До гиперэвтрофной стадии – «+»; в дальнейшем – «–»	До промежуточной стадии – «+»; в дальнейшем – «–»	+	+	+	+	+	=/+	=/+	+	=	=/–	
Доминирующая группа по численности***	*Rot, Clad*	*Rot, Clad*	*Rot, Cop, Clad*	*Cop* в проточных и новых прудах, по мере увеличения сроков жизни пруда и степени зарастания – *Clad*	*Cop*	*Cop*	*Cop*	*Cop*	*Cop*	*Cop*	*Cop, Clad*	*Cop, Clad*	*Cop, Clad*	

Окончание таблицы 8.5

Доминирующая группа по биомассе	*Clad, Rot*		*Clad, Rot*	*Clad, Rot*	*Cop* в проточных и новых прудах, по мере увеличения сроков жизни пруда и степени зарастания – *Clad*	*Cop*	*Cop*	*Cop*	*Cop*	*Cop, Clad*	*Cop, Clad*	*Clad, Cop*	*Clad, Cop*	*Clad, Cop*
Развитие видов-индикаторов высокой степени органической нагрузки	Массовое	Массовое	Массовое	Отсутствует (кроме вегетационных периодов с нарушением паводкового режима)	Отсутствует (кроме вегетационных периодов с высокой (> 250 особей/га) плотностью колоний)	Отсутствует (кроме вегетационных периодов с высокой (> 250 особей/га) плотностью колоний)				Отсутствует (кроме вегетационных периодов с высокой (> 250 особей/га) плотностью колоний)				

Примечание. * О-М – олигомезотрофный водоем; М-Э – мезотрофно–эвтрофный водоем; Э-Г – эвтрофно–гипертрофный водоем; ** Н – начало; С – середина; К – конец; *** *Rot* – *Rotifera*; *Cop* – *Copepoda*; *Clad* – *Cladocera*; «–» – уменьшается, «+» – увеличивается, «=» – не имеет отличий. [1] – Андроникова, 1996; [2] – Брагинский, 1957; [3] – Молотков, Свирский, 1975; [4] – Крылов, 2005.

Очевидно, что с продуктами жизнедеятельности птиц в экосистемы поступает дополнительное количество биогенных веществ. На примере ландшафтов северного Прикаспия было показано, что птицы играют весомую роль в формировании потоков азота. В результате количество водорастворимого азота, поступающего с экскрементами и погадками колонии грачей, сопоставимо с количеством азота поступающего из атмосферы, а количество общего азота превышает количество азота, попадающего за сезон в почвы лесных участков с опадом [38]. Аналогичные данные получены при изучении потоков азота в наземных экосистемах, находящихся под влиянием колонии большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L.) [75]. Наличие поселений птиц в прибрежье водоемов способствовало изменению природного фона соединений азота в воде, что отмечено в Воронежском водохранилище [54] и ветландах штата Мэн [77]. Увеличение содержания биогенных элементов, особенно азота, обнаружено и в экспериментальных исследованиях (r = 0.77) [35].

При изучении экспериментальных прудов было показано, что высокие дозы вносимого азота и высокое отношение азота к фосфору стимулируют развитие протококковых, зеленых, диатомовых и эвгленовых водорослей, положительно воздействуют на планктонных ракообразных, способствуют повышению рыбопродуктивности [11, 13, 26, 39, 43, 59, 66]. Важно отметить, что к недостатку азота менее чувствительны синезеленые водоросли, которые при его дефиците получают преимущество за счет способности к азотфиксации, что приводит к нежелательному доминированию этого отдела организмов [43, 86]. Вероятно, именно поэтому в условиях влияния птиц мы не наблюдали их обильного «цветения» даже в гипертрофных водоемах.

Таким образом, поступление азота с продуктами жизнедеятельности птиц способно изменить соотношение биогенных веществ в воде, т.е. выступить аналогом метода биогенного манипулирования. Модельные и экспериментальные исследования биогенного манипулирования свидетельствуют о том, что при определенных отношениях азота к фосфору в среде подавляется цветение цианобактерий, начинают доминировать протококковые зеленые микроводоросли, т.е. можно говорить о процессе деэвтрофирования [42]. Следовательно, азот, поступающий с продуктами жизнедеятельности птиц, активно поглощается фотосинтезирующими клетками, а те, в свою очередь, – зоопланктоном.

Высокое содержание азота в воде способствует увеличению стехиометрического соотношения содержания азота и фосфора в кормовых объектах зоопланктеров до величин, благоприятных для развития *Copepoda* и хищных *Cladocera* [58]. Также известно, что мирные ветвистоусые ракообразные массово развиваются при употреблении пищи с высоким содержанием фосфора [55, 63, 87]. По нашему мнению, именно поэтому на участках водоемов, находящихся под влиянием колониальных поселений водных и околоводных птиц, наблюдается высокое обилие *Copepoda*, в то время как при антропогенном эвтрофировании, типичной причиной которого в пресноводных экосистемах выступает увеличение нагрузки соединениями фосфора [17, 76], – *Cladocera*. Об этом также свидетельствуют результаты экспериментальных исследований, которые выявили повышение биомассы веслоногих ракообразных при увеличении поступающих в микрокосмы продуктов жизнедеятельности птиц (рис. 8.9). При этом была получена следующая регрессионная зависимость: $y = -0.11 + 1.43 \times x$ ($r = 0.85$; $p < 0.0001$; $R^2 = 0.73$).

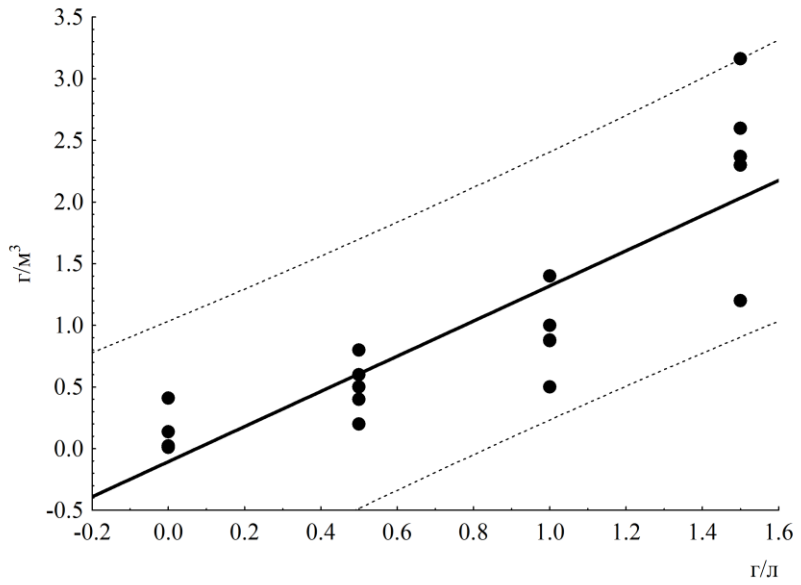


Рис. 8.9. Изменение биомассы (г/м^3) веслоногих ракообразных в зависимости от количества (г/л) поступающих в микрокосмы продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц

Таблица 8.6

Соотношение азота и фосфора (N/P) при разной концентрации продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц и степени зарастания

Период	Концентрация экскрементов, г/л (№ аквариума)	N/P
Степень зарастания 0%		
До внесения	0.0 (1)	5.46
	0.0 (2)	5.45
	0.0 (3)	4.80
	0.0 (4)	5.67
Через неделю после внесения	0.0 (1)	7.75
	0.5 (2)	16.62
	1.0 (3)	16.07
	1.5 (4)	13.72
Степень зарастания 90%		
До внесения	0.0 (5)	2.59
	0.0 (6)	3.59
	0.0 (7)	1.59
	0.0 (8)	2.60
Через неделю после внесения	0.0 (5)	2.27
	0.5 (6)	4.92
	1.0 (7)	11.50
	1.5 (8)	14.40

При добавлении продуктов жизнедеятельности птиц в экспериментальные микрокосмы соотношение азот/фосфор в воде возрастало (табл. 8.6).

Все это способствовало достоверному повышению численности веслоногих ракообразных (рис. 8.10) и их доли в общей численности (рис. 8.11), при следующих регрессионных зависимостях: соответственно $y = –143 + 25.100 \times x$ ($r = 0.81$; $p = 0.0002$) и $y = –47.75 + 3.85 \times x$ ($r = 0.72$; $p = 0.0017$). Также было зафиксировано сокращение численности ($r = –0.51$), биомассы ($r = –0.53$) и доли в общей численности ($r = –0.73$) и биомассе ($r = –0.65$) коловраток.

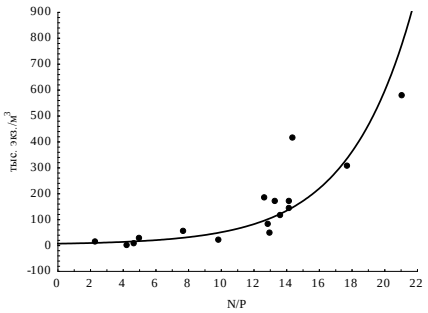


Рис. 8.10. Изменение численности (тыс. экз./м^3) *Copepoda* в зависимости от величины соотношения азота и фосфора (N/P) в воде экспериментальных микрокосмов

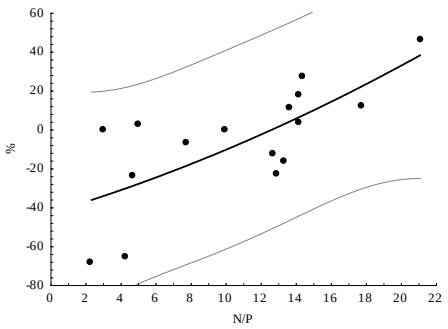


Рис. 8.11. Изменение доли (%) *Copepoda* в общей численности в зависимости от величины соотношения азота и фосфора (N/P) в воде экспериментальных микрокосмов

Аналогичную картину увеличения численности и биомассы веслоногих ракообразных мы наблюдали при возрастании количества атмосферных осадков, способствующих более интенсивному поступлению продуктов жизнедеятельности птиц с гнездовой территории серой цапли на побережье оз. Чистое (рис. 8.12).

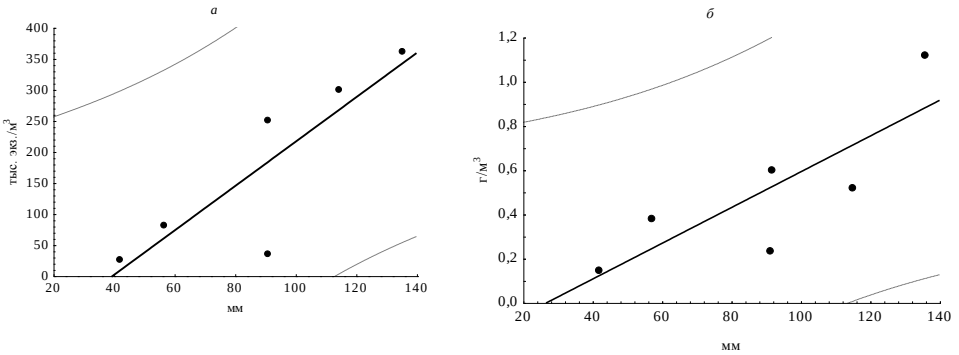


Рис. 8.12. Зависимость численности (тыс. экз./м^3) (*а*) и биомассы (г/м^3) (*б*) *Copepoda* от количества (мм) атмосферных осадков в зоне влияния продуктов жизнедеятельности колонии околоводных птиц оз. Чистое (каждая точка – среднее за 6–10 наблюдений)

Были получены следующие регрессионные зависимости: для численности *Copepoda* – $y = –142.3 + 3.6 \times x$ ($r = 0.86$; $p = 0.0296$; $R^2 = 0.73$), для биомассы *Copepoda* – $y = –0.22 + 0.0081 \times x$ ($r = 0.81$; $p = 0.0486$; $R^2 = 0.66$).

Представленность ветвистоусых ракообразных в условиях влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц может зависеть от степени зарастания

участков литоральной зоны водоемов. Так, в оз. Севан, для которого характерно невысокое зарастание, еще более сократившееся на фоне повышения уровня воды в период изучения [62], доля *Cladocera* была минимальной по сравнению с более заросшими участками других водоемов (табл. 8.4).

Как известно, водные растения – важные агенты резервирования и круговорота биогенных элементов [44, 88]. Выявлено, что макрофиты накапливают в основном азот, количество которого в их тканях напрямую зависит от биогенной нагрузки. Одновременно количество фосфора в тканях растений существенно ниже и в меньшей степени зависимо от внешних поступлений [29]. Следовательно, при малой степени зарастания основная доля соединений азота, поступающих в результате жизнедеятельности птиц, усваивается организмами, которые, в свою очередь, служат основой питания для веслоногих ракообразных. При большей степени зарастания основную роль в питании кормовых объектов зоопланктона играют соединения фосфора, благодаря чему на участках водоемов, характеризующихся высокой степенью зарастания (защищенные мелководья Рыбинского водохранилища) повышается обилие ветвистоусых ракообразных. Увеличение биомассы Cladocera также наблюдалось в экспериментальных исследованиях зоопланктона микрокосмов, испытывающих влияние экскрементов птиц при повышении степени зарастания (рис. 8.13) при следующей регрессионной зависимости: $y = -2.2 + 0.23 \times x$ ($r = 0.75$, $p < 0.0001$).

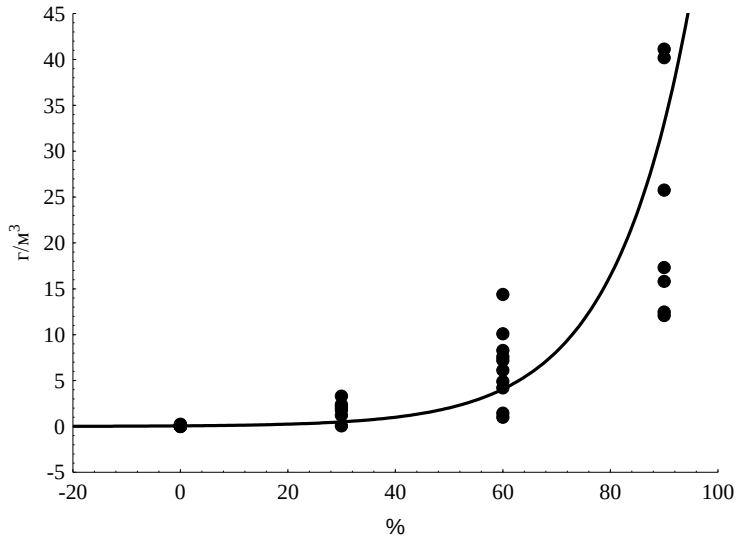


Рис. 8.13. Изменение биомассы (г/м^3) Cladocera в зависимости от степени зарастания микрокосмов (%), испытывающих влияние птиц

Кроме того, данные проведенного эксперимента показали, что именно в воде из микрокосмов с максимальной степенью зарастания (90%) при повышении концентрации продуктов жизнедеятельности птиц достоверно увеличивалось среднее количество молоди от одной самки *Ceriodaphnia affinis* (рис. 8.14) со следующей регрессионной зависимостью: $y = 4.48 + 2.60 \times x$ ($r = 0.58$, $p = 0.0242$; $R^2 = 0.33$).

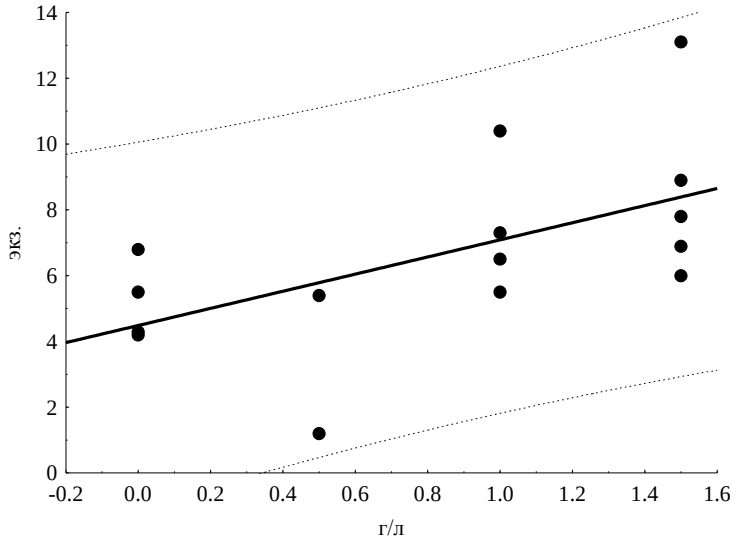


Рис. 8.14. Зависимость среднего количества молоди (экз.) от одной самки *Ceriodaphnia affinis* в воде из микрокосмов с 90%-ной степенью зарастания при увеличении концентрации продуктов жизнедеятельности птиц (г/л)

А что происходит в случае влияния продуктов жизнедеятельности бобров? В первую очередь обращает на себя внимание факт снижения соотношения азот/фосфор в воде опытных микрокосмов (табл. 8.7). Очевидно, что это выступает одной из причин преобладания в составе зоопланктона малопроточных бобровых прудов ветвистоусых ракообразных. Хотя на первых этапах существования пруда в зоопланктоне преобладают веслоногие ракообразные. На наш взгляд, это можно объяснить следующими причинами.

Таблица 8.7

Соотношение азота и фосфора (N/P) при разной концентрации продуктов жизнедеятельности бобров и степени зарастания

Концентрация экскрементов, г/л	N/P	
	Через сутки после внесения	Через 7 суток
Степень зарастания 0%		
0	18.7	12.7
10	–	0.8
25	2.0	0.7
50	1.7	0.8
75	1.1	0.9
Степень зарастания 90%		
0	4.8	3.4
10	1.8	0.2
25	0.9	0.7
50	1.9	1.0
75	1.8	1.5

Как известно, в речных водах содержание азота выше, чем содержание фосфора. Достаточно сказать, что количество первого чаще всего измеряется в мг/л, а количество второго – в мкг/л [30]. Зарегулирование стока бобровой плотиной приводит к накоплению вод, богатых азотом, что создает благоприятные условия для развития веслоногих ракообразных [58]. По мере старения пруда его акватория активно зарастает макрофитами, формируются сообщества бактерио- и фитопланктона, активно изымающие азот. Следовательно, постепенно в водах пруда снижается соотношение азота и фосфора, что на фоне минимального водообмена создает благоприятные условия для развития ветвистоусых ракообразных. При этом постоянный приток речных вод, богатых азотом, способствует поддержанию оптимального соотношения азота и фосфора в воде, что не приводит зоопланктон к стадии угнетения.

8.4. Зоогенное эвтрофирование

Животные – неотъемлемые элементы экосистем, в том числе и пресноводных. Сила и масштабы влияния некоторых из них столь велики и они настолько глубоко изменяют направление и скорость процессов, что вслед за геоботаниками и почвоведами и в гидробиологии могут быть выделены в отдельную категорию факторов.

Как мы указывали ранее, жизнедеятельность совокупности всех организмов, так или иначе связанных с водными экосистемами – одна из составляющих процесса естественного эвтрофирования. Точно так же, как человек – неотъемлемая часть живой природы, и широкий спектр его деятельности – составляющая естественных процессов увеличения трофности водных объектов. Однако по некоторым признакам – масштабам воздействия и увеличению скорости процессов эвтрофирования – деятельность человека выделена в отдельный тип эвтрофирования. Все это справедливо и по отношению к видам-средообразователям, которые в течение краткого промежутка времени значительно изменяют внутриводоемные процессы, увеличивая биологическую продуктивность и перестраивая потоки вещества и энергии [22, 31, 32, 33]. Причем важнейший момент заключается в том, что изменения структурной организации зоопланктона в условиях влияния бобров и гидрофильных птиц имеют целый спектр черт, отличных от тех, что мы наблюдаем при антропогенном воздействии. Кроме того, принципиальное значение имеют масштабы их воздействия. Так, жизнедеятельность речного бобра (*Castor fiber*) стала серьезным средообразующим фактором для огромного числа речных биоценозов. Согласно данным В.Г. Сафонова и А.П. Савельева [52], в начале XXI века бобры обитали в 63 из 87 регионов России: в 45 областях, 12 республиках, 4 краях и 2 автономных округах.

Все эти факты позволили в гидробиологии говорить о специфическом типе эвтрофирования и ввести термин «зоогенное эвтрофирование». В рамках этого типа эвтрофирования могут быть выделены отдельные категории, указывающие на специфическое воздействие на биоценозы того или иного вида или группы видов животных-средообразователей. Так, зарубежные коллеги, основываясь на результатах изучения влияния птиц на динамику биогенных элементов, изменения прозрачности, хлорофилла «*a*», фитопланктона и макрофитов, ввели термин «*гуанотрофикация*» («*guanotrophication*») [64, 65, 67, 69, 77, 81]. Наши данные еще в

большей мере оправдывают право на существование этого термина. С их помощью можно не просто констатировать факт влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц на химический состав воды и сообщества гидробионтов, но и говорить о специфических изменениях показателей структурной организации зоопланктона, отличающих его реакцию на антропогенное эвтрофирование и влияние жизнедеятельности бобров. Можно даже пойти дальше и предложить термин, обозначающий влияние бобров. Например, «*касторофикация*».

Сам по себе процесс эвтрофирования, да и любых масштабных влияний, скрывает опасность каких-либо отрицательных последствий. Не является исключением влияние бобров и гидрофильных птиц.

При всяких рассуждениях о положительной или отрицательной роли отдельных видов животных или растений в жизни природных экосистем и человека трудно найти объективные критерии. Однако в отношении бобров вполне определенно можно сказать, что создание ими на малых водотоках биотопов экотонного типа в антропогенно нарушенных местообитаниях способствует интенсификации процессов биологического самоочищения за счет массового развития крупных видов кладоцер. Но одновременно их жизнедеятельность приводит к трансформации реофильных биоценозов, исчезновению редких видов фауны и флоры, способных сохраниться только в малых реках, так как в бассейнах крупных речных систем они уже исчезли после создания каскадов водохранилищ. Кроме этого, бобровые плотины являются механическим препятствием при нересте рыб, а затопление дорог, мостов, жилых построек, полей и огородов зачастую ставит весьма серьезные проблемы перед человеком.

В ряде работ [67, 79 и др.] отмечено ухудшение качества воды в районах поселения гидрофильных птиц. Очевидно, это связано с высокой плотностью птиц в исследованных водоемах, намного превышающей оптимальную, которая была определена для рыбоводных прудов при совместном выращивании гусей и карпов [25]. Изменения зоопланктона, по ряду признаков соответствующие реакции на антропогенное эвтрофирование, мы регистрировали при высокой – более 250 особей/га – плотности населения птиц [37]. В связи с этим можно предполагать негативные последствия от начавшегося в 2007–2008 гг. активного расселения бакланов из Астраханской и Волгоградской областей в водохранилища Средней Волги. Так, на территории Саратовской области основная часть популяции бакланов в 2011 г. была сосредоточена в трех колониях по 8–10 тыс. особей каждая, причем ежегодный прирост численности составлял ~ 2 тыс. особей [8]. Не исключено, что продвижение бакланов продолжится, и вскоре многочисленные колонии появятся и в водохранилищах Верхней Волги.

Заключение

Как было указано выше, связи между бобрами, гидрофильными птицами и сообществами гидробионтов можно определить, опираясь на несколько концепций.

1. Гидрофильные птицы и бобры создают специфические химические условия среды, благоприятные для развития сообществ зоопланктона, что указывает на наличие прямой топической связи [7].

2. Беспозвоночные толщи воды опосредованно используют продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц и бобров, которые стимулируют развитие бактерио- и фитопланктона, служащие основными кормовыми объектами зоо-

планктеров, что позволяет определить связь между ними как косвенную трофическую [7].

3. Колонии гидрофильных птиц и бобры влияют на местообитания сообществ зоопланктона и потоки энергии, что в рамках концепции «ключевых видов» [84] позволяет рассматривать их как «ключевых модификаторов» [85].

4. Изменение гидрофильными птицами и бобрами состояния абиотических и биотических материалов, необходимых для развития сообществ планктонных беспозвоночных, дает возможность оценить их жизнедеятельность с позиций концепции «экосистемных инженеров» [74].

5. Гидрофильные птицы и бобры влияют на зоопланктон, преобразуя среду его обитания, что указывает на наличие метабиотической связи, описанной в «концепции метабиоза» [56].

Следовательно, по отношению к зоопланктону гидрофильные птицы и бобры могут быть определены несколькими равнозначными терминами: средопреобразователи, кондиционирующие организмы, виды-мутуалисты, ключевые виды, экосистемные инженеры. Однако анализ концепций «ключевых видов» и «экосистемных инженеров» заставляет задуматься над тем, что важнейший момент, отличающий разных средопреобразователей, заключается в том, насколько преобразование среды и изменения сообществ зависят от непосредственного присутствия средообразователя. В определении ключевого вида, данном автором термина [84], четко указывается на то, что целостность и временная устойчивость сообществ определяется активностью и обилием его (ключевого вида) популяции. А экосистемные инженеры создают долговременные изменения физического состояния среды, которые способны долго сохраняться и после его исчезновения. Закономерное (сезонные миграции) исчезновение гидрофильных птиц, снижение или увеличение численности популяции приводит к изменению степени влияния на местообитания и потоки энергии, а также исчезновению (или, скорее, изменению роли) групп беспозвоночных, зависящих от конкретных местообитаний и ресурсов [80]. Таким образом, гидрофильные птицы по отношению к сообществам гидробионтов выступают в роли ключевых видов или ключевых модификаторов [80] посредством прямых топических и косвенных трофических связей [7].

Несколько иначе дело обстоит с бобрами. Даже после их ухода еще некоторое время зарегулированные участки сохраняются, что способствует формированию сообществ зоопланктона, структурные и функциональные характеристики которых резко отличаются от незарегулированных речных участков. Следовательно, бобры по отношению к зоопланктону в бóльшей степени соответствуют понятию экосистемных инженеров. Впрочем, этот вопрос весьма спорный, т.к. результаты исследований показывают, что ведущую роль в формировании зоопланктона бобровых прудов играют продукты жизнедеятельности бобров.

По характеру пространственного выражения результатов зоогенного средообразования жизнедеятельность птиц и бобров относятся к «диффузному микролинзовому типу», при котором деятельность животных обнаруживается лишь в отдельных точках, в результате чего образуются зоогенные «линзы» среди одного типа генетически близких типов природных угодий, происходит формирование специфических «островных» биогеоценотических комплексов [23]. По функциональным характеристикам средообразующая деятельность гидрофильных птиц может быть «монофакторной», когда активная средообразующая роль принадле-

жит одному виду, либо «комплекторной», когда средообразование – итог деятельности комплекса видов [23].

Как указывал В.С. Залетаев [23], деятельность животных не имеет однозначной эффективности на всех отрезках-периодах средообразующего процесса, она имеет, прежде всего, инициирующее всю цепь процессов значение. В результате, после начального периода ведущая роль в средообразующем комплексе может переходить к другому или к другим факторам. Например, продукты жизнедеятельности птиц меняют степень зарастания локальных участков литорали водоемов. Это впоследствии определяет преобладающее развитие той или иной группы зоопланктеров не только в периоды гнездования, но даже после полного покидания птицами данного водоема, и способно оказывать влияние на структуру и количественное развитие сообществ. За рядом биогенных явлений могут последовать периоды, протекание которых будет полностью обеспечиваться группой абиотических факторов. Например, на участках литорали водоемов, где колонии гидрофильных птиц гнездятся на протяжении долгого периода, может происходить уменьшение глубины, изменение грунтового комплекса, рельефа дна, что способно стать ведущими факторами развития сообществ гидробионтов.

Исследования средообразующей деятельности водных и околоводных птиц и млекопитающих в пресноводных экосистемах находятся в самом начале. Прикасаясь к этим вопросам, мы имеем возможность оказаться у самых истоков, чтобы начать все с белого листа. И количество оставшихся вопросов огромно.

Список литературы

1. Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984. 286 с.
2. Абатуров Б.Д. Изменение мелких форм рельефа и водно-физических свойств тяжелосуглинистых почв полупустыни под влиянием пастьбы животных // Почвоведение. 1991. № 8. С. 6–17.
3. Абатуров Б.Д. Зоогенные формы почвенных неоднородностей // Масштабные эффекты при исследовании почв. М.: Изд-во Московского университета, 2001. С. 61–75.
4. Андроникова И.Н. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л.: Наука, 1980. С. 173–180.
5. Андроникова И.Н. Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л.: Наука, 1988. С. 47–53.
6. Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
7. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы. Отд. Биол. 1951. Т. LVI (5). С. 3–30.
8. Бобырев С.В. Бакланы в Саратовской области // Сайт «Акватория Саратов» 2011. Режим доступа: http://akv64.ru/, свободный.

9. Брагинский Л.П. Динамика прудового зоопланктона и ее изменения под влиянием удобрений: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1957. 17 с.

10. Бреслина И.П. Растения и водоплавающие птицы морских островов Кольской субарктики. Л.: Наука. 1987. 200 с.

11. Булгаков Н.Г., Левич А.П., Никонова Р.С., Саломатина Т.В. О связи между экологическими параметрами и продукционными показателями выростного рыбоводного пруда // Вестник МГУ. Сер. Биол. 1992. № 2. С. 57–62.

12. Бульон В.В. Имеет ли место естественное эвтрофирование озер? // Водные ресурсы. 1998. Т. 25. № 6. С. 759–764.

13. Винберг Г.Г., Ляхнович В.П. Удобрение прудов. М.: Легкая промышленность, 1965. 271 с.

14. Головкин А.Н. Влияние морских колониальных птиц на развитие фитопланктона // Океанология. 1967. Т. 4. Вып. 4. С. 272–282.

15. Головкин А.Н. Роль птиц в морских экосистемах // Итоги науки и техники. Сер. Зоол. позвон. М.: ВИНИТИ, 1982. Вып. 11. С. 97–157.

16. Головкин А.Н. Колониальные птицы в системе морских биоценозов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1991. 42 с.

17. Даценко Ю.С. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС, 2007. 252 с.

18. Евдущенко А.В. Удобрение степных прудов Украины посредством выращивания водоплавающей птицы и развитие фитопланктона // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутр. вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 81–85.

19. Жгарева Н.Н. Зоофитос / Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2007. С. 249–268.

20. Завьялов Н.А. Характеристика бобровых поселений / Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2007. С. 26–33.

21. Завьялов Н.А. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и мат. докл. I Всерос. школы-конф. ИБВВ РАН. 18–21 ноября 2008 г. Ярославль: ООО «Принтхаус», 2008. С. 4–24.

22. Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.

23. Залетаев В.С. Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы). М.: Мысль, 1976. 271 с.

24. Захаренко К.А., Романов В.В. О влиянии колониального поселения озерных чаек на особенности химического состава почв в условиях Владимирского ополья // Вестник ОГУ. 2009. № 6. С. 147–152.

25. Иванова З.А., Переверзев А.И., Пищенко Е.В. Совместное выращивание рыбы и водоплавающей птицы в прудах Сибири // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2000. № 1–2. С. 94–98.

26. Ивашечкина Н.Б. Фитопланктон и его продукция в прудах Саратовского рыбопитомника // Сб. тр. ГосНИОРХ. 1988. Т. 277. С. 14–27.

27. Карпачевский Л.О. Зеркало ландшафта. М.: Мысль, 1983. 156 с.

28. Карпачевский Л.О. Экологическое почвоведение. М.: ГЕОС, 2005. 336 с.

29. Клоченко П.Д., Горбунова З.Н., Пасичная Е.А., Харченко Г.В. Некоторые особенности содержания биогенных элементов в водных макрофитах урбанизированных территорий // Гидроботаника 2005. Мат. VI Всерос. школы-конф. по

водным макрофитам. ИБВВ РАН, 11–16 октября 2005 г. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. С. 280–282.

30. Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1979. 480 с.

31. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В., Косолапова Н.Г., Мыльникова З.М., Минеева Н.М., Крылов А.В. Гетеротрофные микроорганизмы в планктонных трофических сетях речных экосистем // Успехи совр. биологии. Т. 126. 2006. № 3. С. 273–284.

32. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Мыльникова З.М., Минеева Н.М., Романенко А.В., Крылов А.В. Планктонные трофические сети основных биотопов реки / Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2007. С. 173–178.

33. Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.

34. Крылов А.В., Чалова И.В., Цельмович О.Л. Ветвистоусые ракообразные в условиях зарегулирования малых рек человеком и бобрами // Экология. 2007. № 1. С. 37–44.

35. Крылов А.В., Кулаков Д.В., Чалова И.В., Цельмович О.Л. Зоопланктон микрокосмов в условиях влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц / Экология и морфология водных беспозвоночных. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 180–202.

36. Кулаков Д.В., Косолапов Д.Б., Крылов А.В., Корнева Л.Г., Малин М.И., Павлов Д.Д. Планктон высокотрофного озера в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (Ardea cinerea L.) // Поволжский экол. журн. 2010. № 3. С. 274–282.

37. Кулаков Д.В., Иванчев В.П., Крылов А.В. Влияние продуктов жизнедеятельности околоводных птиц на зоопланктон литорали малых озер (бассейн р. Оки) // Поволжский экол. журн. 2011. № 3. С. 344–351.

38. Кулакова Н.Ю. Роль зоогенного фактора в формировании потоков азота в ландшафтах северного Прикаспия (на примере Джаныбекского стационара) // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Мат. 2-й Междунар. конф. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2008. С. 184–188.

39. Лаврентьева Г.М. Реакция видового состава фитопланктона на введение в озера минеральных солей азота и фосфора // Сб. тр. ГОСНИОРХ. 1986. Вып. 252. С. 20–31.

40. Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 183 с.

41. Лебедева Н.В. Роль морских птиц в формировании флоры и фауны островов Арктики // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Мат. V Всерос. школы по морской биологии (25–27 октября 2006 г., г. Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 280.

42. Левич А.П. Экологические подходы к регулированию типов цветения эвтрофных водоемов // Доклады Академии наук. 1995. Т. 341. № 1. С. 130-133.

43. Левич А.П., Булгаков Н.Г., Замолодчиков Д.Г. Оптимизация структуры кормовых фитопланктонных сообществ / Под ред. В.Н. Максимова. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 1996. 136 с.

44. Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 186 с.

45. Молотков В.Е., Свирский В.Г. Экологическая сукцессия, видовое разнообразие в сообществах зоопланктона прудовых экосистем в связи с их эвтрофикацией // Моделирование биологических сообществ. Владивосток, 1975. С. 54–61.

46. Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона / Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.

47. Работнов Т.А. Фитоценология: Учебное пособие для вузов. М.: Изд-во МГУ, 1992. 352 с.

48. Работнов Т.А. История фитоценологии: Учебное пособие. М.: Аргус, 1995. 158 с.

49. Ривьер И.К. Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса / Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 42–58.

50. Родионова Н.В. Биоиндикация качества воды по зоопланктону // Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л.: Наука, 1984. С. 151–159.

51. Россолимо Л.А. Антропогенное эвтрофирование водоемов. М.: ВИНИТИ, 1975. Т. 2. С. 8–60.

52. Сафонов В.Г., Савельев А.П. Бобры стран содружества: ресурсы, транслокации, промысел // Труды первого евро-американского конгресса по бобру. Казань, 2001. С. 27–38.

53. Сиренко Л.А. Эвтрофирование континентальных водоемов и некоторые задачи по его контролю / Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. С. 137–153.

54. Строганова Л.Н., Хлызова Н.Ю., Бугреева М.Н. Гидроэкологические проблемы Воронежского водохранилища: оценка роли антропогенных и биотических факторов в пространственно-временной миграции соединений азота и формировании статуса трофии водоема // Вестник Воронежского гос. университета. 2001. Сер. География, геоэкология. № 1. С. 104–114.

55. Сукачев В.Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. Л.-М.: Книга, 1928. 231 с.

56. Тиунов А.В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты: Дисс. … д-ра биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2007.

57. Тихомиров Б.А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М. -Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 104 с.

58. Толомеев А.П. Концепция «экологической стехиометрии» в водных экосистемах: литературный обзор // Сибирский экол. журн. 2006. № 1. С. 13–19.

59. Ульянов В.Н. Влияние минеральных удобрений на развитие естественной кормовой базы прудов // Сб. тр. ГосНИОРХ. 1988. Т. 288. С. 113–115.

60. Чуйков Ю.С. Изучение процессов естественной и антропогенной эвтрофикации вод Нижней Волги экологическими методами // Мат. Всес. конф. по проблеме комплексного использования и охраны водных ресурсов бассейна Волги. Вып. 2. Пермь, 1975. С. 40–41.

61. Чуйков Ю.С. Экология массовых видов планктонных беспозвоночных в водоемах, находящихся под влиянием колониальных поселений птиц: Автореф. дисс. … канд. биол. наук. М., 1982. 21 с.

62. Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований российско-армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому

обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. 348 с.

63. Andersen T., Hessen D.O. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // Limnol. Oceanogr. 1991. Vol. 36. P. 807–814.

64. Bales M., Moss B., Phillips G., Irvine K., Stansfield J. The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, UK. // Long-term trends in water chemistry and ecology and their implications for restoration of the lake // Freshwater Biology. 1993. Vol. 29. P. 141–165.

65. Brandvold D.K., Popp C.J., Brierley J.A. Waterfowl refuge effect on water quality: chemical and physical parameters // Journal of Water Pollution Control Federation. 1976. Vol. 48. P. 685–687.

66. Butler D.R., Malanson G.P. Sedimentation rates and patterns in beaver ponds in a mountain environment // Geomorphology. V. 13. 1995. P. 255–269.

67. Chaichana R., Leah R., Moss B. Birds as eutrophicating agents: a nutrient budget for a small lake in a protected area // Hydrobiologia. 2010. Vol. 646. P. 111–121.

68. Darwin C. The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits. London: Murray, 1881. 347 p.

69. Don G.L., Donovan W.F. First order estimation of the nutrient and bacterial input from aquatic birds to Twelve Rotorua Lakes. Bioresearches, Auckland, 2002. 58 p.

70. Gould D.J., Fletcher M.R. Gull droppings and their effects on water quality // Water Research. 1978. V. 12. P. 665–672.

71. Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Estimating the contribution of carnivorous waterbirds to nutrient loading in freshwater habitats // Freshwater Biology. 2007. V. 52. P. 2421–2433.

72. Hahn S., Bauer S., Klaassen M. Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds // Freshwater Biology. 2008. V. 53. P. 181–193.

73. Harper D. Eutrophication of freshwaters. London: Chapman and Hall, 1992. 392 p.

74. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. V. 69. P. 373–386.

75. Kameda K., Koba K., Hobara S., Osono T., Terai M. Pattern of natural ^{15}N abundance in lakeside forest ecosystem affected by cormorant-derived nitrogen // Hydrobiologia. 2006. Vol. 567. P. 69–86.

76. Lean D.R.S. Phosphorus dynamics in lake water // Science. 1973. V. 179. P. 678–680.

77. Leentvaar P. Observations in guanotrophic environments // Hydrobiologia. 1967. Vol. 29. P. 441–489.

78. Longcore J.R., Mc Auley D.G., Pendelton G.W., Bennatti C.R., Mingo T.M., Stromborg K.L. Macroinvertebrate abundance, water chemistry, and wetland characteristics affect use of wetlands by avian species in Maine // Hydrobiologia. 2006. Vol. 567. P. 143–167.

79. Manny B.A., Johnson W.C., Wetzel R.G. Nutrient additions by waterfowl to lakes and reservoirs: predicting their effects on productivity and water quality // Hydrobiologia. 1994. Vol. 279/280. P. 121–132.

80. Mills L.S., Soule M.E., Doak D.F. The keystone-species concept in ecology and conservation // Bioscience. 1993. V. 43. № 4. P. 219–224.

81. Moss B., Leah R.T. Changes in the ecosystem of a guanotrophic and brackish shallow lake in eastern England: potential problems in its restoration // International Review Gesamten Hydrobiology. 1982. Vol. 67. P. 625–659.

82. Naiman R.J., Melillo J.M., Hobbie J.E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (Castor canadensis) // Ecology. 1986. V. 67. № 5. P. 1254-1269.

83. Naiman R.J., Pinay G., Johnston C., Pastor J. Beaver influence on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // Ecology. 1994. 74 (4). P. 905–921.

84. Pain R.T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 91–93.

85. Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Scott Mills L., Dayly G., Castilla J.C., Lubcenko J., Paine R. Challenges in quest for keystones // Bioscience. 1996. V. 45(8). P. 609–620.

86. Sterner R.W. Resource competition during seasonal succesion toward dominance by cyanobacteria // Ecology. 1989. V. 70. № 1. P. 229–245.

87. Sterner R.W., Schulz K.L. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // Aquatic Ecol. 1998. V. 32. P. 261–279.

88. Wiece G., Mayer H.-G., Jorda W., Bahr I. Phosphoraufnahme durch Potamogeton natans und submerse Makrophyten einem Fliessgewässer Laboratoriumsmodel // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1985. V. 13. № 3. S. 307–317.

89. Wright J.P., Jones C.G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity // Ecology. 2004. Vol. 85, № 8. P. 2071–2081.

Глава IX

ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА ЗООПЛАНКТОН ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ

9.1. Современные тенденции динамики климата

Температура (*T*) представляет основной структурирующий фактор, определяющий сезонную смену видов, их пространственное распределение в водных экосистемах, обилие и продуктивность сообществ. С 1960-х годов в северном полушарии отмечают повышение *T* воздуха и *T* воды озер и водохранилищ, при этом возрастает продолжительность безледного периода и изменяется гидрологический режим водоемов [8, 47, 68]. В России заметное потепление климата зарегистрировано после 1976 г. К 2006 г. средняя *T* воздуха на европейской территории страны увеличилась на 1.51°С, что выше, чем в других регионах северного полушария [47]. В последующем до 2012 г. изменение *T* воздуха указывает на продолжающуюся тенденцию к потеплению на всей территории России и особенно на ее европейской части [7]. Здесь в последние 30 лет темп увеличения *T* воздуха за каждое десятилетие составляет 0.49–0.53°С, *T* воды в Рыбинском водохранилище – 0.89°С [7, 47, 32].

За более чем 100-летний период инструментальных наблюдений в России отмечено пять самых теплых лет (1995, 2005, 2007, 2008 и 2011 гг.), когда среднегодовая аномалия (отклонение от нормы) температуры воздуха превышала +1.5°С, рекордно теплым был 2007 год (+2.08°С) [7]. Четыре теплых года из пяти приходятся на первую декаду XXI века, это обеспечивает заметный положительный тренд температуры фактически по всей территории страны (ppt[1], слайд 3). Величина среднегодовой аномалии температуры в России почти в два раза больше аномалии глобальной температуры, что свидетельствует о большей скорости потепления на территории нашей страны по сравнению с глобальным потеплением. Важной сезонной тенденцией последних лет стала теплая или близкая к норме весна, теплые лето и осень, но холодная зима. В 2011 г. очаги холода в зимний период с аномалиями до –3 … –4°С наблюдались на севере европейской части России, юге Западной и в центре Средней Сибири.

Для Северной полярной области 2011 г. стал первым в ряду теплых лет за период с 1936 г. [7, 47]. С начала 1980-х годов наблюдается сокращение площади морского льда, которое резко ускорилось в конце 1990-х годов. В сентябре 2011 г. площадь льда составила 4.61 млн км^2, меньше (4.30 млн км^2) она была только в 2007 г. (ppt[2], слайд 4). Теплое лето 2010–2011 гг. способствовало увеличению в среднем на 10–15% толщины сезонно-талого слоя (СТС) вечной мерзлоты. Европейский север России характеризуется наибольшим приростом СТС за период наблюдений.

---

[1] См. диск с презентацией, подготовленной автором для учебного процесса каф. экологии ННГУ.

[2] См. 1.

Но потепление климата – это не только рост *T* воздуха и воды. Межправительственная группа экспертов по динамике климата (МГЭИК) понимает под ним такое изменение состояния климата, которое может быть статистически определено через сдвиг средних значений параметров и/или через изменчивость качественных характеристик и которое сохраняется продолжительное время (несколько десятилетий или больше). За период 1976–2011 гг. на территории России наряду с увеличением температуры воздуха и воды отмечена тенденция к росту количества атмосферных осадков, положительный тренд годовых сумм осадков зарегистрирован почти повсеместно. Наиболее выражен рост осадков весной, когда линейный тренд объясняет 20% суммарной изменчивости. Особенно увеличилось количество осадков в этот сезон в районе Прикаспийской низменности, Южного Урала и на Дальнем Востоке. В остальные сезоны в большинстве регионов тренды ответственны лишь за малую долю межгодовой изменчивости. Прирост годовых сумм осадков в среднем по России, составляет +0.7 мм/мес/10лет и описывает 20% межгодовой изменчивости [7]. В Северо-Западном округе прирост составляет +1 мм/мес/10 лет, тогда как в Центральном и Приволжском округах количество осадков снизилось (–0.5…–0.6 мм/мес/10лет) (ppt[3], слайды 5 и 6).

Важным проявлением потепления климата служит изменение ледового режима рек и озер [7]. Характерные особенности вскрытия и ледостава рек в 2011 г., а именно: раннее вскрытие и позднее замерзание большинства рек азиатской территории (ppt[4], слайд 7), отражают общую ситуацию в период потепления. На территории Европейской России, напротив, сроки вскрытия рек весной либо близки к норме (Северо-Западный округ), либо запаздывают на 4–9 сут (остальные округа). Ледостав на Средней Волге происходит в сроки, близкие к норме, тогда как Верхняя и Нижняя Волга замерзают на 4–9 сут позже. На Рыбинском водохранилище вегетационный период летнего комплекса гидробионтов стал продолжительнее на ~20 сут, в основном за счет более поздних сроков ледостава [33].

Для большинства основных рек России в 1978–2005 гг. сток был больше среднего за предшествующий многолетний период [47]. В паводок на ряде рек России отчетливо прослеживаются тенденции к росту высоты подъемов уровня воды над затапливаемыми территориями. Наиболее значительное увеличение годового стока (на 15–40%) наблюдалось на реках западной части Европейской России (ppt[5], слайд 9). За последние 30 лет водность Волги и ее главных притоков увеличилась на 14%. Еще больший прирост водности (на 20–40%) отмечен на азиатской территории России на реках, сток которых формируется на восточном склоне Уральских гор. В целом годовой сток в бассейнах рек северо-востока азиатской территории России увеличился на 5–15%.

Со второй половины XX века на большей части России изменялось соотношение разных форм облачности: увеличивалась доля кучевых, кучево-дождевых и облаков верхнего яруса, но уменьшалась доля слоисто-дождевой облачности [47]. Эти изменения происходили на фоне значительных межгодо-

[3] См. 1.
[4] См. 1.
[5] См. 1.

вых и междесятилетних колебаний облачности, которые наиболее сильно выражены в Европейской России. К началу нового века наблюдавшаяся тенденция к уменьшению прямой солнечной радиации постепенно ослабела. При этом отмечено увеличение интегральной прозрачности атмосферы на всей территории России, что способствует росту приходящей солнечной радиации, в том числе на поверхность водоемов.

Потепление климата в северной Евразии и, как следствие, увеличение годовой суммы атмосферных осадков и стока рек хорошо согласуются с динамикой индексов северо-атлантического колебания (*NAO* – North Atlantic Oscillation) и/или арктического колебания (*AO* – Arctic Oscillation), которые тесно коррелируют друг с другом [47, 55]. Изменения повторяемости циклонов и антициклонов в западных регионах России в основном обусловлены изменениями в системе *NAO* [47]. Чередование положительных и отрицательных фаз этого индекса определяет также температуру и интенсивность конвективного перемешивания воды, ледовый режим водоемов [55, 88, 89]. *NAO* рассчитывают как разность приземного атмосферного давления между азорским максимумом и исландским минимумом. Трансформированные для пользователей ряды месячных и годовых значений *NAO* доступны на сайте Центра прогноза климата национальной службы погоды США [75].

Тенденции в изменении климата связывают с динамикой зимнего (январь – март) индекса *NAO*. В положительную фазу *NAO* преобладает западный перенос – теплые зимы и много осадков, пик положительной фазы пришелся на начало 1990-х годов (ppt[6], слайд 5). В 2010–2012 гг. на фоне близкой к норме динамики индекса наблюдались значительные отрицательные аномалии, которые могут указывать на начало следующей отрицательной фазы его колебаний. В этот период наихудший прогноз климатических аномалий касается южной части бассейна Волги, где вероятно жаркое лето, засуха и, в целом, аридизация климата (ppt[7], слайд 6). Считают [72, 81, 87, 89, 93, 94], что *NAO* (*AO*) позволяет прогнозировать долговременные тренды биотических характеристик водных экосистем, поскольку влияет на особенности климата в северных регионах зимой и ранней весной, когда формируются стартовые условия развития короткоцикловых популяций пресноводного планктона.

9.2. Прямое и косвенное влияние потепления на водные экосистемы. Иерархия откликов: эвтрофирование или олиготрофизация?

Основные изменения в экосистемах озер и водохранилищ, вызванные потеплением климата, связаны с трансформацией циклов биогенных элементов (C, N, P), увеличением растворенного в воде органического вещества (РОВ), снижением прозрачности и содержания кислорода в гиполимнионе [62, 72]. В неглубоких ди- или полимиктических водоемах умеренного пояса потепление климата часто приводит к росту интенсивности процессов эвтрофирования

[6] См. 1.
[7] См. 1.

[62, 82]. То же отмечено для водохранилищ Волги [12]. Тогда как в больших термически стратифицированных водоемах альпийского типа часто наблюдают снижение трофности (реолиготрофизацию) вследствие изменения режима стагнации, снижения прозрачности воды (глубины эвфотной зоны) и «запирания» фосфора в гиполимнионе [62, 67, 71]. Такое радикальное изменение среды обитания влияет на структуру водных сообществ, трофические взаимодействия между видами, приводит к сменам доминантов, а также обеспечивает успех натурализации видов-вселенцев из южных областей [20, 35, 62, 82, 87, 90, 93].

В общем, отклики озерных экосистем на изменение климата различны в разных регионах, кроме того, глубокие стратифицированные и мелководные водоемы реагируют принципиально по-разному. Выделяют прямое воздействие климатических (метеорологических) параметров на поверхность водоемов и непрямые эффекты, опосредованные через воздействие на водосборы рек и озер [62]. Наблюдаемые отклики индикаторных характеристик экосистем обобщены в табл. 9.1. В качестве индикаторов принимают непосредственно измеряемые показатели, например: температура воды, РОВ или состав планктона. Озерные экосистемы считают хорошими «стражами» (sentinels) климатических пертурбаций, поскольку они, во-первых, хорошо описаны и изучены в долговременном аспекте, во-вторых, непосредственно реагируют на изменение климата и также аккумулируют влияние изменений на водосборах, в-третьих, накапливают отклики с течением времени и, в-четвертых, озера широко распространены в различных географических зонах. Заметим, что в большинстве водоемов потепление климата приводит к результату, сходному с последствиями эвтрофирования. Поскольку наблюдается усиление внутренней биогенной нагрузки (фосфор), в том числе по причине формирования анаэробных условий в придонном горизонте воды [92]. Рассмотрим ключевые отклики на потепление климата озерных экосистем лесной зоны умеренного пояса:

Температура воды. В эпилимнионе и на поверхности водоемов *T* воды тесно связана с динамикой *T* воздуха и быстро возрастает при потеплении климата в большинстве водоемов. Напротив, *T* воды в гиполимнионе глубоких стратифицированных озер зависит от многих факторов, связанных со скоростью водообмена и интенсивностью перемешивания вод, она не всегда изменяется синхронно с прогревом эпилимниона [62, 67]. Увеличение градиента прогрева вод по вертикали ведет к изменению схемы термической стратификации, мощности эпи-, мета- и гиполимниона, режима перемешивания и стагнации, глубины залегания термоклина. В свою очередь это влияет на концентрацию биогенных элементов и растворенного кислорода, что может очень сильно воздействовать на вертикальное распределение и состав водных сообществ [87, 90]. Усиление стратификации больших глубоких озер считают одним из главных последствий потепления. Так, к 2005 г. в большом и очень глубоком Женевском озере (580 км^2, 309 м) это привело к снижению обмена кислородом между эпи- и гиполимнионом, резкому снижению поступления фосфатов из анаэробного гиполимниона и реолиготрофизации пелагиали, которая изменила структуру фитопланктона и глубину максимума фотосинтеза [69, 70].

Таблица 9.1

Индикаторы изменения климата для озер различных типов (Adrian et al. [62])

Регион	Водосбор/класс перемешивания вод	Внешний действующий фактор (+/–)	Индикаторы (+/–)	Реагирующие компоненты экосистемы (+/–)
Прямые климатические воздействия				
Арктика	Моно-, полимиктические	+ *T* воздуха	+ летняя стагнация, – придонный O_2	– среда обитания, + парниковые газы (CH_4)
Арктика, альпийская, бореальная и умеренная зоны	Все классы	+ *T* воздуха, +/– снежный покров	+/– запас снега + безледный период	– альбедо, аккумуляция вод, + продуктивность
Бореальная и умеренная зоны	Димиктические	+ *T* воздуха зимой	– ледовый период, весенний PO_4, + зимний придонный O_2	– рекреация, продуктивность, +/– среда обитания
Арктика, бореальная, умеренная и аридная зоны	Полимиктические	+ *T* воздуха	+ *T* поверхн. воды, + длительность стратификации	– среда обитания, продуктивность, + аккумуляция N, P
Бореальная, умеренная и аридная зоны	Димиктические, мономиктические	+ *T* воздуха	+ раннее начало стратификации, + стагнация, цианобактерии	– рыбопродукция, рекреация, качество воды
Умеренная, аридная и тропическая зоны	Димиктические, мономиктические, олигомиктические	+ *T* воздуха	+ стагнация, NH_4, PO_4, H_2S в гиполимнионе, – придонный O_2, N_{tot}, P_{tot} в эпилимнионе	– среда обитания, продуктивность, аккумуляция N, P, + рекреация
Аридная и тропическая зоны	Меромиктические	+ Испарение, приток воды	– стагнация, + *T* воды, минерализация, H_2S у поверхности, O_2 в гиполимнионе, эмиссия CO_2	+ среда обитания, – благополучие человека
Тропики	Полимиктические	+ *T* воздуха	+ *T* воды у поверхности	– среда обитания
Непрямые климатические воздействия (через водосбор)				
Арктика	Тундра	– вечная мерзлота, + ОВ из почв, выветривание пород	– уровень воды, + pCO_2, хлорофилл	– среда обитания, теплоемкость среды, + продуктивность, парниковые газы
Альпийская зона	Скалы, луга	+ *T* воздуха, подъем верхней границы леса – ледники	+ безледный период, +/– РОВ, годовой UV-B	+ продуктивность, среда обитания, – аккумуляция углерода

Окончание табл. 9.1

Регион	Водосбор/класс перемешивания вод	Внешний действующий фактор (+/–)	Индикаторы (+/–)	Реагирующие компоненты экосистемы (+/–)
Бореальная, умеренная зоны	Леса	+ распад почв, пожары, +/– осадки атмосферные	+/– РОВ	+/– рекреация, продуктивность, аккумуляция углерода
Аридная зона	Пустыни, пастбища, кустарники	– бюджет воды, приток N, P	– уровень воды, хлорофилл, + минерализация, щелочность, прозрачность воды	– аккумуляция вод, продуктивность, +/– качество воды
Умеренная зона	Города, сельхозугодья	+ *T* воздуха, +/– атмосферные осадки	+/– N, P + стагнация, цианобактерии – придонный O_2	+/– качество воды, – рекреация, среда обитания + парниковые газы

Примечание. (+/–) – позитивный/негативный фактор, увеличение/снижение индикатора или отклика; pCO_2 – парциальное давление CO_2; РОВ – растворенное органическое вещество; UV-B – ультрафиолетовая радиация (280–315 нм).

В целом, в многолетнем аспекте изменение термического режима водоема наиболее четко реагирует на динамику климата [62]. Например, к 2002 г. в небольшом (7.3 км^2) неглубоком (средняя глубина 4.9 м) полимиктическом эвтрофном оз. Мюггельзее (Германия) *T* воды весной (март – май) возросла на 1.8°С, летом (июнь – август) на 1.5°С, что привело к существенному изменению сезонной динамики фито- и зоопланктона [61, 90]. Напротив, для Верхней Волги в современный период характерен медленный прогрев воды весной, в мае – июне в обширном (4550 км^2) неглубоком (средняя глубина 5.6 м) Рыбинском водохранилище отмечены отрицательные аномалии *T* воды (–0.2 … –0.3°С) [32]. В то же время летом и осенью зарегистрировано превышение нормы прогрева вод на +0.5 … 0.7°С (ppt[8], слайд 8).

Ледовый режим. *T* воздуха представляет главный фактор, определяющий сроки вскрытия и замерзания водоемов, мощность льда и продолжительность безледного периода, с которыми тесно связана динамика планктона. Полагают, что сроки освобождения озер ото льда лучший индикатор воздействия динамики климата, чем сроки ледостава [62, 86]. С учетом спутниковой регистрации процесса таяния льда в режиме реального времени вскрытие водоемов можно отнести к крупномасштабным индикаторам потепления [47, 62, 68]. Наблюдения за ледовым режимом особенно важны для водоемов умеренной зоны, для которых характерно чередование периодов ледостава и открытой воды. Так, в настоящее время вскрытие оз. Мюггельзее происходит на 3.5 недели раньше, чем это было в 1980-х годах, в отдельные зимы озеро не замерзает [61, 90, 92]. Напротив, на территории Европейской России, сроки вскрытия водоемов либо близки к норме, либо запаздывают (до 9 сут) [47]. Например, Рыбинское водохранилище освобождается ото льда, как обычно, в конце апреля, однако продолжительность безледного периода

[8] См. 1.

возросла на 20 сут., за счет более поздних сроков ледостава (конец ноября) [33]. Результатом изменения ледового режима при потеплении служит удлинение вегетационного периода сообществ планктона от 3 нед. до 1.5 мес. [33, 70].

Физико-химические характеристики воды. Солевой состав, общая минерализация воды и содержание биогенных элементов в реках и озерах отражают структуру ландшафтов на водосборах. Влияние потепления климата в этом случае опосредовано через почвенные процессы, частоту пожаров и продуктивность наземных экосистем [62]. Кроме того, концентрация биогенных элементов зависит от внутриводоемных процессов, связанных с режимами перемешивания, термической и химической стратификации. Увеличение общей минерализации вследствие уменьшения соотношения осадки/испарение при потеплении характерно для водоемов аридной зоны. Тогда как в составе вод зоны лесов умеренного пояса наиболее важным индикатором изменения климата является *содержание растворенного органического вещества* (РОВ).

В водоемах РОВ влияет на прозрачность и световые условия для фотосинтеза фитопланктона, формирование теплозапаса воды, а также баланс продукционно-деструкционных процессов. В современный период наблюдают увеличение концентрации РОВ в большинстве водоемов умеренной зоны, что связывают с ростом количества осадков, скорости процессов минерализации ОВ почв и усилением интенсивности вымывания ОВ [62, 68]. Окрашенное аллохтонное РОВ может как увеличивать, так и снижать продуктивность планктона водоемов умеренной зоны [27, 39]. Во-первых, это дополнительный источник биогенных элементов для фитопланктона, субстрат и источник питания для микрофлоры, стимулирующий рост продуктивности. Во-вторых, – оптически активный компонент среды, снижающий прозрачность воды, ослабляющий энергию проникающей в толщу воды солнечной радиации и уменьшающий глубину эвфотной зоны, что приводит к снижению интегральной первичной продукции фитопланктона. Показатель вертикального ослабления белого света ($\alpha_{ФАР}$) с глубиной для водохранилищ Волги варьируется от 0.89–2.09 м$^{-1}$, в Рыбинском водохранилище он составляет 1.19 ± 0.01 м$^{-1}$, глубина эвфотной зоны 3.07 ± 0.07 м [39]. Минимальные значения $\alpha_{ФАР}$ и максимальная глубина эвфотной зоны (> 3.5 м) зарегистрированы на наиболее глубоких участках Нижней Волги.

Сведения о влиянии потепления климата на проявление двойственной роли РОВ в экосистемах водоемов крайне скудны [62]. Однако для водохранилищ Волги установлено, что вариации интегральной первичной продукции в 1989–1995 гг. сопоставимы с таковыми в 1970-х, а в 2001–2006 гг. отмечено даже снижение продукции, несмотря на рост *T* воды, концентрации хлорофилла и хорошую обеспеченность водорослей биогенными элементами [38, 39]. Возможно, что свой вклад в существующую тенденцию динамики первичной продукции вносит увеличение содержания РОВ и цветности воды, связанное с измененеием климата. В 2004–2010 гг. в центре Рыбинского водохранилища цветность воды увеличилась в 1.5 раза и достигла 56 ± 3°, тогда как прозрачность и электропроводность (минерализация) воды фактически не изменились [31].

Дефицит растворенного кислорода в гиполимнионе и/или придонном горизонте водоемов. Растворимость кислорода в воде снижается с ростом температуры и зависит от длительности и интенсивности вертикального плотностного расслоения вод, а также от трофического статуса водоема. Гиполимниальный/придонный дефицит кислорода – один из главных факторов, влияющих на состав и структуру

водных сообществ. Его проявления усиливаются в период потепления климата, причем у дна летний дефицит кислорода возникает периодически даже в мелководных эвтрофных озерах [62, 92]. Так, экстремально теплым летом 2003 г. в Европе отмечено значительное усиление термической стратификации и дефицита кислорода в гиполимнионе озер [62]. В Женевском озере дефицит кислорода (< 4 мг/л) в гиполимнионе регистрируют с середины 1990-х (ppt[9], слайд 10), когда начало летней стагнации сдвинулось на 1 мес раньше [70]. В оз. Мюггельзее летом низкое содержание кислорода в придонном слое воды кратковременно (0.5–2 сут), максимум до 9 сут (ppt[10], слайд 11). Однако вызванные им всплески выноса фосфатов из грунтов увеличивают внутреннюю биогенную нагрузку, стимулируют развитие водорослей и эвтрофирование [92].

В водоемах Верхней и Средней Волги аноксию на глубине более 5 м (3–5 м над дном) наблюдали в аномально жарком июле – августе 2010 г., когда *T* воды у дна достигала 25°С в Рыбинском водохранилище и выше 27°С – в Горьковском и Чебоксарском [26]. В последующие годы заметный дефицит (< 5 мг/л, 50% насыщения) в придонном горизонте отмечен в устьях притоков Рыбинского водохранилища вблизи крупных населенных пунктов. В августе 2012 г. в средней части Угличского водохранилища наблюдали сильный дефицит кислорода (< 4 мг/л и < 40% насыщения) в метровом слое над дном, на отдельных станциях – в слое 2–5 м над дном. В Иваньковском водохранилище (Иваньковский и Волжский участки) регистрировали почти полную аноксию (< 2 мг/л и < 20% насыщения) в слое 1–5 м над дном (ppt[11], слайд 11).

От перегрева в сочетании с дефицитом растворенного кислорода сильнее всего страдают бентосные формы ракообразных и моллюски рода *Dreissena*. Летом 2010 г. в водохранилищах придонные кладоцеры (сем. Chydoridae, Ilyocryptidae и Macrotricidae) встречались в 2–5 раз реже по сравнению с 2008 г. Представители сем. Sididae (*Sida crystallina*, Müller и *Latona setifera*, Müller) в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах вообще не были найдены, тогда как в 2008 г. сида встречалась в 11–50% проб [26]. В Рыбинском и Горьковском водохранилищах зарегистрировано резкое снижение интенсивности размножения дрейссенид, численность велигеров снизилась в 3–10 раз и составила всего 5 ± 1 тыс. экз./м^3 [26]. На поверхности воды Рыбинского водохранилища наблюдались всплывшие мертвые взрослые моллюски. В последующие 2 года катастрофически уменьшилась биомасса взрослых дрейссенид (ppt[12], слайд 12) [49]. В 2012 г. те же процессы отмечены в Иваньковском водохранилище.

«*Цветение» воды вследствие массового развития цианобактерий (синезеленых водорослей*). Важнейшим следствием потепления климата служит изменение структуры водных сообществ, связанное с массовым развитием цианобактерий, вызывающих «цветение» воды [12, 77, 79]. Для оптимального роста прокариотных цианобактерий требуется высокое содержание биогенных элементов (особенно фосфора) и более высокая, чем для роста эукариотных водорослей, температура воды [84]. Накопление и последующее разложение избыточной массы цианобактерий приводит к существенным изменениям структурно-функциональных характеристик планктонных сообществ и ухудшению качества воды. Кроме того,

[9] См. 1.
[10] См. 1.
[11] См. 1.
[12] См. 1.

цианобактерии способны синтезировать токсические вещества (цианотоксины), оказывающие негативное влияние на гидробионтов и человека [64, 66].

Жарким летом 2010 г. в водохранилищах Верхней и Средней Волги отмечено сильное «цветение» воды, вызванное массовым развитием цианобактерий из родов *Microcystis* и *Oscillatoria* (ppt[13], слайды 13, 14). Содержание хлорофилла (Хл) и первичная продукция фитопланктона в 3–5 раз превышали таковые в годы с обычным термическим режимом, максимальные значения концентрации Хл составили более 100 мкг/л [12]. В итоге, на значительной части акватории водохранилищ водные массы соответствовали уровню гипертрофных вод. Общая биомасса планктона в Чебоксарском водохранилище и нижней части Горьковского возросла соответственно в 2.8 и 1.2 раза относительно наблюдаемой при близком к норме термическом режиме (ppt[14], слайд 15). Эти изменения указывают на усиление эвтрофирования водохранилищ [11, 12, 24, 26]. В скоплениях несъедобных цианобактерий (Хл > 40 мкг/л) отмечено снижение почти в три раза численности доминантных кладоцер *Daphnia galeata* Sars, по-видимому, обусловленное нарушением нормальной работы фильтрационного аппарата [26]. Цианобактерии опасны не только для водных животных, но и для человека. Они ухудшают органолептические свойства воды, а также содержат целый ряд токсинов, способных сделать воду абсолютно не пригодной для пищевого потребления. Летом 2010 г. в Чебоксарском водохранилище определено 9 видов микроцистинов (15 изомеров) и анабенопептины. Содержание цианотоксинов достигало более 8 мкг/л, концентрация наиболее токсичного микроцистина-LR превышала нормы ВОЗ [15] (ppt[15], слайд 16). В Рыбинском и Горьковском водохранилищах концентрация токсинов была не опасной для человека.

В долговременном аспекте наблюдения на Рыбинском водохранилище демонстрируют увеличение с 1981 г. доли в фитопланктоне цианобактерий и снижение доли диатомовых водорослей (ppt[16], слайд 16). Мощный летне-осенний пик биомассы формируют также цианобактерии, он превышает весенний максимум развития фитопланктона [1, 14, 15]. Подобные изменения в структуре и динамике отмечены и в других крупных европейских водоемах [69, 70], например в пелагиали Женевского озера (ppt[17], слайд 17). Это указывает на опасность возникновения токсического «цветения» воды во многих ранее благополучных в рекреационном отношении водоемах.

Взаимодействия зоопланктон/фитопланктон: формирование фазы «чистой» воды. Планктонные организмы сравнительно хорошо изучены, структура планктона – надежный индикатор климатических изменений [62]. Для индикации сдвигов, вызванных влиянием потепления, особенно важны отклики сообществ весной и в первую половину лета (ppt[18], слайд 18). Ключевым фактором для функционирования трофической сети озерного планктона считают сроки формирования и продолжительность фазы «чистой» воды (Clearwater timing – CWT), которая обычно наблюдается в начале лета. В большинстве озер она связана с выеданием диатомовых водорослей ракообразными, преимущественно *Daphnia* [72, 74, 87, 93], и начинается раньше, если весной продолжается размножение переживших

[13] См. 1.
[14] См. 1.
[15] См. 1.
[16] См. 1.
[17] См. 1.
[18] См. 1.

зиму животных [63]. В годы с высокими зимними индексами *NAO* в европейских водоемах после теплой зимы наблюдают раннее (середина мая) наступление CWT, напротив, при низких значениях *NAO* ее регистрируют позднее (середина июня) [87]. В озерах Европы и Северной Америки за последние 30 лет с ростом весенней температуры воды и численности фитофагов CWT наступает раньше в среднем на 2 недели [72, 87, 88].

Анализ данных по сезонной динамике диатомовых водорослей в Рыбинском водохранилище [1, 14, 40, 60] показывает, что сроки CWT (26–29 нед. с начала года) остались близкими к наблюдавшимся до потепления. Весной основными потребителями диатомовых являются не дафнии, а простейшие (в основном инфузории), которые выедают 50% продукции фитопланктона [11, 20]. Близкие данные получены для эпилимниона Боденского озера [91]. Доминирующие в это время коловратки (род *Synchaeta*) и кладоцеры (род *Bosmina*) совместно потребляют лишь ~6% продукции водорослей [11, 20]. В современный период количество диатомовых водорослей весной заметно снизилось [40], что может быть вызвано усилением пресса со стороны фильтраторов. В сроки, когда наблюдается пик диатомовых (конец мая – начало июня) дафнии (*Daphnia galeata*) только начинают выходить из покоящихся яиц (ppt[19], слайды 18, 19), нарастание их численности приходится на CWT [31]. Водорослей в это время мало (< 0.5 г/м^3), > 80% их биомассы составляют диатомовые [40]. Значительная часть диатомовых водорослей представлена нитчатыми формами рода *Aulacosira* (длина нитей >100 мкм), которые мало доступны фильтраторам для непосредственного потребления [41, 73]. Дафнии питаются преимущественно бактериями, развивающимися на отмирающих водорослях. По оценкам [12, 20], весной в водохранилище мирные кладоцеры (*Daphnia* + *Bosmina*) потребляют 47% продукции бактерий и только 18% фитопланктона.

Представленные данные указывают на тот факт, что в крупном равнинном водохранилище механизм купирования весеннего пика диатомовых и формирования CWT отличается от такового в большинстве озер Западной Европы и Северной Америки [31]. В озерах потепление вызывает разобщение пиков диатомовые/дафнии весной, что приводит к снижению летней численности рачков из-за резкого уменьшения плодовитости их популяций [90, 93, 94]. В случае формирования раннего пика дафний отмечают раннюю и продолжительную CWT [87, 88]. В Рыбинском водохранилище основными потребителями весеннего пика диатомовых водорослей служат простейшие (инфузории), а не дафнии. Сезонная динамика дафний связана с весенним пиком диатомовых только косвенно, через бактерий и простейших. Сдвиг весеннего пика дафний на более раннее время не зарегистрирован [31].

9.3. Закономерности динамики зоопланктона водохранилищ (на примере Рыбинского водохранилища)

Рыбинское водохранилище. Это озеровидный водоем, третий в каскаде волжских водохранилищ после Иваньковского и Угличского (ppt[20], слайд 20). Площадь его водосбора 150000 км^2, площадь водного зеркала при нормальном подпорном уровне 4550 км^2, средняя глубина 5.6 м, коэффициент условного водообмена 1.86

[19] См. 1.
[20] См. 1.

год$^{-1}$ [59]. Выделяют три речных плеса Волжский, Моложский, Шекснинский и один озеровидный Главный. Первое десятилетие XXI в. характеризовалось высоким уровнем наполнения водохранилища [32]. В 2004–2010 гг. в среднем за май – октябрь он составил 101.2 ± 0.1 м БС, наиболее полноводным (101.4 ± 0.1 м БС) был 2008 г. Степень прогрева водной толщи водохранилища в разные годы была неодинакова, наименьший прогрев отмечен в 2008 г., наибольший – в 2010 г. [24]. Комплексный мониторинг пелагиали Главного и Волжского плесов водохранилища в течение мая – октября ведется с 1956 г., сборы планктона выполняют с борта экспедиционного теплохода «Академик Топчиев» (ppt[21], слайд 21). Для выявления изменений в структуре и обилии зоопланктона, связанных с динамикой климата, сравнивали два маловодных периода: до начала потепления (1963–1976 гг.) и современный (2004–2010 гг.). Сроки наступления фенологических событий (начало и завершение пелагической фазы развития популяции, пиков численности, мощность пиков и их встречаемость) определяли в неделях с начала года по схеме [61].

Биомасса зоопланктона и ее связь с индексом NAO. Для Рыбинского водохранилища характерны значительные межгодовые вариации характеристик всех планктонных сообществ [10, 19, 20, 25, 48, 53, 59, 60]. Период колебаний концентрации хлорофилла фитопланктона, количества бактериопланктона и численности зоопланктона составляет ~10 лет, биомассы метазоопланктона ($B_{МЗ}$) – ~20 лет [10, 25, 48, 53]. До начала 1990-х годов на фоне квазипериодических колебаний наблюдалось увеличение средней $B_{МЗ}$ [19, 20, 52]. Максимум (1.6 ± 0.5 г/м^3) развития сообщества отмечен в 1980-х годах (ppt[22], слайд 22), он пришелся на многоводную фазу гидрологического цикла Рыбинского водохранилища (1977–1995 гг.), в которую объем притока вод был наибольшим за период наблюдений [34] (ppt[23], слайд 23). В последующие годы регистрировали снижение показателя, однако современные значения $B_{МЗ}$ в пелагиали центральной части водохранилища в 1.6 раза превышают таковые до потепления климата [19, 20, 24]. Подобные тенденции наблюдаются и в других водохранилищах Волги (ppt[24], слайд 24). Динамика хлорофилла, отражающая межгодовые колебания доступных для зоопланктона трофических ресурсов, определяла > 60% вариаций $B_{МЗ}$, вклад изменений термического и гидрологического режимов водоема составлял 4–11% [19, 20] (ppt[25], слайд 23). Средняя численность зоопланктона ($N_{общ}$) варьировалась от 40 до > 200 тыс. экз./м^3, минимумы отмечены в конце 60-х, 70-х и начале 2000-х годов [19, 20]. За полвека $N_{общ}$ (1956–2010 гг.) почти не изменились (ppt[26], слайд 23): в предыдущий маловодный период она составила 86 ± 14 тыс. экз./м^3, в современный – 98 ± 14 тыс. экз./м^3.

Выявлена положительная корреляция биомассы ракообразных с индексом *NAO* (r = 0.74, p < 0.01) и температурой воды водохранилища (r = 0.59, p < 0.05), запаздывание откликов сообщества составило 1–2 года [20, 24, 31]. Биомасса коловраток (B_{rot}) коррелировала с *NAO* отрицательно и без запаздывания (ppt[27],

[21] См. 1.
[22] См. 1.
[23] См. 1.
[24] См. 1.
[25] См. 1.
[26] См. 1.
[27] См. 1.

слайд 25), особенно в период 1987–2010 гг. ($r = -0.61$, $p < 0.01$). Однако в первое десятилетие (1976–1986 гг.) после начала потепления наблюдали положительную корреляцию B_{rot} с индексом *NAO* ($r = 0.76$, $p < 0.01$). Для $N_{\text{общ}}$ не выявлено корреляции с индексом *NAO*. Положительная корреляция биомассы планктона и бентоса с индексом *NAO* характерна для большинства европейских озер [88]. То же выявлено для $B_{\text{МЗ}}$ в Рыбинском водохранилище. Запаздывание отклика сообщества составляет 1–2 года, что близко к полученному для озер северо-запада России [35].

Трофическая сеть и продуктивность зоопланктона, хищничество внутри сообщества. Основу биомассы и продукции планктона водохранилищ Волги формирует фитопланктон [10, 11, 24]. Его непосредственными потребителями служат организмы-фильтраторы зоопланктона, однако значительная часть (~70%) продукции водорослей в водохранилищах утилизируется по детритной пищевой цепи через микробную трофическую сеть (микробную «петлю») [10, 11, 85]. Характерную черту зоопланктона Рыбинского водохранилища представляет высокая доля в нем простейших. Так, в 1990–1995 гг. за вегетационный период метазоопланктон образовывал 60–84% биомассы и лишь 43% суммарной продукции этих двух сообществ [11, 23]. Отношение продукции простейших ($P_{\text{ПР}}$) к продукции метазойного планктона ($P_{\text{МЗ}}$) составило 1.32 за сезон. Между организмами планктона водохранилища складываются сложные пищевые взаимоотношения, наиболее интенсивно выедаются бактерии, гетеротрофные нанофлагелляты и копеподы [23] (ppt[28], слайд 26).

Основную часть $P_{\text{МЗ}}$ (65%) пелагиали водохранилища формируют мирные кладоцеры, их продукция лишь немного меньше таковой инфузорий (ppt[29], слайды 26, 27). На долю коловраток приходится 15% $P_{\text{МЗ}}$, столько же – на долю копепод. В 1990-х годах продуктивность метазоопланктона была вдвое выше (72.5 ккал/м^2 за сезон), чем в 1950–1970-х (36.0 ккал/м^2) [23, 24] (ppt[30], слайд 28). Она близка к наблюдаемой в водных экосистемах эвтрофного типа. За сезон метазоопланктон потребляет 13% продукции водорослей и 18% бактерий, а также значительную часть продукции простейших (22% флагеллят и 26% инфузорий). Причем относительно микробного сообщества (бактерии, гетеротрофные жгутиковые и инфузории) «хищниками» являются традиционно «мирные» представители метазоопланктона: босмины, дафнии и мелкие коловратки. Классические планктонные беспозвоночные хищники (кладоцеры *Leptodora*, *Bythotrephes* и циклопоидные копеподы) выедают ~30% $P_{\text{МЗ}}$, примерно поровну Cyclopoida и Cladocera [20, 23].

В 1990-х годах напряженные трофические отношения внутри планктона наблюдались с июня до середины сентября, когда хищники выедали до 43% $P_{\text{МЗ}}$ [23] (ppt[31], слайд 29). Наибольшему прессу подвергались мелкие коловратки и молодь циклопов. В 1990-х годах, по оценкам за сезон (V–X 180 сут), для рыб оставалось доступно почти 70% $P_{\text{МЗ}}$ (50 ккал/м^2). Эта «чистая» продукция распределялась следующим образом: 33.6 ккал/м^2 мирные кладоцеры, 7.3 – коловратки, 3.9 – мирные копеподы, 3.2 – хищные кладоцеры и 1.4 – всеядные и хищные циклопы. Таким образом, рыбы-планктофаги были обеспечены пищей на всех стади-

[28] См. 1.
[29] См. 1.
[30] См. 1.
[31] См. 1.

ях развития. В современный период (2004–2010 гг.) по сравнению с 1990-ми годами *P* мирного зоопланктона снизилась на 30%, тогда как *P* хищников возросла преимущественно за счет *Bythotrephes* и *Asplanchna* [24, 30]. В целом, $P_{МЗ}$ составила 54.4 ккал/м^2 за сезон, что в 1.5 раза выше, чем в 1970-е годы (ppt[32], слайд 28). За вегетационный период хищники потребляли > 40% $P_{МЗ}$, причем хищные Cladocera выедали почти вдвое больше, чем Cyclopoida. Напряженные трофические взаимоотношения отмечались почти весь вегетационный период. Весной хищники контролировали развитие мирных коловраток, летом – нехищных копепод и велигеров (ppt[33], слайд 29). Доступная для рыб «чистая» продукция снизилась до < 60% $P_{МЗ}$ (30 ккал/м^2). Продукция велигеров *Dreissena* составила 2.6 ккал/м^2 (~5% $P_{МЗ}$), почти всю ее (90%) потребляли хищники. Таким образом, потепление климата в 2000-х годах сопровождалось увеличением $P_{МЗ}$ и усложнением взаимоотношений в трофической сети пелагиали водохранилища вследствие роста пресса хищных беспозвоночных.

Численность доминантов и структура сообщества. Рост температуры воды и продолжительности вегетационного периода обычно сопровождается увеличением количества зоопланктона, особенно копепод, наиболее сильно *Cyclops kolensis* весной и *Thermocyclops oithonoides* летом [62, 90]. То же зарегистрировано в Рыбинском водохранилище [19, 20, 24, 31]. Основу биомассы (~80%) метазоопланктона Рыбинского водохранилища всегда формируют ракообразные: Cladocera 49–53%, Copepoda 30–31% $B_{МЗ}$ [19, 20, 24, 52]. Более 45% $B_{МЗ}$ образовывают пять видов *Bosmina longispina*, *Daphnia galeata*, *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Thermocyclops oithonoides* (Sars) и *Eudiaptomus gracilis* (Sars). Сравнение маловодных периодов 1963–1976 гг. и 2004–2010 гг. показывает, что численность доминантных видов Cyclopoida (роды *Mesocyclops* и *Thermocyclops*) возросла в 1.5 раза, рода *Cyclops* весной более, чем в 6 раз (ppt[34], слайд 30). Втрое увеличилась численность доминантных видов Cladocera (*Bosmina longispina*, Leydig и *Daphnia galeata*, Sars) и почти вдвое – Diaptomidae (*Eudiaptomus gracilis*). Суммарное количество хищных кладоцер (роды *Bythotrephes* и *Leptodora*) фактически не изменилось, однако численность *Bythotrephes* возросла вдвое. По численности в оба периода в сообществе доминировали (> 50% $N_{общ}$) Rotifera (роды *Synchaeta*, *Keratella* и *Conochilus*). В современный период доля *Synchaeta* увеличилась, а *Conochilus* снизилась более чем в 2.5 раза [20]. Таким образом, потепление сопровождается существенным изменением таксономической структуры метазоопланктона водохранилища, при этом наиболее заметно, на 10–11%, увеличивается доля копепод.

Рост численности *Daphnia* и других фильтраторов (*Bosmina*, *Eudiaptomus*) в современный период можно объяснить увеличением количества доступных пищевых ресурсов летом. С 1980-х годов в водохранилище наблюдается снижение (< 1000 мкм^3) среднего объема клеток планктонных водорослей, связанное с ростом численности летних мелкоклеточных (диаметр клетки 5–10 мкм) криптомонад и диатомовых рода *Stephanodiscus* [13, 60]. Водоросли такого размера могут непосредственно потребляться фильтраторами, например, видами рода *Daphnia* и науплиусами Cyclopoida [41, 73]. В пелагиали водохранилища выявлена тенденция к росту концентрации хлорофилла и био-

[32] См. 1.
[33] См. 1.
[34] См. 1.

массы фитопланктона, тогда как первичная продукция сообщества фактически не изменилась [13, 38, 39, 48]. Хорошую пищевую обеспеченность дафний во второй половине лета подтверждает оценка потока энергии по пастбищной пищевой сети и сравнительно высокая плодовитость популяции (2.3 ± 0.6 яйца на взрослую самку) [20]. В это время в планктоне доминируют несъедобные для дафний колониальные цианобактерии (роды *Aphanizomenon* и *Microcystis*) [40, 60]. Однако потребление кладоцерами фитопланктона (22 ккал/м^2) сохраняется на уровне июня, а бактерий снижается в 1.5 раза (18 ккал/м^2), суммарно животные (простейшие + метазоопланктон) выедают 60% продукции водорослей и 50% – бактерий [11, 20, 23].

Сезонная динамика и фенология доминантов. В условиях потепления часто отмечают ранние сроки выхода из покоящихся яиц и весеннего максимума численности Cladocera и Rotifera, а для животных со сложным жизненным циклом (Copepoda) – ускорение онтогенетического развития [61, 62]. Мощность и сроки весеннего пика фильтраторов (*Daphnia*) зависят от того, начинается ли их развитие с покоящихся яиц или продолжают размножаться зимние генерации рачков [63]. В условиях потепления климата летняя численность дафний может возрастать [81] или снижаться [93, 94]. Последнее обычно наблюдают в водоемах, где отсутствует зимняя генерация этих рачков.

В новом веке выявлена тенденция к смещению сроков наступления фенологических событий в сезонном цикле доминантных видов ракообразных планктона Рыбинского водохранилища, для некоторых видов установлено достоверное изменение сроков на 1–2 нед. относительно 60–70-х годов прошлого века. Летнее поколение *Daphnia galeata* в водохранилище выходит из покоящихся яиц в конце мая [20, 50]. В современный период дафнии на 1 нед. позже появляются в планктоне, второй летний пик численности сместился на 2 недели раньше (с начала сентября – на середину августа) [31] (ppt[35], слайд 18). Однако не выявлено значимого сдвига сроков первого (июнь) пика вида. Весь цикл развития дафний «сжался» до 17–22 нед., ранее он продолжался 21–23 нед.

Для других видов летнего комплекса достоверного сдвига сроков фенологических событий весной не выявлено, но отмечен поздний (конец июня) переход к диапаузе зимне-весеннего *Cyclops kolensis* [20]. Это можно объяснить снижением в современный период *T* воды водохранилища в мае – июне на 0.2 … 0.3°C [32]. Осенью у доминантных видов копепод отмечена тенденция к раннему (на 1 нед.) завершению пелагической фазы сезонного цикла [31]. Подобные изменения в динамике и фенологии популяций пелагических циклопов указаны для мелководного оз. Мюггельзее, там особенно сильно возросла численность *Thermocyclops oithonoides* (Sars) [61].

Увеличение пиковой численности летних доминантов родов *Daphnia, Mesocyclops, Thermocyclops* и *Eudiaptomus*, а также более раннее наступление летнего пика дафний привело к изменению сезонной динамики $B_{МЗ}$ водохранилища (ppt[36], слайд 31). Так, в 1950-х годах прошлого века для зоопланктона водохранилища была характерна двувершинная кривая сезонной динамики биомассы с пиками в июне и октябре [44]. В 1960–70-х высокую (>1 г/м^3) $B_{МЗ}$ в 1.5–2.5 раза чаще регистрировали в июне, чем в июле и августе, пиковые значения достигали 6–8 г/м^3

[35] См. 1.
[36] См. 1.

[20]. С 2007 г., напротив, высокую $B_{МЗ}$ одинаково часто (60% проб) отмечают в июне и августе, что в 1.5 раза чаще по сравнению с наблюдаемым в июле, пиковые значения не превышали 4 г/м^3. Осенний пик биомассы отсутствует. Таким образом, потепление климата привело к существенному изменению фенологии и динамики обилия планктона: сместились ключевые даты развития доминантных популяций в сезонном цикле, возросла «пиковая» численность главных доминантов и доля копепод в метазоопланктоне. Кроме того, зарегистрировано смещение второго пика численности дафний с сентября на август и формирование позднелетнего (август) максимума биомассы сообщества, сопоставимого по мощности с раннелетним (июнь).

9.4. Продвижение на север южных видов при потеплении, биоинвазии

Усиление биоинвазий и расширение на север ареалов южных видов – характерный процесс для многих водных экосистем в период потепления климата, в ряде регионов его обсуждают в терминах «инвазионной катастрофы» [62, 83]. Наиболее надежными индикаторами интенсивности биоинвазий считают долю вселенцев в составе фауны (relative alien species richness) и относительное обилие вселенцев в сообществе (relative alien species abundance) [65]. Вид-вселенец не всегда может сформировать самовоспроизводящуюся популяцию (натурализоваться). Успешность инвазий определяется наличием транзитных путей расселения, способов (векторов) переноса, адаптационными возможностями вселенцев, степенью давления рекрутов (численность расселяющихся особей) и уязвимостью экосистемы-реципиента [78]. В связи с этим крайне важны любые данные о жизненном цикле и адаптационном потенциале вселенцев к новым условиям обитания [62]. В свою очередь уязвимость экосистемы к биоинвазиям связывают с ее стабильностью, неустойчивые, в том числе молодые (водохранилища), и нарушенные человеком экосистемы успешнее заселяются чужеродными видами [5]. Изменение среды обитания, вызванное потеплением климата, также создает предпосылки для вселения новых видов и расширения ареалов южной фауны [2, 76]. Кроме того, экспериментально выявлено, что в условиях обеспеченности пищевыми ресурсами уязвимость сообществ зоопланктона к вселению новых видов возрастает в присутствии хищников [6].

Каскад волжских водохранилищ с начала своего создания стал миграционным коридором, способствующим проникновению северных озерных видов на юг, а южных, в том числе каспийских и черноморско-азовских, на север [43] (ppt[37], слайд 32). Эти процессы продолжаются по настоящее время [3, 54, 56, 80]. В бассейне Волги наибольшее число вселенцев (рыбы) обнаружено в относительно молодых водохранилищах Горьковском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском [5].

В начале нового века активизировалось распространение теплолюбивых беспозвоночных в водоемы Верхней Волги, связанное с потеплением климата. Среди них есть как представители озерного планктона, расселяющиеся на север, так и чужеродные солоноватоводные каспийские виды. До зарегулирования в Верхнюю

[37] См. 1.

Волгу из Каспия проникали только бентосные рачки, планктонная *Heterocope caspia* (Sars) не поднималась выше Саратова [43]. К 1965 г. этот вид проник в Среднюю Волгу и заселил Куйбышевское водохранилище [43, 56], в настоящее время он многочислен до устья р. Кама. В начале 1970-х годов в Волгоградское водохранилище вселились *Calanipeda aquaedulcis* (Kritsch). и *Cornigerius maeoticus* (Pengo) [43]. В 1980–1990-х годах *Cornigerius maeoticus* заселил Саратовское водохранилище и продвинулся на север до Куйбышевского [3, 56, 80].

В новом веке (2001–2005 гг.) в нижней части Волгоградского водохранилища зарегистрирован каспийский вселенец *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) [36], с 2009 г. вид регулярно встречается севернее – в Саратовском водохранилище и приплотинном участке Куйбышевского [3, 80]. В 2007–2008 гг. в нижней части Волгоградского водохранилища в массе отмечены еще два вселенца: *Podonevadne trigona ovum* (Zernov) и *P.* (= *Cornigerius*) *bicornis* (Zernov) [31]. В 2011 г. единично эти два вида выявлены в Саратовском водохранилище [45]. Эти данные свидетельствуют о продолжении заселения Волги понто-каспийскими формами ракообразных. Помимо расширения ареалов отмечают увеличение их численности в водохранилищах. Так, максимальная численность *Cornigerius maeoticus* в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах достигает 2 тыс. экз./м^3 [3, 80]. При такой численности вероятен занос вида в расположенное выше по каскаду Чебоксарское водохранилище. В Рыбинском и других водохранилищах Верхней Волги вселенцы из Каспия в современный период не встречены.

Волна экспансии южных некаспийских видов на север в Верхнюю Волгу отмечена на рубеже веков, они проникают туда преимущественно из водоемов бассейна Средней Волги [18, 20–22]. Некоторые виды, напротив, расселяются из Волги в озера бассейна (ppt[38], слайд 33). Так, с 2003 г. в водохранилищах Волги и Шексны быстро расселяется кладоцера *Diaphanosoma orghidani* (Negrea). В современный период в шести водохранилищах (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Шекснинское, Горьковское и Чебоксарское) *D. orghidani* обитает совместно с аборигенной *D. brachyurum* (Lievin) [18, 21]. К 2010 г. встречаемость вселенца в верхневолжских водохранилищах возросла в 1.5–2 раза [21] (ppt[39], слайд 34). В большинстве обследованных водоемов *D. orghidani* ежегодно формирует численность, сравнимую с таковой аборигенной *D. brachyurum* (Lievin). Таким образом, вид можно считать вполне натурализовавшимся.

В теплые годы численность *Diaphanosoma* возрастает, аномально жарким летом 2010 г. их количество в пелагиали водохранилищ возросло в 4–20 раз по сравнению с 2008 г., близким к норме по термическому режиму. Максимальная численность *D. orghidani* составила 6 тыс. экз./м^3 в пелагиали Рыбинского водохранилища и > 100 тыс. экз./м^3 в реках-притоках, до 49 тыс. экз./м^3 отмечали в пелагиали Чебоксарского водохранилища [21]. Рост численности *D. orghidani* стимулируют высокая *T* воды и проточность (R^2 = 74%, F = 11) [18, 21] (ppt[40], слайд 35). Кроме того, численность вида статистически достоверно возрастает с севера на юг с уменьшением цветности воды (R^2 = 18%, F = 7). В Рыбинском водохранилище *D. orghidani* концентрируется в наиболее проточных приустьевых участках малых рек-притоков, в русловых водохранилищах (Угличское, Горьковское, Чебоксарское) с высоким коэффициентом водообмена вид встречается по-

[38] См. 1.
[39] См. 1.
[40] См. 1.

всеместно, кроме озеровидных расширений и приплотинных участков. Локально вселенец входит в состав доминантов летнего зоопланктона.

Среди коловраток примером распространения видов как вверх по Волге, так и из Волги в водоемы бассейна, могут служить южные *Asplanchna henrietta* Langhaus и *Brachionus diversicornis* (Daday). Так, в 1985 г. в Рыбинском водохранилище впервые обнаружили коловратку *Asplanchna henrietta* [17, 18]. Ее интенсивное распространение началось в 2000-х годах. К 2005 г. *A. henrietta* заселила фактически весь водоем, максимальную численность наблюдали в июне – июле, вид локально формировал 14–17% численности коловраток [18, 22]. С 2003 г. *A. henrietta* найдена в пробах из Иваньковского и Угличского водохранилищ. В том же году она появилась в оз. Неро (бассейн Горьковского водохранилища), численность вида в июле на отдельных станциях превышала 1 млн. экз./м^3 при биомассе 4–6 г/м^3 [28, 29]. Вид зарегистрирован также в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах [22]. Тогда как в Шекснинском и Горьковском водохранилищах *A. henrietta* пока не обнаружена.

Другой крупный (250–300 мкм) южный пелагический вид *Brachionus diversicornis* впервые отмечен в Рыбинском водохранилище в теплом 1988 г. [17]. Жарким летом 1989 г. (максимальная *T* воды 22–25°С) он был многочислен (> 60 тыс. экз./м^3) в наиболее эвтрофированном Шекснинском плесе водохранилища [51]. Как и прочие виды рода *Brachionus, B. diversicornis* относится к ά-β-мезосапробам, индикаторам эвтрофных вод [46]. В 2000-х годах находки вида регистрировали на 30–70% станций по всей акватории, высокую численность (> 20 тыс. экз./м^3) отмечали во второй половине лета. Почти повсеместно (70% станций) *B. diversicornis* встречался в пелагиали водохранилища в августе аномально жаркого 2010 г., локально он входил в состав доминантов (12–30% численности коловраток) (ppt[41], слайд 36). С 2003 г. вид зарегистрирован в Иваньковском и Угличском водохранилищах, а в августе 2007 г. впервые отмечен у поверхности воды в Ковжинском разливе Шекснинского водохранилища (> 80% численности Rotifera) [22]. С 1960-х годов *B. diversicornis* многочислен в планктоне оз. Неро (бассейн Горьковского водохранилища), в 2003–2005 гг. он формировал в среднем 22% численности коловраток, до 55 тыс. экз./м^3 [28]. Следует заключить, что *B. diversicornis* успешно адаптировался к термическому режиму верхневолжских водоемов и стал обычным компонентом их планктона.

Таким образом, в 2000-х годах четыре понто-каспийских вида (*Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi*) заселили нижнюю Волгу и проникли в Среднюю Волгу, три вида также южного происхождения (*Diaphanosoma orghidani, Asplanchna henrietta* и *Brachionus diversicornis*) успешно натурализовались и локально формируют многочисленные популяции в водохранилищах Верхней Волги, Шексны и водоемах их бассейна. Первое время в верхневолжских водоемах вселенцы находят убежище в литорали, заливах и устьях рек-притоков. Для одних видов (*Diaphanosoma orghidani*) отмечено быстрое распространение по акватории и высокая численность в пелагиали водохранилищ сразу после вселения [18]. Для других (*Asplanchna henrietta*) – характерен длительный (более 20 лет) период натурализации. Натурализация вселенцев происходит на фоне взаимодействия с аборигенными видами, его сценарии варьируются от сосуществования до конку-

[41] См. 1.

рентного вытеснения, в первую очередь близкородственных форм (ppt[42], слайд 37). В северных биотопах для вселенцев с юга выявлена значительно более высокая численность по сравнению с таковой в водоемах-донорах.

9.5. Аномально теплые годы как модель экстремального отклика водных сообществ на изменение климата

Аномально жарким летом 2010 г. *T* воды в водохранилищах Верхней и Средней Волги достигла рекордных для региона значений 27–33°С (на 5–8°С выше нормы). Отклик планктона в этих условиях представляет модель негативных последствий для водных экосистем в условиях прогрессирующего потепления климата [12, 24]. На значительной части акватории водохранилищ зарегистрировано интенсивное «цветение» воды цианобактериями, концентрация хлорофилла (> 100 мкг/л) в водохранилищах Средней Волги локально соответствовала уровню гипертрофных вод (ppt[43], слайды 13, 14). Зарегистрирована необычно высокая продуктивность бактериопланктона (> 200 мг С/м^3 с сут.), биомасса метазоопланктона оказалась в 2–14 раз выше, чем в предыдущие годы (ppt[44], слайд 38). В верхне-волжских водоемах отмечено увеличение численности и распространение в пелагиаль недавних вселенцев южного происхождения кладоцеры *Diaphanosoma orghidani* Negrea и коловраток *Brachionus diversicornis* (Daday) [22, 24] (ppt[45], слайд 36). В Рыбинском водохранилище зарегистрировано значительное (в 2–3 раза) увеличение $B_{МЗ}$ во второй половине лета и осенью, в 1.5–2 раза возросли $P_{МЗ}$ и ее потребление хищниками [24, 30] (ppt[46], слайд 39). Однако продуктивность планктонных сообществ водохранилища не превысила, отмеченную в 1980–1990-е годы на пике развития сообщества.

Наиболее существенными факторами экстремального воздействия летней жары на метазоопланктон были, во-первых, собственно высокая температура воды; во-вторых, массовое развитие несъедобных для зоопланктеров колониальных цианобактерий. Прогрев воды водохранилищ до 24−25°С оказывает на зоопланктон преимущественно стимулирующее влияние через усиление процессов обмена и темпа воспроизводства популяций, а также посредством увеличения концентрации пищевых объектов (бактерий и водорослей). Экспериментально установлено, что длительное повышение *T* воды > 25°С угнетает жизнедеятельность кладоцер, например дафний, доминирующих летом в планктоне водохранилищ Волги [4]. Подобный прогрев воды обычен для водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций, его негативное воздействие на гидробионтов хорошо изучено [59]. В июле – августе 2010 г. термический режим водохранилищ для кладоцер *Daphnia galeata* и *Limnosida frontosa* (Sars) был критическим, тем не менее, их численность осталась высокой [26]. Для северной *L. frontosa* предельная температура, при которой вид обнаруживают в водоемах, составляет 24°С [16]. *Daphnia longispina* (Müller, 1785, = *D. galeata*) обычно исчезает из планктона водоемов при температуре воды выше 25°С [4, 9, 59]. Однако количество мертвых особей на

[42] См. 1.
[43] См. 1.
[44] См. 1.
[45] См. 1.
[46] См. 1.

большинстве станций Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ составляло < 1% и лишь в речном участке Чебоксарского достигало 3–4% численности популяций [26]. Для сравнения, в зоне влияния подогретых вод ГРЭС доля мертвых дафний достигала 25% [26, 59]. Однако элиминация кладоцер в сбросных водах тепловых электростанций вызвана преимущественно высокой скоростью течения, турбулентностью и содержанием минеральной взвеси в воде, которые травмируют животных физически.

Характерным признаком перегрева вод водохранилищ летом 2010 г. стало экстремальное увеличение численности теплолюбивых видов планктонных ракообразных. Так, количество *Diaphanosoma* возросло в 4–20 раз, для них температура воды ~27°C находилась в пределах экологического оптимума. Для *D. brachyurum* указывают предельную температуру воды 29°C [16], для *D. orghidani* – вероятно, > 31°C [21]. Многократно (в 3–9 раз) увеличилась численность копепод *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, в том числе индикатора эвтрофирования *T. crassus* (Fischer). Циклопы этих двух родов южного происхождения, в природных водоемах *M. leuckarti* обитает при температуре до 31–37.7°C, *T. crassus* и *T. Oithonoides* – до 33–34°C [9, 42]. Среди массовых видов пелагиали Рыбинского и Чебоксарского водохранилищ *T. crassus* ранее не отмечали [20, 57, 58], в Горьковском он многочислен в зоне сброса подогретых вод Костромской ГРЭС [9].

Летом 2010 г. существенно изменилось соотношение обилия крупных таксономических групп зоопланктона. Так, соотношение биомассы циклопов и калянид (индекс B_{cyc}/B_{cal}) увеличилось повсеместно в 3–9 раз, доля кладоцер в планктоне Рыбинского и Горьковского водохранилищ – в 1.4–2 раза [26]. Увеличилась встречаемость коловраток рода *Brachionus* – термофилов и индикаторов эвтрофирования. Рост $B_{МЗ}$, индекса B_{cyc}/B_{cal} и доли в сообществе кладоцер происходят при эвтрофировании водоемов [19, 20, 56]. Таким образом, изменение структуры и обилия зоопланктона жарким летом 2010 г. указывают на усиление процесса эвтрофирования водохранилищ. Признаки эвтрофирования по зоопланктону были более четко выражены в северных водохранилищах – Горьковском и особенно Рыбинском.

Показателями физиологического состояния гидробионтов служит их способность потреблять пищу, расти и размножаться. Анализ живого планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги показал, что, несмотря на высокую *T* воды (> 27°C), большинство кладоцер активно питались, об этом свидетельствовали высокая наполненность кишечников и интенсивная флюоресценция хлорофилла в них [26]. Однако зарегистрировано снижение популяционной плодовитости кладоцер за счет увеличения периода между откладкой яиц в выводковую камеру. Доля взрослых самок без яиц составила 30–33% [26], что в 1.5–2 раза выше обычной (14–22%) [20]. Этот показатель возрастает при неблагоприятных условиях, например при голодании животных, за счет увеличения продолжительности созревания яиц в яичниках. Чем выше доля взрослых особей без яиц, тем ниже плодовитость популяции и ее численность в будущем. Прямое угнетение фильтраторов массовым развитием колониальных цианобактерий зарегистрировано только в Чебоксарском водохранилище при высокой концентрации хлорофилла (F = 11.5, R^2 = 20%), где в скоплениях фитопланктона (Хл > 40 мкг/л) количество *Daphnia galeata* было почти в 3 раза ниже по сравнению с участками с более низкой концентрацией водорослей [26]. В других водохранилищах количество цианобактерий было существенно меньше и не ограничивало развитие зоопланктона.

Сочетание прогрева придонных слоев воды с дефицитом кислорода служило основной причиной уменьшения встречаемости бентосных видов ракообразных и низкой численности велигеров дрейссены в планктоне водохранилищ [26]. Однако заметного угнетения развития пелагических сообществ ракообразных и коловраток не выявлено. Зоопланктон концентрировался в верхнем 5-метровом горизонте воды, где содержание растворенного кислорода было близко к норме. На примере Рыбинского водохранилища выявлен сдвиг сезонного максимума биомассы и продукции метазоопланктона на вторую половину лета и осень (ppt[47], слайд 39). Таким образом, в годы с аномально жарким летом в сообществах зоопланктона отмечено усиление до уровня экстремальных тех откликов, которые характерны в целом для глобального потепления.

Заключение

В первом десятилетии XXI века потепление климата стало реально наблюдаемым фактом нашей повседневной жизни. Для экосистем водоемов умеренной зоны потепление связано не только с ростом *T* воды, но также с увеличением речного стока, скорости водообмена и качественными сдвигами в вертикальной термической структуре водоемов, сроках их вскрытия/ледостава, летней и зимней стагнации, а также фенологии популяций гидробионтов. В основе вызванных потеплением изменений функционирования пелагической трофической сети озер лежат трансформация циклов биогенных элементов, рост РОВ и цветности воды, снижение прозрачности и содержания растворенного кислорода в гиполимнионе. В большинстве экосистем водоемов, исключая крупные глубокие озера альпийского типа, потепление приводит к результатам, сходным с влиянием эвтрофирования и/или усиливает сукцессию в этом направлении. В сезонном цикле развития планктона существенно изменяются трофические взаимоотношения между зоо- и фитопланктоном весной и в начале лета, сроки и продолжительность фазы «чистой» воды. Возрастает биомасса и продукция зоопланктона за счет развития видов весеннего комплекса или теплолюбивых летних, особенно циклопоидных копепод, увеличивается уровень хищничества внутри сообщества. Резко возрастает интенсивность расселения на север южных видов, в том числе чужеродных, в ряде случаев это приводит к «инвазионной катастрофе». Аномально теплые годы служат моделью экстремальных откликов сообществ и экосистем на глобальное потепление.

Водохранилища – молодые искусственные экосистемы, они отличаются особенными откликами на многие воздействия извне, в том числе на изменение климата. Отклики сообществ водохранилищ Волги формируются под влиянием региональных особенностей потепления, связанных со сдвигом волны тепла на лето и осень, тогда как в Западной Европе она приходится на весну. Поэтому для наших водохранилищ не отмечено заметного смещения весенних сроков вскрытия ото льда, прогрева вод и формирования *CWT*. Радикально отличается механизм образования *CWT*: весенний пик фитопланктона купируют инфузории, а не дафнии. Особенностью отклика метазоопланктона на потепление служит рост биомассы и продукции также за счет интенсивного развития сообщества летом и осенью, в

[47] См. 1.

годы с аномально жарким летом летне-осенний пик биомассы существенно превышает весенне-летний. Водохранилища Волги, как и другие водохранилища мира, служат миграционным коридором для продвижения на север южных видов, в том числе солоноватоводных понто-каспийских форм. Численность вселенцев в новых биотопах часто выше, чем в нативных.

Материалы, изложенные в данной главе, получены при финансовой поддержке Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

Список литературы

1. Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Булгаков Н.Г., Ершов Ю.В., Конюхов И.В., Копылов А.И., Корнева Л.Г., Лазарева В.И., Левич А.П., Литвинов А.С., Масленникова Т.С., Митропольская И.В., Осипов В.А., Отюкова Н.Г., Поддубный С.А., Пырина И.Л., Рисник Д.В., Соколова Е.А., Степанова И.Э., Цельмович О.Л. Данные совместных измерений биологических и физико-химических характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища. М.: МАКС Пресс, 2011. 66 с.

2. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 436 с.

3. Бычек Е.А. Новые виды Polyphemoidea для волжских водохранилищ // Российский журнал биологических инвазий 2008. №1. С. 2–6. [Электронный ресурс]. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/ 2008_1.html.

4. Вербицкий В.Б., Вербицкая Т.И. Теплоустойчивость *Daphnia longispina* (Müller, 1785) (Crustacea, Cladocera) и ее зависимость от температуры среды обитания // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 62–67.

5. Дгебуадзе Ю.Ю. Экосистемы водохранилищ как модельный объект для экологических исследований, для оценок риска природных и антропогенных вызовов // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. докл. Всерос. конф. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 2012 г. Ижевск: Издатель Пермяков, 2012. С. 6–7.

6. Дгебуадзе Ю.Ю., Фенева И.Ю., Будаев С.В. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 67–73.

7. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 г. [Электронный ресурс] // М.: Росгидромет, 2012. URL: http://www.meteorf.ru/file.pdf (дата обращения 4 апреля 2012 г.).

8. Изменение климата, 2007 г.: Обобщающий доклад. Вклад рабочих групп I, II и III в Четвертый доклад об оценке Межправительственной группы экспертов по измененеию климата. МГЭИК: Женева, Швейцария. 2007. 104 с.

9. Елагина Т.С. Влияние сброса подогретых вод Костромской ГРЭС на зоопланктон Горьковского водохранилища // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Матер. второго симп. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1974. С. 49–50.

10. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во Современного гуманитарного ун-та, 2008. 377 с.

11. Копылов А.И., Лазарева В.И., Пырина И.Л.. Мыльникова З.М., Масленникова Т.С. Микробная «петля» в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи современной биологии. 2010. № 6. С. 544–556.

12. Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Масленникова Т.С., Стройнов Я.В. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // ДАН 2012. Т. 442. № 1. С. 133–135.

13. Корнева Л.Г. Фитопланктон Волги: разнообразие, структура сообществ, стратегия развития // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005. С. 119–141.

14. Корнева Л.Г., Минеева Н.М., Копылов А.И. «Цветение» воды цианобактериями (синезелеными водорослями) – реальная угроза ухудшения качества воды в водохранилищах Волги // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. докл. Всерос. конф. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 22–26 окт. 2012 г. Ижевск: Издатель Пермяков, 2012. С. 135–138.

15. Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Русских Я.В., Чернова Е.Н. Состояние фитопланктона и содержание цианотоксинов в Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в период аномально жаркого лета 2010 г. // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. докл. Всерос. конф. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 22–26 окт. 2012 г. Ижевск: Издатель Пермяков, 2012. С. 138–141.

16. Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Ctenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 410 с.

17. Лазарева В.И. Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 гг. и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 182–224.

18. Лазарева В.И. Распространение и особенности натурализации новых и редких видов зоопланктона в водоемах бассейна Верхней Волги в начале XXI века. // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 81−88.

19. Лазарева В.И. Особенности многолетней (1956–2005 гг.) динамики зоопланктона Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. 2010. № 5. С. 590–604.

20. Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 181 с.

21. Лазарева В.И. Распространение видов рода Diaphanosoma (Crustacea, Cladocera) в водохранилищах Волги и Шексны: влияние факторов среды // Биология внутр. вод, 2012. № 3. С. 1–10.

22. Лазарева В.И., Жданова С.М., Болотов С.Э. Особенности расселения и экологическая роль видов-вселенцев в сообществе зоопланктона водохранилищ Волги и Шексны // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. Всерос. конф., Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 22–26 окт. 2012. Ижевск: Изд-во ИП Пермяков, 2012. С. 154–157.

23. Лазарева В.И., Копылов А.И. Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 3. С. 300–310.

24. Лазарева В.И., Копылов А.И., Пырина И.Л., Соколова Е.А., Мыльникова З.М., Масленникова Т.С. Структура и функционирование планктонных сообществ водохранилищ Волги // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. Всерос. конф. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 22–26 окт. 2012 г. Ижевск: Издатель Пермяков, 2012. С. 157–160.

25. Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутренних вод. 2001. № 4. С. 62–73.

26. Лазарева В.И., Минеева Н.М. Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 399–412.

27. Лазарева В.И., Минеева Н.М., Лаптева Н.А., Соколова Е.А., Буторин А.Н. Особенности продуцирования и деструкции органического вещества в болотных озерах, испытывающих воздействие кислотных атмосферных осадков // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С. 51–93.

28. Лазарева В.И., Смирнова С.М. Ракообразные и коловратки // Состояние экосистемы оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 175–210.

29. Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. Доминантные комплексы ракообразных и коловраток высокоэвтрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Биология внутр. вод. 2007. № 1. С. 61–72.

30. Лазарева В.И., Соколова Е.А. Продуктивность зоопланктона Рыбинского водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Тез. докл. Междунар. конф. «Актуальные проблемы планктологии» г. Светлогорск Калининградской обл.: АтлантНИРО, 9–14 сент. 2012 г. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2012. С. 20–21.

31. Лазарева В.И., Соколова Е.А. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи современной биологии. 2013. № 6. С. 564–574.

32. Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологические условия в Рыбинском водохранилище в период потепления климата // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. Т. 1. С. 101.

33. Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В., Кучай Л.А., Соколова Е.Н. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. докл. Всерос. конф. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 22–26 окт. 2012 г. Ижевск: Издатель Пермяков, 2012. С. 167–169.

34. Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. Многолетняя и сезонная изменчивость водного баланса и водообмена водохранилищ Верхней Волги // Вод. ресурсы. 2000. Т. 27. № 4. С. 424–434.

35. Максимов А.А. Многолетняя изменчивость климатических факторов и динамика сообществ донных животных // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. СПб.: Наука, 2012. С. 126–137.

36. Малинина Ю.А. Современное состояние зоопланктона Волгоградского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. докл. Международ. конф. Тольятти, 2003. С. 165.

37. Малинина Ю.А., Ривьер И.К. О переносе Cornigerius bicornis (Zernov, 1901) в род Podonevadne Gibitz, 1922 // X Съезд Гидробиологического общества РАН. Тез. докл. (г. Владивосток, 28 сент. – 2 окт. 2009 г.). Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 252.

38. Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 158 с.

39. Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.

40. Митропольская И.В. Структура и динамика фитопланктона Рыбинского водохранилища // Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Москва: МГУ, 2010. 27 с.

41. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 1998. 320 с.

42. Монченко В.И. Челюстноротые циклопообразные. Циклопы. Киев: Наукова думка, 1974. 450 с.

43. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–81.

44. Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». Вып. 2. 1956. С. 108–124.

45. Мухортова О.В., Сабитова Р.З. Новые сведения о биологических инвазиях в Саратовском водохранилище // Тез. докл. Междунар. конф. «Актуальные проблемы планктологии» г. Светлогорск Калининградской обл.: АтлантНИРО, 9–14 сент. 2012 г. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2012. С. 64–65.

46. Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.

47. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2008. 89 с.

48. Пырина И.Л. Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. № 1. С. 36–44.

49. Пряничникова Е.Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Борок, 2012. 22 с.

50. Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.

51. Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 205–232.

52. Ривьер И.К. Состав, распределение и динамика зоопланктона как кормового ресурса рыб // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 242–294.

53. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.

54. Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек понто-каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89. [Электронный ресурс]. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2010_4.html

55. Смирнов Н.П., Воробьев В.Н., Качанов С.Ю. Северо-Атлантическое колебание и климат. СПб.: Изд-во Рос. гос. гидрометеорологического ун-та, 1998. 122 с.

56. Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна, 2000. 193 с.

57. Шурганова Г.В., Ахметов Л.И. Изменение некоторых характеристик видовой структуры зоопланктоценозов речного участка Чебоксарского водохранилища в ходе экзогенной сукцессии // Вестник Нижегородского ун-та. 2001. № 1(2). С. 103–108.

58. Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2003. № 3. С. 297–304.

59. Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.

60. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. басс. РАН, 1999. 263 с.

61. Adrian R.,Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // Global Change Biology. 2006. V. 12. P. 652–1661.

62. Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. Lakes as sentinels of climate change // Limnol. Oceanogr. 2009. V. 54. № 6 (part 2). P. 2283–2297.

63. Berger S.A., Diehl S., Stibor H., Trommer G., Ruhenstroth M. Water temperature and stratifiction depth independently shift cardinal events during plankton spring succession // Global Change Biology. 2010. V.16. P. 1954–1965.

64. Briand J-F., Jacquet S., Bernard C., Humbert J-F. Health hazards for terrestrial vertebrates from toxic cyanobacteria in surface water ecosystems // Vet. Res. 2003. V. 34. P. 361–377.

65. Catford J.A., Vesk P.A., Richardson D.M., Pysek P. Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invasible ecosystems // Global Change Biology. 2012. V.18. P. 14–62.

66. Chorus I., Bartram J. Toxic Cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and managtment, E & FN Spon, London & New York, 1999, 400 p.

67. Danis P.-A., Grafenstein U., Masson-Delmotte V., Planton S., Gerdeaux D., Moisselin J.-M. Vulnerability of two European lakes in response to future climate changes // J. Geophys. Res. 2004. V. 31. L21507, doi:10.1029/2004GL020833

68. IPCC 2007: Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 976 p.

69. Gerdeaux D. The recent restoration of the whitefish fisheris in Lake Geneva: the roles of stocking, reoligotrophication and climate change // Ann. Zool. Fennici. 2004. V. 41. P. 181–189.

70. Gerdeaux D. Global change impacts on lake geneva and Lake Annecy: consequences on ecosystem, fish and fisheris // Modern problems of aquatic ecology. Book of abstracts 4th Int. Sci. Conf. commemorate Prof. G.G. Winberg 11–15 Oct. 2010. P. 232.

71. Gerdeaux D. Changes in freshwater ecosystems due to climate change – which adaptation? [Электронный ресурс] // ACCAE, 2010 URL: http://www.clermont.inra.fr/urep/accae.

72. Gerten D., Adrian R. Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic Oscillation // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. № 5. P. 1058–1066.

73. Lampert W. Feeding and nutrition in Daphnia // Daphnia. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 1987. V. 45. P. 143–192.

74. Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B.E. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase // Limnol. Oceanogr. 1986. V. 31. P. 478–490.

75. Monthly Teleconnection Index: North Atlantic Oscillation (NAO) [Электронный ресурс] // National Weather Service, Climate Prediction Center, USA. URL: http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/nao.shtml (дата обращения апрель 2012 г.).

76. Occhipinti-Ambrogi A. Global change and marine communities: Alien species and climate change // Marine Pollution Bulletin. 2007. V. 55. P. 342–352.

77. Paerll H.W., Huisman J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // Environmental Microbiology Reports. 2009. V. 1. P. 27–37.

78. Panov V.E., Dgebuadze Yu.Yu., Shiganova T.A., Filippov A.A., Minchin D. A risk assessment of biological invasions in the inland waterways of Europe: The Northern invasion corridor case study // Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and thereas (F. Gherari ed.). Springer, 2007. P. 639–656.

79. Paul V.J. Global warming and cyanobacterial harmful algal blooms // Cyanobacterial harmful algal blooms: state of the science and research needs. Ed Hudnell H.K. Advances in Experimental Medicine and Biology. Springer. 2008. V. 619. P. 239–257.

80. Popov A.I. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // Российский журнал биологических инвазий 2011. № 1. С. 86–90. [Электронный ресурс]. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/ 2011_1.html

81. Schindler D.E., Rogers D.E., Scheuerell M.D., Abrey C.A. Effects of changing climate on zooplankton and juvenile sockeye salmon growth in southwestern Alaska // Ecology. 2005. V. 86. P. 198–209.

82. Schindler D.W. Recent advances in the understanding and management of eutrophication // Limnol. Oceanogr. 2006. V. 51. № 1 (part 2). P. 356–363.

83. Schindler D.W. Lakes as sentinels and integrators for the effects of climate change on watersheds, airsheds, and landscapes // Limnol. Oceanogr. 2009. V. 54. № 6 (part 2). P. 2349–2358.

84. Sigee D.C. Freshwater microbiology: biodiversity and dynamics interactions of microorganisms in the freshwater environment. John Wiley & Sons Ltd. England. 2005. 524 p.

85. Sorokin J.I. Biological productivity of the Rybinsk Reservoir // Productivity problems of freshwaters. Warszawa: Krakow, 1972. P. 493–504.

86. Šporka F., Livingstone D.M., Stuchlik E., Turek J. Galas J. Water temperatures and ice cover in the lakes of the Tatra Mountains // Biologia. 2006. V. 61. P. 77–90.

87. Straile D. North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes // Proc. R. Soc. Lond. B. 2002. V. 269. P. 391–395.

88. Straile D., Adrian R. The North Atlantic Oscillation and plankton dynamics in two European lakes – two variations on a general theme // Global Change Biology. 2000. V.6. P. 663–670.

89. Straile D., Stenseth N.S. The North Atlantic Oscillation and ecology: links between historical time-series, and lessons regarding future climate warming // Clim. Res. 2007. V. 34. P. 259–262.

90. Wagner C., Adrian R. Exploring lake ecosystems: hierarchy responses to long-term change? // Global Change Biology. 2009. V. 15. P. 1104–1115.

91. Weisse T., Mueller H., Pintocoelho R.M., Schweizer A., Springmann D., Baldringer G. Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake // Limnol. Oceanogr. 1990. V. 35. P. 781–794.

92. Wilhelm S., Adrian R. Impact of summer warming on the thermal characteristics of a polymictic lake and consequences for oxygen, nutrients and phytoplankton // Freshwater Biol. 2008. V. 53. P. 226–237.

93. Winder M., Schindler D.E. Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem // Ecology. 2004. V. 85. № 8. P. 2100–2106.

94. Winder M., Schindler D.E. Climatic effects on the phenology of lake processes // Global Change Biology. 2004. V. 10. P. 1844–1856.

Глава X

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

10.1. Первичная продукция и биологическая продуктивность: термины и понятия

Продукционная гидробиология, которая в настоящее время сформировалась как самостоятельная дисциплина общетеоретического и прикладного значения, является составной частью и основой общей гидробиологии, или экологии гидросферы – науки о водных надорганизменных системах. Рассмотрим основные термины и понятия продукционной гидробиологии.

Биологической продуктивностью называется способность организмов производить органическое вещество в процессе своей жизнедеятельности. Разработка теории биологической продуктивности составляет одну из основных задач гидробиологической науки. Познание закономерностей структуры и функционирования биологических сообществ водоема служит теоретической основой для оценки состояния водных экосистем, прогноза их изменений, рационального использования водных ресурсов, осуществления экологического мониторинга. Основу биологической продуктивности водных экосистем составляет *первичная продукция*, или продукция автотрофных организмов. Водоросли и высшие водные растения в процессе фотосинтеза создают органическое вещество, которое в виде растительной биомассы потребляется в пищу организмами более высоких трофических уровней (зоопланктоном, растительноядными рыбами). Кроме фотосинтеза органическое вещество в водной экосистеме создается также за счет бактериального хемосинтеза, в ходе которого микроорганизмы используют простые химические соединения (метан, водород, сероводород, аммиак, закисные соединения железа и др.). Однако вклад бактерий в общий фонд автохтонного органического вещества редко превышает несколько процентов, а основная роль хемосинтетиков заключается в трансформации энергии, аккумулируемой фотосинтетиками, и мобилизации той ее части, которая не вовлекается в круговорот другими организмами.

Первичная продукция (*primary production*) – это скорость, с которой в ходе фотосинтеза растения преобразуют лучистую энергию Солнца в *автохтонное* органическое вещество (ОВ). Создание автохтонного ОВ является основной функцией *автотрофов* – растительных организмов, населяющих водоем, к которым относятся водоросли планктона, перифитона и бентоса, а также высшие водные растения. Вместе с поступающим в водоем извне *аллохтонным* органическим веществом, автохтонное ОВ составляет материальную и энергетическую основу для всех последующих этапов продукционного процесса в водной экосистеме. Автотрофы получают все необходимые для их роста и обновления вещества за счет фотосинтеза, при этом сами они и продукты их жизнедеятельности служат пищей для организмов высших трофических уровней. Большая часть автохтонного органического вещества в крупных пресноводных водоемах создается за счет фотосинтеза фитопланктона – водорослей, обитающих в толще воды.

Общее количество автохтонного органического вещества, образованного организмами-продуцентами за определенный отрезок времени (час, сутки, год) называется *валовой первичной продукцией* (ВП) или истинным фотосинтезом. Количество органического вещества, израсходованного за определенный отрезок времени на обменные процессы всеми организмами планктона (бактериями, простейшими, грибами, водорослями, зоопланктоном), называется *деструкцией* или дыханием (Д). Разница между валовым фотосинтезом и дыханием (деструкцией) всего планктона составляет *чистую продукцию* (ЧП), а разница между валовым фотосинтезом и собственным дыханием фитопланктона – *эффективную продукцию* (ЭП).

Поглощаемая при фотосинтезе световая энергия называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР). Она близка к видимой части солнечного спектра с диапазоном длин волн 380–700 нм и составляет около половины суммарного энергетического потока. В соответствии с первым законом термодинамики при фотосинтезе солнечная энергия превращается в более концентрированную энергию химических связей.

Фотосинтетические процессы в водоеме происходят только в том слое воды, в который проникает достаточное количество световой энергии. Этот слой называется трофогенным или *эвфотной зоной*. За нижнюю границу эвфотной зоны принимают глубину проникновения 1% солнечной энергии, поступающей на поверхность водоема, что соответствует освещенности под густым пологом леса. Глубина эвфотной зоны обычно в 2–3 раза превышает величину условной прозрачности, которую измеряют с помощью стандартного белого диска – диска Секки.

10.2. Механизм фотосинтеза и фотосинтетические пигменты

Фотосинтез является единственным источником свободного кислорода и основным поставщиком органических соединений на планете Земля. Образованный при фотосинтезе кислород оказывает влияние на физико-химические свойства природных вод и условия жизни гидробионтов. В результате использования двуокиси углерода и выделения молекулярного кислорода фотосинтез способствует сохранению равновесия между анаболизмом и катаболизмом – разнонаправленными метаболическими процессами в живых системах. В обобщенном виде фотосинтез описывается простым уравнением (10.1), но в действительности это сложный цикл биохимических и фотохимических реакций.

$$6CO_2 + 6H_2O + 6\,nh\nu \xrightarrow[\text{ферменты}]{\text{Хлорофилл,}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \qquad (10.1)$$

Фотосинтез начинается с поглощения квантов света пигментами тилакоидных мембран. За счет поглощенной световой энергии (световая фаза фотосинтеза) происходит фотохимическое разложение, или фотолиз воды с выделением молекулярного кислорода. Далее в ходе окислительно-восстановительных реакций, в которых участвуют хлорофилл, цитохромы и другие переносчики электронов, водород воды переносится на НАДФ, в результате чего образуется АТФ. В ходе последующих темновых реакций водород и АТФ используются для восстановле-

ния CO_2 до углевода. Водоросли относятся к С3-растениями, осуществляющими фотосинтез по циклу Кальвина.

Большинство водорослей относится к эукариотам – организмам, генетический аппарат которых находится в ядре и защищен ядерной оболочкой. Фотосинтетические реакции в клетках эукариот протекают в высокоспециализированных органеллах, называемых пластидами или хлоропластами. Пластиды состоят из мелких мембранных образований (гран), имеющих слоистую (ламеллярную) структуру. В ламеллах и вокруг них локализованы фотосинтетические пигменты, которые собраны в два функциональных ансамбля, называемых фотосистемами (ФС). Каждая фотосистема сопряжена с определенной цепью переноса электронов. Мембраны состоят из молекул хлорофилла, каротиноидов, а также белков, липидов, цитохромов и металлов. У синезеленых водорослей, которые не обладают оформленным клеточным ядром и относятся к прокариотам, фотосинтезирующие структуры организованы проще, в виде фикобилисом – сферических частиц хроматофоров, содержащих пигменты, фосфолипиды и весь набор ферментов, необходимых для фотосинтеза.

Ведущая роль в процессах фотосинтеза принадлежит фотосинтетическим пигментам. Существует три класса пигментов. К *зеленым пигментам* относятся основной растительный пигмент *хлорофилл a*, а также вспомогательные (или дополнительные) пигменты *хлорофилл b* и *хлорофилл c*. Хлорофилл *a* содержится у всех растений. Наличие дополнительных пигментов зависит от систематической принадлежности растительных организмов. Примерно треть общего количества хлорофиллов у высших растений и зеленых водорослей (отдел *Chlorophyta*) составляет хлорофилл *b*. Хлорофилл *c* содержится только у диатомовых (*Bacillariophyta*), золотистых (*Chrysophyta*), динофитовых (*Dinophyta*), криптофитовых (*Cryptophyta*) и бурых (*Phaeophyta*) водорослей. В клетках фототрофных бактерий, которые осуществляют фотосинтез, но не выделяют кислород, обнаружены бактериохлорофиллы.

Свойства хлорофилла были изучены русскими учеными М.В. Ненцким, К.А. Тимирязевым и М.С. Цветом. Структура пигмента установлена немецкими исследователями Р. Вильштеттером и Г. Фишером. Хлорофилл представляет собой сложный эфир двухосновной кислоты, метилового спирта и высокомолекулярного непредельного спирта фитола. Молекула пигмента состоит из порфиринового ядра с атомом магния в центре, связанного с четырьмя пиррольными кольцами, и одного циклопентанового кольца. Пиррольные кольца расположены в виде макроциклической структуры, в которой четыре центральных атома азота связаны с ионом магния. Липидные свойства хлорофилла – растворимость в жировых растворителях обусловлены наличием фитола. Расщепление сложноэфирной связи между карбоксильной группой и фитольным остатком происходит под действием фермента хлорофиллазы. При удалении фитольной цепи образуется хлорофиллид *a* – промежуточное соединение биосинтеза хлорофилла. Порфириновое ядро отвечает за адсорбционные свойства хлорофиллов, фитольная цепь хлорофиллов *a* и *b* обеспечивает включение этих пигментов в тилакоидную мембрану. Хлорофилл *c* не содержит фитольной группы, поэтому его молекулы обладают меньшими размерами и более гидрофильны по сравнению с хлорофиллами *a* или *b*.

Желтые пигменты – каротиноиды. В природных системах идентифицировано около 500 желтых пигментов. Эти пигменты образуются *de novo* только у расте-

ний и фотосинтезирующих бактерий. Животные приобретают каротиноидную пигментацию при потреблении пищи, изменяя структуру пигментов за счет окисления пищеварительными ферментами. Каротиноиды подразделяются на каротины, которые относятся к углеводородам, и продукты их окисления ксантофиллы. Состав каротиноидов специфичен. В таблице 10.1 приведены основные желтые пигменты водорослей различных отделов.

Таблица 10.1

Основные желтые пигменты водорослей различных отделов

Отдел	Пигменты
Синезеленые	ε-каротин, эхинеон, миксоксантофилл, кетокаротиноиды, осциллаксантин
Диатомовые	ε-каротин, диадиноксантин, диатоксантин, фукоксантин
Зеленые	α-, β-, γ-каротины, лютеин, виолаксантин, неоксантин, криптоксантин, зеаксантин
Золотистые	каротин, диадиноксантин, диатоксантин, фукоксантин
Эвгленовые	каротин, лютеин, виолаксантин, неоксантин
Динофитовые, криптофитовые	каротин, диадиноксантин, перидинин, фукоксантин

Синие пигменты фикоцианины, красные фикоэритрины и пурпурные аллофикоцианины, называемые *фикобилинами***,** относятся к билипротеинам и состоят из белка и простетической группы. Эти пигменты найдены у синезеленых (*Cyanophyta* или *Cyanoprocaryota*), красных (*Rhodophyta*) и криптофитовых водорослей. Простетические группы фикобилинов связаны с белком, что обусловливает хорошую растворимость этих пигментов в воде. Различные спектральные типы билипротеинов имеют таксономическую принадлежность, поэтому к их названию добавляют латинскую букву *C, R* или *B* от названия соответствующего отдела водорослей *Cyanophyta, Rhodophyta* или *Bangiophyta* (подкласс красных водорослей).

Хлорофилл *a* поглощает синий и красный свет в узком диапазоне длин волн. Вспомогательные пигменты играют роль дополнительных светосборщиков. Они передают поглощенную световую энергию хлорофиллу *a*, способствуя более полному использованию всего видимого спектра. Каротиноиды в основном поглощают свет в синей области, фикобилины – в зеленой и желтой областях спектра. Эффективность передачи поглощенной энергии для хлорофилла *b*, фукоксантина, перидинина может достигать 100%. Для многих каротиноидов она не превышает 50%, но эти пигменты, кроме светособирающей, выполняют также светозащитную и стабилизирующую функции, предохраняя хлорофилл от фотоокисления. Содержание желтых пигментов у большинства водорослей возрастает при ярком свете, создавая «защитный экран», или эффективный химический «гаситель» в фотоокислительных реакциях.

10.3. Методы определения первичной продукции

Определение интенсивности фотосинтеза и дыхания составляет основу эколого-физиологических исследований планктона и является обязательным элементом

экологического мониторинга. Натурные наблюдения проводят в течение всего года или вегетационного сезона. Пробы воды отбирают с помощью батометра или ведра из освещенного (фотического) слоя воды. Сетка станций и частота отбора проб определяется задачами исследования.

Изучение подводного фотосинтеза началось с применения метода «светлых» и «темных» склянок для измерения интенсивности выделения и поглощения кислорода организмами планктона. Метод независимо друг от друга в конце XIX – начале XX в. использовали исследователи разных стран: немецкие ученые К. Кнауте и А. Пюттер, норвежский ботаник Х. Гран, венгерский гидрохимик Р. Мауха и др. В нашей стране первые систематические определения фотосинтеза были выполнены в 1932 г. на подмосковных озерах в Косино одним из основателей продукционной гидробиологии Г.Г. Винбергом. Впервые в мире им была рассчитана годовая первичная продукция для всего озера. В 1935 г. аналогичные исследования были проведены Г. Райли на оз. Линсли в Коннектикуте (США).

Следующей большой вехой гидробиологических продукционных исследований стал радиоуглеродный метод, предложенный норвежским гидробиологом Е. Стиман-Нильсеном и опробованный им в 1950 г. в океанической экспедиции на экспедиционном судне «Галатея». В 1953–1954 гг. С.И. Кузнецов и Ю.И. Сорокин, а в 1955 г. В. Роде впервые использовали изотопный метод на пресных водоемах. Радиоуглеродный метод нашел широкое применение в исследованиях первичной продукции морей, океанов и олиготрофных озер.

Скляночный метод основан на определении маркеров фотосинтеза в склянках после экспозиции. Склянки объемом 100–200 мл с притертыми пробками заполняют природной водой и экспонируют или в водоеме на специальных буйках, или в проточном инкубаторе на палубе судна. «Светлые» склянки обычно располагают на нескольких глубинах в пределах эвфотной зоны, по 2–3 склянки на каждой глубине. «Темные» склянки (также 2–3) помещают в мешочки из светонепроницаемого материала. Основным недостатком скляночного метода является изолирование организмов в замкнутом объеме, что исключает обмен с окружающей средой. Однако в настоящее время метод склянок остается наиболее распространенным в продукционных исследованиях.

В водоемах мезотрофного и эвтрофного типа интенсивность фотосинтеза и деструкцию органического вещества чаще всего определяют с помощью кислородной модификации скляночного метода. Суть метода состоит в измерении прироста концентрации растворенного кислорода за счет фотосинтеза водорослей на свету и убыли кислорода за счет дыхания планктона в темноте. Содержание кислорода определяют методом Винклера, точность которого при соблюдении всех необходимых условий, включая 2–3-кратную повторность определений, составляет ±0.05 мг O_2/л.

Процедура опытов несложная. После заполнения склянок водой сразу же определяют концентрацию кислорода в контрольных склянках (К), а после экспозиции – в «светлых» (С) и «темных» (Т) склянках. По разнице содержания кислорода в «светлых», «темных» и контрольных склянках рассчитывают валовую и чистую продукцию, а также деструкцию, используя простые уравнения (10.2–10.4):

$$ВП = С – Т \quad (10.2)$$

$$ЧП = С – К \quad (10.3)$$

$$Д = К – Т \quad (10.4)$$

При определении первичной продукции кислородным методом чаще всего используют суточную экспозицию проб. Такая продолжительность опытов позволяет сопоставлять данные, полученные в разное время и для разных водоемов, и отражает экологические особенности продукционно-деструкционных процессов.

Радиоуглеродная модификация скляночного метода основана на регистрации излучения радиоактивного изотопа углерода С-14, ассимилированного водорослями при фотосинтезе. В склянку с пробой воды вносят раствор меченого карбоната или гидрокарбоната натрия. После экспозиции на свету, которая длится от нескольких часов до суток, пробу фиксируют формалином и фильтруют через мембранный фильтр с диаметром пор 1–1.5 мкм. Затем радиоактивность осажденного на фильтре планктона определяют с помощью соответствующей аппаратуры, предварительно обработав фильтры слабым раствором HCl для удаления адсорбированных карбонатов. Скорость фотосинтеза за время экспозиции (*A, assimilation,* мг С/л) определяют по формуле (10.5):

$$A = r / r_1 \times C, \qquad (10.5)$$

где C – содержание общей углекислоты в воде (мг С/л), r – радиоактивность, накопленная фитопланктоном за экспозицию, r_1 – радиоактивность рабочего раствора, внесенного в пробу.

Радиоуглеродный метод обладает более высокой чувствительностью, чем кислородный, и позволяет улавливать очень низкий фотосинтез. Однако часть меченого углерода, называемая внеклеточный продукцией, может теряться с прижизненными выделениями водорослей. Поэтому радиоуглеродным методом определяют фотосинтез, составляющий примерно 75% валовой первичной продукции и приближающийся к чистой продукции.

Результатом использования метода склянок является скорость фотосинтеза в единице объема воды (Ф или *A*) и деструкции (Д или *R, respiration*), выраженные в единицах кислорода или углерода: мг O_2/(л × сут) или мг С/(л × сут). Для перехода от одних единиц к другим используют множитель 0.32 мг С/мг O_2, основанный на величине ассимиляционного коэффициента АК = 1.25. (Ассимиляционный коэффициент представляет собой отношение поглощенного при дыхании организмов кислорода к выделенной при этом двуокиси углерода).

Для определения фотосинтеза используют также методы, не требующие изолирования проб. *Балансовый метод* основан на учете временного хода содержания в воде какого-либо химического ингредиента, связанного с процессами метаболизма в водной экосистеме. Измеряемые компоненты – преимущественно газы – кислород или углекислота. Метод разработан С.В. Бруевичем на морских водоемах, а в 1956 г. модифицирован Г. Одумом для водотоков. Этим методом определяют первичную продукцию и деструкцию не в отдельном звене (планктон, бентос), а в экосистеме в целом. Для оценки первичной продукции используют уравнение (10.6):

$$dC/dt = A - R + k_2 \times (C_t - C_s) + c, \qquad (10.6)$$

где C – концентрация газа, t – время, A – валовый фотосинтез, R – дыхание, k_2 – коэффициент атмосферной реаэрации, C_t – концентрация газа в период наблюде-

ния, C_s – насыщающая концентрация газа, c – изменение содержания газа за счет приточности.

Флуоресцентный метод определения фотосинтеза базируется на существовании тесной зависимости между скоростью выделения кислорода или фиксации углекислоты и долей поглощенной световой энергии, необходимой для первичных фотохимических реакций. Использование энергии света в фотохимических реакциях фотосинтеза, сопряженных с выделением кислорода, связано с вариабельной флуоресценцией – увеличением интенсивности свечения хлорофилла при блокировании ЭТЦ фотосинтетического переноса электронов специфическим ингибитором (диуроном или симазином). Флуоресцентный метод обладает высокой чувствительностью и позволяет определять фотосинтез фитопланктона без экспонирования проб в замкнутом объеме экспериментальных сосудов. Для расчета скорости фотосинтеза dO_2/dt используют уравнение (10.7):

$$dO_2/dt = C_{хл} \times M \times F/F_{max}, \qquad (10.7)$$

где $C_{хл}$ – концентрация хлорофилла в пробе, F – стандартный уровень флуоресценции фитопланктона в пробе, F_{max} – уровень флуоресценции в присутствии ингибитора, M – поправка на изменение интенсивности света с глубиной.

Наряду с экспериментальными существуют расчетные методы определения фотосинтеза. Один из них основан на количестве хлорофилла и показателе его удельной фотосинтетической активности. Количественный анализ хлорофилла несложен. Его определение чаще всего выполняют спектрофотометрическим или флуоресцентным методами. Для больших морских и океанических акваторий используют дистанционное зондирование с помощью соответствующей аппаратуры, установленной на спутниках. Для калибровки спутниковых данных используют результаты непосредственного измерения хлорофилла в экспедиционных условиях.

Показатель удельной фотосинтетической активности водорослей называется ассимиляционным числом (АЧ) и введен в практику гидробиологических исследований в 1941 г. Маннингом и Джеди. Согласно классическому определению, ассимиляционное число представляет собой максимальное количество двуокиси углерода, восстановленного в единицу времени на единицу количества хлорофилла при оптимальных световых условиях. Исходя из этого, фотосинтез (Ф) можно рассчитать, используя уравнение (10.8):

$$Ф = C_{хл} \times САЧ, \qquad (10.8)$$

где $C_{хл}$ – концентрация хлорофилла, САЧ – суточное ассимиляционное число.

Несмотря на то, что ассимиляционная активность водорослей меняется в зависимости от факторов среды (температуры, обеспеченности биогенным питанием, состава и физиологического состояния альгоценозов), для приближенной оценки фотосинтеза можно использовать средние величины САЧ, полученные исследователями на большом фактическом материале. По данным В.В. Бульона, эта величина равна 40 мг С/(мг Хл × сут) или 125 мг O_2/(мг Хл × сут). Н.М. Минеева приводит среднее значения САЧ для мезотрофных вод 220 мг O_2/(мг Хл × сут), для эвтрофных вод 140 мг O_2/(мг Хл × сут).

10.4. Факторы среды, влияющие на фотосинтез

Развитие и жизнедеятельность микроводорослей полностью зависимы от внешней энергии. Своеобразие условий, в которых осуществляется фотосинтез водных автотрофов, связано с особенностями водной среды, к которым относятся более узкий, чем на суше, температурный диапазон (как суточный, так и сезонный); дефицит света, который наземные растения поглощают сами, а в водной среде поглощают и рассеивают ее оптически активные компоненты; определяющая роль потока питательных веществ. В отличие от наземных сообществ, альгоценозы состоят из мелких организмов с высокой оборачиваемостью биомассы, отбор которых в основном регулируется так называемыми потерями (выеданием, оседанием, выносом клеток). Биомасса фитопланктона значительно ниже биомассы животных-фитофагов, которые, наряду с физической средой, регулируют потоки питательных веществ. Фотосинтетическая продукция определяется количественным развитием организмов-продуцентов, их обеспеченностью ресурсами (минеральным питанием, поступлением световой энергии) и биотическими отношениями. Световые условия, наличие элементов минерального питания и интенсивность выедания водорослей животными чаще всего лимитируют первичную продукцию в водной среде. Главенствующую роль поступления солнечной энергии в формировании продуктивности пресноводных экосистем подтверждает тесная связь первичной продукции озер и водохранилищ с географической широтой.

Влияние того или иного фактора можно наглядно представить в виде кривой, напоминающей кривую развития популяций. По мере роста ресурса на кривой прослеживается восходящий участок, который соответствует низкой обеспеченности ресурсом или лимитированию процесса; за ним следует плато, соответствующее насыщению или оптимальным условиям; затем – нисходящий участок при ингибировании процесса избытком ресурса. Так, при низкой, лимитирующей освещенности интенсивность фотосинтеза прямо пропорциональна интенсивности света. С ростом освещенности фотосинтез стабилизируется на постоянном уровне, достигая насыщения, а потом резко снижается, что соответствует световому ингибированию. Световые зависимости фотосинтеза положены в основу моделей, разработанных для расчетов первичной продукции.

Температуру среды называют универсальным и «неустранимым» фактором. Ее воздействие проявляется в сезонном развитии и пространственном распределении гидробионтов, а также в изменении активности ферментов и скорости протекания различных биохимических процессов. Согласно общим закономерностям химической кинетики, скорость ферментативных процессов возрастает с ростом температуры. Фотохимические реакции не зависят от температуры, однако и световая, и темновая стадии фотосинтеза включают ферментативные температурозависимые процессы. Температурная зависимость фотосинтеза описывается одновершинной кривой, минимум которой для растений умеренной зоны расположен около 0°С, а оптимум обычно находится между 20 и 35°С. При более высоких температурах происходит ингибирование фотосинтеза, связанное с инактивацией ферментов. В водоемах умеренной зоны наиболее сильная температурная зависимость фотосинтеза фитопланктона наблюдается при температуре ниже 10°С, а температурный оптимум приближается к максимальным значениям температуры воды 25°С. Зависимость дыхания (ферментативного процесса) от температуры также имеет вид

одновершинной кривой. Температурные коэффициенты Q_{10} фотохимических реакций, составляющие 1.1–1.2, ниже, чем у темновых реакций фотосинтеза, для которых они равняются 2–3.

Температурные условия в водоемах неоднозначно влияют на первичную продукцию. При высокой температуре скорость роста водорослей возрастает, в результате чего увеличиваются их продукционные возможности. Однако в глубоких озерах летом формируется термическая стратификация с выраженным термоклином и скачком плотности воды, что препятствует опусканию водорослей в более глубокие слои. Это приводит к увеличению их количества в верхнем слое – эпилимнионе, в результате чего здесь истощается запас питательных веществ и снижается первичная продукция. Весной и осенью в периоды гомотермии при перемешивании вод водоросли довольно равномерно распределены во всей водной толще, что приводит к увеличению числа клеток, находящихся в условиях светового голодания. При этом в глубинных слоях водоема водорослям становятся доступны биогены, за счет чего первичная продукция здесь может оказаться выше, чем у поверхности. Из этого следует, что важным фактором, регулирующим первичную продукцию и развитие фитопланктона в толще воды, служит еще и перемешивание, обеспечивающее поступление биогенных и взвешенных веществ из донных отложений в толщу воды. Однако поступление в воду взвешенных частиц ухудшает световой режим. Для оценки обеспеченности клеток световой энергией рассматривают соотношение глубины фотического слоя $Z_Э$ и глубины перемешивания H_{mix}, которая влияет на характер вертикального распределения фитопланктона. Превышение H_{mix} над $Z_Э$ характерно, в частности, для полимиктических водоемов и водоемов с высокой степенью гашения облученности. Вся эвфотная зона при этом перемешивается, а перемешивание и небольшие глубины способствуют выносу клеток в освещенные слои и довольно равномерному распределению фитопланктона в столбе воды. В глубоких малопродуктивных озерах (олиготрофное шотландское оз. Лох-Несс) отношение $H_{mix}/Z_Э$ на порядок выше.

Ключевыми факторами развития водорослей в планктонном сообществе является содержание биогенных соединений, их соотношение и потоки. Поступление биогенов в водоем зависит от геохимических особенностей и освоенности водосборного бассейна. Распределение питательных веществ в водоеме определяется физическими факторами, а также биологическими процессами потребления и рециклинга. Основные биогенные элементы относятся к лабильным (неконсервативным) быстро оборачивающимся субстратам. Среди элементов минерального питания наибольшее значение для фитопланктона имеют азот и фосфор. При их высокой концентрации в эвтрофных озерах и водохранилищах формируются высокопродуктивные сообщества. В морях и океанах первичная продукция также достигает высоких показателей в обогащенных биогенами акваториях, к которым относятся прибрежные шельфовые зоны эстуариев и районы океанических апвеллингов (места подъема глубинных вод). Одним из источником биогенов, в ряде случаев – их избыточного количества, являются промышленные и бытовые стоки.

Азот входит в состав аминокислот и белков, в том числе – пигментных комплексов, поэтому от обеспеченности этим элементом зависит содержание хлорофилла в клетке. Круговорот азота включает разнонаправленные процессы – азотфиксацию, нитрификацию, аммонификацию, денитрификацию, которые в конечном итоге замыкаются на поступлении газообразного азота в водоем из атмосферы и выделении его обратно в атмосферу. В водной среде существуют три раство-

римые формы минерального азота (нитриты, нитраты, аммоний), превращение которых происходит за счет деятельности бактерий. Способностью к азотфиксации обладают азотфиксирующие бактерии и некоторые синезеленые водоросли.

Фосфор, единственным источником которого служит литосфера, относится к веществам с высоким коэффициентом биологического поглощения. Он присутствует в клеточном материале в составе фосфатных групп, входящих в структуру нуклеиновых кислот, фосфолипидов, макроэргических соединений (АТФ), участвующих в энергетических и анаболических процессах. Фосфор ассимилируется из среды в ходе фотосинтеза, хемосинтеза, разложения органических остатков. Способность запасать этот элемент в клетке обусловливает определенную независимость водорослей от его содержания в среде. Поступление фосфора в водоемы обусловлено геохимическими процессами на водосборе. Круговорот фосфора в природе носит однонаправленный характер: он не возвращается в исходную фазу (как азот – в газообразное состояние). У исследователей нет единого мнения в отношении форм фосфора, существующих в водоеме. Разными методами выделяют до восьми взаимосвязанных между собой фракций, которые в наиболее общем виде могут трактоваться как растворенный и взвешенный фосфор и формируют его общий фонд. Биологически доступный фосфор включает органический растворенный фосфор, коллоидальный фосфор и ортофосфаты. Основная масса общего фосфора в водоеме существует в виде взвешенной фракции. Растворенный неорганический фосфор, содержащийся в меньших количествах, характеризуется высокой (от нескольких минут) оборачиваемостью. Растворимые формы азота и фосфора не отражает потенциального роста водорослей, который регулируется запасенным ресурсом. Поэтому лучшими индикаторами общего пула доступных биогенов служит содержание их общих форм ($N_{общ}$ и $P_{общ}$).

10.5. Продукционно–деструкционные показатели и биотический баланс

Как отмечалось выше, в экспериментах или с помощью моделей получают скорость фотосинтеза и деструкции в единице объема воды (в литре или кубическом метре). Однако для оценки масштабов данных процессов в водоеме необходимы суммарные показатели, отражающие количество новообразованного и окисленного органического вещества во всей толще воды. Эти показатели называются соответственно *интегральной первичной продукцией* (ΣA) и *интегральной деструкцией* (ΣR). Их получают расчетным путем, выражая, как и концентрационные показатели, в единицах кислорода или углерода за сутки, вегетационный сезон или год, но под единицей поверхности (г $O_2/м^2$ или г $C/м^2$).

Общую биологическую продуктивность водоема отражает интегральная первичная продукция. В основу ее расчетов положены зависимости фотосинтеза от света – фактора, наиболее сильно влияющего на фотосинтетические процессы. Для адекватной оценки первичной продукции необходимо получить так называемый *максимальный фотосинтез* (A_{max}), соответствующий оптимальной освещенности или *области светового насыщения*. Это достигается экспонированием склянок на нескольких горизонтах в водоеме (*in situ*) или в специальном инкубаторе, что позволяет проследить изменение фотосинтеза с глубиной. На вертикальном профиле, как правило, достаточно четко выражен фотосинтетический макси-

мум. В зависимости от подводных световых условий он может располагаться или у поверхности, или на некоторой глубине, а на нижней границе эвфотной зоны фотосинтез снижается до нулевых значений. Интегральная первичная продукция численно равна площади геометрической фигуры, ограниченной вертикальным профилем фотосинтеза.

Поскольку вертикальный профиль фотосинтеза связан с ходом проникающей в воду солнечной радиации, для оценки интегральной первичной продукции используют количественные зависимости фотосинтеза от подводной облученности. Зная величину A_{max} и облученность на определенных глубинах эвфотной зоны, рассчитывают фотосинтез на этих глубинах и затем, используя численное интегрирование, получают первичную продукцию под квадратным метром. Ослабление лучистой энергии в водной среде происходит по экспоненциальному закону Бугера – Ламберта – Бера и в значительной степени зависит от оптических свойств воды. Формирование подводного светового поля определяется наличием минеральной взвеси, организмов планктона, окрашенных веществ. Поскольку измерение подводной освещенности достаточно трудоемко и требует специальной аппаратуры, то для характеристики общих оптических свойств воды используют простой показатель – прозрачность по стандартному белому диску (диску Секки), называемую условной или относительной прозрачностью. Установлено, что диск исчезает из вида на глубине, соответствующей проникновению ~5% падающей радиации.

Обобщение литературных данных позволило В.В. Бульону для расчета интегральной первичной продукции предложить простое уравнение (10.9), в которое входит максимальный фотосинтез и прозрачность воды на станции Z_C:

$$\sum A = A_{max} \times Z_C . \qquad (10.9)$$

Аэробная деструкция протекает в присутствии кислорода. Поэтому в мелководных водоемах при гомотермии и благоприятных кислородных условиях интегральную деструкцию рассчитывают на всю толщу воды от поверхности до дна. В глубоких стратифицированных озерах расчет выполняют для слоя воды, содержащего кислород. Чаще всего этот слой соответствует эпилимниону.

При расчетах интегральных показателей необходимо учитывать соответствующие объемы водной массы. Это, в частности, важно для адекватной оценки первичной продукции и деструкции в водохранилищах. Эти водоемы характеризуются сложной морфометрией и подвержены сезонным колебаниям уровня, в результате чего существенно меняются их морфометрические параметры – глубина, площадь, объем.

Важной характеристикой функционирования экосистемы служит соотношение интегральных величин первичной продукции и деструкции $\Sigma A/\Sigma R$, отражающее особенности метаболизма планктонных сообществ. В санитарной гидробиологии отношение $\Sigma A/\Sigma R$ рассматривают как показатель самоочищения воды, интенсивность которого растет с увеличение скорости деструкции. В продукционных исследованиях этот показатель называется *балансом органического вещества*, указывающим на гетеротрофную ($\Sigma A/\Sigma R < 1$, отрицательный баланс) или автотрофную ($\Sigma A/\Sigma R > 1$, положительный баланс) направленность функционирования экосистемы. Отрицательный баланс соответствует преобладанию аллохтонного ОВ над автохтонным, что наиболее типично для водохранилищ и глубоких низкопро-

дуктивных озер. Положительный баланс, а также сбалансированность продукционно–деструкционных процессов ($\Sigma A/\Sigma R \approx 1$) чаще наблюдаются в мезотрофных и эвтрофных озерах, где сток с водосбора не играет существенной роли в биопродуктивности водоема. Для характеристики баланса ОВ используют средние за год или вегетационный сезон величины интегральной первичной продукции и деструкции.

Отношение $\Sigma A/\Sigma R$ меняется и в ходе сезонной сукцессии. В продукционную фазу происходит накопление энергии ($\Sigma A > \Sigma R$), а в деструкционную фазу ($\Sigma A < \Sigma R$) энергия расходуется. Теоретически и из автотрофного, и из гетеротрофного состояния развитие экосистемы должно идти по пути достижения зрелой (климаксной) стадии. Для данной стадии характерна тенденция к равновесию между связанной энергией (продукцией) и энергией, затрачиваемой на поддержание биомассы (суммарным дыханием сообщества). Величина $\Sigma A/\Sigma R$ при этом должна приближаться к единице.

В общей экологии отношение $\Sigma A/\Sigma R$ называют функциональным показателем относительной зрелости экосистемы. На примере океанической пелагиали М.Е. Виноградов и Э.А. Шушкина предлагают характеризовать сукцессионное состояние экосистемы с помощью индекса зрелости θ, который равен десятичному логарифму отношения $\Sigma R/\Sigma A$ и в авторской символике имеет вид уравнения (10.10):

$$\theta = \lg D/P, \qquad (10.10)$$

где P – первичная продукция, D – деструкция.

Кратковременное *начальное* состояние экосистемы ($\theta = -0.7$) возникает в момент создания условий для развития сообщества (в умеренных широтах – перед началом весенней вегетации фитопланктона). Сравнительно кратковременное *молодое* состояние ($\theta = -0.7–0.2$, среднее –0.5) с максимальной валовой и чистой продукцией охватывает период вспышки фитопланктона. *Равновесное* состояние ($\theta = -0.2–0.2$, среднее ~0) характеризуется сменой продукционной фазы развития сообщества на деструкционную при снижении биомассы фитопланктона и нарастании биомассы зоопланктона. *Развитое* состояние ($\theta = 0.2–1$, среднее 0.6) сопровождается дальнейшим снижением биомассы фитопланктона, высокими показателях обилия зоо- и бактериопланктона. Близкое к климаксному *зрелое* состояние ($\theta = 1–2$) характеризуется максимальной длиной трофических цепей, высоким видовым разнообразием и небольшой биомассой низших трофических уровней. *Деградирующему* состоянию ($\theta > 2$) присуще дальнейшее снижение биомассы всех трофических уровней, обеднение видового состава и чрезвычайно низкий фотосинтез.

10.6. Потоки энергии и энергетическая эффективность фотосинтеза

Энергетический принцип изучения водных экосистем, разработанный Г.Г. Винбергом, В.С. Ивлевым и Р. Линдеманном, основан на том, что часть общего энергетического потока проходит через живые компоненты экосистемы.

Потоки вещества и энергии обусловлены наличием трофических связей или трофических уровней. Напомним вкратце, что первый трофический уровень формируют продуценты – высшие водные растения и водоросли; второй уровень занимают первичные консументы – растительноядные животные; далее следуют вторичные консументы (хищники), третичные консументы (вторичные хищники) и т.д. В терминах гипотезы трофического каскада первичные продуценты определяют состояние более высоких трофических уровней, осуществляя контроль снизу (bottom-up), а хищничество рыб создает каскад биотических воздействий, направленных вниз и отвечающих за состояние экосистемы в целом – контроль сверху (top-down).

По отношению к веществу и энергии организмы каждого трофического уровня выступают одновременно их потребителями и поставщиками в водоем. Потребители получают только ту часть энергии ассимилированной ими пищи (потока энергии), которая создается на конкретном трофическом уровне в виде продукции. В соответствии с законами термодинамики энергия не исчезает в цепи трофических превращений, а переходит из одной формы в другую. В отличие от вещества, которое включается в биотический круговорот, превращение энергии в экосистеме идет в одном направлении.

Основным источником энергии, или движущей силой водной экосистемы, является солнечная энергия, которую ассимилируют растительные организмы при фотосинтезе. Дополнительные источники, повышающие продуктивность, называются энергетическими субсидиями. Согласно Ю. Одуму, в зависимости от источников поступающей энергии водные экосистемы можно отнести к различным типам. Открытый океан характеризуется как природная, движимая Солнцем, несубсидируемая система. Эстуарии, а также реки и озера можно рассматривать как природные системы, движимые Солнцем и субсидируемые другими естественными источниками (например, поступлением веществ с водосбора). Рыбоводные пруды относятся к системам, получающим энергию от Солнца и субсидируемым человеком. В водохранилищах в качестве субсидий выступают и природные, и антропогенные факторы.

Для характеристики «коэффициента полезного действия» фотосинтетического процесса в исследованиях первичной продукции рассматривают эффективность утилизации солнечной энергии или коэффициент использования света $\%U$. Его выражают в процентах от поступающей на поверхности водоема солнечной энергии (интегральной по спектру (I_0) или ФАР) за определенный отрезок времени. Этот показатель, называемый энергетической эффективностью, не следует отождествлять с физиологической эффективностью, под которой понимается квантовый выход фотосинтеза.

При расчете $\%U$ и солнечную радиацию, и интегральную первичную продукцию выражают в одинаковых энергетических единицах – калориях или джоулях на единицу площади (кв. м) за одинаковый отрезок времени (сутки или год). При переводе фотосинтетической продукции в энергию исходят из того, что количество энергии, высвобождаемой на единицу кислорода при окислении различных органических веществ, колеблется в узких пределах. Таким образом, 1 мг O_2, образованного при фотосинтезе, принимают равным 3.51 кал или 4.19 Дж.

По оценкам Р. Уиттекера глобальная эффективность валовой первичной продукции по отношению к видимой части энергии солнечного спектра составляет около 0.6%. По многочисленным литературным данным, эффективность исполь-

зования солнечной энергии пресноводным и морским фитопланктоном колеблется в близких пределах от 0.01 до 5.0%, составляя в среднем 0.5% интегральной облученности. В этом отношении фитопланктон не уступает наземной растительности, способной также усваивать до 5% энергии света. Основными фактором, определяющими эффективность использования солнечной энергии, являются количество и размерный состав фитопланктона, а также световые условия. Мелкоклеточные водоросли характеризуются более высокими коэффициентами поглощения света.

10.7. Первичная продукция и рыбопродуктивность

Первичное продуцирование оказывает определяющее влияние на функционирование и развитие всех звеньев трофической цепи. В водной экосистеме, где множество взаимосвязанных элементов образует определенную целостность, величины первичной продукции, разных видов промежуточной и конечной продукции находятся в строго определенных и закономерных соотношениях. По данным А.Ф. Алимова, суммарная биомасса гидробионтов в водоеме (Б) возрастает пропорционально росту первичной продукции (ПП), согласно уравнению (10.11), в котором оба показателя выражены в КДж/м^2:

$$Б = 0.126 \times ПП. \qquad (10.11)$$

Большое практическое значение имеет соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью. Однако непосредственное определение рыбной продукции связано со значительными методическими трудностями, основная из которых – отсутствие надежных методов определения абсолютных запасов рыбы. Более точному учету поддается промысловый вылов, который, по ориентировочным оценкам, для морских и пресных водоемов составляет около 1/3 продукции рыб. Эта оценка не распространяется на рыбоводные пруды, из которых рыбная продукция изымается фактически полностью. В.В. Бульон и Г.Г. Винберг получили количественную связь между первичной продукцией (ПП) и выловом рыб (Y). Эта связь аппроксимируется уравнением (10.12), где оба показателя выражены ккал/(м^2 × год):

$$Y = 1.8 \times 10^{-3} \times ПП\ . \qquad (10.12)$$

Согласно оценкам, вылов рыб составляет 0.01–0.02% от первичной продукции фитопланктона для Мирового океана, 0.1–0.3% для озер, водохранилищ и внутренних морей, 0.5–2% для прудов, а продукция рыб примерно втрое превосходит эти величины.

10.8. Первичная продукция и классификация водоемов по уровню их трофии

К важнейшим прикладным аспектам гидробиологических исследований относится оценка состояния водных экосистем, в первую очередь – их трофического

статуса. Первоначально трофической статус (трофность, трофию) определяли как интенсивность снабжения водоема автохтонным (образующимся за счет фотосинтеза), либо аллохтонным (поступающим извне) органическим веществом. В конечном итоге приоритетное положение было отдано автохтонному веществу в виде первичной продукции, которую Г.Г. Винберг называет теоретически правильной единой количественной основой трофической системы. Благодаря исследованиям первичной продукции общая биологическая продуктивность водоемов, или трофность, получила количественное выражение.

По уровню трофии водоемы подразделяются на низкопродуктивные – олиготрофные и дистрофные, среднепродуктивные – мезотрофные и умеренно эвтрофные, высокопродуктивные – эвтрофные и высокоэвтрофные или гиперэвтрофные. Основу трофической классификации составляют содержание хлорофилла в планктоне, а также величины первичной продукции. Следует отметить, что классификация океанических вод по первичной продукции и концентрации хлорофилла существенно отличается от классификации континентальных водоемов (табл. 10.2). По этим показателям трофический статус океанических вод находится на более низком уровне.

Таблица 10.2

Показатели трофического статуса континентальных и океанических вод (средние величины): Хл – хлорофилл, мкг/л; Ф – фотосинтез, мкг С/(л·сут); ПП – интегральная первичная продукция, г С/м^2

Трофический тип	Континентальные воды				Океанические воды	
	Хл	Ф	ПП		Хл	Ф
			за сутки	за·год		
Олиготрофный	<1	< 30	< 0.2	<30	0.09–0.21	<0.1–10
Мезотрофный	1–10	30–300	0.2–0.7	30–100	0.15–0.35	<0.1–100
Эвтрофный	10–100	300–3000	0.7–2.0	100–300	2.5–8.5	1.0–100
Гиперэвтрофный	>100	>3000	>2.0	>300	–	–

Наряду с номенклатурной шкалой для оценки трофности используется нумерическая шкала, основанная на расчетах индексов трофического состояния (ИТС) по ряду показателей: содержанию хлорофилла (Хл), общего фосфора ($P_{общ}$), прозрачности воды (Пр), оптимальному фотосинтезу (A_{opt}). Такой подход широко известен благодаря работам Р. Карлсона, а также В.В. Бульона, который предложил рассчитывать ИТС по уравнениям (10.13)–(10.16):

$$ИТС_{Хл} = 40 + 20 \times \lg Хл \quad (10.13)$$

$$ИТС_{ТР} = 18 + 29 \times \lg P_{общ} \quad (10.14)$$

$$ИТС_{S} = 75 - 46 \times \lg Пр \quad (10.15)$$

$$ИТС_{Aopt} = 10.5 + 20 \times \lg A_{opt} \quad (10.16)$$

Нумерическая шкала отражает непрерывный ряд трофических состояний в численном выражении. Для ультраолиготрофных водоемов ИТС составляют от 0 до 20, для олиготрофных – от 20 до 40, для мезотрофных – от 40 до 60, для эвтрофных – от 60 до 80, для гиперэвтрофных – от 80 до 100.

Таким образом, главными критериями трофии служат показатели развития и продуцирования фитопланктона, которые зависят от внешних условий: поступления и содержания биогенных веществ, динамических процессов (водообмен, проточность, перемешивание). Особенности водоемов определяются также их морфометрией, географическим положением, характером водосбора. Классификация, построенная на продукционно-биологической основе, дает возможность определять трофический статус, оценивать его динамику для разнотипных водоемов. Служба мониторинга, используя количественные функциональные показатели, имеет возможность следить за незначительными изменениями в водной экосистеме.

10.9. Первичная продукция водохранилищ Волги

В качестве примера рассмотрим некоторые результаты исследований первичной продукции фитопланктона Волги – крупнейшей реки Европы, на которой в настоящее время создан каскад из восьми водохранилищ. Водохранилища Волги относятся к равнинным, крупным (площадью 249–6150 км^2) относительно мелководным (средняя глубина 3.4–10.0 м). Они различаются морфометрическими характеристиками, интенсивностью водообмена, проточностью, объемом боковых поступлений, а также трофическим статусом. Угличское, Саратовское, Волгоградское и сопредельное с каскадом северное Шекснинское водохранилища по среднему содержанию хлорофилла $a < 10$ мкг/л характеризуются как мезотрофные, Рыбинское и Куйбышевское (10–15 мкг/л) – умеренно эвтрофные, Иваньковское, Горьковское и Чебоксарское (> 15 мкг/л) – эвтрофные. До 90% первичного органического вещества в экосистеме волжских водохранилищ продуцирует фитопланктон. Эвфотная зона, в пределах которой создается основной фонд первичной продукции, в среднем составляет от 2.6 ± 0.1 до 3.9 ± 0.1 м и в 2.4–2.7 раза превышает прозрачность. При отсутствии плотностной (температурной и кислородной) стратификации глубина перемешивания H_{mix} превосходит глубину эвфотной зоны $Z_Э$ в 1.3–2.7 раза. Фотосинтетический максимум располагается на глубине 10–15 см.

Все водохранилища характеризуются высоким фотосинтезом, который обеспечивается повышенным обилием фитопланктона эвтрофных участков, повышенной ассимиляционной активностью хлорофилла мезотрофных акваторий, а также достаточной обеспеченностью водорослей биогенным питанием на всем протяжении каскада. Максимальные величины фотосинтеза достигают 3–6 мг O_2/(л × сут) в мезотрофных водохранилищах и 7–11 мг O_2/(л × сут) в эвтрофных, при этом средние различаются незначительно и составляют 2–3 мг O_2/(л × сут) во всех водоемах. Фотосинтез волжского фитопланктона тесно связан с факторами среды и в наибольшей степени зависит от температуры воды, содержания биогенов и хлорофилла (коэффициент корреляции $r = 0.45–0.60$, $p < 0.05$). Достоверная связь фотосинтеза с прозрачностью, степенью насыщения воды кислородом, pH воды, содержанием взвеси ($r = –0.38–0.68$) свидетельствует о том, что продукционные процессы оказывают заметное влияние на условия среды, регулируя, в частности, световой и газовый режим водоемов. Осредненные величины интегральной первичной продукции возрастают от 2–2.5 г O_2/(м^2 × сут) в водохранилищах Верхней и Средней Волги до 3–3.5 г O_2/(м^2 × сут) в более глубоких водохранилищах Ниж-

ней Волги, где с увеличением прозрачности увеличивается глубина фотосинтезирующего слоя. Эффективность использования солнечной энергии в процессах фотосинтеза достигает 0.55–1.0% суммарной падающей радиации, составляя в среднем для водоемов от 0.13% (Чебоксарское) до 0.54% (Волгоградское). Значительная протяженность каскада с севера на юг, от южной тайги до полупустыни объясняет тесную зависимость первичной продукции водохранилищ от географической широты ($r = -0.83$).

Интегральная деструкция чаще превышает первичную продукцию, и среднее для водохранилищ $\Sigma A/\Sigma R$, как правило, ниже единицы. Это указывает на гетеротрофный характер функционирования экосистем, которые принимают значительный приток аллохтонного ОВ. Судя по величинам индекса зрелости, экосистемы волжских водохранилищ находятся в состоянии, близком к «равновесному» ($\theta = -0.1 \pm 0.2$). Поддержанию данной функциональной стадии способствуют энергетические субсидии в виде проточности, поступлений с водосбора, ветрового воздействия. Таким образом, процессы синтеза и деструкции ОВ в водохранилищах Волги находятся в тесной связи друг с другом и тесном взаимодействии с факторами внешней среды, оказывая влияние на формирование условий обитания гидробионтов. Связь продукционно-деструкционных процессов с географическим положением водохранилищ, их морфологическими и морфоэдафическими характеристиками демонстрирует единство системы «водоем – водосбор».

Список литературы

1. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб: Наука, 2001. 147 с.
2. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
3. Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
4. Бульон В.В. Зависимость годовой продукции фитопланктона от географической широты // Доклады Академии наук. 2003. Т. 389. № 2. С. 267–270.
5. Бульон В.В., Винберг Г.Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: Зоологический институт АН СССР, 1981. С. 5–10.
6. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд–во АН БССР, 1960. 329 с.
7. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Сукцессия морских планктонных сообществ // Океанология 1983. Т. 23. вып. 4. С. 633–639.
8. Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.
9. Гиляров А.М. Феномен Винберга // Природа. 2005, № 12. С. 47–60.
10. Гэлстон А., Дэвис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 552 с.
11. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
12. Кобленц–Мишке О.И. Первичная продукция // Океанология. Биология океана. М.: Наука, 1977. Т.1. С. 58–62.

13. Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1986. 472 с.
14. Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 439 с.
15. Либерт Э. Физиология растений. М.: Мир, 1976. 580 с.
16. Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.
17. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.Д. Мордухай–Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
18. Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. 168 с.
19. Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
20. Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
21. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
22. Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1991. 544 с.
23. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах Л.: Наука, 1985. 295 с.
24. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир, 1990. 597 с.
25. Тарчевский И.А. Основы фотосинтеза. М.: Высшая школа, 1977. 253 с.
26. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
27. Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: МГУ, 1979. 168 с.
28. Carlson R.E. A trophic state index for lakes // Limnol. Oceanogr. 1977. V. 22. № 2. P. 361–369.
29. Harris G.P. Phytoplankton ecology. Structure, functioning and flucttuation. London, N.Y.: Chapman a. Hall, 1986. 384 p.
30. Likens J.E. Primary production of Inland aquatic ecosystems // Primary productivity of the biosphere. Berlin. Heidelberg. New York: Springer–Verlag, 1975. P. 185–202.
31. OECD. Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. Paris, 1982. 155 p.
32. Prezelin B.B. Light reactions in photosynthesis // Physiological bases of phytoplankton ecology. Can. bull. of fish. and aquatic sci. 210. 1981. P. 1–43.
33. Reynolds C.S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge, London, New York et al.: Cambridge University Press, 1984. 384 p.
34. The functioning of freshwater ecosystems / E.D. Le Cren & R.H. Lowe–McConnell, eds. IBP 22. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. 588 p.

Глава XI

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Введение

Одним из фундаментальных и, безусловно, актуальных вопросов, который находится на стыке сразу нескольких научных дисциплин, таких как биогидрохимия, биофизика сложных природных систем, гидробиология, гидрофизика, является вопрос о роли живого вещества водных экосистем в осуществлении процессов трансформации и круговорота соединений важнейших биогенных элементов (C, N, P, Si, O). Несомненный интерес представляет также решение вопросов о том, какие важнейшие регуляторные механизмы имеются и как они реализуются для того, чтобы обеспечить структурную и функциональную устойчивость водной экосистемы определенного типа.

Живое вещество водной среды демонстрирует сложный механизм избирательного использования химических элементов и их соединений. Некоторые химические элементы по-особому извлекаются и концентрируются в живом веществе – биомассах организмов. Именно поэтому так важны и актуальны исследования состава живого вещества, его изменения в зависимости от свойств и условий биосферы, а также от степени антропогенного воздействия на нее.

Изучение таких фундаментальных вопросов возможно на основе методологии системного анализа и математического моделирования. Такой подход позволяет разрабатывать необходимый и эффективный инструмент количественных исследований роли живого вещества под воздействием основных физических, химических и биологических процессов. При этом учитываются меняющиеся в пространстве и во времени основные факторы среды обитания (температура, освещенность, прозрачность водной среды, параметры водного режима, биогенная нагрузка), которые выступают основными регуляторами изменения биомасс организмов и скоростей процессов трансформации и круговорота веществ в водной среде.

На современном этапе изучения водных экосистем важными и эффективными методами исследования процессов формирования гидрологической, гидрохимической и гидробиологической структуры водоемов, помимо непосредственного наблюдения и натурного эксперимента, становятся методы математического моделирования и вычислительный эксперимент. Математические модели предназначены для изучения механизмов и способов оптимизации сложных многопараметрических нелинейных процессов, теоретическое и экспериментальное изучение которых затруднено или невозможно. Исследование механизмов функционирования водных экосистем, в свою очередь, является необходимой основой для разработки как прогнозов изменений их состояния в будущем, так и принципов рационального управления ими. Решение этих задач является актуальным и приоритетным направлением дальнейшего развития будущих гидробиологических исследований.

11.1. Предпосылки развития математического моделирования как метода гидробиологических исследований. Основные направления и задачи изучения водных экосистем с помощью математического моделирования

Математическое моделирование водных экосистем к 60–70-м гг. прошлого столетия становится самостоятельным научным направлением в гидробиологии. Это связано с существенным прогрессом в ряде научных дисциплин:

- были разработаны химические, биологические, физико-химические и физические методы исследования большого комплекса процессов, которые имеют место в природных водах, донных отложениях, пограничных слоях. Они позволили начать систематическое количественное изучение природной воды как необычайно сложной среды обитания сообществ организмов [14], а также механизмов и закономерностей формирования пространственно-временных неоднородностей водных экосистем;
- появилась возможность начать регулярные, комплексные экспедиционные и дистанционные спутниковые наблюдения, а также лабораторные исследования по актуальным отечественным и международным программам. Выполнение таких программ позволяет решать фундаментальные проблемы гидрологии, гидрохимии, гидробиологии, которые связаны с пониманием всего комплекса гидрохимических, биохимических процессов, особенностей условий формирования сырьевой базы и биопродуктивности природных вод различного типа. «На этой основе становится возможным изучение важнейших закономерностей развития химико-биологических процессов трансформации компонентов различной природы, процессов распада органических веществ и регенерации биогенных субстратов, которое важно для изучения условий оборачиваемости и круговорота вещества» [14];
- были созданы и продолжают создаваться современные электронные базы данных и знаний, которые позволяют хранить, обрабатывать, систематизировать и по запросу предоставлять всю требуемую информацию. К настоящему времени исследовательскими центрами накоплен огромный фактический материал данных наблюдений за метеорологическим, гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим режимами многих водных экосистем – морских, озерных, речных и экосистем водохранилищ. Использование баз данных, а также всех современных компьютерных и информационных технологий дает возможность не только структурировать и систематизировать данные наблюдений, но и эффективно решать многие важные задачи;
- было разработано и практически реализовано большое количество новых и достаточно эффективных численных алгоритмов. Следует иметь в виду тот факт, что для решения многих первостепенных экологических проблем требуется проведение интенсивных и очень сложных вычислений, многие из которых нередко находятся на грани возможностей современной прикладной математики и вычислительной техники.

В настоящее время имеется уже несколько тысяч экологических моделей водных экосистем разного уровня сложности и назначения [21, 22] и содержащиеся в нем ссылки на литературу). Они используют разнообразный математический аппарат, основаны на самых разных и довольно общих научных концепциях, кото-

рые допускают различную формализацию. Многие из существующих моделей для своей реализации требуют большого объема данных натурных наблюдений. В настоящее время общепринятой методологии и общих, универсальных методов исследования и моделирования динамики различных элементов природных экосистем не существует.

Можно отметить следующие основные задачи, которые решаются с помощью математического моделирования [14]:

- изучение скоростей химико-биологических процессов и их зависимостей от абиотических и биотических факторов;
- изучение особенностей круговорота вещества в природных водах различного типа;
- изучение условий формирования биопродуктивности водоемов;
- оценка балансов важнейших органогенных элементов в водной среде (прежде всего соединений азота, фосфора, углерода, кремния);
- комплексное изучение процессов химического обмена в пограничных слоях – на границах раздела вода – атмосфера, вода – дно и химико-биологической трансформации веществ в водной среде и в седиментах;
- разработка методов прогноза состояния водоемов.

Решение этих и еще целого ряда других не менее важных задач наиболее строго возможно лишь при наличии действенной теории функционирования водных экосистем [6]. Однако пока преждевременно говорить о том, что такая теория уже создана. Всесторонняя разработка ее остается предметом дальнейших исследований.

Методологической основой экологических исследований служит системный подход, ориентированный на раскрытие целостности объекта и обеспечивающих ее механизмов, на выявление многообразных связей сложного объекта и сведения их в единую теоретическую картину [6]. При этом очень важно стремиться к тому, чтобы в основе экологических теорий и создаваемых на этой основе моделей лежали конкретные механизмы процессов, а не феноменологические объяснения или рассуждения по аналогии, которые заимствованы из других областей научного знания.

11.2. Основные качественные особенности водных экосистем, которые необходимо учитывать при разработке математических моделей

Экология имеет дело с принципиально нередуцируемыми иерархическими системами [1, 10, 36]. Иерархичность системы выражается в том, что каждый ее элемент (функциональная единица) также представляет собой систему, а сама она, в свою очередь, является элементом системы более высокого уровня организации. При этом такие системы являются открытыми, то есть функциональные единицы как одного, так и разных уровней связаны потоками энергии, вещества и информации [1, 6, 10]. Таким образом, можно говорить не только об иерархии структур, но и об иерархии протекающих в них процессов [32, 37]. Вопрос о выделении самих функциональных единиц (подсистем) не является таким уж простым и при разработке математических моделей каждым исследователем решается поразному.

Концепцию иерархической организации биологических систем следует рассматривать в неразрывной связи с проблемой выделения характерных масштабов [32]. Каждый процесс имеет свои характерные масштабы пространства и времени, в пределах которых формируется структура определенного уровня [10, 43]. Следует заметить, что понятие характерных масштабов, так же как и выделение подсистем и агрегированных переменных в математической модели, неоднозначно и по-разному трактуется разными авторами. Однако основное внимание при этом уделяется выделению явлений, которые устойчиво наблюдаются на различных пространственно-временных масштабах, и выявлению соответствующих им структурообразующих процессов. Регуляторные механизмы в экосистемах функционируют на временных масштабах от нескольких минут до нескольких десятков лет.

Среди наиболее общих и важных особенностей водных экосистем можно отметить следующие особенности:

- сложность внутреннего строения;
- многофакторность воздействий внешней среды;
- незамкнутость (информационная, энергетическая, морфологическая, структурная);
- существенная нелинейность структурно-функциональных связей;
- существенная неоднородность и гетерогенность;
- высокая скорость биотического круговорота;
- трофические сети во многих сообществах включают в себя большое количество всеядных организмов;
- в отсутствие экстремальных условий численность популяций и сообществ организмов регулируется либо ограничением ресурсов, либо прессом хищников;
- структурная и функциональная стабильность экосистем обеспечивается за счет сложных регуляторных процессов, среди которых огромное значение имеют положительные и отрицательные обратные связи.

Сложность внутренней структуры водной экосистемы формируется не только большим числом взаимодействующих компонентов, но также наличием прямых и обратных связей между ними. Все эти связи в силу разных причин, как правило, нелинейные. Все такие экосистемы относятся к классу сложных адаптивных систем. Это означает, что число и структура обратных связей тоже непрерывно меняются так, чтобы достичь наиболее эффективного использования экосистемой доступного ей ресурса и обеспечить максимальное приспособление, сохранение и выживание входящих в нее видов и сообществ. Таким образом, рациональное использование ресурсов – не задача, не цель, а результат, следствие постоянной конкуренции за них [10].

Поскольку экосистемы водоемов являются открытыми системами, то отсюда следует принципиальный вывод о необходимости совместного моделирования как самой биологической системы, так и среды ее функционирования. Необходим синтез гидробиологических, гидрохимических и гидрофизических знаний о динамике экосистемы. Идея такого единства осознавалась и выдвигалась уже с самых первых исследований в области биоокеанологии и лимнологии. В работах К.А. Хайлова [31], Т.А. Айзатуллина, А.В. Леонова [2, 3, 4] впервые в отечественной практике моделирования ставится задача адекватной математической формализации биогидрохимических процессов. При этом важная и глубокая идея состояла в том, чтобы такая формализация позволяла рассматривать циклы соединений

важнейших биогенных элементов (углерода, азота, фосфора, кремния, кислорода) в их взаимосвязи, системно. Только такое описание давало реальную возможность изучать механизмы сопряжения различных циклов при анализе закономерностей динамики биомасс гидробионтов и концентраций биогенных веществ в водной среде. Кроме того, был предложен необходимый химико-кинетический аппарат изучения сложных биохимических, химических и физико-химических процессов для математического моделирования биотрансформации вещества в воде. Особо следует отметить фундаментальные работы в этом направлении Т.А. Айзатуллина, которые охватывают практически все проблемные вопросы биогидрохимии. Все это дало возможность начать не только качественное, но и количественное изучение всего спектра химико-экологических, биохимических и трофодинамических связей в водных экосистемах.

Одним из самых характерных свойств биологических объектов вообще и экосистем в частности является очень широкий диапазон (как правило) нелинейных воздействий, в пределах которого система способна сохранять свою устойчивость, структурно-функциональную целостность, обеспечивать поддержание направленного потока энергии и круговорота вещества. Нелинейность в биологии нередко имеет экспоненциальный характер. Структура и организация экосистемы представляет собой результат действия соответствующих механизмов (физиологических, популяционных, ценотических), которые и поддерживают определенный уровень ее целостности [10].

Водные экосистемы являются неоднородными и гетерогенными системами. Вместе с тем существование биогеохимических циклов и экологического метаболизма – самый убедительный аргумент в пользу структурно-функциональной целостности экосистем [12, 31]. Среди всего многообразия существующих в естественных условиях форм вещества особо выделяют отличающиеся по своей физико-химической природе и биологической доступности органогенные элементы (их называют также биофильными, биогенными или органическими), такие как углерод, азот, фосфор, сера, кислород. Агрегированные фракции этих элементов взаимосвязаны. Их можно разделить на такие важные классы, как взвешенные и растворенные, биологические и химические. Разнообразные взаимодействия этих фракций влияют на условия и направленность процессов трансформации вещества и конкретных биогенных элементов, а также непосредственно формируют качество водной среды. Роль взвешенных и растворенных форм биогенных элементов в функционировании водных экосистем исключительно велика, хотя в количественном отношении все еще не достаточно хорошо изучена. В состав взвешенных компонентов биогенных элементов входят живые организмы, деятельность которых непосредственно определяет развитие процессов трансформации веществ и круговорот биогенных элементов, а также детрит, который сам отличается значительной неоднородностью. Важнейшей особенностью системы экологического метаболизма является ее способность поддерживать необходимый уровень концентрации растворенных в воде органических веществ и неорганических метаболитов [12, 31]. Это повышает устойчивость всей экосистемы и создает надежные условия для развития большинства групп организмов. Другая важная черта экологического метаболизма состоит в его тесной связи с системой детритного круговорота, который обеспечивается разнообразными процессами трансформации растворенного и взвешенного органического вещества [10, 12].

Пространственная неоднородность распределения планктона имеет место в очень широком диапазоне масштабов – от десятков и сотен километров в океанах и морях (первые десятки – сотни метров в озерах и водохранилищах) до метров и даже десятков сантиметров. Она является непременной особенностью существования планктонных сообществ. Вследствие этого развитие гидробиологических процессов может определяться не только свойствами занимаемого участка или слоя воды, но также зависеть и от свойств соседних участков. При относительно однородных внешних физических условиях важно рассмотреть, действительно ли пятнистость распределения представляет собой следствие экологических процессов, а не просто чисто внешних воздействий на систему. Таким образом, мы вновь сталкиваемся с проблемой выделения характеристической длины и временных масштабов. По всей видимости, можно говорить о том, что абиотические факторы задают определенную иерархию внешних воздействий, которые, в свою очередь, определяют разнообразные механизмы биологического ответа в различных временных и пространственных масштабах [38].

Специфической особенностью водных экологических систем является наличие пелагического сообщества. Именно оно играет основную роль в процессе биотического круговорота вещества в водоеме. Для мелководных, хорошо перемешиваемых водоемов, большое значение имеет также и донное сообщество [10, 6].

Важнейшим свойством водных экосистем является высокая скорость биотического круговорота. Этому способствуют как подвижность водной среды, хорошее перемешивание, условия, благоприятные для бактериального разложения, растворения и распространения продуктов минерализации, так и интенсивный обмен за счет малого размера продуцентов (фитопланктон) и консументов (зоопланктон). Фитопланктон в открытых водах съедается почти сразу после продуцирования, то есть значительная часть продукции проходит через травоядных. Эти особенности водных экосистем требуют использования специальных математических моделей.

Трансформация вещества осуществляется в водной среде в результате сложного комплекса физико-химических взаимодействий, а также гидробионтами в процессе потребления ими органических и минеральных компонентов, выделения продуктов обмена и отмирания. Важно отметить то, что наращивание биомассы гидробионтов происходит параллельно с развитием процессов трансформации веществ, при которой осуществляется круговорот органогенных элементов. В этом состоит экологическая специфичность функционирования водных экосистем. На потоки вещества в водной экосистеме и на трансформацию биогенных элементов влияют разнообразные внутриводоемные процессы. К ним относятся: взаимодействие и обмен веществом на границах вода – деятельный слой донных отложений и вода – воздух; перераспределение вещества по вертикали и горизонтали в пределах водоема в результате развития термогидродинамических процессов и при взаимодействии с другими водными объектами; поступление вещества из локальных и рассредоточенных источников. Значимость каждого процесса, его пространственно-временную изменчивость необходимо количественно оценить. Совместное использование результатов наблюдений и методов математического моделирования дает возможность объединить различную информацию о состоянии тех или иных водных экосистем и получить комплексную оценку развития процессов трансформации веществ. При этом решаются и такие важнейшие задачи, как воспроизведение внутригодовой, межгодовой динамики концентраций

растворенных и взвешенных веществ, а также пространственно-временной изменчивости биотических компонентов экосистемы.

Трансформация вещества и энергии в водных экосистемах осуществляется внутри трофических сетей. В экосистемах присутствуют виды разных размеров, с разными пищевыми предпочтениями, благодаря чему происходит структурирование экосистемы в трофический ряд по принципу пища – потребитель. В результате формируется многоуровневая трофическая структура. Количество таких уровней ограничено и зависит от величины первичной продукции и эффективности прохождения энергии по цепям питания [10]. В реальных экосистемах нередко наблюдается временная и пространственная изменчивость структурно-функциональных характеристик трофических сетей. Во многих сообществах трофические сети включают в себя большое количество всеядных организмов, что в подавляющем большинстве случаев крайне затрудняет или делает просто невозможным отнесение конкретных представителей к определенным трофическим уровням [6]. Внутри трофической сети можно выделить некоторую основную последовательность связей, на которую накладывается совокупность «петель» замкнутых циклов. Наиболее ярко такие ситуации представлены в «микробиальных петлях» [9, 13]. Для описания наиболее общих структурных и функциональных закономерностей в экосистемах, а также при разработке математических моделей использование понятия трофических уровней совершенно оправданно и необходимо.

В отсутствие экстремальных условий численность популяций и сообществ организмов регулируется либо ограничением ресурсов, либо прессом хищников. В соответствии с теориями регуляции и трофического каскада такие пути регуляции относятся к контролю «сверху» (top-down) и «снизу» (bottom-up) [24, 35]. При этом, как это следует из теории трофических уровней, поток биогенных элементов проходит по линейной вертикальной пищевой цепи, и рециклинг их происходит вдоль этой же цепи [8].

Структурная и функциональная устойчивость экосистем обеспечивается за счет целой системы сложных регуляторных процессов, среди которых огромное значение имеют положительные и отрицательные обратные связи [25, 26, 29, 41]. Отрицательные обратные связи выступают как самокорректирующие. Положительные обратные связи могут играть стабилизирующую роль. Например, рециклинг биогенных элементов, который является одним из наиболее фундаментальных процессов в водных экосистемах, в простой форме может быть представлен в виде положительной обратной связи. Такая связь осуществляется в «микробиальных петлях», которые могут рассматриваться как своеобразные «ловушки» биогенных элементов.

11.3. Основные типы математических моделей водных экосистем и их наиболее характерные особенности

На сегодняшний день можно выделить следующие основные типы математических моделей, которые широко используются для изучения водных экосистем:

- стохастические модели;
- модели структурной динамики;
- статистические модели;

- «нечеткие» модели (fuzzy models), основой построения которых является так называемая нечеткая логика (fuzzy logic);
- модели, основанные на использовании теории катастроф;
- модели популяционной динамики;
- биогеохимические модели;
- пространственно распределенные (или пространственно неоднородные) модели;
- индивидуально-ориентированные модели и модели клеточных автоматов;
- модели, построенные на использовании принципов искусственных нейронных сетей;
- гибридные модели;
- стационарные модели.

Среди указанных типов моделей, как и раньше, наиболее часто в практике моделирования используются модели популяционной динамики (с учетом возрастной структуры популяций или без такого учета); биогеохимические (или биоэнергетические) динамические модели, основанные на исследовании систем обыкновенных дифференциальных уравнений; пространственно неоднородные модели, которые требуют для своего использования одновременного моделирования пространственно-временной динамики структуры течений, температурного и светового режима водоема, режима стока рек и условий на водосборе, формирования ледовых явлений в водоеме и ряда других абиотических и биотических факторов.

Рассмотрим основные и наиболее характерные особенности указанных выше типов математических моделей. Литература по каждому типу моделей на сегодняшний день насчитывает сотни статей и книг. Поэтому в разделах 4.1–4.9 мы ограничимся только общей характеристикой существующих на сегодняшний день моделей различного типа без указания ссылок на конкретные публикации.

11.3.1. Биогеохимические модели

В данном типе моделей для описания процессов поступления веществ в экосистему, процессов трансформации веществ внутри нее и выноса веществ за пределы экосистемы, как правило, используются системы дифференциальных (иногда интегро-дифференциальных) уравнений. При этом при построении уравнений модели опираются на законы сохранения вещества и энергии. Математическое описание отдельных процессов, как правило, строится на основе имеющихся представлений о характере причинно-следственных связей между компонентами модели или же на основе данных соответствующего статистического анализа данных натурных наблюдений и лабораторных экспериментов. Биогеохимические (биоэнергетические) модели имеют целый ряд важных и несомненных достоинств, благодаря которым они и получили свое широкое распространение в практике экологического моделирования. Помимо тех преимуществ, которые уже были упомянуты выше, можно отметить и такие, как ясная трактовка механизмов процессов биогидрохимических и экологических процессов, однозначность их интерпретации и возможность развития (дополнения) структуры модели. Имеется ряд программных продуктов (например, таких как **STELLA**, **ECOPATH**, **ECOSIM**, **ECOBAS**), которые позволяют исследователю полностью сосредоточиться исключительно на формировании структуры модели, выполнении вычислительных экспериментов и статистическом анализе результатов. Биогеохимические

модели нередко используются в качестве основы при разработке прогностических моделей экосистем. Они необходимы и при создании программных продуктов, с помощью которых обеспечивается управление состоянием природных систем и выработка наиболее важных управленческих решений.

Такие модели имеют и ряд существенных недостатков. В частности, для их использования необходимо иметь достаточно полный и детальный набор данных систематических наблюдений. Модели этого класса содержат большое количество эмпирических параметров. Поэтому существуют значительные трудности в процессе настройки (калибровки) модели. Кроме того, такие модели не способны обеспечить перестройку своей структуры (адаптацию) в ответ на изменения, например, видовой структуры экосистемы.

11.3.2. Стационарные модели

Модели данного типа по существу являются разновидностью биогеохимических (или биоэнергетических) моделей, с той лишь разницей, что компоненты модели исследуются в стационарном состоянии, то есть без учета их временной динамики. Это позволяет исследователю работать со значительно меньшим объемом данных наблюдений. Использование стационарных моделей дает возможность исследовать наиболее худшие сценарии развития экосистемы или же сравнительно легко оценить ряд типичных ситуаций, которые могут иметь место в экосистеме. Получаемые результаты моделирования легко проверяются. В этом состоят несомненные преимущества моделей данного типа. Вместе с тем стационарные модели не могут дать никакой информации о характере и особенностях временной динамики компонентов экосистемы. Поэтому их невозможно использовать для решения прогностических задач. Они способны только дать оценки некоторых осредненных или наихудших состояний экосистемы.

11.3.3. Модели популяционной динамики

Модели популяционной динамики играют чрезвычайно важную роль, поскольку они не настолько сложны, как биогеохимические модели. С их помощью можно осуществить детальные и всесторонние исследования различных гипотез о механизмах тех или иных процессов в экосистемах, а также математических свойств самих моделей. Преимущества и недостатки этого класса моделей в основном такие же, как и для биогеохимических моделей.

11.3.4. Модели структурной динамики

В моделях структурной динамики исследователи пытаются устранить один из недостатков моделей всех вышеупомянутых типов и придать им новое качество: обеспечить перестройку своей структуры (адаптацию) в ответ на изменения видовой структуры экосистемы. При этом одновременно происходит и подстройка эмпирических параметров модели таким образом, чтобы обеспечить максимально возможное значение некоторой целевой функции (ее называют eco-exergy и по своему смыслу и сути она представляет собой меру удаленности системы от состояния ее термодинамического равновесия). Пока модели этого класса не полу-

чили достаточно широкого распространения в практике математического моделирования. Тем не менее, у них есть очевидные достоинства. Они способны учесть адаптацию компонентов экосистемы к изменяющимся условиям среды, смену видового состава экосистемы, благодаря чему их можно использовать для моделирования механизмов биоразнообразия и формирования экологических ниш. Поскольку параметры модели постоянно подстраиваются так, чтобы обеспечить максимум eco-exergy, то отпадает необходимость в предварительной калибровке модели. Модели этого класса сравнительно легко интерпретировать и развивать. Вместе с тем их применение требует проведения специальных и трудоемких исследований биотических компонентов экосистемы для того, чтобы правильно оценить структуру целевой функции. Проведение расчетов сопряжено со значительными затратами машинного времени и ресурсов вычислительной техники. При этом необходимо обладать сведениями о характере и временной динамике самих структурных изменений, которые должны произойти в экосистеме. Как выполнить такой прогноз возможных структурных изменений в экосистеме, не совсем понятно. Возможно, именно это является самой слабой стороной моделей структурной динамики и препятствием для более широкого их использования.

11.3.5. Нечеткие модели (fuzzy models)

Нечеткие модели строятся на принципах нечеткой (или размытой) логики. Их применение особенно необходимо в тех случаях, когда база знаний об исследуемой экосистеме основана преимущественно на системе экспертных оценок. Количественные данные при этом, как правило, имеют смешанный вид: они сформированы частично из данных непосредственных наблюдений и измерений, частично из некоторых экспертных мнений, а частично – из балльных оценок и индексов, к тому же нередко полученных в различных шкалах. Данный класс моделей в практике экологического моделирования используется пока достаточно редко. К его недостаткам можно отнести то, что существуют значительные трудности при необходимости дополнить или изменить структуру уже имеющейся модели. Такие модели также не способны на выходе предоставить строгую количественную информацию, поскольку в них используется формализм лингвистических (размытых, нечетких) переменных. Таким образом, если в модель заложена некоторая система экспертных данных и знаний, то на выходе мы также получим некоторые экспертные оценки и данные, которые, тем не менее, важны в процессе принятия тех или иных управленческих решений.

11.3.6. Модели, построенные на использовании принципов искусственных нейронных сетей

Данный тип моделей позволяет сравнительно легко установить все возможные взаимосвязи между переменными состояния экосистемы и внешними воздействиями на нее. При этом по существу такие модели представляют собой модели типа «черного ящика». Это означает, что связи между переменными строятся на некоторой формальной основе – по принципам функционирования нейронных сетей, а не на основе имеющихся у исследователя знаний и представлений о характере и механизмах причинно-следственных связей между компонентами модели. Тем не менее, для решения многих важнейших задач прогноза этот класс моделей ока-

зался чрезвычайно полезным и эффективным. Его преимущество состоит в том, что он способен работать с самыми разнообразными и неоднородными базами данных (например, с базами данных по географически разным водным экосистемам, которые имеют одинаковый трофический статус). Одна часть такой базы используется для обучения и настройки нейронной сети, а другая – для ее тестирования. В результате на выходе получаются результаты, максимально близкие (в некотором смысле оптимальные) ко всей имеющейся совокупности данных. Однако точность предсказаний по моделям, построенным с использованием искусственных нейронных сетей, не всегда бывает высокой. Это зависит от количества и качества информации, которая заложена в базы данных. Важнейшим недостатком данного типа моделей является и то, что его чрезвычайно сложно внедрить в традиционные биогидрохимические модели, которые строятся на основе законов сохранения вещества и энергии и реальных представлений о структуре той или иной экосистемы. Построение таких гибридных моделей – задача будущих исследований.

11.3.7. Индивидуально ориентированные модели и модели клеточных автоматов

Большинство современных моделей водных экосистем рассматриваются в терминах агрегированных, а не индивидуальных, переменных. В сущности, такие модели исследуют временную динамику, если так можно выразиться, «усредненных» по тому или иному признаку индивидуумов. Например, в простых качественных моделях обычно не интересуются размерной, половой и возрастной структурой планктонного сообщества, принадлежностью организмов к разным видам. Вместе с тем, в последнее время получает развитие совершенно особый класс моделей водных экосистем – индивидуально ориентированные модели (ИОМ). В таких моделях описание целостного поведения системы начинается на уровне отдельно взятого организма. При этом учитывается поведение и взаимодействие каждого индивидуума с другими организмами и с окружающей средой, текущее его состояние, а возможно, и ряд состояний в прошлом. Двигаясь «снизу вверх», мы в идеале должны понять, каким образом из частных, отдельных взаимодействий возникают целостные, системные свойства. Эта задача, конечно, не может быть решена без движения «сверху вниз», то есть без понимания того, что такое системные свойства, какие причины приводят к их возникновению, как на самом деле происходит самоорганизация системы.

Индивидуально ориентированные модели очень часто являются стохастическими по своей конструкции, но это не является серьезным препятствием для их исследования и использования при современном уровне развития вычислительной техники. Реалистичное моделирование популяций и экосистем во многих случаях может потребовать явного учета пространственно-временной истории. Особенно важно учитывать это при изучении миграций планктонных организмов и рыб. Даже если организмы не совершают значительных горизонтальных перемещений, вертикальные миграции и связанные с этим различия в температурных, световых условиях, градиенты концентрации пищи могут играть не менее важную роль в формировании стратегии поведения организмов, их темпов роста и выживания. Индивидуально ориентированные модели можно использовать совместно с другими блоками моделей экосистем.

Одним из современных и бурно развивающихся направлений в изучении и качественном моделировании распределенных химических и экологических систем является использование клеточных автоматов, как детерминированных, так и случайных. Одно из основных отличий клеточных автоматов (КА) от системы обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ) заключается в локальности правил, с помощью которых описывается динамика системы. В случае применения ОДУ мы пользуемся некоторыми правилами изменения усредненных по всей системе величин, например средних концентраций. При этом мы *a priori* полагаем, что такие правила существуют. В случае КА существование таких обобщенных правил (или макроправил) необязательно. Достаточно знать законы развития системы на микро- или мезоуровне в небольших пространственных областях (ячейках), из которых состоит макросистема. Важно лишь, что эти локальные правила одинаковы для всех ячеек.

Достоинства моделей данного класса состоят в том, что они позволяют учитывать индивидуальные особенности тех или иных организмов, специфику их поведения в различных ситуациях, возможность пространственного перемещения и адаптацию при изменении условий окружающей среды. Вместе с тем надо понимать, что если рассматривается много свойств, то и модель становится очень сложной и труднообозримой. Даже относительно простые индивидуально ориентированные модели не поддаются практически никакому аналитическому исследованию. Одним из серьезных недостатков индивидуально ориентированных моделей является то, что правила поведения компонентов модели обычно жестко формулируются и задаются самим исследователем. Однако в природных условиях организмы способны с течением времени менять правила своего поведения. К примеру, зоопланктонные организмы и рыбы способны самостоятельно менять свои пищевые предпочтения в зависимости от тех или иных условий и осуществлять активный выбор между источниками пищи. Такой выбор должен вытекать из некоторых базовых свойств нелинейной динамической системы, которая обеспечивает поисковое поведение животных и, в конечном счете, приводит к наиболее эффективному функционированию всей экосистемы. Таким образом, зоопланктон и рыб следует рассматривать в качестве своего рода «динамических агентов», которые должны самостоятельно порождать биологически правдоподобные правила своего поискового поведения и изменять пищевые предпочтения в зависимости от текущего состояния системы. При использовании ИОМ немало трудностей связано и с их внедрением в биогидрохимические модели. Кроме того, для проверки и реализации ИОМ требуется знание многих важных биологических параметров и данных наблюдений. Тем не менее, несмотря на все указанные трудности, индивидуально ориентированные модели и модели клеточных автоматов находят все большее применение при решении практических задач.

11.3.8. Пространственно распределенные (пространственно неоднородные) модели

Водные экосистемы, как уже отмечалось выше, представляют собой пространственно неоднородные гетерогенные системы. Непрерывные модели, как правило, формулируются в терминах дифференциальных уравнений с частными производными. Использование такого рода моделей требует совместного решения системы взаимосвязанных задач по расчету полей течений, структуры турбулентного об-

мена, полей температуры и оптических характеристик водной толщи, процессов взаимодействия между водой и приводным слоем атмосферы, между водой и деятельным слоем донных отложений, и ряд других, не менее важных и сложных задач. Массоперенос описывается с помощью уравнений адвекции и турбулентной диффузии. При достаточно большой размерности вектора переменных модели в трехмерном, да и даже в двумерном пространстве, решение такой задачи сопряжено со значительными математическими и техническими трудностями вычислительно плана. К тому же, идентификация и верификация такого рода моделей требуют большого числа данных наблюдений, сведений о характеристиках пространственно-временной изменчивости компонентов экосистемы, которыми мы не всегда располагаем в достаточном объеме. Использование современных пространственно неоднородных моделей нередко требует решения задачи ассимиляции данных (в частности, спутниковых наблюдений), что требует применения специальных вычислительных алгоритмов и организации баз данных.

В качестве примера в презентации Neva_Bay_Model.ppt рассмотрены основные этапы построения и исследования пространственно неоднородной математической модели экосистемы Невской губы Финского залива. Полное и подробное математическое описание самой имитационной модели, а также всех необходимых для ее реализации вычислительных алгоритмов и применяемых численных методов приведено в работе [21].

11.3.9. Стохастические модели

Данный тип моделей характеризуется тем, что в структуру модели в том или ином виде закладывается элемент случайности. Это может быть связано с учетом пространственно-временной изменчивости внешних воздействий на экосистему (например, климатических или гидрометеорологических) или же с неопределенностью задания параметров модели. Да и сама структура модели может быть основана на использовании аппарата стохастических дифференциальных уравнений. Стохастические модели могут внедряться в некоторые другие типы моделей: биогидрохимические, модели популяционной и структурной динамики, индивидуально ориентированные и пространственно неоднородные модели. Для задания случайных внешних воздействий в практике моделирования могут использоваться различные модели анализа временных рядов, например модели авторегрессии соответствующего порядка. Стохастичность задания параметров модели требует знания для каждого из них соответствующих функций распределения. Применение стохастических моделей требует значительных затрат машинного времени и ресурсов компьютера. Их использование становится совершенно необходимо в случаях значительных природных флуктуаций элементов экосистемы и внешних воздействий на нее.

11.3.10. Классификация моделей в зависимости от целей создания модели

При всем своем разнообразии и уровне сложности, большинство существующих на сегодняшний день моделей водных экосистем, независимо от конкретного их типа, условно можно разделить на следующие группы:

- теоретические, или обобщенные, модели;

- анализирующие модели;
- портретные, или имитационные, модели.

Такое деление в какой-то мере отражает цели построения моделей.

Основная цель создания теоретических моделей – поиск общих закономерностей, характерных для экосистемы, определение причинно-следственных связей, механизмов отдельных процессов, изучение вопросов управления биологическими системами. В таких моделях широко используется метод научных гипотез. Их можно характеризовать и как объяснительные. В анализирующих моделях основное внимание исследователя концентрируется на подробном описании какого-то одного явления или механизма, в то время как другие процессы параметризуются наиболее простыми зависимостями. В портретных, или имитационных, моделях по возможности исследуются все основные взаимосвязи компонентов конкретной экосистемы в пространстве и во времени в сочетании с разнообразными по своей природе внешними воздействиями на водоем. Простая модель первого типа есть формальное выражение базовой энергетической теории, она достаточно абстрактна, чтобы служить реальным инструментом для планирования исследований. Детальная же модель мало подходит для теоретических исследований и выводов, поскольку она так подробна, что ее предсказания труднообозримы, но зато она способна указывать пропуски в знаниях и представлениях об организации конкретного сообщества и соответственно направить экспериментальные исследования. Подробная модель не может предсказать эффекты от каких-нибудь значительных внешних воздействий, поскольку они вызовут изменения в видовом составе. Хотя подробная модель может помочь ответить на вопрос о том, какую роль играют в сообществе конкретные виды, более простая модель полезнее при изучении сообщества как единого целого. Однако при прогнозировании поведения системы могут пригодиться обе модели: простая модель потоков даст наиболее оптимистическую оценку, а модель более подробная – наиболее пессимистическую. Таким образом, необходимо развивать модели разной степени подробности.

11.3.11. Базовые принципы, которые используются при построении моделей водных экосистем

Разработка, использование и всесторонняя проверка многих известных сегодня теоретических и анализирующих моделей разного уровня сложности и назначения позволили сформулировать базовые принципы, которые должны лежать в основе построения достаточно правдоподобной модели экосистемы:

- должна быть предусмотрена возможность учета и использования результатов различных естественнонаучных исследований;
- должен быть предусмотрен вероятностный характер многих параметров;
- модель должна быть обеспечена математическим аппаратом, дающим возможность исследовать задачи, представляющие практический интерес;
- добавление новой информации об экосистеме должно легко учитываться в рамках уже построенной модели;
- модель должна быть построена по модульному принципу, причем каждый модуль верифицируется (то есть всесторонне проверяется) до его включения в общую модель.

Анализ литературы с имеющимися удачными моделями водных экологических систем различного типа показывает, что для моделирования трансформации компонентов экосистемы (образования и превращения веществ, потребления, роста и элиминации организмов), как правило, используются наиболее простые уравнения формальной химической, ферментативной, микробиологической кинетики и трофодинамики [21]. Следует особо отметить, что применяемые для моделирования экосистем уравнения являются не теоретическими, а полуэмпирическими. Уравнения ферментативной и микробиологической кинетики Михаэлиса – Ментен и Моно являются аналогами уравнения кинетики гетерогенной химической реакции Лэнгмюра – Хиншельвуда, а уравнения отношений хищник – жертва Лотки – Вольтерры строятся из уравнений скорости реакции второго порядка и автокатализа [11, 27]. Большинство разработок моделей экосистем при описании фотосинтеза, оговаривается это или нет, опирается на две классические концепции – принцип лимитирующего скорость фотосинтеза фактора (закон минимума Либиха) и закон совокупного действия факторов Митчерлиха [5, 30]. Имеющийся сегодня опыт моделирования показывает, что правильнее говорить о многофакторной зависимости скорости фотосинтеза от условий среды и функциональной комбинацией скоростей потребления всех питательных элементов. Следует отметить, что исходные формулировки принципов лимитирования как Ю. Либих, так и А. Митчерлих относят к популяциям одного вида. В то же время на практике эти принципы часто используются и в применении к многовидовым сообществам.

11.4. Качественные модели водных экологических систем

За последние годы количество аналитических качественных исследований в математической экологии ни в коей мере не уменьшилось, несмотря на всевозрастающие возможности современной вычислительной техники, которая позволяет разрабатывать и реализовывать сложнейшие имитационные модели. Это связано с рядом причин. В частности, при построении той или иной модели мы постоянно находимся в условиях острой нехватки информации об исследуемом объекте: экспериментальные данные либо измерены с некоторой неточностью (а ошибки при проведении гидробиологических исследований, как правило, очень велики), либо в экспериментах измерены не те параметры, что нужны в модели. Все это приводит к тому, что мы не можем построить имитационную модель лучше, чем те данные, на которых она основывается. Поэтому аналитические модели, допускающие некоторые упрощения внутренней структуры объекта, могут оказаться даже точнее и лучше тех данных, на которых они основаны, так как в основном используют лишь их средние статистические показатели.

Первые интересные аналитические результаты в математической экологии получены в классических работах А. Лотки и В. Вольтерры, которые независимо друг от друга предложили модель экосистемы типа «хищник – жертва» (модель популяционной динамики без возрастной структуры популяций). Эта модель послужила демонстрацией существования периодических колебаний численности популяций в стационарной среде, независимо от внешних (в основном климатических: солнечных, атмосферных и т.п.) факторов, которые первоначально представлялись экологам столь перспективными для объяснения колебаний в экосистемах. В результате сильных упрощений реальной картины была построена мо-

дель сообщества, которая не дает точного описания какой-либо конкретной ситуации, но позволяет провести детальное исследование ряда общих ее свойств. Труд В. Вольтерры заложил фундаментальные основы теории биологических сообществ, построенной именно как математическая теория. В. Вольтерра сформулировал основные допущения, касающиеся кинетики отдельных видов и взаимодействий между ними. Системы, рассмотренные В. Вольтеррой, состоят из нескольких видов и – в некоторых случаях – запаса пищи, который использует часть этих видов. Вольтерровские математические модели биоценозов в простейшем случае сводятся к системам обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка, в правых частях который имеются суммы линейных и билинейных членов.

Позднее И.А. Полетаев поставил более общую задачу о разработке моделей таких сообществ, в которых тот или другой вид способен выбирать ту или иную пищу в зависимости от имеющейся ситуации. При этом каждый вид животных может использовать несколько разных видов пищи, причем разные типы пищи содержат полезные составляющие в разных количественных соотношениях. Каждый вид живых существ должен обеспечить себя пищей, которая содержит все необходимые полезные составляющие в наперед заданных количественных соотношениях. Избыточная пища не сказывается на режиме размножения. Ритм размножения всецело определяется только количеством съеденной и усвоенной пищи. Особи каждого вида могут маневрировать и употреблять разные типы пищи в тех или иных количествах. При этом учитываются затраты энергии на поиск и потребление пищи.

Большой вклад в общую теорию математического моделирования и теорию моделирования водных экосистем был внесен В.А. Костициным и Г.Ф. Гаузе. Многие работы В. Вольтерры, В.А. Костицина имели гидробиологическую направленность, не говоря уже о том, что и первоначальный интерес В. Вольтерры к математической экологии возник после его знакомства с данными о колебании численности популяций рыб. Первые его модели были построены для объяснения того факта, что после длительного перерыва в рыболовстве, вызванного войной, в уловах рыбы из Средиземного моря стали преобладать хищники.

Качественные аналитические модели динамики водных экосистем с успехом развиваются и в настоящее время. Определенный интерес представляют исследования, посвященные вопросам управления биологическими системами, математического моделирования и прогнозирование динамики основных гидроэкологических показателей качества вод, оптимизации структуры сообществ, а также работы, направленные на решение проблемы оптимального сбора урожая, построение алгоритмов поиска оптимальной стратегии кормления и выращивания рыб в рыбоводных прудах.

На основе классических методов теории дифференциальных уравнений исследуют качественные свойства и устойчивость ряда моделей экосистем [7, 23, 28, 33, 39, 40, 42]. Обычно в таких моделях рассматриваются отдельные участки трофической цепи, включающие биогенные элементы, детрит, фитопланктон, зоопланктон, реже – рыб. В пространстве параметров модели находят области устойчивости полученных стационарных точек, а затем исследуется динамика фазовых переменных в зависимости от значений этих параметров. Как правило, суммарное количество вещества в экосистеме считается постоянным. Вопрос об устойчивости режима поведения математических моделей природных сообществ имеет большое значение. Исследование устойчивости динамической системы важно уже

хотя бы потому, что оно позволяет проанализировать различные механизмы функционирования экологических систем и отвергнуть те из них, которые порождают неустойчивые (негрубые) решения. Неустойчивые режимы просто не могут реализовываться в природе в течение длительного периода времени.

Для простейших математических моделей, которые допускают аналитическое исследование и одновременно дают качественно верное описание основных процессов в экосистеме, Н.Н. Моисеевым и Ю.М. Свирежевым было предложено название «минимальные модели». В этом названии подчеркивается стремление уловить в модели некую основную, «минимальную» структуру, которая отвечает за наиболее существенные динамические процессы в экосистеме. Минимальные модели являются одним из перспективных направлений развития математической экологии вообще, и математического моделирования водных экосистем в частности. Такие модели позволяют подкрепить большую имитационную модель некоторым качественным анализом, рассмотреть топологию фазового пространства и основные ее динамические свойства, что в значительной мере облегчает дальнейшую работу с ней. Заметим, что математическая формализация минимальной структуры, очевидно, не единственна, и поэтому минимальных моделей может быть несколько для каждого конкретного объекта.

В качестве примера в презентации N_P_Z_D_Model.ppt рассмотрены этапы построения и исследования пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной модели планктонной системы. Модель включает в себя биогенные элементы, фитопланктон, зоопланктон и планктонный детрит и учитывает наиболее важные процессы, которые определяют временную динамику биогенных элементов, фитопланктона, зоопланктона и детрита в водной экосистеме [23]. Статья с подробным описанием модели доступна в сети Интернет по адресу: http://www.matbio.org/2012/Podgornyj2012(7_299).pdf.

11.5. Трудности и некоторые нерешенные проблемы математического моделирования водных экосистем

Приступая к разработке математической модели, необходимо, прежде всего, правильно сформулировать и ограничить задачу. Формулировка проблемы подразумевает установление границ системы, выбор масштаба времени, выделение подсистем и агрегированных переменных. Ограничение задачи в пространстве и во времени обычно проще и, следовательно, точнее и определеннее, чем выделение экологических подсистем, которые должны будут включаться в модели. Некоторые из проектов Международной биологической программы, например, основывались на представлении о том, что необходимо моделировать экосистему в целом, безо всяких упрощений, без какого бы то ни было выделения подсистем. Однако при попытке окончательного синтеза были выявлены многочисленные пробелы. Их невозможно было восполнить результатами дополнительных опытов или наблюдений.

При преобразовании структуры реальной системы в ее математическую модель всегда существует некоторая потеря информации, поскольку трудно, а в отдельных случаях даже и невозможно, проверить на степень адекватности все параметры процессов. Следовательно, мы вынуждены идти на более простое описа-

ние. Вместе с тем при этом имеется потеря гибкости самой модели. Функциональные возможности модели, ее способности описывать переходные процессы и критические состояния оказываются более узкими по сравнению с реальной системой. Установить оптимальное количество подсистем, которые должны быть включены в модель для обеспечения приемлемой точности, довольно трудно, и нередко из-за недостатка данных приходится ограничиваться более низким уровнем точности, чем первоначально намечалось.

По способу представления пространственной структуры модели можно условно разбить на три группы:

- точечные (модели с сосредоточенными параметрами);
- резервуарные (или боксовые, камерные модели);
- непрерывные (модели с распределенными параметрами).

Если соответственно характеру задачи интерес представляют только самые общие черты динамики экосистемы, взаимодействия популяций и трансформации веществ, а пространственные изменения в пределах системы можно считать несущественными, то получают точечную модель экосистемы в виде системы обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка. При малом числе компонентов системы иногда удается провести качественный анализ, что, вместе с обозримостью модели, является ее важным достоинством. Точечные модели наиболее часто используются при моделировании нестратифицированных экосистем. Если характер задачи требует самого простого учета пространственной неоднородной области и грубого выделения в ней структурных подразделений, используется интегральный метод (или боксовые модели). В этом случае исследуемая область разбивается на некоторое множество непересекающихся подобластей, каждая из которых считается однородной. Для каждого резервуара учитываются лишь средние по нему значения концентраций химических и биологических компонентов и строится своя точечная модель. Поток компонента через жидкую границу из одного резервуара в другой описывается реакцией первого порядка с определенными коэффициентами массопереноса. Эти коэффициенты обычно представляются в виде суммы адвективного и турбулентного слагаемых и являются свободными параметрами. Их значения подбираются таким образом, чтобы согласовать результаты моделирования и наблюдений. Следовательно, боксовые модели являются эмпирическими. В реальных водоемах всегда можно выделить достаточно крупные части (сегменты с примерно однородными экологическими условиями), биодинамику которых можно описать «точечной» моделью. Задав или вычислив водообмен между сегментами все «точечные» модели можно объединить в целостную модель экосистемы водоема. В этом состоит их преимущество перед непрерывными моделями. Поскольку сегментную модель реализовать значительно проще, то такой подход во многих случаях является оправданным. Типичными представителями сегментных моделей служат, например, модели Ладожского озера [20], Охотского и Северного морей [15, 34]. Непрерывные модели, как правило, формулируются в терминах дифференциальных уравнений с частными производными, то есть массоперенос описывается с помощью уравнений адвекции и турбулентной диффузии. При достаточно большом количестве переменных модели решение такой задачи сопряжено со значительными математическими и техническими трудностями, поскольку при этом существенно увеличиваются затраты машинного времени и требования к возможностям вычислительной техники. Численное решение должно опираться на достаточно эффективные вычислительные алгоритмы, разработка которых сама по себе представляет непростую задачу. Кроме того, идентификация и верификация такого

рода моделей требуют большого числа экспериментальных данных, которыми мы не всегда располагаем.

Наиболее трудным и важным шагом в математическом моделировании экосистем является определение (или выделение) модельных переменных. Проблема состоит не в том, какие количественные меры использовать (численность, общую биомассу, сухой вес или энергетическое содержание), а в том, как разделить спектр организмов на ряд отдельных дискретных компартментов. Чисто биологический подход, основанный на таксономической классификации, имеет весьма ограниченную область применения. Когда мы имеем дело с большими экосистемными моделями, возникает потребность в формировании более крупных единиц. Как и в ранних моделях, структурирование в трофические уровни большинства современных моделей не идет дальше уровня зоопланктона. Возможно, это связано со сложившейся спецификой проведения гидробиологических исследований, которые, как правило, вовсе не ориентированы на построение математических моделей. Почти все модели касаются лишь пелагиали водоемов, даже если водоем мелкий. Однако изучение процессов массопереноса в системе вода – донные отложения чрезвычайно важно для понимания роли донных отложений в биотическом круговороте вещества и энергии в водоеме [16, 17]. Обмен соединениями биогенных элементов между донными отложениями и водой представляет собой сложную совокупность одновременно развивающихся процессов седиментации, аккумуляции, трансформации веществ и выделения со дна различных соединений. Все эти процессы сложным образом взаимосвязаны и зависят от параметров среды. В разработке их математического описания делаются пока только первые шаги, поскольку известны далеко не все механизмы, формирующие потоки соединений растворенных биогенных элементов со дна. Мало сведений о механизмах и перераспределении веществ в ходе их трансформации в верхних слоях донных отложений [17]. Имеется сравнительно небольшое число удачных моделей, где такие процессы учитываются. Пограничным сообществам, в том числе нейстону и важным в небольших водоемах макрофитам и химическому обмену на границах раздела фаз также пока уделяется недостаточное внимание.

Очень трудным и все еще плохо изученным вопросом моделирования является методика оценки значений эмпирических параметров модели. Существенный недостаток имеющихся моделей состоит и в том, что они имеют жесткую, предписанную разработчиком модели структуру и не отражают важнейшие свойства реальных экосистем, в частности, их адаптивность и способность менять свои структурно-функциональные характеристики (например, смену видового состава водного сообщества) в ответ на изменение внешних воздействий или условий. Включение в модель видовых популяций в какой-то мере спасает положение. Однако при этом резко возрастает число новых неизвестных параметров модели. Выход из создавшегося положения состоит в том, чтобы явным образом ввести в модель принцип адаптации. При этом такие параметры, как скорость роста, плодовитость, возраст достижения половой зрелости, избирательность питания и ряд других, подобных им величин, в модели не задаются, а подбираются самими организмами в процессе взаимодействия с другими организмами и средой. В модель вводятся только общебиологические и физические законы, вроде закона сохранения энергии или соотношения массы тела с тратами на обмен. По существу при таком подходе в модели имитируются микроэволюционные процессы [19]. Адаптационные модели популяций, сообществ и экосистем требуют совершенно иного

подхода к построению и исследованию моделей, поскольку элементами таких моделей являются отдельные особи, а процессы имеют стохастический характер. Адаптационный подход к моделированию водных экосистем, несомненно, имеет важное общеметодологическое значение, поскольку в нем отражается одно из основных свойств живой природы – изменчивость и приспособление.

Хотелось бы остановиться также на нескольких очень важных положениях и замечаниях, которые были сделаны более 30 лет тому назад Т.А. Айзатуллиным. Несмотря на весь уже имеющийся опыт моделирования, эти замечания по-прежнему остаются весьма актуальными и сегодня. «Современная всецелая ориентация на эмпирические и полуэмпирические уравнения и пренебрежение разработкой строгой математической теории, потребность в которой даже не ощущается широко среди экологов, ограничивает потенциальные возможности моделей водных экосистем описательными и интерпретационными задачами. Использование простых химических аналогий, обычно – уравнения скорости реакции первого порядка в качестве моделей трансформации компонент в водных экосистемах, может приводить к существенным ошибкам. Поэтому требуется четко устанавливать и учитывать границы адекватности этих моделей. Собственно же химические и ферментативные реакции в моделях экосистем пока не учитываются в явном виде, хотя некоторые из них являются существенными звеньями биохимических циклов органогенных элементов (C, H, O, N, P, S)» [2]. Сами же эти циклы являются необходимым условием существования и характерным признаком структурно-функциональной целостности экосистем, в отличие от популяций и сообществ [10, 31]. «Необходимые и достаточные критерии адекватности моделей экосистем не установлены. В большинстве современных работ вопросов адекватности моделей вообще не касаются или же ограничиваются совпадением данных расчета по модели и прошлых наблюдений, на основе которых как раз и строилась и идентифицировалась модель. То есть в качестве критерия адекватности используется контроль идентифицированности свободных параметров (калибрация модели). Это можно принять только в качестве первого необходимого условного критерия адекватности модели. Его, безусловно, нельзя назвать достаточным, учитывая неединственность решения обратных задач. В качестве второго, более жесткого критерия используется верификация модели. Для контроля при этом берутся данные наблюдений, не использованные при идентификации модели. Модель удовлетворяет второму критерию, если точный прогноз дан без изменения численного значения свободных параметров. В моделях третьего уровня адекватности ставится требование независимости параметров модели, в частности констант скоростей отдельных стадий, от значений концентраций компонент (ОВ, бактерий и др.), как текущих, так и начальных. Однако и этот критерий также не является достаточным. Использование сразу трех этих критериев позволяет отбросить неадекватные модели или установить границы условий, за пределами которых модель неадекватна. Вместе с тем недостаточность этих трех критериев, чтобы считать модель вполне адекватной, известна из опыта моделирования кинетики химических реакций, для каждой из которых можно предложить несколько разных моделей, удовлетворяющих всем трем критериям адекватности» [2, 5]. Таким образом, проблема поиска критериев адекватности моделей до сих пор остается одной из самых трудных и нерешенных проблем математического моделирования.

Степень сложности модельных разработок зависит от уровня представлений о предмете исследования, изученности механизмов отдельных процессов, обеспе-

ченности информацией. В современных моделях водных экосистем заложено множество предположений и допущений, справедливость которых не всегда легко проверить и оценить, поскольку, в отличие от гидрофизических и гидрохимических исследований, практически отсутствует система четких правил (законов) и их формализаций. Экологические закономерности носят в основном эмпирический характер, во многом очень неопределенны и недостаточно изучены. Поэтому весьма непросто сравнить между собой качество уже имеющихся моделей. При всем разнообразии используемых в настоящее время зависимостей точность всех моделей, как правило, невысока. «Математическое моделирование сталкивается с трудностями, которые имеют ту же природу, что и при решении обратных задач и связаны с неединственностью и необходимостью установления адекватности модели» [2]. Сложности теоретического и технического порядка при построении имитационных моделей водных экологических систем велики, но все-таки самым важным является недостаточная степень разработанности биологической концепции функционирования таких систем и доброкачественность исходных данных [6, 18].

Заключение

Математическое моделирование как один из перспективных методов современных гидробиологических исследований в настоящее время активно развивается и совершенствуется. Вместе с тем следует понимать, что разработка каждой новой модели представляет собой достаточно сложную творческую и во многих отношениях неформальную задачу. Неслучайно поэтому, по меткому выражению В.В. Меншуткина, процесс создания хорошей, по-настоящему работающей модели нередко рассматривается как «искусство моделирования» [18]. Для того чтобы создать модель, требуются знания и опыт многих специалистов из самых разных областей. Как правило, большие современные математические модели водных экосистем разрабатываются коллективами исследователей – отдельными лабораториями, исследовательскими центрами и международными группами с использованием соответствующих баз данных и знаний. Следует особо отметить и то, что создание качественной математической модели водных экосистем настоятельно требует определенной системности и координации сбора данных гидрологических, гидрохимических и гидробиологических наблюдений.

Список литературы

1. Азовский А.И. Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биологии, 2001. Т. 62. № 6. С. 451–459.

2. Айзатуллин Т.А. Расчет и моделирование трансформации органических веществ / Методы исследования органического вещества в океане. М.: Наука, 1980. С. 311–331.

3. Айзатуллин Т.А., Леонов А.В. Кинетика трансформации соединений биогенных элементов и потребления кислорода в морской воде (математическое моделирование) // Океанология. 1975. Т. 15. Вып. 4. С. 622–632.

4. Айзатуллин Т.А., Леонов А.В. Кинетика и механизм трансформации соединений фосфора и потребления кислорода в водных экологических системах (математическое моделирование) // Вод. ресурсы. 1977. Т. 4. № 2. С. 41–55.

5. Айзатуллин Т.А., Шамардина И.П. Математическое моделирование экосистем континентальных водотоков и водоемов // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Моделирование водных экосистем. М.: ВИНИТИ, 1980. Т. 5. С. 154–228.

6. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.

7. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 182 с.

8. Бизина Е.В. Соотношение пресса хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции структуры и функционирования сообществ: обзор гипотез // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58. № 5. С. 26–45.

9. Бульон В.В. Структура и функция микробиальной «петли» в планктоне озерных экосистем // Биология внутренних вод. 2002. № 2. С. 5–14.

10. Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 285 с.

11. Варфоломеев С.Д., Гуревич К.Г. Биокинетика: практический курс. М.: ФАИР-ПРЕСС, 1999. 720 с.

12. Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л.: Наука, 1986. 155 с.

13. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.

14. Леонов А.В. Математическое моделирование процессов биотрансформации веществ в природных водах // Вод. ресурсы. 1999. т. 26. № 5. С. 624–630.

15. Леонов А.В., Сапожников В.В. Биогидрохимическая модель трансформации органогенных веществ и ее использование для расчета первичной продукции в экосистеме Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря: Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО, 1997. С. 143–166.

16. Мартынова М.В. Азот и фосфор в донных отложениях озер и водохранилищ. М.: Наука, 1984. 158 с.

17. Мартынова М.В. Донные отложения как составляющая лимнических экосистем. М.: Наука, 2010. 243 с.

18. Меншуткин В.В. Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука, 1993. 160 с.

19. Меншуткин В.В. Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция). Петрозаводск – Санкт-Петербург, 2010. 416 с.

20. Меншуткин В.В., Воробьева О.Н. Модель экологической системы Ладожского озера / Современное состояние экосистемы Ладожского озера / Под ред. Н.А. Петровой, Г.Ф. Расплетиной. Л.: Наука, 1987. С. 187–200.

21. Подгорный К.А. Математическое моделирование пресноводных экосистем нестратифицированных водоемов (алгоритмы и численные методы). Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. 328 с.

22. Подгорный К.А. Раздел «Модели водных экосистем» в гипертекстовой информационной системе «Динамические модели в биологии» (режим доступа: http://www.dmb.biophys.msu.ru/). М.: МГУ, 2003.

23. Подгорный К.А. Исследование свойств пространственно однородной математической модели четырехкомпонентной планктонной системы // Математическая биология и биоинформатика. 2012. Т. 7. № 1. С. 299–321. (Режим доступа http://www.matbio.org/2012/Podgornyj2012(7_299).pdf).

24. Прокопкин И.Г. Математические модели в теории и практике биоманипулирования «top-down» (обзор) // Биология внутренних вод. 2004. № 1. С. 3–11.

25. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М.: Изд-во МГУ, 1993. 302 с.

26. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическая биофизика. М.: Наука, 1984. 304 с.

27. Рубин А.Б., Пытьева Н.Ф., Ризниченко Г.Ю. Кинетика биологических процессов. М.: Изд-во МГУ, 1987. 304 с.

28. Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М.: Наука, 1987. 366 с.

29. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.

30. Страшкраба М., Гнаук А. Пресноводные экосистемы: математическое моделирование. М.: Мир, 1989. 376 с.

31. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. Киев: Наукова думка, 1971. 252 с.

32. Allen T.F.H., Starr T.B. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago: Univ. Chicago Press, 1982. 386 p.

33. Edwards A.M., Brindley J. Zooplankton mortality and the dynamical bahaviour of plankton population models // Bull. Math. Biol., 1999. V. 61. P. 303–339.

34. Fransz H.G., Mommaerts J.P., Radach G. Ecological modelling of the North Sea // Neth. J. Sea Res. 1991. V. 28 (1/2). P. 67–140.

35. Herendeen R.A. Bottom-up and top-down effects in food chains depend on functional dependence: an explicit framework // Ecol. Modelling. 2004. V. 171. P. 21–33.

36. Jorgensen S.E. State-of-the-art of ecological modelling with emphasis on development of structural dynamic models // Ecol. Modelling. 1999. V. 120. P. 75–96.

37. King A.W. Hierarchy theory: a guide to system structure for wildlife biologists / Ed. Bissonette J.A. Wildlife and landscape ecology. Effects of pattern and scale. N.Y., Berlin: Springer, 1997. P. 185–214.

38. Mackas D.L., Denman K.L., Abbot M.R. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular // Bull. Mar. Science. 1985. V. 37. P. 652–674.

39. Malchow H., Petrovskii S.V., Medvinsky A.B. Numerical study of plankton-fish dynamics in a spatially structured and noisy environment // Ecol. Modelling. 2002. V. 149. P. 247–255.

40. Scheffer M. Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model // Oikos. 1991. V. 62. P. 271–282.

41. Stone L., Weisburd R.S.J. Positive feedback in aquatic ecosystems // Trends in ecology and evolution. 1992. V. 7. P. 263–267.

42. Venturino E., Medvinsky A.B. The role of periodic boundary forcing in plankton pattern formation // Ecol. Modelling. 2001. V. 140. P. 255–270.

43. Wiens J.A. Ecology 2000: an essay on future directions in ecology // Ecol. Soc. Amer. Bull. 1992. V. 73. P. 165–170.

Глава XII

ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Введение

В настоящее время при усиливающемся антропогенном воздействии и тенденции к деградации экосистем водохранилищ первостепенное значение приобретает проблема улучшения их экологического состояния и использования. Результаты многолетних исследований показывают, что успешно решить эту проблему можно основываясь на концепции рационального использования водохранилищ в условиях растущего антропогенного пресса [1, 2, 3]. Одним из составных элементов концепции является положение об улучшении использования и охраны природных ресурсов акваторий и береговых зон на основе организации их пространственной и функциональной структуры путем районирования, планировки и обустройства водохранилищ [2, 4]. Причем экологическое обустройство (реконструкция) отдельных частей акваторий водохранилищ, предполагающее, в частности, обеспечение оптимального для функционирования экосистемы гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов, должно способствовать сохранению, восстановлению, где это необходимо, и повышению биопродукционного потенциала каждого конкретного водоема.

Гидрологический режим определяет функционирование биотического звена экосистем водохранилищ. При этом среди набора абиотических показателей колебания уровня и динамические процессы оказывают главное влияние на условия существования сообществ живых организмов в мелководной и глубоководной зонах этих водоемов. Сезонное понижение уровня, обусловленное режимом эксплуатации водохранилища, усиливает интенсивность прибрежных динамических процессов (волн и течений), что, в свою очередь, приводит к трансформации и перераспределению местообитаний гидробионтов, изменению качества донного субстрата и, в целом, – к ухудшению состояния биотопов. Активная волновая деятельность в обширных озеровидных плесах водохранилищ существенно снижает количество перспективных воспроизводственных и нагульных местообитаний рыб.

В глубоководной зоне водохранилищ общая циркуляция вод является главным фактором формирования и перераспределения полей гидрофизических характеристик, перемещения и распределения гидробионтов, формирования их устойчивых скоплений – зон аккумуляции биомассы.

Специфичность гидрологического режима водохранилищ как новых водных объектов [20] заключается в том, что он сочетает в себе элементы режима рек и озер. Поэтому знание особенностей протекания на речных и озеровидных участках водохранилищ гидрологических и, в первую очередь, динамических процессов позволит выявить закономерности их воздействия на условия жизнедеятельности гидробионтов и наметить пути преодоления последствий негативного влияния динамики вод на формирование среды обитания гидробионтов. Создание оп-

тимальных условий жизнедеятельности водных организмов на отдельных участках водохранилища может осуществляться посредством изменения их гидродинамического режима с использованием различных инженерно-технических мероприятий, приводящих в конечном итоге к позитивному изменению гидродинамического режима участка.

Наряду со значительной отечественной и зарубежной гидрологической и гидробиологической информацией, накопленной за последние десятилетия на водохранилищах разного типа, отмечается крайний недостаток обобщений и комплексного описания закономерностей воздействия гидродинамических процессов, таких как волны и течения, на функционирование сообществ гидробионтов.

Таким образом, наша задача – свести имеющиеся данные в этой области в одной работе для удобства восприятия информации и понимания закономерностей воздействия гидродинамических процессов (волн и течений) на биотическое звено (беспозвоночных и рыб) экосистем водохранилищ.

12.1. Влияние уровенного режима и динамики вод на распределение гидробионтов в мелководной зоне

Влияние гидродинамического воздействия и колебаний уровня на кормовую базу рыб.

Процессы разрушения продуктивных мелководных участков приняли особенно большие масштабы в озерных плёсах Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского водохранилищ. На открытых, пологих, песчаных мелководьях длительные штормы приводят к уничтожению всякого животного корма в толще воды. Быстрее всего гибнут фильтраторы – ветвистоусые рачки [10]. Фауна открытых песчаных мелководий, подверженных волновому перемешиванию, значительно беднее, чем заросших и глубоководных участков водоема [40]. Негативным влиянием волнового воздействия и периодического осушения объясняется существование тесной положительной корреляционной зависимости (r = + 0,93) между глубиной и общим числом обнаруженных видов бентоса [41], минимальное число которых отмечено на глубинах до 2 м (глубинах разрушения ветровых волн и формирования вдольбереговых течений), а максимальное – на глубине 5,5 м (ppt[1], табл. 12.1).

Роль степени защищенности мелководных местообитаний от гидродинамического воздействия на развитие бентоса исследовалась В.П. Семерным и Ф.Д. Мордухай-Болтовским [38] на примере Рыбинского и Иваньковского водохранилищ, имеющих разную интенсивность волнового воздействия на мелководные местообитания при сходных ветровых условиях. Ими показано, что различие в биомассе бентоса между защищенными и незащищенными мелководьями в водохранилищах может достигать до 40 раз.

Охарактеризованные закономерности распределения биомасс бентоса объясняются тем, что прибойная зона открытого мелководья испытывает максимальные по интенсивности и повторяемости нарушающие воздействия – осушение и волновую эрозию дна разной интенсивности, что приводит к формированию на этих

[1] См. диск с презентацией, подготовленной авторами для учебного процесса каф. экологии ННГУ.

местообитаниях специфической бедной видами фауны, обладающей наиболее эффективными защитными механизмами против динамических воздействий.

Попытка подсчитать коэффициент корреляции между биомассой бентоса крупных водохранилищ и колебаниями уровня в них [36] показала, что он сравнительно мал (r = – 0,37). Вместе с тем корреляционное отношение, указывающее на нелинейность связи, оказалось гораздо выше – (– 0.71): с увеличением колебаний уровня происходит угнетение развития бентоса.

Степень воздействия осушения на беспозвоночных в значительной мере зависит от временных параметров этого процесса. Если его начало совпадает с началом естественного «неблагоприятного фактора» (наступлением зимы), животные успевают подготовится к неблагоприятным условиям (мигрировать, образовать покоящиеся стадии и т.д.). Весной при совпадении обводнения с процессом повышения температуры восстановление ценозов идет достаточно интенсивно, и биоценоз качественно и количественно восстанавливается до уровня, предшествовавшего осушению. Этому способствует следующее: а) при осушении и промерзании гидробионты лучше всего выживают в грунтах с высокой влагоёмкостью [37], представленных в основном толстым слоем ила с большим содержанием отмершей растительности; б) развитие идет под защитой субстрата – прошлогодней и новой растительности; в) развитие идет при слабой пищевой активности рыб из-за низкой температуры и нереста.

Более раннее начало осушения приводит к тому, что многие виды погибают, не успевая полностью завершить свое развитие и оставить покоящиеся стадии [21]. Но более подвижные организмы успевают мигрировать на более глубокие участки, отступая вместе с водой. В результате на обсыхающем прибрежье часто наблюдается «мнимое» повышение биомассы в результате скопления организмов на участках с остатками воды [37].

Более позднее осушение способствует выживанию организмов, образующих покоящиеся стадии, но снижение уровня после замерзания водоема приводит к тому, что верхний слой донного субстрата примерзает к нижней поверхности льда. При обводнении лед всплывает, разрушая структуру субстрата. Многолетнее осушение, которое наступает в маловодные годы (например, трехлетнее осушение мелководий Рыбинского водохранилища в 1971–1973 гг.), можно рассматривать как катастрофу для осушаемых мелководий, когда биота этих местообитаний практически полностью гибнет. Формирование фауны в защищенном прибрежье после ее гибели в результате 3-летнего обнажения грунтов проходит аналогично таковому на впервые заливаемых площадях. В первую очередь залитые участки заселяют хирономиды как путем миграции из ранее обводненных площадей, так и путем «вторжения» с воздуха. Наряду с хирономидами таким же путем вселяются и другие насекомые, имеющие водных личинок [15, 37].

Вероятность катастрофических последствий воздействия осушения наиболее велика на участках мелководья между изобатами 3 и 5 м. По данным С.С. Бакастова [5], снижение уровня ниже 3 м, в среднем, происходит раз в 2 года, а ниже 4 м – раз в 4 года. За это время на данных участках успевает образоваться биоценоз, на котором, кроме специфической фауны осушных местообитаний, развивается фауна, неприспособленная к воздействию периодического осушения. Эти гидробионты не выдерживают осушения и практически полностью погибают, приводя к значительным колебаниям обилия беспозвоночных.

Колебания уровня и условия нагула рыб. Исследования зависимости посещаемости рыбами мелководных нагульных местообитаний от колебаний уровня проводились в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на основе данных траления и сетных обловов на заостровных участках с глубинами 2–2,5 м [8]. Формирование рыбных скоплений на этих местообитаниях происходит в апреле-мае и связывается с нерестом. Продолжительность существования скоплений определяется сроками наступления благоприятных условий для нереста массовых фитофильных видов рыб. Нагульные скопления начинают формироваться во второй половине июня, достигая максимума численности, как правило, в июле. Их основу составляют неполовозрелые особи леща и синца (в %-м соотношении: лещ – 62, синец – 22).

На начальном этапе формирования скопления временные параметры примерно сходные и в меньшей степени зависят от колебаний уровня. При позднем достижении максимума уровня (1994 г.) нагульные скопления неполовозрелых леща, синца и плотвы образовались во второй декаде июня и достигли максимальной численности во второй декаде июля при максимальном уровне (ppt[2], рис. 12.1 а). В 1995 году (ppt[3], рис. 12.1 б), когда максимум уровня отмечался уже в конце мая (101.8 м БС), нагульные скопления, в основном неполовозрелого леща, также образовались во второй декаде июня, но максимальной численности достигли раньше, чем в 1994 г. – в третьей декаде июня с началом понижения уровня. Наиболее выраженная зависимость состояния рыбных скоплений защищенных участков осушаемых мелководий от уровня наблюдалась на этапе после достижения максимальной численности рыб. Процесс снижения численности рыб в скоплениях был обусловлен снижением уровня водохранилища. Так, в 1994 году улов снизился в 7 раз при снижении уровня на 0,5 м, а в 1995-м – в 3 раза при снижении уровня на 30 см (ppt[4], рис. 12.1).

Для изучения вопроса влияния уровня на скопления рыб в пределах участков открытого неосушаемого мелководья были проведены исследования с проведением еженедельных тралений на пойменных участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища в местах с глубинами 4–5 и 6–7 м.

На обводненных мелководьях, в отличие от участков защищенного осушаемого мелководья, нагульные скопления рыб образуются практически сразу после окончания периода нереста, и уже в июне численность этих скоплений достигает максимума или близка к нему (ppt[5], рис. 12.2 а–в). Дальнейшая направленность динамики численности скоплений зависит от стабильности уровня. Например, в 1991 и 1993 году уровень достиг максимальной отметки к концу мая и держался практически неизменным до сентября-октября. В этих условиях в течение всего периода наблюдений отмечалось повышение уловов на траление с максимумом в августе-сентябре (ppt[6], рис. 12.2 а, б). В 1992 и 1994 г. сразу после достижения максимума уровня наблюдалось его снижение. Сходные изменения наблюдались и в численности скоплений рыб на мелководьях. В 1992 г. в конце мая уровень достиг максимальной отметки и затем сразу началось его достаточно быстрое

[2] См. 1.
[3] См. 1.
[4] См. 1.
[5] См. 1.
[6] См. 1.

снижение. Из-за ранней сработки уровня массового захода нагуливающихся рыб на мелководья не наблюдалось (ppt[7], рис. 12.2 в). В этот год были отмечены самые низкие уловы в течение нагульного периода. Одновременно со снижением уровня наблюдалось и снижение уловов. В 1994 г. наибольшие отметки уровня наблюдались с мая до третьей декады июля. В этот период отмечались максимальные уловы на траление (ppt[8], рис. 12.2 г). В последней декаде июля началось снижение уровня и одновременное с ним снижение уловов.

На основе регрессионного анализа были получены достаточно тесные зависимости величин среднемесячных уловов (Ул) от уровня (*Z*) в 1992 и 1994 г.:

$$Ул_{92} = -1279 + 12.9Z \qquad (r = 0.88 \text{ при } P < 0.01),$$

$$Ул_{94} = -1711 + 17.2Z, \qquad (r = 0.94 \text{ при } P < 0.05).$$

Таким образом, в нагульный период уровень водохранилища оказывает опосредованное и прямое воздействие на временные и пространственные характеристики рыбных скоплений. Опосредованное воздействие сказывается через зависимость от уровенного режима процесса развития кормовой базы рыб при обводнении потенциальных нагульных участков на защищенных осушаемых местообитаниях. Прямое воздействие уровня связано с высокой чувствительностью рыб к его колебаниям. Рыбы, обитающие в водохранилищах, вероятно, адаптированы к колебаниям уровня, что позволяет им заблаговременно уйти из осушаемой зоны мелководий. Это проявляется как на осушаемых, так и постоянно обводненных местообитаниях. При достаточной степени обводненности формирование рыбных скоплений идет вне зависимости от колебаний уровня. Направленность процесса изменения численности скоплений зависит от стабильности уровня.

Колебания уровня и выживаемость молоди рыб. Оценка влияния уровенного режима на урожайность поколений наиболее массовых фитофильных видов рыб, молодь которых играет важную роль в продукционных процессах на мелководьях, проводилась на примере Рыбинского водохранилища [7, 8]. Поскольку на разных этапах процесса воспроизводства на выживание молоди влияют различные параметры уровенного режима, определялась как степень их совокупного воздействия, так и вклада каждого из факторов в это воздействие.

Рассматривались следующие параметры уровенного режима Рыбинского водохранилища: максимальный уровень (Z_{max}), выраженный в абсолютных отметках (м); время достижения максимального уровня (T_{max}) в днях, отсчитываемых от 1 января; начало летней сработки уровня ($Тл_{ср}$), отсчитываемое в днях от 1 мая; скорость летней сработки уровня ($Vл_{ср}$) за период с момента начала сработки до конца июля (см/сут); минимальный уровень сработки (Z_{min}) в метрах; время достижения минимального уровня (T_{min}) в днях, отсчитываемых от 1 января. Дополнительно был введен показатель суммарного тепла, накапливаемого водной массой за безледный период (θ, град/ дни), характеризующий достаточно важный температурный фактор в жизни рыб [12, 28]. Использовались фактические многолетние (1947–1987) значения урожайности трех нерестящихся на мелководье видов рыб Рыбинского водохранилища: леща (*Л*) по данным Л.К. Ильиной и Н.А. Гордеева [12], плотвы (*П*) и синца (*С*) по данным А.С. Стрельникова [39].

Анализ данных показал, что зависимость между значениями рыбопродукции и параметрами уровенного режима нелинейная. Для учета нелинейности связей

[7] См. 1.
[8] См. 1.

применялся метод пошаговой процедуры, с помощью которого были получены уравнения множественной регрессии, где последовательность коэффициентов определялась значимостью входящих в уравнения параметров уровенного режима:

$$Л = -821 - 17Vл_{ср} + 0.06\theta + 7Z_{\max} + 0.3Тл_{ср}, (R^2 = 0.75 \text{ при } P < 0.01),$$

$$П = 814 - 24Z_{\min} + 19Vл_{ср} + 14Z_{\max} + 0.5\theta + 0.3T_{\max},$$

$$(R^2 = 0.96 \text{ при } P < 0.01),$$

$$С = -339 + 13Z_{\max} - 0.7T_{\max} + 15Vл_{ср} - 8Z_{\min}, \quad (R^2 = 0.71 \text{ при } P < 0.01).$$

Как показал анализ, наибольшее значение в формировании урожайности имеют у синца параметры «максимальный уровень» и «время достижения максимального уровня». Это вполне логично, т.к. синец приходит на нерест первым из указанных видов рыб и скорость залития нерестового субстрата для него наиболее актуальна. В меньшей степени от этих параметров зависит плотва, которая нерестится позже синца. Когда подъем воды в водохранилище практически заканчивается, нерестится лещ, поэтому у него значимым является только показатель $Z_{\max}$.

Следующим воздействием, оказывающим большое влияние на результаты нереста, является снижение уровня, вызывающее перемещение молоди на другие биотопы. Это снижение может быть охарактеризовано параметром «начало летней сработки уровня». Данный параметр играет определенную роль только для леща. Для него более благоприятны годы с поздним началом сработки уровня водохранилища. Ранняя сработка уровня ухудшает условия нагула молоди леща и увеличивает ее смертность от выедания хищниками.

Достаточно большое влияние на эффективность воспроизводства рыбных запасов оказывает режим сработки уровня в летне-осенний период. Позднее и замедленное его снижение в период с августа по октябрь приводит к тому, что молодь остается в понижениях дна, не имеющих связи с глубоководной зоной, и погибает в подледный период. Глубокая зимняя сработка уровня (приближающаяся к мертвому объему водохранилища) приводит к вынужденным перемещениям рыб с тратой энергии, необходимой для выживания в течение 3–4 месяцев до начала питания, к повышенной доступности хищникам, к гибели от удушья в отшнурованных понижениях дна [26].

Для выяснения роли сработки уровня в формировании урожайности фитофильных видов, в наши расчеты были введены следующие параметры уровенного режима: «скорость летней сработки уровня», «минимальный уровень сработки» и «время достижения минимального уровня».

Первый параметр оказался значимым для всех исследованных видов, но у леща, в отличие от других рыб, полученная зависимость оказалась отрицательной. Это связано с тем, что из-за позднего нереста и низкого темпа роста (по сравнению с остальными указанными видами) молодь леща не успевает набрать необходимых кондиций для обитания на незаросших водной растительностью биотопах. Поэтому ранняя и сравнительно быстрая сработка уровня оказывает негативное влияние на урожайность леща. Молодь плотвы и синца на этот параметр реагируют положительно в связи с морфологической и физиологической готовностью к обитанию на незаросших биотопах.

Вторая возможная причина значимости параметра «скорости летней сработки уровня» для плотвы и синца в том, что при поздней и медленной сработке происходит задержка молоди в остаточных водоемах на литорали с последующей её гибелью, т.к., по данным А.Г. Поддубного [26], молодь плотвы может составлять до 10% от общего числа погибших рыб.

Указанные причины объясняют значимость параметра «минимальный уровень сработки» для плотвы и синца, зимующих в непосредственной близости от уреза, вынужденных менять место зимовки с каждой подвижкой уровня, перемещаясь ближе к участкам с максимальными глубинами. Обратная зависимость урожайности этих видов от параметра Z_{min} скорее всего определяется кислородными условиями на мелководьях в подледный период. Так, согласно Т.Н. Курдиной и Н.В. Буторину [16] при сработке уровня в зимний период на мелководные участки поступают обескислороженные грунтовые воды и при очень медленном водообмене содержание кислорода снижается до значений 0,1–1,0 мг/л.

Последний параметр, который был рассмотрен нами, – «суммарное тепло, накапливаемое водной массой за безледный период», не относится к уровенному режиму, но его роль в формировании урожайности отмечалась авторами, ранее исследовавшими данный вопрос [12, 28]. Он оказался значимым только для леща и плотвы. Такое обстоятельство, возможно, объясняется тем, что ежегодно на момент нереста указанных видов в регионе Рыбинского водохранилища отмечается похолодание, параметры которого (момент наступления, продолжительность и степень понижения температуры) могут в значительной степени определять интенсивность нереста и выживание икры и молоди леща и плотвы.

Таким образом, переменный уровень в значительной степени определяет эффективность использования рыбами мелководных местообитаний, накладывая множество временных и пространственных ограничений. Опосредованно он влияет на скорость и уровень развития кормовой базы рыб. К прямым воздействиям относятся зависимость от режима уровня степени и времени затопления потенциальных мест нереста, определяющих его интенсивность и эффективность, а также продолжительность существования и размеры мелководных нагульных скоплений практически всех возрастных групп рыб.

Динамика вод и распределение рыб. В настоящее время недостаток материалов совместных гидродинамических и ихтиологических исследований не позволяет достаточно полно охарактеризовать закономерности распределения рыб в зависимости от структуры ветровых, стоковых и суммарных течений в пределах мелководий верхневолжских водохранилищ. Вместе с тем в результате совместного анализа данных тралений на глубинах 4–5 м в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, значений скорости ветра в момент съемок и соответствующих средних на вертикали скоростей ветрового течения нами рассмотрены закономерности распределения рыб в пределах открытого мелководья только в зависимости от ветрового волнения (опосредованно через изменение скорости ветра) и от скорости ветрового течения.

Исследования показали, что в мелководной зоне ветровое перемешивание помимо собственно динамического воздействия, связанного с орбитальным движением частиц воды, приводит к взмучиванию донного субстрата. Возникающая повышенная концентрация взвесей, в свою очередь, затрудняет дыхательную функцию и фильтрационное питание рыб. Длительное ветровое воздействие способствует усилению негативного влияния указанных факторов, что вызывает эми-

грацию рыб в смежные, недоступные для нарушающего гидродинамического воздействия, биотопы. В речных плесах водохранилища – это как более глубокие участки русла и прирусловой поймы (1 на рис. 12.3 а, ppt[9]), так и участки поймы под подветренным коренным или островным берегом (2 на рис. 12.3 а, ppt[10]). В штилевую погоду скопления рыб с высокой плотностью (1 на рис. 12.3 б, ppt[11]) образуются на наиболее продуктивных местообитаниях поймы, а в русле остаются, в основном, типичные пелагические виды, практически не встречающиеся на пойменных местообитаниях.

В результате еженедельных тралений было выявлено, что плотность и устойчивость скоплений рыб на участках открытого неосушаемого мелководья в значительной степени зависит от силы ветрового воздействия. Величина уловов на местообитаниях с глубинами 4–5 м в ветреные дни резко снижалась (ppt[12], рис. 12.4 а, б). В случае преобладающих штилевых условий наблюдалась самая высокая временная стабильность рыбных скоплений (ppt[13], рис. 12.4 в) – коэффициент вариации величин уловов составил 34% (1993 г.), тогда как в 1992 и 1994 г. он соответственно равнялся 83 и 87%.

Относительно невысокие значения коэффициентов корреляции между скоростью ветра и величиной улова в 1992 и 1994 году могут быть объяснены тем, что по причине недостаточного объема выборки при расчетах не учитывалось направление ветра, т.е. не учитывался эффект подветренного и наветренного берега, а при анализе подобной зависимости это достаточно важно. Например, участок мелководной акватории Волжского плеса Рыбинского водохранилища, на котором велись исследования, располагался у берега, который был подветренным для ветров южных и западных румбов и наветренным для ветров северных румбов, преобладающих на Рыбинском водохранилище. Соответственно, при южных ветрах волновое воздействие на эти местообитания рыб значительно слабее, чем при северных. Поэтому во время южных ветров улов и количество видов в них меньше, чем в штиль, но значительно больше, чем при ветрах северного направления (ppt[14], рис. 12.5).

В Главном плесе водоема, где волнение достигает максимальной силы, на мелководном местообитании до глубины 4 м регистрируется плотность рыб в 2–2.5 раза ниже, чем на смежных участках с глубинами от 4 до 8 метров.

Выявленные зависимости величины уловов от скорости ветра с точки зрения гидродинамического воздействия, скорее всего, обусловлены интенсивностью волнового перемешивания и, следовательно, величинами максимальных донных скоростей в волновых потоках.

Для выяснения возможной связи величин уловов со скоростью ветрового течения между ними была рассчитана парная корреляция. Регрессионный анализ показал, что полученная линейная модель достаточно хорошо аппроксимирует зависимость между величинами уловов (*У*) и скоростью ветрового течения (*Vв*):

---

[9] См. 1.
[10] См. 1.
[11] См. 1.
[12] См. 1.
[13] См. 1.
[14] См. 1.

$$У = 20.4 - 4.4Vв \qquad (r = 0.72 \text{ при } p < 0.05)\ .$$

Таким образом, исследования показали, что основным фактором, определяющим более низкую эффективность использования открытых мелководий рыбами в нагульный период, по сравнению с защищенными мелководьями и русловыми участками, является воздействие прибрежных гидродинамических процессов. Негативное влияние гидродинамики на среду обитания рыб приводит к низкой временной и пространственной стабильности скоплений. Лимитирование гидродинамическим воздействием развития водной растительности на участках открытых мелководий приводит к снижению обеспеченности фитофильных рыб нерестовыми субстратами и местообитаниями для нагула их молоди.

12.2. Циркуляция вод и распределение гидробионтов в глубоководной зоне водохранилищ

Влияние циркуляции вод на распределение планктона. Пространственная неоднородность фитопланктона во многом обусловливается процессами с временной изменчивостью, соизмеримой со скоростями роста организмов. Для водорослей, период генерации которых в водоеме составляет 0.5–5 сут. [11], таким процессом является ветровое воздействие синоптического масштаба изменчивости (3–15 сут.), нарушающее макрораспределение фитопланктона при скорости ветра > 3–5 м/с [43].

В озеровидных плесах крупных долинных водохранилищ одним из определяющих факторов, способствующих образованию устойчивых скоплений планктона, служит крупномасштабная ветровая циркуляция вод, формирующаяся при различных гидрометеорологических условиях и отличающаяся сложностью своей пространственно-временной структуры [30, 35]. Сложность структуры циркуляции, в свою очередь, может характеризоваться такими количественными показателями, как выборочная круговая дисперсия направления переноса воды (V_m) на локальных участках водоема [19], описывающая степень завихренности потоков, и средняя векторная скорость переноса воды, отражающая его интенсивность на этом же участке $(\vec{V}_{cp})$:

$$V_m = 1 - r\ ;\ r = \sqrt{B^2 + C^2}\ ;$$

$$\overline{B} = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\cos\alpha_i\ ;\ \overline{C} = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\sin\alpha_i\ ;$$

$$\vec{V}_{cp} = \sum_{i=1}^{n}\vec{V}_i\ , \qquad (12.1)$$

где α_i –направление течения в некоторой точке выделенной области; n – количество точек.

Для характеристики количественного развития фито- и зоопланктона нами были выбраны его биомасса ($Б$) и отдельно для фитопланктона – содержание хлорофилла «а» ($Хл"а"$). Причем в целях сравнения превышения в концентраци-

ях $Хл"а"$ и $Б$ без учета особенностей развития водорослей и планктонных животных в сезонном и многолетнем циклах рассчитывалось относительное содержание $Хл"а"$ и $Б$ путем нормирования их значений на станциях для каждой съемки соответственно по минимальным значениям:

$$Хл_o = Хл"а"/\ Хл_{\min};\ Б_o = Б/Б_{\min}.$$

Горизонтальная протяженность области расчета V_m вокруг станций составляла 8–10 км, чтобы в наибольшей степени охарактеризовать изменения структурных элементов циркуляции воды.

На примере Главного плеса Рыбинского водохранилища при сравнении распределения в верхнем слое (0–2 м) $Хл_o$, $\vec{v}_{cp}$ и V_m за многолетний период на станциях 1–4 (ppt[15], рис. 12.6 а) были выявлены следующие особенности [33]. Увеличение значений V_m сопровождалось уменьшением v. Рост величин $Хл_o$ происходил по мере снижения v и повышения V_m (ppt[16], табл. 12.2). Ввиду нелинейности связей между V_m и v, а также $Хл_o$ и v для их характеристики исходный ряд средней скорости переноса воды трансформировался с использованием показательной функции $v_* = v^{-4}$, которая подбиралась эмпирически. Взаимосвязь рассматриваемых параметров с вероятностью $P \le 0.001$ описывалась уравнениями регрессии:

$$V_m = 0.064 + 3.671 v_* \text{ при } v \ge 1.6 см/с,\ r = 0.82, n = 36;$$
$$Хл_o = 2.278 + 26.87 v_* \text{ при } v \ge 1.6 см/с,\ r = 0.66, n = 36;$$
$$Хл_o = 1.994 + 6.804 V_m,\ (r = 0.75, n = 36).$$

Две последние зависимости сопоставлялись с характером циркуляции вод в районе станций. Так, в случае интенсивного однонаправленного переноса, возникающего под действием ветров северной и южной четверти, среднее для каждой ветровой ситуации относительное содержание хлорофилла на станциях наименьшее. При завихрении и ослаблении скорости потока $Хл_o$ постепенно увеличивается и достигает наибольшего значения после образования локального круговорота с минимальными скоростями течения (ppt[17], рис. 12.6 б).

На станции 5, расположенной на границе Волжского и Главного плесов, корреляция между $Хл_o$, $\vec{v}_{cp}$ и V_m оказалась статистически недостоверной. Вместе с тем обнаружена достаточно тесная связь относительного содержания хлорофилла с направлением ветра, приводящего к сгонно-нагонным явлениям в озеровидной части Волжского плеса водохранилища. При ветрах северной четверти и соответственно южном переносе воды на данной станции отмечено увеличение $Хл_o$, а

[15] См. 1.
[16] См. 1.
[17] См. 1.

при ветрах южной четверти и северном переносе – его уменьшение (ppt[18], рис. 12.7). Следует отметить, что в последнем случае существенный вклад в общую динамику водной массы плеса наряду с ветровыми течениями вносят стоковые течения р. Волги. Таким образом, исследуемая часть речного Волжского плеса может рассматриваться как крупный залив, где в зависимости от направления ветра происходит или аккумуляция фитопланктона, или рассеивание сообществ планктонных водорослей.

Установление факта влияния интегральной циркуляции вод на распределение скоплений гидробионтов позволило в дальнейшем на полигонах Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ детализировать связь между горизонтальным мезомасштабным распределением планктона и структурными элементами циркуляции водных масс. Так, в результате проведения последовательных гидрологогидробиологических съемок в мае – сентябре 1987 г. было отмечено, что при ветрах восточной и западной четверти на полигоне, расположенном в западной части Главного плеса Рыбинского водохранилища, сформировалась циркуляция вод, состоящая из 2–4 циклонических и антициклонических круговоротов. Для большинства съемок отмечалась тенденция постепенного увеличения относительного содержания планктона от циклонических к антициклоническим круговоротам с понижением его значений на периферии антициклонов и повышением – на периферии циклонов (ppt[19], табл. 12.3).

В отличие от фитопланктона распределение сообществ планктонных животных зависит не только от характера течений, но и особенностей биологии самих организмов. В связи с этим относительное постоянство районов с высокой биомассой зоопланктона, несмотря на значительную подвижность водных масс мелководных водоемов в летний период, как было показано С.С. Бакастовым и А.С. Литвиновым [6], может определяться двухслойной структурой течения и суточной вертикальной миграцией планктона. При этом для Рыбинского водохранилища фактическое смещение скоплений в июле 1965 г. варьировало в пределах 7–9 км и совпадало с направлением и скоростью преобладающего за месяц интегрального переноса воды.

В целом же крупномасштабное распределение фито- и зоопланктона в верхних и средних слоях в Главном плесе Рыбинского водохранилища и мезомасштабное распределение зоопланктона на полигоне как в Рыбинском, так и в северной части Куйбышевского водохранилища обусловливается характером горизонтальной циркуляции воды с проявлением указанных выше закономерностей. Увеличение относительного содержания планктона происходит в направлении от циклонических круговоротов к антициклоническим (ppt[20], табл. 12.3) с тяготением их скоплений к зонам наименьших скоростей интегрального переноса.

В узких небольших долинных водохранилищах, несмотря на относительно небольшую ширину русловой зоны, горизонтальное распределение планктона в ее пределах также может определяться особенностями структуры течений [32]. Так, в речной части Горьковского водохранилища и в Угличском водохранилище на участках с явно выраженной поперечной циркуляцией распределение фитопланктона непосредственно зависит от характера поперечного переноса воды.

---

[18] См. 1.
[19] См. 1.
[20] См. 1.

Наибольшие концентрации хлорофилла «а» как показателя обилия фитопланктона наблюдаются у правой или у левой границы русловой зоны в зависимости от направления поперечной циркуляции воды соответственно по часовой или против часовой стрелки. Зафиксированная разница в содержании фитопланктона ($Хл_o$) между кромками русла достигала 2–2.5 раза. В случае наличия двух вихревых шнуров фитопланктон скапливается в зонах схождения и опускания потоков воды между разнонаправленными круговоротами с горизонтальной осью вращения (ppt[21], рис. 12.8).

Вместе с тем ограниченный ряд наблюдений (8 измерений) не позволяет на данном этапе исследований с достаточной надежностью провести регрессионный анализ с количественной оценкой возможного вклада в горизонтальное распределение планктона помимо гидродинамических, а также других гидрологических и биологических факторов (например, морфометрических, гидрохимических показателей, показателей воспроизводства, смертности и оседания планктона).

Циркуляция вод и распределение рыб. Течения как элемент гидрологического режима внутренних водоемов и фактор среды обитания гидробионтов имеют особое значение в силу своей способности оказывать прямое воздействие на поведение особей и групп рыб, использующих направление и скорость потоков воды при перемещениях в конкретных ситуациях. В светлое время суток движение стай в скоплениях складывается из двух составляющих: сноса течением и активного плавания. Результирующая этих двух параметров определяет действительное направление движения рыб [27]. Сопротивление рыб сносу течением связывается с их двигательной активностью и может быть охарактеризовано тремя основными показателями: пороговыми скоростями течения (Vn), плавательной способностью и критическими скоростями течения ($V_{кр}$), в пределах которого возможна реореакция рыб. Пороговые скорости отражают те величины скорости течения, которые не вызывают сноса рыб или этот снос столь незначителен, что рыбы остаются на их обычных участках местообитания. Критические скорости течения представляют собой верхние границы тех интервалов скоростей, в пределах которых возможно удержание рыб в потоке. Величины $V_{кр}$ равны минимальным скоростям потока, который сносит рыб [23]. В результате лабораторных экспериментов Д.С. Павловым [23] показано, что по особенностям поведения и распределения рыб выделяются два основных типа их реакции: первый – четкая ориентация против течения при его скоростях равных $0.4–0.95 V_{кр}$ и активное плавание по оси основного потока, второй – уход от основного потока в зону слабых или водоворотных течений при скоростях потока $0.10–0.25 V_{кр}$, дезориентация рыб по отношению к оси основного потока.

Широкое применение эхометрической аппаратуры и накопление уникальной информации по распределению скоплений рыб в водной толще позволило детализировать имеющиеся и получить новые данные по связям между структурными элементами циркуляции вод и распределением и перемещением пелагических рыб в водоемах разного типа. Так, в русловой зоне Угличского водохранилища (район устья р. Нерль) и Иваньковского водохранилища (район водозаборов Конаковской

[21] См. 1.

ГРЭС) 38–50% пелагического комплекса составляли молодь судака, окуня и плотвы размером до 6 см [14]. Совместный биогидравлический анализ показал, что рыбы в основном приурочены к участкам пониженных скоростей (< 15 см/с) на периферии оси стокового течения. Значительные градиенты скорости (зоны сгущения изотах) способствуют сжатию скоплений, а размытые градиенты скорости (зоны разрежения изотах) – диффузии скоплений.

Проведенный анализ позволил сделать вывод о проявлении такими видами рыб, как окунь и судак, второго типа реакции и уходу их из зоны больших скоростей в зону скоростей $0.10–0.25V_{кр}$. Эти скорости, при $V_{кр}$ для указанных видов равные 40–60 см/с, составили от 4 до 15 см/с. Плотва, вероятнее всего, находилась в непосредственной близости от максимальных скоростей потока, т.к. диапазон ее предпочтительных скоростей, согласно Д.С. Павлову [23], равняется $\sim 0.49V_{кр}$, т.е. ~20 см/с (ppt[22], рис. 12.9 а). Существенным дополнительным фактором аккумуляции рыб у правой (левой) кромки русла служила поперечная циркуляция воды. Так, в Угличском водохранилище в июле 1999 г. наибольшая плотность пелагических рыб зафиксирована в средних слоях в зоне взаимодействия двух разнонаправленных круговоротов с горизонтальной осью вращения (ppt[23], рис. 12.9 б). В августе 1999 г. такое распределение рыб отмечалось на I разрезе (ppt[24], рис. 12.9 в). На II разрезе наибольшие плотности рыб находились в зоне взаимодействия стокового течения и противоположного вдольберегового, обусловленного, скорее всего, нагнетанием воды при северном ветре из смежного полузащищенного мелководья через межостровные проливы в русловую зону (левый берег) и оттоком воды по затопленному руслу р. Нерль на правобережную пойму (ppt[25], рис. 12.9 в).

Выявленные закономерности распределения скоплений пелагических рыб в зависимости от структуры поперечных течений согласуются с результатами исследований Д.С. Павлова и др. [42] поведения и распределения рыб на крупных водотоках. В частности, на примере р. Волги с шириной русла 40–65 м ими показано, что наряду с явлением поперечной циркуляции, пассивный механизм процесса формирования пространственной структуры распределения покатной молоди рыб в потоке на излучине реки определяется также реоградиентным фактором, проявляющимся смещением области максимальных скоростей течения воды относительно геометрической оси русла реки на участке его поворота. Движущей силой переконцентрации рыб может служить перепад давлений на тело рыбы, обусловленный различием скоростей струй воды, обтекающих их по бокам и направленный в сторону максимальных скоростей.

В озеровидных плесах крупных долинных водохранилищ (Рыбинское, Куйбышевское) при сопоставлении схем циркуляции вод в летний период 1978–1990 гг. были выявлены следующие особенности. Наибольшие плотности пелагических рыб находились на периферии круговоротов и в большинстве случаев совпадали с зонами наименьших скоростей интегрального переноса в средних и придонных слоях воды. Незначительная часть скоплений (16–25%) концен-

---

[22] См. 1.
[23] См. 1.
[24] См. 1.
[25] См. 1.

трировалась между зонами конвергенций и дивергенций полных потоков или была приурочена к зонам конвергенций (ppt[26], рис. 12.10).

Находясь преимущественно под действием прямолинейного переноса воды на локальных участках периферии вихрей (микрополигонах), скопления рыб в средних слоях в 70% случаев двигались в направлении течения или с отклонением от него в среднем на 30 град. Остальные 30% случаев составило движение перпендикулярно или против течения (ppt[27], рис. 12.11). Из числа смещавшихся по потоку скоплений в 60% случаев их скорости, рассчитанные по осредненным в слое векторам течений, не превышали фактические более чем в 1.2–1.5 раза. В остальных случаях расхождение в скоростях в 2.2–5.4 раза, вероятно, обусловлено неустановившимися ветровыми условиями и, как следствие, нестационарностью течений. При движении скоплений перпендикулярно или против течения фактические скорости в основном превышали рассчитанные в 1.1–1.7 раза.

Во все периоды наблюдений наибольшая плотность пелагических рыб приходилась на горизонты 3–7 м, где формировались скопления, состоящие из отдельных стай. Плотность рыб по данным эхоинтегрирования достигала 40–80 экз./м^2 для снетка и 12–60 экз./м^2 – для ряпушки. В верхнем 3-метровом слое плотность рыб небольшая, менее 30–10 экз./м^2 даже в штиль.

При усилении ветра до 4–6 м/с в верхнем слое количество рыб резко уменьшается по сравнению с тихой погодой. Как было показано ранее, в слое 0–3 м направление поверхностного течения соответствует ветру, в более глубоких слоях оно по величине в 2–3 раза меньше и направлено в противоположную сторону. С усилением ветра рыбы, погружаясь всего лишь на 2–3 м, оказывались в зоне более слабых, чем поверхностные, и разнонаправленных течений. Кроме того, на горизонтах смены направления течений скорость может быть минимальна, вплоть до нуля, что обеспечивает находящимся здесь рыбам пространственную устойчивость при любых по силе и направлению ветрах.

В штормовых условиях отмечалось увеличение плотности рыб на русловых участках, прежде всего за счет подхода рыб с близлежащих мелководий. Погружалась и верхняя граница пелагических скоплений. При устойчивом сильном ветре происходил распад скоплений. Рыба широко рассредоточивалась по всем глубоководным горизонтам на обширной акватории. Это обусловливалось изменяющимися условиями освещенности как за счет волнения, так и благодаря увеличению мутности воды, заглублением слоев смены поверхностного и компенсационного течений [18].

Пространственное распределение в водной толще озеровидных плесов водохранилищ скоплений рыб, их уплотнение или рассредоточение может вызываться и характером циркуляции в вертикальной плоскости. Наиболее сложная картина течений – в средних и придонных слоях зон схождения и расхождения потоков, вызывающих соответственно опускание или подъем воды, возникает в период стратификации, когда режим течений формируется под совместным действием ветра, бароклинных эффектов и рельефа дна. Так, в мае 1984 г. на полигоне в западной части Рыбинского водохранилища (ppt[28], рис. 12.12 а) зафиксированные устойчивые скопления рыб, представленные преимущественно снетком, распола-

---

[26] См. 1.
[27] См. 1.
[28] См. 1.

гались под термоклином на глубинах 7–10 м над понижениями рельефа дна. В вертикальной структуре течений в южной части полигона четко прослеживались чередующиеся зоны дивергенции (Д) и конвергенции (К) воды, охватывающие соответственно верхние-средние и средние-придонные слои. Скопления снетка совпадали по положению с зоной конвергенции воды (ppt[29], рис. 12.12 б). Соотношение интенсивности расхождения и схождения потоков определяло сжатие или рассеивание скоплений. Наличие 21 мая мощной дивергенции воды в верхних слоях и слабо выраженной конвергенции в нижних слоях (разрез АБ) способствовало разделению скоплений, которые 24 мая с установлением подавляющей конвергенции воды объединились. Обратная ситуация наблюдалась на разрезе ВГ: скопления снетка, приуроченные к зоне конвергенции воды 21 мая, разделились после установления 24 мая в средних слоях дивергенции течений.

12.3. Влияние динамики вод на распределение рыб в верхних бьефах гидроузлов

Скат рыб через турбины, водослив и шлюзовые системы гидроузлов или специальные устройства (в том числе и водозаборы) – явление неизбежное. Установлено, что молодь рыб, попадая в такие устройства, гибнет в больших количествах, и этот фактор существенно влияет на численность и качество популяций [13, 17, 22, 24, 25]. Известно также, что последствия данного явления не всегда покрываются воспроизводительной способностью популяций. Попадание молоди рыб в механизмы гидротехнических сооружений – причина дополнительной смертности, способной нарушить целостность популяции, резко снизить ее воспроизводительную способность и даже привести к исчезновению самой популяции [9, 23, 24, 29].

В настоящее время выделены три принципа защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения: экологический, поведенческий и физический [23, 25, 42]. Под экологическим принципом защиты понимается использование закономерностей, связанных с образом жизни рыб (распределением, миграциями) и особенностями их попадания в водозаборные сооружения. Поведенческий принцип защиты – использование поведенческих реакций на те или иные раздражители. Физический принцип защиты – использование ряда физических явлений при условии обеспечения жизнеспособности рыб (задержание механическими преградами, использование разницы плотности воды и рыб и т.д.). Указанным принципам защиты соответствуют три группы способов защиты: поведенческий (активные), экологические и физические (пассивные) [25].

Представленные в настоящей работе результаты исследований воздействия динамики вод на формирование и перераспределение скоплений гидробионтов позволяют предложить две разновидности экологических способов защиты молоди рыб от попадания в гидротехнические сооружения. В первом случае это касается определения условий безгибельного ската молоди рыб через водослив и агрегаты ГЭС, а во втором – минимального попадания молоди в водозаборы охлаждения агрегатов ГРЭС и разработки соответствующих защитных мероприятий.

---

[29] См. 1.

Одним из достаточно эффективных средств защиты молоди рыб от попадания в агрегаты ГЭС могут выступать выработанные карьеры после добычи НСМ (нерудных строительных материалов), расположенные в верхнем бьефе плотин. Рассмотрим подробнее возможность использования выработанных карьеров как своеобразных рыбозащитных устройств применительно к Рыбинскому и Волгоградскому водохранилищам.

Приплотинный участок Рыбинской ГЭС достигает длины 20 км, наибольшей ширины 9 км и наименьшей – 3 км. Существующий карьер протяженностью 1700 м, шириной 900 и глубиной 13–15 м расположен в северной, самой широкой части участка на правобережной затопленной пойме в 250 м бывшего русла р. Шексны (ppt[30], рис. 12.13 а). Два проектируемых карьера размерами 1000×750 и 750×500 м будут вырабатываться соответственно в 500 и 3500 м к югу от существующего карьера.

В результате модельных расчетов циркуляции воды при преобладающих в сезоне гидрометеорологических условиях было показано, что в районе карьеров формируется два круговорота воды: циклонический – над правобережной затопленной поймой и антициклонический – над левобережной. Наличие карьера, по сравнению с естественными условиями (т.е. при отсутствии последнего), приводит к изменению конфигурации циклонического круговорота и увеличению зоны минимальных скоростей переноса воды (ppt[31], рис. 12.13 б). Наличие двух вновь образуемых карьеров вместе с существующим приведет к изменению конфигурации циклонического вихря, образованию дополнительного антициклонического круговорота у восточной границы центрального карьера и некоторому увеличению зоны наименьших скоростей течения в пределах центрального и южного карьеров (ppt[32], рис. 12.13 в). Влияние карьеров на изменение гидродинамического режима участка будет сказываться на площади, равной длине и удвоенной ширине каждого конкретного карьера [34].

Формирование благоприятных динамических условий для создания дополнительных плотных скоплений рыб будет способствовать задержке в круговоротных зонах с минимальными скоростями течения молоди (представленной в основном окуневыми и карповыми) при скате от прилегающих нерестилищ и снижению ее попадания в водоподводящие тракты ГЭС.

В Чебоксарском водохранилище от верхнего речного к центральному озеровидному плесу плотность скоплений рыб постепенно увеличивается (ppt[33], табл. 12.4). Это связано с тем, что из-за значительной ширины русла скорость стокового течения в нем значительно ниже, чем на речном участке водохранилища. Кроме того, большое количество заросших водной растительностью отмелей, заостровных пространств и стариц создают защиту для рыб от неблагоприятных гидродинамических воздействий. Циклонические круговороты, формирующиеся на пойме центрального плеса, обусловливают наличие здесь высокопродуктивных зон аккумуляции биогенных элементов, которые привлекают рыб. В приплотинном плесе высокая плотность рыб отмечается также только на прибрежных мелководьях. В пределах затопленного русла Волги биомасса рыб у дна в 15 раз меньше, чем в русловой зоне центрального плеса.

---

[30] См. 1.
[31] См. 1.
[32] См. 1.
[33] См. 1.

Выявленное снижение ихтиомассы на русловых участках Чебоксарского водохранилища связано с двумя причинами. Первая из них – это общая тенденция снижения запасов рыб в результате чрезмерного воздействия промысла в 1990-е и 2000-е. Вторая – это перемещение рыб с русловых участков на прибрежные в результате высокой скорости стокового течения в русле р. Волги. Основным отличием распределения рыб в современной ситуации от прошлой является значительное снижение плотности скоплений. В речном плесе на современном этапе ихтиомасса почти в 80 раз меньше, чем в 1980-е годы, в центральном – в три раза, в приплотинном – почти в 30 раз.

Распределение молоди по плесам соответствует распределению рыб старших возрастных групп. Наиболее высокая плотность скоплений молоди отмечена в центральном плесе, наименьшая в приплотинном (ppt[34], табл. 12.5). Причины резкого увеличения плотности молоди в центральном плесе Чебоксарского водохранилища связаны с условиями нереста рыб. Основные продуктивные нерестилища в Чебоксарском водохранилище расположены на верхних участках речного плеса и в притоках, где весенние колебания уровня в большей степени соответствует биологическим требованиям фитофильных видов. Скатываясь с этих нерестилищ, в результате немотивированной и мотивированной покатной миграции, молодь попадает в циклонические круговороты, которые формируются на пойме центрального плеса. Наличие здесь зон аккумуляции биогенных элементов, определяющих высокую продуктивность, способствует задержке молоди на этих участках. Часть ее при этом выедается хищниками.

Биологическая емкость продуктивных участков, очевидно, вполне соответствует потребностям выжившего пополнения, и молодь в дальнейшем не стремится покинуть эти местообитания, поскольку у нее в центральном плесе отсутствует выраженная внешне обусловленная покатная миграция, связанная с ухудшением кормовых условий. Из-за относительно постоянного уровня в центральной части водохранилища у молоди на этих местообитаниях отсутствует и внешне обусловленная покатная миграция, связанная с понижением уровня.

В связи с отсутствием у молоди в центральном плесе выраженной внешне обусловленной покатной миграции нарастания плотности рыб в течение лета на русловой части приплотинного плеса и в непосредственной близости от ГЭС не происходит. На этом участке более или менее высокая плотность рыб отмечается только на прибрежных мелководьях. На затопленном русле Волги биомасса рыб в придонном горизонте обычно небольшая – около 10 кг/га (лещ, плотва, густера), в толще воды отмечаются скопления пелагических планктоноядных рыб со средней плотностью 0,68 кг/га (тюлька, окунь, чехонь и судак). Столь небольшие значения плотности связаны с активной гидродинамикой участка. Сравнительно высокая биомасса бентоса и планктона здесь создает хорошие условия для нагула рыб с отсутствием условий для возникновения внешне обусловленной покатной миграции.

При современной отметке уровня воды на большей части водохранилища сохраняется устойчивое стоковое течение, которое в значительной мере способствует довольно быстрому прохождению покатной миграции ранней молоди: окуня, плотвы, судака, чехони и леща. Высокая гидродинамическая активность, наблюдаемая в приплотинном участке, способствует мотивированному миграционному

[34] См. 1.

поведению данной молоди. Активно выходя на течение, она подхватывается им, переносится по акватории приплотинного участка к ГЭС и скатывается через плотину в нижний бьеф (ppt[35], рис. 12.14). Вместе с тем для преодоления негативного влияния стокового течения у рыб, обитающих в приплотинном участке, выработалась соответствующая реакция. Поскольку ГЭС работает только днем и не работает ночью, рыбы в дневное время выбирают участки за пределами русла с глубинами более 10 м (ppt[36], рис. 12.15), где стоковое течение имеет более низкие скорости. Ночью, когда ГЭС не работает, рыбы выходят на русловые участки с максимальными глубинами (ppt[37], рис. 12.16).

Личинки рыб, особенно на ранних стадиях развития, подвергаются значительному механическому воздействию при прохождении агрегатов ГЭС. Турбулентность и взвесь с крупным песком сильно деформируют часть мышечного покрова личинок, что приводит к их нежизнеспособности после прохождения через турбины ГЭС. Оценка количества ранней молоди и вероятности ее попадания в водозаборы ГЭС показала, что плотность рыб в районе гидроузла крайне мала, и представлена в основном молодью плотвы. Поэтому ущерб, наносимый биологическим ресурсам Куйбышевского и Чебоксарского водохранилищ от ската ранней молоди через гидроагрегаты Чебоксарской ГЭС, незначителен.

В Волгоградском водохранилище основу численности и биомассы рыб дает пелагический комплекс, который составляют килька, молодь сельдей, чехонь, берш и судак. Покатную миграцию из водохранилища в основном совершают молодь проходных сельдевых и осетровых рыб и оставшиеся в живых отнерестившиеся производители. Общая продолжительность покатного периода, время массовых подходов к плотине, траектории движения и состав покатников в значительной степени определяются условиями прохождения рыбой разных по гидродинамике участков водоема.

Согласно результатам расчетов в водохранилище в безледный период формируется преобладающая стоковая циркуляция воды. Вместе с тем при ветрах, противоположных направлению стокового переноса (повторяемость 30%), происходит ослабление и завихрение потоков над поймой, увеличение скорости течения над руслом и репродукционными биотопами осетровых и сельдевых рыб. Этот эффект имеет важное биологическое значение в формировании повышенной проточности на нерестилищах, препятствуя заилению прикрепленной на прирусловых песчано-гравийных россыпях икры осетровых и оседанию развивающейся в толще воды икры пелагофильных сельдевых и чехони. Одновременно происходит образование серии мелких и крупных круговоротов воды, которые обладают способностью аккумулировать в себе дрейфующий с потоком воды зоопланктон и задерживать молодь рыб (ppt[38], рис. 12.17).

Глубоководный приплотинный участок Волгоградского водохранилища практически лишен возвышений дна и местных его углублений, способных разделить русловой поток и создать зоны циркуляции воды. При всех основных ветрах направление движения воды здесь практически прямолинейно и живущая в водной толще молодь и взрослые рыбы рано или поздно будут вынесены в нижний бьеф. Следовательно, применительно к условиям Волгоградского (так же как и

---

[35] См. 1.
[36] См. 1.
[37] См. 1.
[38] См. 1.

Рыбинского) водохранилища для обеспечения безгибельного ската в нижней бьеф молоди и отнерестившихся производителей ценных рыб необходимо рассмотреть три группы вопросов: регулирование плотности подходящей к плотине молоди, регулирование суточной и сезонной ритмики пропуска рыбы через турбины и целесообразность сооружения специализированных рыбоотводящих устройств.

Поскольку травмирование молоди в агрегатах увеличивается при высокой плотности в потоке покатных особей и минимально оно, когда скатываются разреженные скопления, целесообразно осуществить перераспределение молоди в верхнем бъефе. Это может быть достигнуто созданием на приплотинном участке подводных банок и карьеров – новой зоны циркуляции воды, которая задержит транзитный скат молоди в периоды пиков миграции и сделает их более плавными [31].

Снижение гибели покатников регулированием суточной ритмики очевидны и определяются возможностью подбора оптимальных для конкретного гидроузла сочетаний водоподачи на группы смежных агрегатов с тем, чтобы сформировать нужный поток на входе и ослабить негативные барические и гидравлические воздействия на молодь внутри водоводов и турбин. Целесообразность сооружения дополнительных рыбоотводных или рыбопропускных устройств должна быть рассмотрена после оценки условий реализации первых двух вопросов.

Таким образом, как на Рыбинском и Волгоградском водохранилищах, так и на других водохранилищах каскада, где достаточно остро стоит проблема охраны рыбных ресурсов посредством ограничения попадания рыб в механизмы гидротехнических сооружений, основными рыбозащитными устройствами в верхних бъефах ГЭС могут выступать выработанные после добычи НСМ или специально созданные карьеры с отсыпанными подводными банками, приводящие к завихрению и ослаблению потока и аккумуляции рыб. Эти рыбозащитные устройства обладают способностью регулировать плотность подходящей к плотине молоди рыб.

Гидродинамические условия формирования зон аккумуляции биомассы в водохранилищах. Заключение

Встречаемость крупных скоплений растительного и животного планктона, особенно в периоды его массового размножения, почти всегда оказывается выше в глубоководной зоне озерного плеса водохранилища в районах с интенсивным илонакоплением и на смежных с ними участках. Образование и в целом для сезона повышенная встречаемость здесь плотных скоплений планктеров определяется взаимодействием двух групп факторов: лучшими условиями питания и размножения планктонных растений и животных в зонах активной седиментации и минерализации водных взвесей (зонах ослабления скоростей течений, циркуляций) и спецификой выноса групп особей из скоплений, как и перемещения самих скоплений, при характерных сочетаниях элементов циркуляции вод.

При этом выявленные закономерности сосредоточения планктона в антициклонических круговоротах и постепенное рассеивание в циклонических, а также приуроченность его к зонам пониженных скоростей переноса воды позволяет вы-

делить эти структурные элементы горизонтальной циркуляции как основные, определяющие положение устойчивых скоплений планктеров.

Следовательно, формирование зон аккумуляции биомассы в озеровидных плесах крупных равнинных водохранилищ (в частности, Рыбинском водохранилище) может происходить следующим образом. В некоторый начальный момент времени, совпадающий с весенней вспышкой фитопланктона во второй половине мая и выходом из стадии покоя планктонных животных с наступлением весны и прогревом водоема, скопления попадают в существующие круговороты воды разного знака. В течение 2–2.5 месяца происходит постепенное перемещение и перераспределение скоплений – планктеры «покидают» циклонические круговороты и аккумулируются в антициклонических круговоротах, вызывая дополнительное повышение биомассы в их пределах. Непременным условием аккумуляции скоплений служит наличие зон пониженных скоростей переноса воды в системе круговоротов.

Приуроченность к этим же местам наибольших скоплений пелагических рыб логически оправдывается, т.к. в составе дрейфующих или находящихся в водоворотных зонах биоценозов, куда входит фито- и зоопланктон, рыбы нормально удовлетворяют свои пищевые потребности, осуществляют, следуя ходу освещенности, необходимые оборонительные реакции и, если нужно, вертикальные миграции при минимальных затратах энергии.

Таким образом, полученные с помощью модельных расчетов с учетом структуры циркуляции вод районы наибольшей встречаемости скоплений планктона и рыб можно рассматривать в качестве зон аккумуляции биомассы: в пелагиали – планктонных организмов как кормовой базы пелагических рыб, в батиали – бентоса как кормовой базы бентофагов. Подтверждением этому служит достаточно хорошее соответствие теоретических зон аккумуляции биомассы и фактических продуктивных местообитаний, выделенных А.Г. Поддубным [27] (ppt[39], рис. 12.18 в).

В речных плесах крупных долинных водохранилищ и в узких небольших долинных водохранилищах роль гидродинамических факторов в формировании зон аккумуляции биомассы ограничена, что объясняется следующими причинами. В Иваньковском, Угличском и Горьковском водохранилищах при преобладающих ветрах западной четверти, действующих в направлении стокового переноса воды, и среднесезонных расходах воды (50% обеспеченности) по р. Волге над затопленной поймой и русловым склоном образование круговоротов воды маловероятно. Круговоротные зоны образуются в основном при направлениях ветра, противоположных направлению стокового течения. Такие условия для водохранилищ Верхней Волги имеют малую повторяемость и составляют для Иваньковского, Угличского, Горьковского водохранилищ и Моложского плеса Рыбинского водохранилища 25–30%. Кроме того, круговороты формируются в расширениях плесов.

Вместе с тем в указанных водоемах достаточно эффективным фактором повышения роли гидродинамики в формировании локальных зон аккумуляции биомассы выступают искусственные углубления дна (карьеры), остающиеся после разработки нерудных строительных материалов. Карьеры способствуют как усилению круговоротов воды с увеличением зоны наименьших скоростей течения в их пределах при ветрах, противоположных направлению стоковых течений, так и

[39] См. 1.

уменьшению в несколько раз скоростей суммарного стокового и ветрового переноса в пределах карьера при ветрах, совпадающих с направлением стоковых течений. В целом гидродинамически обусловленные зоны аккумуляции биомассы в верхневолжских водохранилищах (за исключением Рыбинского) локальны по пространству и существуют непродолжительное время.

Таким образом, выявленные закономерности распределения под действием динамических процессов в мелководной и глубоководной зонах скоплений планктона и пелагических рыб, а также гидродинамические условия формирования зон аккумуляции биомассы создают основу для разработки и обоснования мероприятий по экологической реконструкции участков акватории водохранилищ в целях создания наиболее благоприятных условий жизнедеятельности гидробионтов, восстановления и охраны рыбных ресурсов и повышения общей продуктивности водоемов.

Список литературы

1. Авакян А.Б. Волга в прошлом, настоящем и будущем. М.: «Экопресс-314». 1998. 20 с.
2. Авакян А.Б., Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Актуальные проблемы экологического обустройства водохранилищ // Гидротехническое строительство. 1999. № 6. С. 2–7.
3. Авакян А.Б., Широков В.М. Рациональное использование и охрана водных ресурсов. Екатеринбург: Изд-во «Виктор». 1994. 319 с.
4. Авакян А.Б., Литвинов А.С., Поддубный С.А. Гидролого-географические исследования водохранилищ // Географические направления в гидрологии. М., 1995. С. 180–191.
5. Бакастов С.С. Температурный режим осушной зоны Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 42–56.
6. Бакастов С.С., Литвинов А.С. Опыт расчета горизонтального переноса сообществ планктона // Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971. С. 217–223.
7. Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Влияние уровенного режима на урожайность фитофильных рыб Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 2000. Т. 27. № 5. С. 554–559.
8. Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль, 1999. 172 с.
9. Герасимов Ю.В., Поддубный С.А., Базаров М.И., Стрельникова А.П., Малин М.И., Павлов Д.Д. Распределение молоди рыб в верхнем бьефе Рыбинской ГЭС и динамика ее ската через плотину // Вопросы рыболовства. 2012. Т. 13. № 2 (50). С. 340–352.
10. Дзюбан Н.А. Зоопланктон и зообентос водоемов бассейна Волги // Водные ресурсы. 1977. № 3. С. 28–35.

11. Елизарова В.А. Некоторые данные о скорости размножения планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища // Гидробиологические характеристики водохранилищ Волжского бассейна. Л.: Наука, 1982. С. 57–68.

12. Ильина Л.К., Гордеев Н.А. Значение уровенного режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Водные ресурсы. 1980. № 2. С. 123–136.

13. Кияшко В.И., Базаров М.М., Халько Н.А. Распределение ранней молоди рыб в приплотинной зоне Рыбинской ГЭС и ее скат через плотину // Биология внутренних вод. № 3. 1997. С. 65–71.

14. Кияшко В.И., Малинин Л.К., Поддубный А.Г., Стрельников А.С. Распределение и видовое разнообразие рыб в открытых плёсах водохранилищ Волги и Дона // Водные ресурсы. 1985. № 3. С. 92–101.

15. Константинов А.С. О путях заселения бентосными организмами вновь заливаемых площадей // Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1969. С. 5–13.

16. Курдина Т.Н., Буторин Н.В. Гидрологические условия и зимние уловы в Рыбинском водохранилище // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968. С. 92–107.

17. Малеванчик Б.С., Никаноров И.В. Рыбопропускные и рыбозащитные сооружения. М.: Легкая и пищевая пром-ть, 1984. 254 с.

18. Малинин Л.К., Литвинов А.С. О вертикальном распределении рыб в глубоководных плесах озер и водохранилищ // Тр. Всесоюз. совещ. по вопросам поведения рыб. М., 1991. С. 61–74.

19. Мардиа К.В. Статистический анализ угловых наблюдений. М.: Наука, 1978. 240 с.

20. Матарзин Ю.М. Водохранилища как особые гидрологические объекты // Водные ресурсы. 1983. № 6. С. 108–118.

21. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвин. заповедника. Вологда, 1974. Вып. 12. С. 158–166.

22. Никаноров И.В., Малеванчик Б.С. Сооружения для сохранения естественного воспроизводства рыб // Рыбное хозяйство. 1982. № 2. С. 31–34.

23. Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.

24. Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 1999. 255 с.

25. Павлов Д.С., Пахоруков А.М. Биологические основы защиты рыб от попадания в водозаборные сооружения. М.: Пищевая пром-ть, 1973. 208 с.

26. Поддубный А.Г. О гибели молоди рыб в остаточных водоемах осушной зоны Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.–Л., 1960. Вып. 6. С. 40–42.

27. Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. С. 312.

28. Поддубный А.Г., Володин В.М., Конобеева В.К., Лапицкий И.И. Эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С. 204–227.

29. Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 222 с.

30. Поддубный С.А. О структуре горизонтальной циркуляции вод в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1988. № 77. С. 59–62.

31. Поддубный С.А. Эколого-гидродинамическое моделирование распределения и поведения молоди рыб в Волгоградском водохранилище // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: Изд-во ЯГТУ,1998. С. 122–137.

32. Поддубный С.А., Герасимов Ю.В., Новиков Д.А. Структура течений и распределение рыб в речных плесах верхневолжских водохранилищ. Биология внутренних вод. 2003. № 1. С. 89–97.

33. Поддубный С.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Влияние горизонтальной циркуляции вод на распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 1990. № 2. С. 148–153.

34. Поддубный С.А., Литвинов А.С., Кудряков С.В., Бычкова М.Б. Влияние образования подводных карьеров на циркуляцию вод и экосистему водоема // Энергетическое строительство. 1994. № 12. С. 77–81.

35. Поддубный С.А., Сухова Э.В. Моделирование влияния гидродинамических и антропогенных факторов на распределение гидробионтов в водохранилищах. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2002. 120 с.

36. Ривьер И.К., Баканов А.И. Кормовая база водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С.100–132.

37. Семерной В.П., Митропольский В.И. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978. С. 74–103.

38. Семерной В.П., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Бентос прибрежной зоны Иваньковского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978. С. 104–111.

39. Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища / Стрельников А.С., Терещенко В.Г., Стрельникова А.П. и др. Ярославль, 1997. 232 с.

40. Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ в 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 170–208.

41. Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогеного воздействия. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 108–144.

42. Экологический способ защиты рыб на повороте струй открытого потока / Павлов Д.С., Барекян А.Ш., Рипинский И.И. и др. М.: Наука, 1982. 112 с.

43. Reynolds C.S. The ecology of freshwater phytoplankton // Cambridge University Press, 1984. 384 p.

Глава XIII

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО НОРМИРОВАНИЯ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА КАЧЕСТВО ВОДЫ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

Качество вообще есть тождественная с бытием непосредственная определенность.

Г. Гегель

Анализ значимости экологических воздействий проводится с целью совокупной оценки «качества среды», предметом которой являются:

- *в экологическом смысле* – вся экосистема региона, состоящая из иерархии соподчиненных биологических компонентов (сообществ), способных сохранять устойчивость путем адаптации к внешним факторам и обеспечивать утилизацию веществ, поступающих извне;
- *в прикладном смысле* – характеристики ресурсов, обеспечивающие их использование в тех или иных практических целях.

Определенная таким образом цель подразумевает наложение граничных условий (нормативов) как на само воздействие, так и на факторы среды, отражающие и воздействие, и отклики экосистем.

Принцип антропоцентризма верен и в отношении истории развития нормирования: значительно ранее прочих были установлены нормативы приемлемых для человека условий среды (прежде всего производственной). Тем самым было положено начало работам в области санитарно-гигиенического нормирования. Однако человек – не самый чувствительный из биологических видов и принцип «защищен человек – защищены и экосистемы», вообще говоря, неверен.

Экологическое нормирование является ключевой проблемой в формировании экологической безопасности. Более чем два десятилетия назад в России был поставлен вопрос о необходимости определения допустимых экологических нагрузок и адекватных ограничений (нормирования) существующих антропогенных воздействий с учетом всей совокупности возможного вредного воздействия многих факторов и природной специфики объектов [7]. В Федеральном законе «Об охране окружающей среды» [28], в числе прочих, предписывается обоснование и использование в практике двух типов нормативов (ст. 21, 22, 27):

- нормативов качества окружающей среды – *«устанавливаются для оценки состояния окружающей среды в целях сохранения естественных экологических систем, генетического фонда растений, животных и других организмов»*;
- нормативов допустимого воздействия на окружающую среду (в т.ч. нормативов допустимой антропогенной нагрузки) – *«устанавливаются для субъектов хозяйственной и иной деятельности в целях оценки и регулирования воздействия всех стационарных, передвижных и иных источников воздействия на окружающую среду, расположенных в пределах конкретных территорий и (или) акваторий»*.

Экологическое нормирование предполагает учет так называемой предельно допустимой нагрузки на экосистему. *Допустимой* считается такая нагрузка, «*под воздействием которой отклонение от нормального состояния системы не превышает естественных изменений и, следовательно, не вызывает нежелательных последствий у живых организмов и не ведет к ухудшению качества среды*» [7]. Практически идентичное определение дается А.П. Левичем [10] для обозначения *экологически допустимых уровней воздействия* (ЭДУ), которые «*в отличие от ПДК являются не потенциальными причинами экологического неблагополучия, а непосредственными его симптомами*» [2]. Допустимой считается *любая* нагрузка, не превышающая предельной (т. е. *нормативной*), которая, в свою очередь, равна *критической* нагрузке, умноженной на *коэффициент запаса* (в зависимости от степени «доверия» и потенциальной возможности кумулятивного действия этот коэффициент обычно варьируется от 0,2 до 0,5).

К сожалению, как слишком часто случается в нашей жизни, написать закон или дать основополагающее определение оказывается значительно проще, чем разработать методику измерения частных показателей, закрепленных в законе. Например, кто может решиться хотя бы на, казалось бы, несложное определение, что такое «нормальное состояние экосистемы» и каков у нее «диапазон естественных изменений»? Поэтому, к настоящему времени известны лишь некоторые попытки обоснования «экологических ПДК» [11, 12] для растений суши и для сообществ водоемов рыбохозяйственного назначения.

Экологическое нормирование не является подменой санитарно-гигиеническому нормированию, а, в определенном смысле, дополняет его, ужесточая применяемые стандарты. Например, экологическая индикация может дать сведения о степени и характере загрязнения, распределении загрязнения в водоеме, возможном состоянии водной экосистемы в сезонном масштабе. Из этого следует, что вода, качество которой согласно экологическому контролю признано неудовлетворительным, вряд ли может использоваться для питьевых или хозяйственных целей, но экологически доброкачественная вода не всегда может быть признана пригодной с точки зрения здравоохранения. В последнем случае необходимы специфические микробиологические, токсикологические и химические тесты.

В мировой практике концепция критических нагрузок получила широкое развитие как необходимое руководство по рациональному ограничению антропогенных воздействий [19, 20]. На рабочем совещании ООН понятие «критическая нагрузка» было определено как «*количественная оценка воздействия одного или нескольких загрязняющих веществ, ниже которой не происходит существенного вредного воздействия на специфические чувствительные элементы окружающей среды в соответствии с современными знаниями*» [29]. С учетом известных проблем кумуляции небольших воздействий и развитию хронических (отложенных) последствий величина критической нагрузки по В.Н. Башкину [1] может быть охарактеризована как «*максимальное поступление загрязняющих веществ, которое не вызывает необратимых вредных изменений в структуре и функциях экосистем в течение длительного (50–100 лет) периода*».

Распоряжением Правительства Российской Федерации от 17 ноября 2008 г. № 1662-р утверждена «Концепция долгосрочного социально-экономического развития Российской Федерации на период до 2020 года», в которой по разделу «Экологическая безопасность экономики и экология человека» одним из направлений определено *поэтапное сокращение уровней воздействия на окружающую*

среду всех антропогенных источников с использованием новой системы нормирования допустимого воздействия на окружающую среду, стимулирование процессов модернизации производства, ориентированных на снижение энергоемкости и материалоемкости, формирование сбалансированной экологически ориентированной модели развития экономики и экологически конкурентоспособных производств. Целевыми ориентирами этой Концепции и основных направлений деятельности Правительства Российской Федерации определены *снижение удельных уровней воздействия на окружающую среду в* ***3–7 раз*** *(в зависимости от отрасли) и снижение уровня воздействия на окружающую среду в* ***2–2,5 раза.***

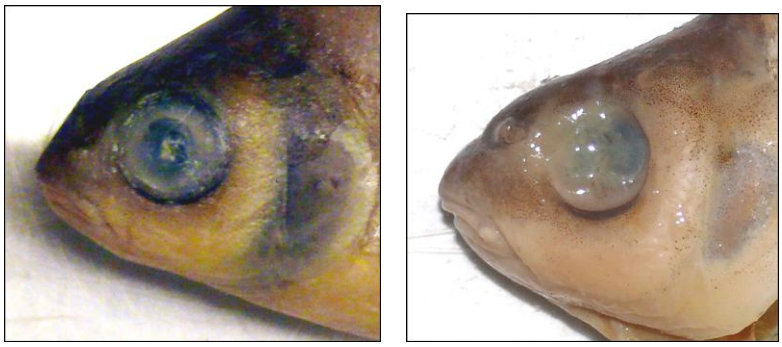
Качество водной среды является первостепенным фактором, определяющим существование и возможность длительной эксплуатации водных биологических ресурсов. По этой причине снижение уровня загрязнения водных масс различными токсикантами можно только приветствовать. Однако решение этой проблемы наталкивается на целый ряд методологических трудностей, которые *необходимо решить*, а в отдельных случаях, *договориться о* «*правилах игры*». В противном случае, нормирование допустимого уровня не даст положительного эффекта для оздоровления качества водных масс.

13.1. Биоиндикация качества воды

Первой, отправной точкой отсчета для перехода к нормированию допустимого уровня загрязнения водной среды является интегральная оценка воздействия водных масс на «здоровье» гидробионтов, т. е. оценка современного состояния водных экосистем. Нам представляется, что в качестве тестового объекта должны быть использованы рыбы, так как отечественной водной токсикологией накоплен большой материал по влиянию отдельных веществ на организм рыб.

Проведенные нами исследования [3, 4, 14, 15, 16, 17, 18] показали, что качество водных масс Волжских водохранилищ находится в неудовлетворительном состоянии и это оказывает отрицательное состояние на рыбные ресурсы.

На рис. 13.1–13.3 приведены морфологические уродства, которые встречаются у половозрелых видов рыб Волжско-Камского бассейна. Отметим, что такие морфологические уродства обнаруживаются крайне редко, их встречаемость у рыб не

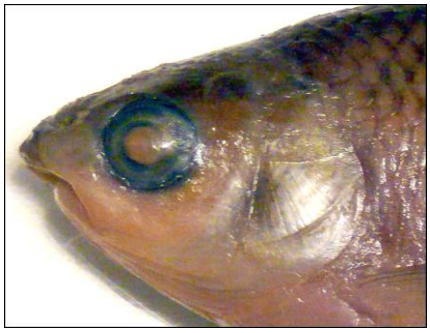


а б

Рис. 13.1. Морфологические уродства леща: а – вид слева: отсутствие хрусталика в глазном яблоке; на месте хрусталика видна рыхлая непигментированная ткань; б – вид слева: врождённое полное отсутствие глазного яблока

а

б



в

Рис. 13.2: Морфологические уродства плотвы: а – вид слева: искривление и недоразвитие верхней челюсти, в результате чего голова имеет «мопсовидную» деформацию; б – плотва, вид слева и вид снизу: искривление нижней челюсти, в результате которого не смыкается ротовое отверстие; в – плотва, вид слева и вид снизу: недоразвитие нижней челюсти, в результате чего не смыкается ротовое отверстие

превышает 3,5%. Чаще всего отмечаются нарушения в морфологии боковой линии рыб, но эта аномалия не оказывает заметного влияние на жизнеспособность рыб. Противоположная картина наблюдается у личинок и молоди рыб. В настоящее время у личинок рыб Средней и Нижней Волги нами выявлено 62 вида морфологических уродств, которые затрагивают все жизненно важные органы: встречаются личинки рыб без глаз, с одним глазом, тремя глазами, отсутствием челюстей, жаберных крышек, трехкамерным плавательным пузырем и т. п. Некоторые из них приведены на рис. 13.4 и 13.5.

Хотим обратить внимание на то, что в 1937 г., когда влияние загрязнения на водные массы р. Волги, по всей видимости, было минимальным, В.С. Кирпичников [8, 9] у молоди рыб Волго-Ахбутинской поймы отмечал всего 8 морфологических уродств со встречаемостью до 5%.

Несколько слов о встречаемости морфологических уродств у молоди рыб (рис. 13.4 и 13.5; более подробно эти результаты обсуждались в IV выпуске «Экологического мониторинга» [4]. По нашим данным, в наихудшем положении оказались водоемы Волго-Ахтубинской поймы. В период с 1996 по 1998 г. были взяты пробы молоди рыб с 40 нерестовых участков, встречаемость морфологических уродств у молоди рыб колебалась от 23 до 100%. Пять обширных нерестилищ нами были отнесены к зонам экологического бедствия.

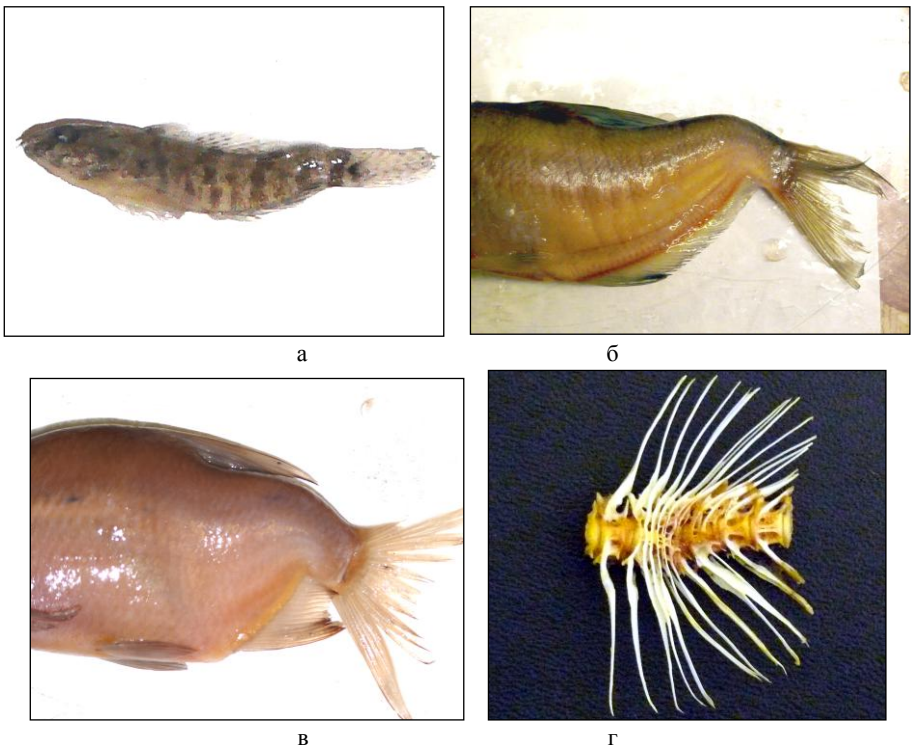


Рис. 13.3. Морфологические уродства у рыб: а – бычок-цуцик, вид слева: искривление позвоночника в хвостовом отделе тела; б – синец, вид слева: сильное искривление позвоночника в хвостовом отделе тела; в – густера, вид слева: сильное искривление позвоночника в хвостовом отделе тела; г – сом: срастание семи позвонков, пять из которых недоразвиты и деформированы.

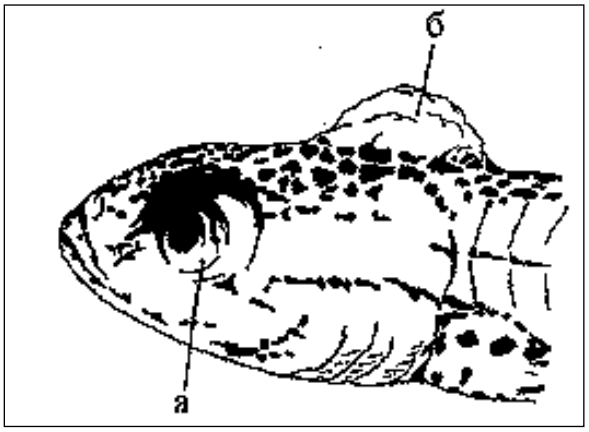


Рис. 13.4. Морфологическое уродство молоди плотвы (стадия C_2), вид сбоку: а – недоразвитие глазного яблока; б – опухолевидное образование на голове

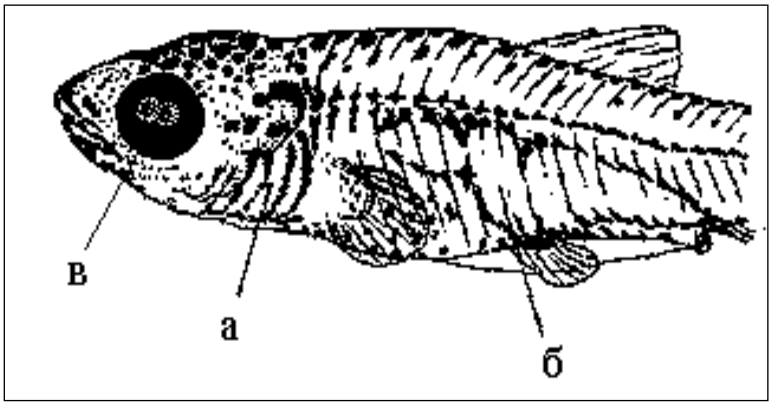


Рис. 13.5. Морфологическое уродство молоди леща (стадия Е), вид сбоку: а – недоразвитие жаберной крышки; б – тройной плавательный пузырь; в – раздвоение хрусталика в одном глазном яблоке

Материалы рис. 13.6 свидетельствуют о том, что в различных водоемах заметно отличается встречаемость различных групп морфологических аномалий.

Это позволяет говорить, что содержание основных групп поллютантов в Волжских водохранилищах различно. Более того, данные рис. 13.7 показывают, что в Саратовском водохранилище встречаемость отдельных групп морфологических аберраций у молоди рыб заметно отличается, а данные рис. 13.8 демонстрируют, что даже в отдельной акватории Саратовского водохранилища встречаемость основных групп морфологических уродств у молоди рыб также заметно отличается.

Все это позволяет нам сделать некоторые выводы. Первое: морфологические уродства у рыб являются показателем качества водной среды, но эти данные нель-

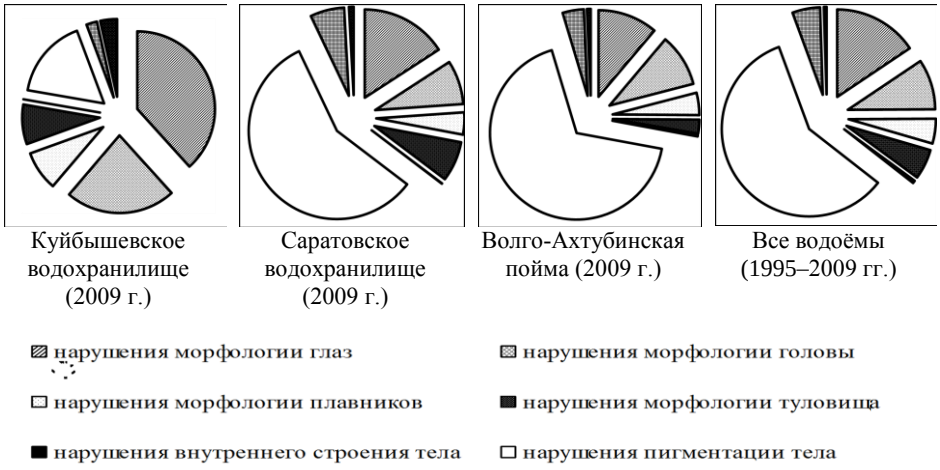


Рис. 13.6. Встречаемость различных групп морфологических аномалий у молоди рыб из водоёмов Средней и Нижней Волги в 1995–2009 гг.

зя трансформировать на состояние водных масс за весь вегетационный период. Это обусловлено тем, что нерест рыб, эмбриональное развитие осуществляется в течение относительно небольшого времени, как правило, в период весеннего половодья, когда высока вероятность поступления различных загрязнителей с водосборного бассейна. Второе: материалы рис. 13.6–13.8 наглядно показывают, что как в отдельных водоемах, так и в одном водоеме или какой-либо его акватории качество водных масс может значительно отличаться.

Несмотря на то, что по официальным данным, в Волжских водоемах превышение ПДК по отдельным веществам отмечается не всегда, мы можем говорить о том, что взрослые рыбы испытывают хронический токсикоз. В настоящий момент у рыб отмечено 13 видов морфологических уродств в структуре клеток красной крови. Из рис. 13.9 достаточно хорошо видно, что, например, в популяции судака все особи имеют нарушения в структуре клеток красной крови. Подтверждением неблагополучного состояния рыб Волжских водохранилищ является показатель индекса сдвига лейкоцитов (ИСЛ), который отражает отклонения гематологических параметров. На рис. 13.10 отражены данные, характеризующие встречаемость рыб с разным уровнем ИСЛ в 1998–2003 гг. По мнению Л.Д. Житенёвой с соавторами [5], отклонение ИСЛ от нормы в сторону уменьшения является одним из признаков кумулятивного токсикоза.

Под действием «букета» загрязнителей, содержащихся в волжской воде, у рыб отмечаются нарушения в строении тканей (табл. 13.1). Это хорошо прослеживается на примере короткоцикловых видов рыб. Некоторые патологии в тканях сердца рыб напоминают картину, которая отмечается при инфаркте сердца у человека. Серьезные патологии отмечаются в гонадах рыб, что заметно сказывается на воспроизводительной способности половозрелых рыб.

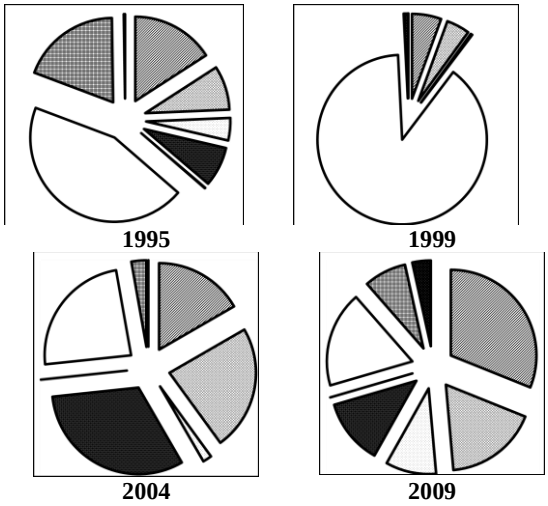


Рис. 13.7. Встречаемость различных групп морфологических аномалий у молоди рыб из водоёмов Средней и Нижней Волги в отдельные годы (обозначения аналогичны рис. 13.6)

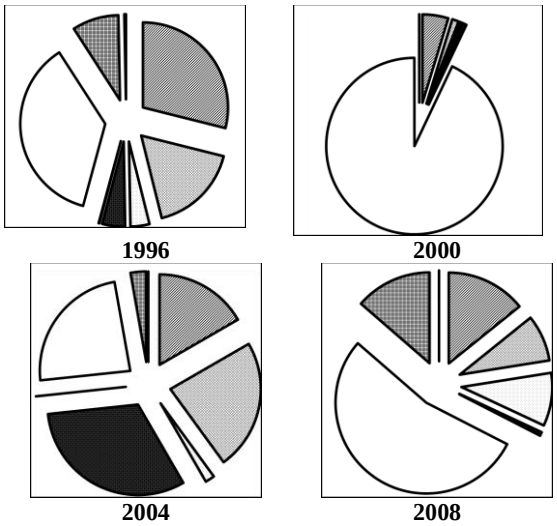


Рис. 13.8. Встречаемость различных групп морфологических аномалий у молоди рыб из Мордовинской поймы Саратовского водохранилища в отдельные годы (обозначения аналогичны рис. 13.6)

Резюмируя выше приведенный материал, можно говорить о том, что качество водной среды Волжских водохранилищ неудовлетворительное. ***На протяжении последнего десятилетия личинки рыб имеют многочисленные морфологические уродства, что обусловливает их высокую элиминацию. Взрослые рыбы испытывают хроническое токсическое воздействие водных масс, в результате которого снижается не только их жизнеспособность, но и отмечаются нарушения в репродуктивной системе и рыбы не могут давать полноценное потомство.***

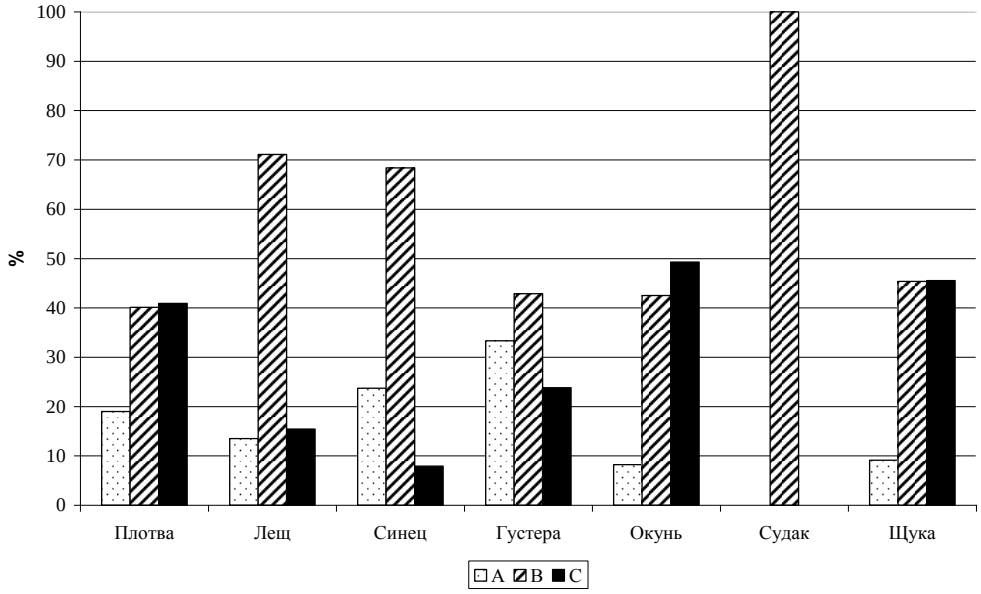


Рис. 13.9. Встречаемость (%) рыб с патологиями клеток крови в Саратовском водохранилище в 1998 г.:
A – доля особей без клеточных патологий;
B – доля особей с одним видом клеточных патологий;
C – доля особей с двумя и более видами клеточных патологий

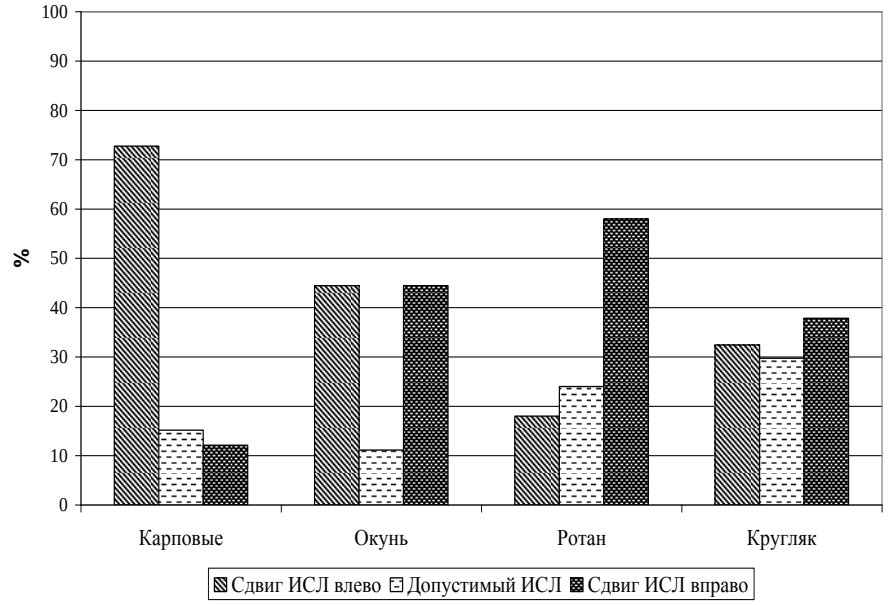


Рис. 13.10. Встречаемость (%) рыб с разным уровнем ИСЛ в Саратовском водохранилище в 2004 г.

Таблица 13.1

Встречаемость особей бычка-кругляка и головешки-ротана Саратовского водохранилища с патологиями различных органов

Встречаемость гистологических патологий у рыб		Виды рыб	
		Кругляк	Ротан-головешка
Общее количество рыб	*n*	22	22
Кол-во рыб с патологиями жабр	*n*	11	18
	%	50,0	81,8
Кол-во рыб с патологиями печени	*n*	10	5
	%	45,4	22,7
Кол-во рыб с патологиями сердца	*n*	5	7
	%	22,7	31,8
Кол-во рыб с патологиями гонад	*n*	11	12
	%	50,0	54,6
Кол-во рыб без патологий	***n***	**5**	**1**
	%	**22,7**	**4,5**

Возникает естественный вопрос о том, что же должно лежать в основе оценки влияния качества водных масс на рыб. Без сомнения, можно говорить о том, что для этих целей возможно использовать личинки рыб. Их удобно отбирать из различных акваторий водоемов, метод относительно дешевый. Но, как указывалось выше, нерест рыб, эмбриональное развитие личинок происходит в течение относительно небольшого времени, как правило, в период весеннего половодья, когда высока вероятность поступления различных загрязнителей с водосборного бассейна. Использование взрослых рыб, у которых отмечаются нарушения в строении органов и тканей рыб, тоже вряд ли является объективным, так как в их организме отмечаются необратимые процессы. С нашей точки зрения, лучше всего для комплексной оценки качества водных масс на состояние «здоровья» рыб подходит гематологический метод. Несмотря на то, что его чувствительность несколько ниже, чем, например, биохимические методы [21], он позволяет улавливать изменения в состоянии рыб, когда необратимые процессы не отмечаются и отсутствуют патологии отдельных органов или тканей рыб.

Вторая проблема связана с необходимостью корректировки показателей ПДК и ответа на вопрос: гидробионты каких систематических групп должны быть использованы для этих целей. Приведем небольшой пример. Для рыбохозяйственных водоемов ПДК для нефтепродуктов установлен на уровне 0,05 мг/л. Этот показатель выбран из-за того, что данная концентрации нефтепродуктов не придает привкуса нефти мясу рыб. В то же время безвредной для молоди судака является концентрация нефти ниже 0,03 мг/л, а личинки хирономид выживают при концентрации 1,4 мг/л, т. е. различия очень существенны для разных организмов. В данном случае следует исходить из системной оценки «здоровья среды» [6]: состояние водных масс является удовлетворительным в том случае, если в ней могут существовать, размножаться и давать полноценное потомство рыбы и другие водные организмы.

13.2. Проблемы эвтрофирования водохранилищ Средней и Нижней Волги

Из всех видов воздействия наиболее негативным является привнесение загрязняющих веществ в водные объекты от точечных и диффузных источников.

По нашим оценкам антропогенная составляющая формирования качества поверхностных вод уже соизмерима с природной составляющей, что представляет угрозу устойчивому водопользованию. Для водохранилищ Средней и Нижней Волги особую тревогу вызывает чрезмерное привнесение биогенных веществ, что в условиях замедленного водообмена вызывает массовое развитие синезеленых водорослей. «Цветение» воды значительно ухудшает её качество, снижает рекреационный и рыбохозяйственный потенциал волжских водохранилищ.

Результаты наших исследований показывают [23, 24, 25, 26], что антропогенное эвтрофирование становится наиболее значимым фактором ухудшения качества вод Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. В летний период массовое развитие водорослей на различных участках водохранилищ находится в прямой зависимости от температуры и динамики водных масс. На пойме и в заливах, где небольшие глубины и стоковое течение практически отсутствует, «цветение» воды выражено более явно. В этих районах на поверхности воды наблюдается увеличение pH и растворенного кислорода. Содержание хлорофилла «а» в воде колеблется в пределах 10–40 мг/м^3. При этом концентрация биогенных веществ в воде резко уменьшается. В частности, концентрация нитратов снижается до 0,2 мг/дм^3, а фосфатов – до 0,009 мг/дм^3.

Наиболее неблагоприятная экологическая обстановка складывается на приплотинных плесах водохранилищ при отсутствии стокового течения, ветрового перемешивания и наличия высоких температур воды (25–27°С). В это время наблюдается массовое развитие преимущественно синезеленых водорослей. На поверхности воды формируются поля «цветения» воды различной структуры, толщина которых достигает нескольких сантиметров и покрывает значительную часть акватории водохранилищ. В поверхностном слое насыщение кислородом может достигать 200–400%, pH – 9,0–9,6, а хлорофилла «а» – 200–300 мг/м^3.

Наряду с пространственной неоднородностью, исследовалась и временная изменчивость показателей качества воды. Наблюдения в период 2006–2010 гг. показали, что сезонная изменчивость свойственна всем биогенным веществам, но наиболее ярко она выражена у нитратов (рис. 13.11) и фосфатов (рис. 13.12). В течение года концентрация нитратов изменялась в 7 раз, а фосфатов – в 5 раз.

В период весеннего половодья и повышения температуры воды наблюдается рост нитратов. Наибольшая концентрация наблюдается в апреле-мае и достигает 1,47 мгN/дм^3; в течение летней межени концентрация нитратов снижается из-за массового развития водорослей до минимальных значений (0,12–0,34 мгN/дм^3), а в зимний вновь постепенно увеличивается до 0,8–1,1 мгN/дм^3.

У фосфатов наибольшая концентрация наблюдается в период зимней межени и составляет 0,09 мгP/дм^3; в летнюю межень концентрация фосфатов резко падает и в июле наблюдается минимальное значение 0,015 мгP/дм^3. Это объясняется большим потреблением фосфора водорослями в период их массового развития. К концу осени концентрация фосфатов увеличивается, и максимум приходится на начало зимы; это происходит главным образом из-за понижения температуры и прекращения развития фитопланктона.

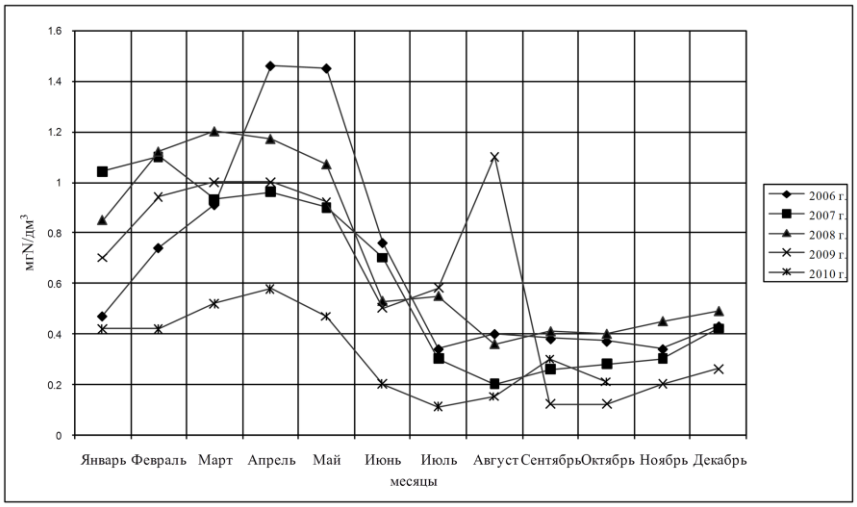


Рис. 13.11. Сезонная изменчивость содержания нитратов в воде Саратовского водохранилища

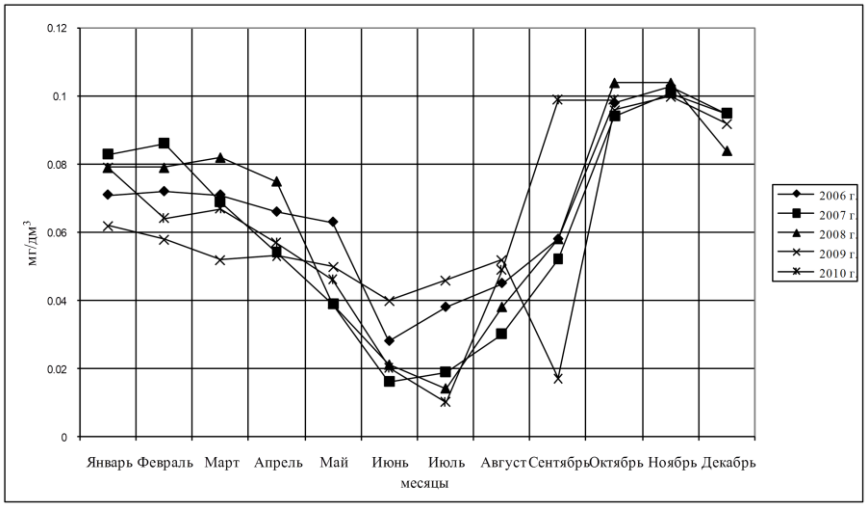


Рис. 13.12. Сезонная изменчивость содержания фосфатов в воде Саратовского водохранилища

Таким образом, проведенные наблюдения в русловой части Саратовского водохранилища показывают, что в результате активного потребления фитопланктоном нитратов и фосфатов их концентрация в воде водохранилища в летний период резко снижается. При этом содержание фосфатов снижается до минимума, в то время как концентрация нитратов остается достаточно высокой. Можно предположить, что в пойменных частях водохранилища, где численность и биомасса фитопланктона намного больше, чем в русле, концентрация фосфатов будет практи-

чески равна нулю. Следовательно, содержание фосфатов в воде водохранилища является сдерживающим фактором развития фитопланктона в летний период.

Особо укажем на влияние аномальных погодных условий (2010 г.) на развитие водорослей.

- **Среднегодовой расход воды** по сравнению с 2009 г. в створе Жигулевской плотины уменьшился с 7,5 до 6,2 тыс. $м^3$/с (почти на 10%), а среднемесячный расход в августе с 6,3 до 2,1 тыс. $м^3$/с (в 3 раза).
- **Температура воды** в вегетационный период 2010 г. была выше: в мае на 1,7°С, в июне на 3,0°С, в июле на 2,5°С и в августе на 1,1°С по сравнению с 2009 г.
- **Концентрация растворенного кислорода** к августу 2010 г. снизилась до критического уровня и составила 4,8 мг О/$дм^3$. Содержание легко окисляемого органического вещества (по $БПК_5$) приблизилось к уровню ПДК и составило 1,9 мг О/$дм^3$. Наибольшие значения pH наблюдались в период массового развития водорослей.
- **Биомасса водорослей** в 2010 г. во много раз превышала биомассу в 2009 г. Так, например, значения хлорофилла «а» в июне были 8,6 мг/$м^3$ против 2,7 мг/$м^3$ (более чем в 3 раза).

Таким образом, проведенный анализ показывает, что для восстановления экологического состояния водных объектов и улучшения качества водных ресурсов есть только один выход – снижение фосфатной и нитратной нагрузки на водохранилища, что позволит ограничить развитие фитопланктона и уменьшить негативные последствия, связанные с «цветением» воды и ухудшением ее качества.

13.3. Бассейновые допустимые концентрации (БДК) – региональные нормативы качества вод

Одной из главных причин нарушения нормального функционирования водных экосистем и ухудшения качества вод является несовершенство системы нормирования антропогенной нагрузки. В частности, в качестве критериев нормирования применяются одинаковые для всей территории России предельно допустимые концентрации (ПДК), которые зависят только от вида водопользования и не учитывают региональных особенностей формирования природных вод. В результате устанавливаются ошибочные приоритеты управления антропогенной нагрузкой.

Представляется целесообразным ввести региональные нормативы качества вод или бассейновые допустимые концентрации (БДК)[1] для нормирования антропогенной нагрузки для веществ двойного генезиса или формирующихся под действием природных и антропогенных факторов.

---

[1] *Примечание.* Авторы отдают себе отчет в том, что и первое, и второе название этих показателей качества среды не совсем удачны (слово «региональные» для большинства исследователей связано с административно-территориальным делением страны на регионы – Самарский норматив качества воды? Слово «бассейновый», например, для такой большой реки, как Волга, также задает один показатель для огромной территории: Волжский бассейн – это 8% территории России, или 62% её европейской части).

Концепция регионального экологического нормирования основывается на следующих положениях:

- антропогенное воздействие не должно приводить к нарушению экологического состояния водных объектов и ухудшению качества вод;
- в каждом отдельно взятом бассейне или его части (водохозяйственный участок) формируется особенный состав воды, свойственный данной водосборной территории и зависящий от природно-климатических условий;
- разработка и внедрение региональных допустимых концентраций направлены на сохранение и восстановление благоприятной среды обитания гидробионтов и нормальное функционирование экосистем;
- расчет региональных допустимых концентраций осуществляется на основе систематических данных наблюдений в различные экологические сезоны.

Разработка и внедрение БДК позволит исправить ситуацию, когда ПДК, с одной стороны, необоснованно завышены (нитраты и фосфаты), а с другой – занижены (медь и цинк) и не могут быть соблюдены в силу естественных причин, обусловленных природными особенностями водных объектов.

В качестве примера, по данным наблюдений на стационарном пункте, были рассчитаны региональные нормативы качества вод ($C_{РНКВ}$) Саратовского водохранилища по фосфатам и нитратам (табл. 13.2). За $C_{РНКВ}$ принимается верхняя граница возможных средних значений концентраций этого вещества, рассчитанная по данным наблюдений на основе формулы, подробно обсуждавшейся в монографии А.В. Селезнёвой [27]:

$$C_{РНКВ} = C_C + \sigma_{(C)} \cdot t_{St} / n^{1/2}, \qquad (13.1)$$

где C_C – среднее значение концентрации вещества в фоновом створе; t_{St} – коэффициент Стьюдента при P=0,95; n – число наблюдений; $\sigma_{(C)}$ – среднее квадратичное отклонение.

Таблица 13.2

Сравнение региональных ($C_{РНКВ}$) и рыбохозяйственных ($C_{ПДК}$) нормативов

Показатель	Размерность	C_C	$\sigma_{(C)}$	$C_{РНКВ}$	$C_{ПДК}$	$C_{ПДК} / C_{РНКВ}$
Фосфаты (по P)	мгP/л	0,06	0,01	0,07	0,2	2,85
Нитраты (по N)	мгN/л	0,30	0,09	0,39	9,1	23,33

$C_{РНКВ}$ является количественной характеристикой содержания веществ в воде водного объекта при наиболее неблагоприятных ситуациях, обусловленных естественными и антропогенными факторами формирования качества вод водного объекта. Введение $C_{РНКВ}$ позволяет учесть природно-климатические особенности водных объектов.

Расчеты по формуле (13.1) показали, что $C_{РНКВ}$ существенно отличаются от рыбохозяйственных ПДК ($C_{ПДК}$) (Перечень рыбохозяйственных нормативов.., 1999). По фосфатам $C_{ПДК}$ превышают $C_{РНКВ}$ в 2,85 раза, а по нитратам в – 23,33 раза.

Учитывая сказанное, авторами предлагается в качестве критерия нормирования сброса сточных вод использовать региональные нормативы качества вод ($C_{РНКВ}$), получаемые на основе мониторинга водных объектов. *Концепция расчета $C_{РНКВ}$ основывается на принципе недопустимости изменения качества вод на*

величину, превышающую естественные колебания концентраций нитратов и фосфатов.

Учитывая объем сточных вод и концентрацию в них указанных веществ, можно предположить, что антропогенная составляющая в формировании качества водных ресурсов соизмерима с природной составляющей для веществ двойного генезиса (в данном случае речь идет о нитратах и фосфатах).

Используя эти данные, для каждого вещества были определены индексы вредного воздействия сточных вод (W). Это количественная характеристика загрязненности сточных вод по отношению к воде водного объекта, являющегося приемником сточных вод. W для конкретного источника загрязнения по конкретному веществу, представим в следующем виде:

$$W = (C_{СВ} / C_{РНКВ}), \qquad (13.2)$$

где $C_{СВ}$ – концентрация вещества в сточной воде; $C_{РНКВ}$ – региональный норматив качества воды водного объекта. Для фосфатов W составляет 40–50, а для нитратов – 60–70.

В настоящее время расчет норматива допустимого сброса (НДС) осуществляется по формуле [13]:

$$НДС_i = q * C_{ДСi} , \qquad (13.3)$$

где q – расчетный расход сточных вод; $C_{ДС}$ – допустимая концентрация i-го вещества, которая может быть допущена в сточных водах. Величина $C_{ДСi}$ определяется следующим образом:

$$C_{ДСi} = N * (C_{ПДКi} - C_{ФОНi}) + C_{ФОНi} , \qquad (13.4)$$

где N – кратность общего разбавления сточных вод в водном объекте. $C_{ФОНi}$ – фоновая концентрация i-го вещества.

На наш взгляд, для улучшения экологического состояния водохранилищ и ограничения массового развития сине-зеленных водорослей целесообразно в формуле (13.4) заменить $C_{ПДКi}$ на $C_{РНКВi}$. Целесообразность подобной замены обусловлена тем, что негативное влияние (в данном случае) нитратов и фосфатов на экологическое состояние и качество вод начинает сказываться при более низких концентрациях, чем рыбохозяйственные ПДК. Данная замена позволит при нормировании сброса веществ двойного генезиса учесть региональные особенности формирования качества вод водохранилищ и ограничить сброс азота и фосфора в водохранилища.

В качестве примера нами представлен сравнительный расчет $C_{ДСi}$ с учетом $C_{ПДКi}$ (действующая методика) и с учетом $C_{РНКВi}$ (новая методика) применительно к сточным водам г. Тольятти, поступающим в Саратовское водохранилище (табл. 13.3). В связи с тем, что по действующей методике рекомендуется не учитывать аддитивное действие веществ (за исключением веществ 1-го и 2-го классов опасности), расчеты по действующей методике выполнены по двум вариантам: с учетом (вариант 1) и без учета (вариант 2) аддитивного действия веществ. Отметим, что аддитивное действие веществ до сих пор не получило необходимого теоретического обоснования.

В новой методике аддитивное действие не распространяется на вещества двойного генезиса, однако оговаривается, что не подлежат нормированию сточные воды, обладающие токсичностью, пока не будет проведена детальная идентификация качества сточных вод.

Таблица 13.3

Результаты расчетов по действующей и новой методикам

Наименование вещества	**$C_{СВ}$**	**Действующая методика**				**Новая методика**		
		ПДК	**$C_{ФОН}$**	**$C_{ДС}$ вариант 1**	**$C_{ДС}$ вариант 2**	**РПДК**	**Č**	**$C_{ПДС}$**
Фосфаты (по P)	2,10	0,200	0,070	1,56	1,56	0,07	0,06	0,17
Нитраты (по N)	18,1	9,1	0,25	5,08	101,4	0,25	0,20	0,77

Из табл. 13.3 видно, что «мягкое» нормирование фосфатов и нитратов по действующей методике без учета аддитивного действия веществ (вариант 2) вызывает обоснованную тревогу. Но даже с учетом аддитивного действия допустимая концентрация в сточных водах ($C_{ДС}$) получается слишком высокой (вариант 1). Поэтому совершенно недопустимо в рамках действующей методики отказываться от учета аддитивного действия веществ. Таким образом, при нормировании по действующей методике водопользователям разрешается практически неограниченно сбрасывать фосфаты и нитраты в водохранилища, что активизирует процессы антропогенного эвтрофирования и ухудшает качество воды.

13.4. Основные проблемы повышения эффективности экологического нормирования

Одна из главных причин экологического неблагополучия водоемов и водотоков на территории России, мешающая снизить антропогенное воздействие на водные объекты, – это несовершенство системы нормирования антропогенной нагрузки. Самым слабым звеном является использование гигиенических (или покомпонентных) одинаковых на всей территории страны нормативов качества воды – предельно допустимых концентраций (ПДК), которые не учитывают природных особенностей конкретных водных экосистем. В результате устанавливаются ошибочные приоритеты регулирования антропогенной нагрузки особенно для веществ, формирующихся под действием природных и антропогенных факторов (вещества двойного генезиса).

Ограничение антропогенного воздействия на водные объекты определяется эффективностью нормирования антропогенного воздействия на основе применения системы научно обоснованных и взаимосвязанных нормативов: допустимой

антропогенной нагрузки (НДАН), допустимого воздействия (НДВ), допустимого сброса (НДС), качества водной среды (НКВС) и технологических (НТ).

В настоящее время существует большое количество правовых, нормативно-методических и научно-исследовательских проблем, от решения которых зависит дальнейшее развитие нормирования антропогенного воздействия, а следовательно, и восстановление экологического состояния водных объектов.

Правовые проблемы. К 2000 г. у специалистов в области водного хозяйства выработалась стройная система нормирования антропогенного воздействия на водные объекты. Наиболее полно правовые основы нормирования изложены в Федеральном законе «Об охране окружающей среды» [28], где четко прописаны нормативы качества водной среды (статья 21), нормативы допустимого воздействия (НДВ) на окружающую среду (статья 22) и нормативы допустимого сброса (НДС) веществ и микроорганизмов (статья 23). Основное достоинство этого закона в том, что в нем четко сформулированы определения нормативов и лимитов. Так, НДС устанавливается для конкретных источников загрязнения в соответствии с показателями массы химических веществ и микроорганизмов, допустимых для поступления в водную среду в установленном режиме и с учетом технологических нормативов (НТ), при соблюдении которых обеспечиваются нормативы качества водной среды. НДВ устанавливаются в соответствии с величиной допустимого совокупного воздействия всех источников, при соблюдении которых обеспечивается устойчивое функционирование естественных экологических систем и сохраняется их биологическое разнообразие. Нормативы качества водной среды (НКВС) устанавливаются в соответствии с физическими, химическими и биологическими показателями для оценки состояния водной среды, при соблюдении которых обеспечивается благоприятная окружающая среда. НТ устанавливаются в соответствии с показателями предельно допустимого содержания химических веществ и микроорганизмов в водной среде, их несоблюдение может привести к загрязнению водной среды, деградации естественных экологических систем.

Наиболее отчетливо взаимосвязь между различными нормативами прослеживается в статье 23, согласно которой НДС устанавливаются для источников воздействия исходя из НДВ на водные объекты и НКВС, а также технологических нормативов. При этом указывается, что НТ устанавливаются для источников воздействия на основе использования наилучших существующих технологий (НСТ) с учетом экономических и социальных факторов, а НДВ должны обеспечивать соблюдение НКВС с учетом природных особенностей территорий бассейнов.

Важным рычагом управления источниками воздействия являлось установление лимитов – временно согласованных сбросов (ВСС). При невозможности соблюдения НДС устанавливались ВСС на основе разрешений, действующих только в период проведения мероприятий по охране водной среды с учетом поэтапного достижения установленных НДС и внедрения наилучших существующих технологий (НСТ). Установление ВСС допускается только при наличии планов снижения сбросов; ВСС – ограничения сбросов загрязняющих веществ и микроорганизмов в водную среду, установленные на период проведения мероприятий по охране водной среды, в том числе внедрения наилучших существующих технологий, в целях достижения нормативов в области охраны водной среды.

Данный закон вступил в силу в 2001 году и прописал все лучшее, что было достигнуто в области нормирования антропогенного воздействия на водные объекты.

В 2007 г. вступает в силу Водный кодекс РФ, в котором система нормирования представляется уже весьма упрощенной. В единственной статье, посвященной нормированию, речь идет только о разработке и установлении НДВ на водные объекты. Согласно данной статье, НДВ на водные объекты разрабатываются на основании предельно допустимых концентраций (ПДК) химических веществ, микроорганизмов и других показателей качества воды в водных объектах. Но при этом ничего не говорится об учете природных особенностей территорий бассейнов.

Самая главная правовая проблема состоит в следующем: в Водном кодексе РФ даже не упоминается о таком важном элементе системы нормирования, как НДС. Вместо НДС говорится лишь о том, что количество веществ и микроорганизмов, содержащихся в сбросах сточных вод в водные объекты, не должно превышать установленные НДВ на водные объекты. Следовательно, из законодательной базы выпал важнейший элемент системы нормирования – НДС, а вместе с ним «вне закона» остались лимиты на сброс (ВСС). В принципе, при осуществлении нормирования можно было бы ссылаться на ФЗ «Об охране окружающей среды», но в Водном кодексе есть статья, согласно которой «нормы, регулирующие отношения по использованию и охране водных объектов и содержащиеся в других федеральных законах, законах субъектов Российской Федерации, должны соответствовать настоящему Кодексу».

Очередной удар по системе нормирования антропогенной нагрузки будет нанесен при выходе нового Федерального закона «О внесении изменений в отдельные законодательные акты РФ (в части совершенствования системы нормирования на окружающую среду и введения мер экономического стимулирования хозяйствующих субъектов для внедрения наилучших технологий)». По всей видимости, проект закона делался без участия специалистов водного хозяйства, имеющих теоретическую подготовку и практические навыки в области нормирования антропогенной нагрузки на водные объекты. Разработчики проекта утверждают, что в законе разработаны «принципиально новые методы нормирования» в области охраны окружающей среды. В чем же инновация разработчиков проекта? Разрешение предприятиям декларировать объемы негативного воздействия на окружающую среду? Введение принципа установления целевых показателей? Опыт, накопленный Евросоюзом в области технологического нормирования и внедрения наилучших доступных технологий? Устранение избыточных административных барьеров? Все это хорошо, но при чем здесь новые принципы нормирования антропогенного воздействия? Их нет.

Проектом нового закона предусмотрено внесение изменений в Федеральный закон от 10.01.2002 № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды» [28], в частности, признаются утратившими силу статья 22 «Нормативы допустимого воздействия на окружающую среду» и статья 23 «Нормативы допустимых выбросов и сбросов веществ и микроорганизмов». Комментарии излишни! Но ведь, как известно, между нормативами качества окружающей среды и нормативами воздействия на окружающую среду – «дистанция огромного масштаба». И как тогда можно объяснить включение в новую редакцию статьи 21 «Нормативы качества окружающей среды» норматива допустимого воздействия на водные объекты?

Разрушить «до основания» действующую правовую систему нормирования, учитывая её несовершенство, достаточно просто. Первый шаг в этом направлении мы уже сделали, исключив из Водного кодекса норматив допустимого сброса.

Если будут внесены предложенные разработчиками изменения в Федеральный закон «Об охране окружающей среды», то будет сделан второй шаг. Норматив допустимого воздействия утратит свой правовой статус.

Бассейн и река тесно взаимосвязаны, но в законодательстве ничего не говорится об охране водосборных территорий за исключением водоохранных полос. Отсутствуют нормативы на структуру хозяйственного использования бассейнов рек.

Нормативно-методические проблемы. Проведенный анализ показывает, что система нормирования антропогенной нагрузки не обеспечена в полном объеме нормативно-методической документацией. Для развития системы нормирования необходимо срочно разработать отсутствующие методические указания: по разработке нормативов допустимой антропогенной нагрузки (НДАН), по определению целевых показателей качества вод (ЦПКВ) и по оценке экологического состояния водных объектов. Кроме того, действующие методические указания по разработке НДВ и методика по расчету НДС нуждаются в серьезной доработке и согласовании между собой.

Что не устраивает в действующих методических указаниях по разработке НДВ?

1. Перегруженность терминами и понятиями: «устойчивое функционирование экологических систем», «состояние экологической системы», «необратимые негативные изменения в экологической системе», «экологическое благополучие», для которых не установлены количественные критерии для практического применения на различных речных бассейнах.

2. Предполагается разработку НДВ вести по восьми видам воздействия, однако в приложениях даются рекомендации только для следующих видов:

- привнесение химических и взвешенных веществ;
- привнесение микроорганизмов;
- забор (изъятие) водных ресурсов.

В методических указаниях ничего не говорится о таком важном виде воздействия, как изменение водного стока рек под действием гидротехнических сооружений.

3. Расчет НДВ по привнесению химических веществ ($НДВ_{ХИМ}$) ориентирован только на водотоки и проточные водохранилища с коэффициентом водного обмена более 5. Если учесть, что расчеты НДВ на водохранилищах с сезонным типом регулирования необходимо осуществлять по гидрологическим сезонам, включая меженные периоды с маленьким коэффициентом обмена, то для большинства водохранилищ Волги представленные в методических указаниях формулы являются непригодными для расчета $НДВ_{ХИМ}$.

4. Недостаточно говорится о разработке НДВ для трансграничных речных бассейнах. В результате, выполняемые в настоящее время проекты НДВ для трансграничных рек разрабатываются не по всему водосборному бассейну, а только по его части (на территории РФ; например – для р. Урал), что противоречит бассейновому принципу комплексного использования и охраны водных объектов и международным обязательствам по трансграничным речным бассейнам.

Что не устраивает в методике расчета НДС?

1. Для водопользователей, расположенных в пределах водохозяйственного участка, расчет НДС осуществляется на основе НДВ при соблюдении баланса загрязняющих веществ. Однако это невозможно, так как методы расчета НДВ и НДС принципиально отличаются. Во-первых, расчет НДС, в отличие от НДВ,

осуществляется с учетом ассимилирующей способности водного объекта, а во-вторых, расчет НДВ для веществ двойного генезиса осуществляется на основе региональных нормативов качества вод, а расчет НДС – на основе ПДК.

2. При определении нормативов допустимого сброса (НДС) по действующей методике используется подход, связанный с ограничением загрязнения водотоков и водоемов на основе предельно допустимых концентраций (ПДК), рекомендованных в масштабах государства. Отличительной особенностью такого подхода к нормированию является единообразие для всей территории страны и постоянство во времени норм качества воды, зависящих только от вида водопользования. При этом не учитываются различные природные условия формирования качества вод водных объектов [13].

3. Исходя из названия, методика расчета НДС предназначена для водопользователей, но какой водопользователь будет проводить расчеты для всего водохозяйственного участка, на котором расположены и другие водопользователи? При этом должно быть соблюдено оптимальное распределение массы сбрасываемых веществ между водопользователями, сбрасывающими сточные воды. В методике не прописано, кто осуществляет расчеты для водохозяйственного участка.

4. Самое слабое звено в методике расчета НДС – это отсутствие указаний на установление лимитов на сброс загрязняющих веществ в водные объекты для водопользователей. Совершенно очевидно, что для большинства водопользователей установленные НДС не могут быть соблюдены по ряду причин. В методике ничего не сказано, как, на какой срок и при каких условиях для водопользователей устанавливаются лимиты на сброс. В этом случае у водопользователей пропадает необходимость разработки текущих и перспективных планов рационального использования и охраны водных ресурсов.

5. Расчет величин НДС предполагается осуществлять отдельно по месяцам и в целом за год. Но для этого недостаточно иметь ежемесячные фоновые показатели качества вод водного объекта, но и необходимы данные о качестве сточных вод за каждый месяц. Такие данные о сточных водах отсутствуют в государственной статистической отчетности водопользователей в форме 2ТП-водхоз. Более того, в самой методике говорится, что фактическое содержание загрязняющих веществ в сточных водах определяется как среднеарифметическое значение концентрации за год.

6. В методике предлагается совершенно неприемлемый для рыночных условий принцип расчета величин НДС на водохозяйственном участке. Расчет осуществляется при оптимальном распределении массы сбрасываемых веществ между отдельными водопользователями. При этом, критерием оптимальности является минимум суммарных приведенных затрат на достижение НДС на водохозяйственном участке.

7. В соответствии с водным законодательством расчет НДС должен осуществляться с учетом НТ, вместо этого в методике говорится, что «при расчете НДС необходимо учитывать технико-экономические характеристики производства, системы очистки, а также оборотного или повторного использования воды каждой конкретной организации».

Научно-исследовательские проблемы. Несмотря на глобальную привлекательность концепции критических нагрузок, количественная оценка их величин до сих пор связана с целым рядом неопределенностей. Прежде всего это относится к самим основополагающим понятиям: например, до сих пор не вполне ясно,

где обнаружить «специфические чувствительные элементы», что считать за «необратимые вредные изменения» (за 50–100 лет таковые могут произойти не только с природными компонентами, но и с самим человечеством) и, наконец, что есть «экологическая норма» (например, это *размах стохастических колебаний показателей жизнедеятельности компонентов экосистем, которые не выходят за пределы приспособительных реакций по поддержанию гомеостаза*) [27]. В частности, неверно подчеркивать «максимальность» критической нагрузки, поскольку многие категории действующих факторов (например, тепловое воздействие) имеют и минимальный порог критичности. И таких проблем для фундаментальных исследований – множество.

Но несмотря на то, что в Федеральном законе № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды» [28] (статья 20) *сформулировано основное условие разработки нормативов – это проведение научных исследований*, данное требование выполняется недостаточно. *Практически не финансируются исследовательские работы, направленные на разработку экологических нормативов и региональных нормативов качества воды.* В результате мы имеем дело с нормативами (ПДК), которые только в первом приближении можно назвать экологическими. По сути, существующая система нормирования лишь декларирует обеспечение устойчивого функционирования естественных или сложившихся экологических систем и сохранение биологического разнообразия. Для реализации подобной декларации должны быть разработаны экологические нормативы.

Как бы мы ни снижали уровень отрицательного воздействия на водные массы, инструментальными методами невозможно контролировать присутствие всех загрязнителей. Занятие это очень трудоемкое и финансово крайне затратное. Нужен постоянный контроль за качеством водной среды. Его может обеспечить только гидробиологический (ихтиологический) мониторинг.

Список литературы

1. Башкин В.Н. Оценка степени риска при критических нагрузках загрязняющих веществ на экосистемы // География и природные ресурсы. 1999. № 1. С. 35–39.
2. Булгаков Н.Г., Дубинина В.Г., Левич А.П., Терехин А.Т. Метод поиска сопряженностей между гидробиологическими показателями и абиотическими факторами среды (на примере уловов и урожайности промысловых рыб) // Изв. РАН. Сер. биол. 1995. № 2. С. 218–225.
3. Евланов И.А., Минеев А.К., Розенберг Г.С. Оценка состояния пресноводных экосистем по морфологическим аномалиям у личинок рыб (Методическое пособие). Тольятти: ИЭВБ РАН, 1999. 38 с.
4. Евланов И.А., Минеев А.К., Розенберг Г.С. Метод интегральной оценки пресноводных экосистем // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть IV: Учебное пособие. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2000. С. 145–174.
5. Житенёва Л.Д., Рудницкая О.А., Калюжная Т.И. Эколого-гематологические характеристики некоторых видов рыб. Справочник. Ростов н/Д: АзНИИРХ, 1997. 149 с.

6. Захаров В.М. Здоровье среды: концепция. М.: Центр экологической политики России, 2000. 30 с.

7. Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. М.: Гидрометеоиздат, 1984. 560 с.

8. Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 520 с.

9. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1987. 208 с.

10. Левич А.П. Биотическая концепция контроля природной среды // Докл. Академии наук. Т. 337. 1994. № 2. С. 257–259.

11. Лукьяненко В.И. Экология водоемов. Охрана и рациональное использование рыбных запасов бассейна Волги. Концепции, цели, задачи. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 1992. 32 с.

12. Лукьяненко В.И. Экологические ПДК и комплексный экологический мониторинг качества вод // Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. С. 218–219.

13. Методика расчета нормативов допустимых сбросов (НДС) веществ и микроорганизмов в водные объекты для водопользователей / Утверждена приказом от 17. 12. 2007. № 333.

14. Минеев А.К. Индекс состояния сообществ личинок рыб (ИСС) как показатель экологического состояния водной среды // Изв. Самар. НЦ РАН. 2005. Спец. вып. 4. С. 306–313.

15. Минеев А.К. Морфологический анализ и патологические изменения структуры клеток крови у рыб Саратовского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2007. № 1. С. 93–100.

16. Минеев А.К. Нарушения морфологии клеток крови у молоди карповых рыб Саратовского водохранилища // Экологические проблемы крупных рек – 4. Тез. докл. междунар. конф. (Электронное изд. ИЭВБ РАН). 2008. С. 110.

17. Минеев А.К. Некоторые гистологические нарушения гонад у головешки-ротана (Perccottus glenii Dibowski, 1877) и бычка-кругляка (Neogobius melanostomus Pallas, 1814) Саратовского водохранилища // Изв. Самар. НЦ РАН. 2009. № 1. С. 180–186.

18. Минеев А.К. Морфологические аномалии у молоди рыб Саратовского водохранилища в районе Балаковской АЭС // Матер. междунар. конф. «Проблемы экологии в современном мире в свете учения В.И. Вернадского». Тамбов: Изд-во ТГУ, 2010. Т. 2. С. 79–83.

19. Моисеенко Т.И. Методические подходы к нормированию антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики (на примере Кольского севера) // Проблемы химического и биологического мониторинга экологического состояния водных объектов Кольского севера. Апатиты: Кольский НЦ РАН, 1995. С. 7–23.

20. Моисеенко Т.И. Экотоксикологический подход к нормированию антропогенных нагрузок на водоемы Севера // Экология. 1998. №6. С. 452–461.

21. Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 215 с.

22. Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М.: ВНИВО, 1999. 304 с.

23. Селезнёв В.А., Селезнёва А.В. Методика расчета предельно допустимых сбросов и временно согласованных сбросов веществ в поверхностные водные объекты со сточными водами (проект) // Экол. и промышл. России. 1998. № 12. С. 32–36.

24. Селезнёва А.В. Экологическое нормирование антропогенной нагрузки на водные объекты. Самара: Самар. НЦ РАН, 2007. 107 с.

25. Селезнёва А.В. Разработка превентивных мер борьбы с «цветением» воды на крупных водохранилищах // Экол. и промышл. России. 2010. № 7. С. 38–43.

26. Селезнёва А.В., Селезнёв В.А. Проблемы восстановления экологического состояния водных объектов // Водное хозяйство России. 2010. № 2. С. 28–44.

27. Тихонов В.Н., Шитиков В.К. Анализ вариабельности признаков и биологическая норма // Гигиена и санитария. 1984. №7. С. 63–64.

28. Федеральный закон от 10.01.2002 г. № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды» // Собрание законодательства Российской Федерации от 2002 г. № 2. Ст. 133.

29. Critical Loads for Sulphur and Nitrogen (Report from a Workshop held at Stokhoster, Sweden, March 19–24, 1988) / Miljo Rapport. Copenhagen: Nordic Council of Ministers, 1988. 15 p.

Глава XIV

ФИТОМОНИТОРИНГ ЭКОТОННЫХ ЭКОСИСТЕМ МАЛЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Динамика количественного и качественного состава растительного покрова экотонных экосистем «вода – суша» в различные годы исследований объясняется флуктуацией и импульсной динамикой условий среды, связанными с гидрологическими и антропогенными изменениями [5, 15]. Реакция переходной зоны экосистем на природные и антропогенные изменения нашла отражение в таких структурных показателях, как видовое разнообразие, состав и структура биоценозов.

Изучение фиторазнообразия водоемов в разные годы является основой экологического мониторинга [16, 17]. Ниже приведем анализ результатов мониторинга растительного покрова 6 малых и средних водохранилищ, созданных в условиях лесостепной и степной зон Среднего Поволжья, расположенных в заволожской части Самарской области.

Кондурчинское водохранилище создано в 1981 году на базе р. Кондурчи, правобережном притоке реки Сок. Расположено оно в 2 км западнее села Славкино Сергиевского района Самарской области. Расстояние от устья реки до гидроузла 253 км. Длина водоема 7 км. Максимальная ширина 2,5 км, минимальная – 0,9 км. Наибольшая глубина 11,5 м, средняя – 3,81 м. Площадь водного зеркала при НПУ равна 6,93 км^2. Площадь мелководий с глубиной до 2 м составляет 2,0 км^2. При создании водохранилища зарегулирован водоток рек Сок и Кондурчи. Площадь водосборного бассейна 388 км^2.

Водохранилище имеет мелиоративное значение. Благодаря Кондурчинской оросительной системе до 1990 г. под поливом было 4849 га, в 2004 г. – только 1604 га. В результате сокращения объемов водопользования происходил резкий спад уровня воды с отметки 112,5 до 109,5 см, то есть уровень воды с весны до осени изменялся в пределах 300 см. Это сдерживало развитие водных растений и способствовало формированию широкой зоны временного затопления, благоприятной для развития гигрофильного разнотравья. В последние годы в летний период амплитуда колебания уровня воды составила не более 100 см, что нашло отражение в изменении состава растительного покрова экотонной зоны водоема.

Рассмотрим динамику флоры и растительности экотонной зоны Кондурчинского водохранилища в период с 1990 по 2005 г. В 1990 году водную и прибрежно-водную флору водохранилища слагали 88 видов. В 1992 году было отмечено 95 макрофитов, в том числе *Chara fragilis* Desv. и *Fontinalis antipyretica* Hedv. В 2005 г. на Кондурчинском водохранилище зарегистрировано 112 видов. В целом, флору образуют обычные, широко распространенные растения. Из водных заслуживают внимания *Myriophyllum verticillatum* L. и *Utricularia vulgaris* L., сравнительно редко встречающиеся в малых искусственных водоемах Самарской области и изредка – в прудах Среднего Поволжья [10].

За последние годы произошло увеличение видового состава растений всех экологических типов (рис. 14.1). В первые годы исследований было отмечено только 7 гидрофитов – *Ceratophyllum demersum* L., *Fontinalis antipyretica* Hedw.,

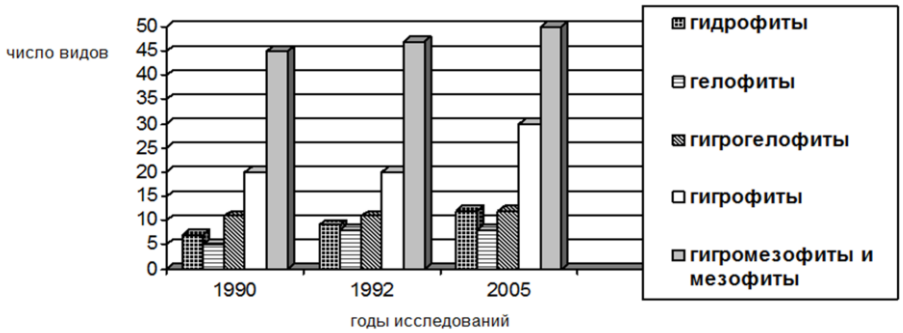


Рис. 14.1. Динамика флоры экотонов Кондурчинского водохранилища

Lemna minor L., *Persicaria amphibia* (L.) S.F.Grey, *Potamogeton crispus* L., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L. В 1992 году среди вышеназванных были отмечены *Potamogeton lucens* L. и *Lemna trisulca* L. В последнее время в приплотинном районе акватории появились *Myriophyllum verticillatum* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. и *Utricularia vulgaris* L. Ранее эти растения отмечались в русле Кондурчи, расположенном ниже плотины. Состав гелофитов изменился в первые годы наблюдений с 5 до 8 видов за счет появления таких растений, как *Alisma gramineum* Lej., *Equisetum fluviatile* L. и *Scirpus lacustris* L. За период с 1992 по 2005 г. состав гелофитов и гигрогелофитов остался почти неизменным. Увеличение гигрофитов произошло с 20 до 30 видов. Ранее не отмечались *Bidens cernua* L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Equsetum palustre* L., *Epilobium roseum* Schreb., *Lycopus exaltatus* Fil., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Salix alba* L., *S. cinerea* L., *S. fragilis* L. и *Veronica anagallis-aquatica* L. Среди мезофитов появились *Melilotus dentatus* (Waldst. et Kit.) Pers., *Rumex stenophyllus* Ledeb. и *Tussilago farfara* L.

По результатам мониторинга флоры в 2005 году экологический спектр экотонной зоны образуют 12 гидрофитов (11%), 8 гелофитов (7%), 12 гигрогелофитов (11%), 30 гигрофитов (27%) и 50 (45%) гигромезофитов и мезофитов.

Растительность представлена 14 формациями и 29 ассоциациями, из них 8 водных типов фитоценозов. В разные годы в экотонной зоне водохранилища было сформировано 31 растительное сообщество. Растительность на водоеме развита неравномерно. В верховье водоема растительность имеет массивно зарослевый и бордюрный характер. В приплотинном районе водохранилища нет сомкнутой растительности, отмечены лишь пятнистые заросли формаций рогоза узколистного, сусака зонтичного и рдеста гребенчатого.

Растительные сообщества верховья Кондурчинского водохранилища отличаются от других водоемов большим разнообразием (14 формаций) при относительно малом количестве эдификаторов водных сообществ (4 вида). Фитоценозы в верховье водоема содержат от 15 до 29 видов. В настоящее время Кондурчинское водохранилище имеет степень зарастания 17%, является умеренно заросшим водоемом. Чистая продукция водохранилища по абсолютно сухому веществу равна 5766 ц в год, что в энергетическом выражении составляет 1907 МДж в год.

Чубовское водохранилище создано в 1980 году на базе оврага и притока р. Самары, реке Падовке. Местность в пределах водохранилища холмистая, расчленена балками и оврагами. Крутые склоны правобережья водохранилища заня-

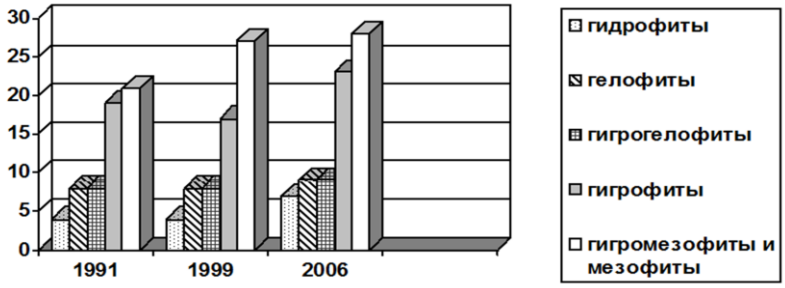


Рис. 14.2. Динамика флоры экотонов Чубовского водохранилища

ты растительностью, характерной для каменистых степей. Левый берег пологий, в 30 м от уреза воды распахан и занят сельскохозяйственными пропашными культурами, а не многолетними травами, как этого требует режим водоохранной береговой зоны. Площадь водного зеркала Чубовского водохранилища составляет 29,5 га. Полный объем воды 1,2 млн м^3. Длина водоема – 2,1 км, ширина до 250 м, максимальная глубина 10,4 м. Площадь водосбора равна 43,5 га. Чубовское водохранилище создано с целью орошения, однако в настоящее время из-за спада сельскохозяйственного производства оно не имеет мелиоративного значения. Водоем используется для водопоя сельскохозяйственных животных, любительского рыболовства и рекреации.

Впервые исследования флоры и растительности экотонной зоны водохранилища проводились в 1991 г. [14]. При изучении водоема в 1991–1999 гг. в нем отмечалось соответственно 60 и 65 видов высших растений. В результате изучения флоры Чубовского водохранилища в 2005 г. было выявлено 74 вида высших растений, из которых два принадлежит к отделу Equisetophyta, а 71 – к отделу Magnoliophyta. Кроме того, 1 вид – *Chara fragilis* относится к отделу Charophyta. Из цветковых растений 35 видов относятся к классу Magnoliopsida и 36 видов к классу Liliopsida.

Экологический спектр флоры экотонов представляют гидрофиты – 7 видов, гелофиты и гигрогелофиты по 9 видов, гигрофиты – 23, гигромезофиты и мезофиты – 28 видов.

С 1991 по 2006 год состав гидрофитов изменился за счет появления во флоре гидрохорных и орнитохорных растений – *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton lucens* L. и *Spirodela polyrhiza* Schleid. Среди гелофитов появился *Equisetum fluviatile* L., среди гигрогелофитов *Glyceria fluitans* (L.) R. Br. Не отмечались ранее во флоре такие гигрофиты, как *Agrostis gigantea* Roth., *Equisetum palustre* L., *Juncus articulatus* L. и *Scirpus sylvaticus* L. Среди гигромезофитов и мезофитов появились *Amoria repens* L., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Humulus lupulus* L., *Persicaria lapathifolia* (L.) S.F. Gray., *Ranunculus repen*s L., *Rumex confertus* Willd., *Tussilago farfara* L.

При изучении растительности Чубовского водохранилища в 2005 г. было выявлено 23 ассоциации, из них 3 формации и 4 ассоциации водной растительности. Водная растительность представлена формациями горца земноводного, роголистника темно-зеленого, рдеста гребенчатого и рдеста блестящего.

В последние годы в зоне прибрежно-водной растительности сформировался пояс гигрогелофитов, образованный полевицей побегообразующей и клубнека-

мышом Кожевникова, а также сообщества ежеголовника прямого, которые ранее не отмечались на водохранилище. Наибольшее распространение по занимаемой площади по-прежнему имеют сообщества тростника южного и рогоза узколистного. Чубовское водохранилище является умеренно-заросшим, степень его зарастания 2%. В верховье водохранилища и заливе отмечаются процессы заболачивания. Чистая продукция водохранилища по абсолютно сухому веществу равна 460 ц в год, что в энергетическом выражении составляет 87 МДж в год.

Кутулукское водохранилище расположено на территории Богатовского и Борского районов, оно создано в среднем течении реки Кутулук, левого притока р. Большой Кинель. Водохранилище спроектировано в 1935 году, в 1939 году закончено строительство гидроузла, в 1941 году начато его наполнение. Нормальный подпорный уровень достигнут в 1943 году.

По основным морфометрическим показателям Кутулукское водохранилище относится к среднему по размеру водоему. Его длина – 13,7 км, ширина от 1,4 до 2,5 км. Средняя глубина воды около 4,7 м, максимальная до 16 м, т.е. по глубине водоем относится к среднеглубокому типу. Площадь водного зеркала при НПУ – 21,5 га. Объем водохранилища 99,9 млн м^3. Площадь водосбора – 889 км^2. Протяженность береговой линии – 58 км. Площадь мелководий с глубиной до 2 м равна 4,9 км^2.

Исследования в 1991 и 2005 году показали, что на побережье водохранилища продолжаются активные эрозионные процессы, отмечается абразия незащищенных берегов, а защитные лесные полосы так и не созданы. Кроме того, выпас сельскохозяйственных животных в водоохраной зоне приводит к нарушению растительного покрова степных склонов, усугубляя эрозию почвы [9].

В результате изучения флоры экотонной зоны Кутулукского водохранилища в 1991–2005 гг. было выявлено 97 видов высших растений, из которых 2 принадлежит отделу Equisetophyta, а 95 – Magnoliophyta. Из них 62 вида относятся к классу Magnoliopsida и 35 к Liliopsida. Отмеченные виды относятся к 71 роду из 34 семейств, 20 из которых представлены 1 родом. Экологический спектр флоры экотонов представляют гидрофиты – 12 видов, гелофиты – 10, гигрогелофиты – 12, гигрофиты – 19, гигромезофиты и мезофиты – 44 вида. По сравнению с 1991 годом, видовой состав растений водохранилища изменился с 77 до 97 видов [6].

Динамика экологического состава флоры за последние годы показана на рис. 14.3.

Причиной изменения видового состава служат различные факторы. Состав гидрофитов изменился за счет появления во флоре гидрохорных и орнитохорных растений – *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* Schleid, *Potamogeton biformis* Hagstr и *P.* x *biformoides* Papch. Последние два вида были впервые обнаружены для флоры Самарской области 26 июня 2005 г. [7, 8].

Из гелофитов появилось анемохорное растение *Alisma gramineum* Lej. и гидрохор *Sparganium erectum* L. Не отмечались ранее во флоре и такие гигрогелофиты, как *Hyppuris vulgaris* L. и *Rorippa amphibia* (L.) Bess. Среди гигрофитов появились антропохорное растение – *Bidens frondosa* L., анемохорное – *Salix viminalis* L., а также *Myosoton aquaticum* (L.) Moench.

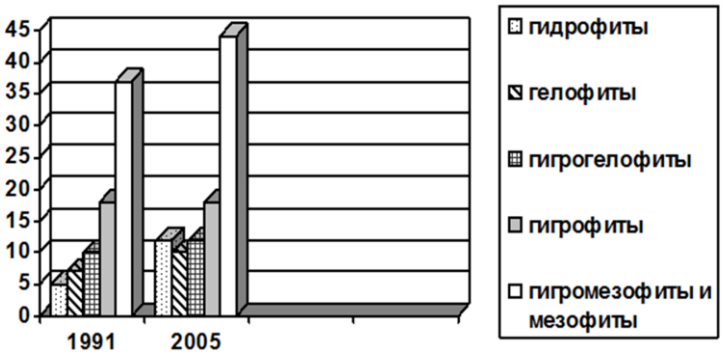


Рис. 14.3. Динамика флоры экотонов Кутулукского водохранилища

Состав заходящих в воду береговых растений – гигромезофитов и мезофитов увеличился с 33 до 39 за счет появления таких видов, как *Ambrosia trifida* L., *Cucubalis baccifer* L., *Persicaria lapatifolia* (L.) S.F. Gray, *Solanum dulcamara* L., *Tussilago farfara* L.

По результатам полевых исследований растительности в 1991–2005 гг. своеобразный характер зарастания различных районов акватории обусловливает ее экотопическую расчлененность, наибольшее проявление которой отмечается в таких районах, как верховье, озеровидный район и приплотинные участки.

В 1991 году в составе растительности Кутулукского водохранилища было отмечено 12 формаций. В последние годы состав растительности изменился. В целом, ее образуют 14 формаций и 32 ассоциации, из них 4 формации и 9 ассоциаций относятся к водной растительности.

Изучаемое водохранилище является слабо заросшим, т.е. воздушно-водной и водной растительностью занято не более 10% поверхности. Сравнение зарастания верховья и приплотинного района показывает картину линейной расчлененности. Чистая продукция водохранилища по абсолютно сухому веществу равна 20290 ц в год, что в энергетическом выражении составляет 3637 МДж в год.

Черновское водохранилище расположено на территории Волжского района. Создано оно в 1953 году на базе левобережного притока р. Самары – реке Черной, в 3 км от с. Черноречье. Площадь водосбора составляет 196 км^2. Мезорельеф пологоувалистый со слабой расчлененностью балками и оврагами. При минимальном наполнении водоема его поверхность достигает 455 га. Черновское водохранилище имеет длину до 6 км при ширине около 1 км. Наибольшая глубина составляет 11,6 м. Дно илистое, с примесью песка, мелкозема и растительных остатков. Гидрорежим неустойчивый, амплитуда колебания в разные годы составляет от 1,5 до 2,5 м. В последние годы для водоема отмечается небольшое повышение уровня воды, что связано со снижением водопотребления на орошение с 6752 га до 2987 га. Водохранилище также служит для рыбной ловли и орошения сельскохозяйственных угодий, а также близлежащих дачных массивов, для водопоя крупного рогатого скота.

Впервые флора Черновского водохранилища изучалась сотрудниками кафедры ботаники Куйбышевского пединститута в 1974 году. Тогда было отмечено 66 видов растений из 18 семейств и 46 родов. В процессе изучения водоема и его побе-

режий в 1989 году было отмечено 79 видов высших растений. Экологический спектр флоры представляли мезофиты – 35 видов, гигрофиты – 17, гигрогелофиты – 8, гелофиты – 8 и гидрофиты – 11 видов растений. В 1989 году не были отмечены виды – *Typha laxmannii* Lepech. и *Alisma lanceolata* L. Из гидрофитов ранее не произрастал *Potamogeton gramineus* L.

После 1974 года во флоре Черновского водохранилища были инвентаризированы *Carex acuta* L., *Scirpus lacustris* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem et Schult), *Bolboschoenus koshevnikovii* (Litv.) A.E. Kozhevnikov, *Mentha arvensis* L., *Scutellaria galericulata* L., *Stachys palustris* L., *Tussilago farfara* L., *Alopecurus geniculatus* L., то есть растения переувлажненных и достаточно увлажненных местообитаний. Ранее на сыром побережье не произрастали *Lysimachia vulgaris* L., *L. nummularia* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert и другие гигромезофиты.

В результате гидроботанических исследований 29–31 июля 2005 г. во флоре экотонной зоны Черновского водохранилища зарегистрировано 90 видов растений, из них 12 гидрофитов, по 9 видов гелофитов и гигрогелофитов, 20 гигрофитов и 40 гигромезофитов и мезофитов. Увеличение числа видов, составляющих основу растительного покрова временно затопляемой части побережья водохранилища, происходит, главным образом, за счет гигрофитных и гигромезофитных групп растений (рис. 14.4). За последние годы появились – *Potamogeton perfoliatus* L., *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille, *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Carex melanostachya* Bieb ex. Willd., *Epilobium hirsutum* L., *Rorippa austriaca* (Crantz.) Bess., *Angelica archangelica* L., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Euphorbia palustris* L., *Rumex stenophyllus* Ledeb., *Senecio tataricus* Less.

В результате гидроботанических исследований 2005 г. во флоре экотонной зоны Черновского водохранилища зарегистрировано 90 видов растений, из них 12 гидрофитов, по 9 видов гелофитов и гигрогелофитов, 20 гигрофитов и 40 гигромезофитов и мезофитов.

Растительность Черновского водохранилища за последние 30 лет, с 1974 по 2005 год изменилась по составу доминантов, при этом сохранилось преобладание воздушно-водной растительности над водной, но границы произрастания последних заметно расширились.

Среди водной растительности довольно большого развития достигло сообщество рдеста разнолистного, которое ранее на водохранилище отсутствовало. Заросли рдеста гребенчатого и рдеста блестящего встречались только в верховье водохранилища [14]. В последние годы гидрофитные сообщества расселились на различных участках водохранилища, они по-прежнему просты по структуре и бедны во флористическом отношении. Воздушно-водная и водная растительность имеет неравномерное распространение в различных районах акватории. Наибольшее развитие получили формации тростника южного, рогоза узколистного, клубнекамыша морского и осоки острой. В верховьях Черновского водохранилища отмечено сильное зарастание рогозом узколистным и тростником обыкновенным. Формация клубнекамыша морского распространена практически повсеместно на мелководьях в виде узкого пояса в 1–5 м.

В целом, растительность экотонной зоны Черновского водохранилища представлена 13 формациями и 22 ассоциациями, из них 5 формаций и 7 ассоциаций относятся к водной растительности. Наибольшее развитие получила растительность зоны временного затопления (12 ассоциаций). Формация рогоза узколистного и тростниковые заросли занимают 56 и 65 га, соответственно.

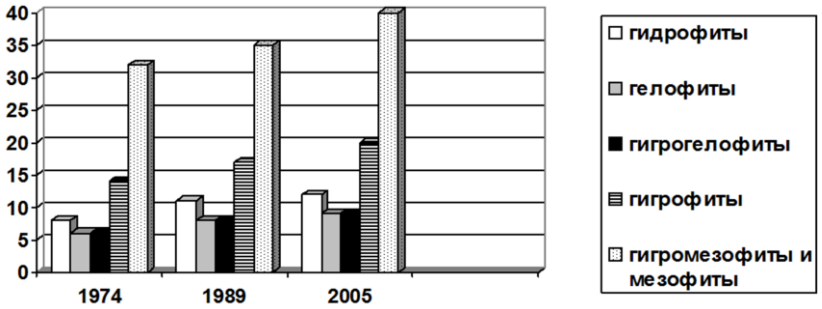


Рис. 14.4. Динамика флоры экотонных экосистем Черновского водохранилища

В настоящее время Черновское водохранилище является значительно заросшим, степень зарастания 32%. Чистая продукция водохранилища по абсолютно сухому веществу равна 12 540 ц в год, что в энергетическом выражении составляет 2 290 МДж в год.

Ветлянское водохранилище расположено на территории Нефтегорского района в бассейне реки Самары. Оно создано в 1951 г. на базе р. Ветлянки, притоке р. Съезжей, впадающем в реку Самару. Длина водоема – 7 км, максимальная глубина до 12 м. Максимальная ширина 2,05 км. Мелководья с глубиной до 2 м занимают 3,45 км^2. Площадь водосбора 366 км^2. В связи с развитием сельского хозяйства водосборная территория реки Ветлянки в настоящее время более чем на 75% распахана, что привело к уменьшению ее водности, увеличению потока твердого материала в водохранилище и, как следствие этого, его интенсивному заилению.

Водохранилище было создано с целью орошения сельхозугодий. В 1990-е годы площадь орошения составляла 3661 га. В последнее время в связи со спадом сельскохозяйственного производства Ветлянская оросительная система стала работать не на полную мощность. Площадь орошения в 2004 г. сократилась до 2132 га, что отразилось на характере колебания уровня воды. Амплитуда колебания стала плавной, и, по сравнению с 1987–91 гг., в целом уровень воды понизился на 2 м с тенденцией к дальнейшему снижению.

Впервые Ветлянское водохранилище изучалось в 1987 году [12]. Тогда в составе флоры указывалось 61 вид прибрежно-водных и водных растений. В 1996 году проводилось повторное изучение флоры, в результате зарегистрировано 63 вида высших растений из 23 семейств и 45 родов. По последним данным (25–28 августа 2005 г.) в экотонной зоне водохранилища зарегистрировано 84 вида растений из 28 семейств и 77 родов. Экологический спектр флоры экотонов в настоящее время представляют: 34 гигромезофита и мезофита, 21 гигрофит, 6 гигрогелофитов, 10 гелофитов и 13 гидрофитов.

Изменение видового разнообразия флоры Ветлянского водохранилища отражено на рис. 14.5. Значения гистограмм показывают, что стабильный состав характерен для гелофитов и гигрогелофитов. Основные изменения в составе флоры коснулись крайних групп гидрофитов, гигрофитов и гигромезофитов. Таким образом, переменность режимов экологической среды является важным фактором повышения видового богатства экотонов.

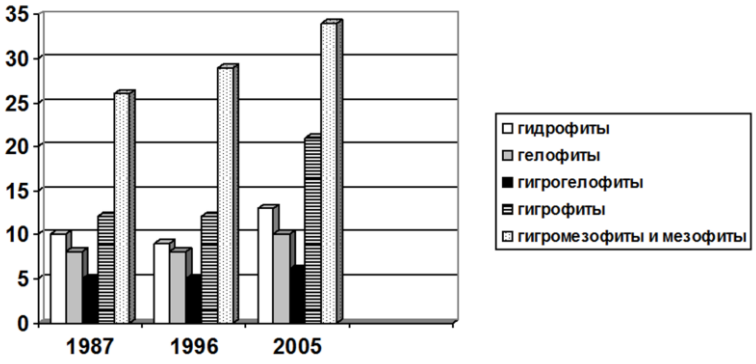


Рис. 14.5. Динамика флоры экотонов Ветлянского водохранилища

Растительность Ветлянского водохранилища впервые изучалась в 1987 г., тогда указывалось 18 ассоциаций. При изучении растительности в 2005 гг. наблюдались изменения в ее составе и структуре, в результате отмечено 17 ассоциаций.

Значительное место вдоль побережий водоема занимает рогоз узколистный. Выступая в роли эдификатора, рогоз формирует разреженный травостой переходного характера (асс. Typha angustifolia – heteroherbosa). В составе таких фитоценозов отмечено 9 видов растений, с высоким обилием гигрофитов и мезофитов, включая единичные экземпляры молодых растений ивы и тополя. В последние годы в условиях понижения уровня воды, на обсохших мелководьях рогоз узколистный сдает позиции эдификатора формации. Его «конкурентно мощные, становые растения, с боя овладевшие территорией», не сразу, а с известной инерцией постепенно уступают экологическую нишу тростнику южному. «Один год, хотя бы очень для них неблагоприятный, погубить их не может, нужны по крайней мере два года однозначной аномалии условий» [3].

Сообщества клубнекамыша широко распространены на Ветлянском водохранилище и отмечались во все годы исследований. Фитоценозы образуют пояс от 3 до 7–8 м в ширину, заходящий в воду на глубину до 40–60 см (асс. Bolboschoenus kozhevnikovii – Potamogeton pectinatus – Potamogeton berchtoldii). Травостой хорошо развит, достигая более 70 см высоты. Общее проективное покрытие колеблется от 40 до 90%. Видовой состав сообществ клубнекамыша морского довольно разнообразен – 23 вида растений (асс. Bolboschoenus maritimus – heteroherbosa). Последнее объясняется широкой экологической амплитудой произрастания эдификатора.

Клубнекамыш толерантен к изменениям уровня воды, или адаптирован к условиям разной степени благоприятности (затопление, просыхание почвы, засоление) проявляя свойства стресс-толеранта или экотопического патиента. Известно, что такие растения «в борьбе за существование берут не энергией роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным» [4, с. 379]. Так, в условиях затопления клубнекамыш способен произрастать на глубине до 40 см, формируя побеги высотой 70–90 см, тогда в составе разреженного сообщества встречаются куртины камыша озерного, частухи подорожниковой, сусака зонтичного и стрелолиста обыкновенного.

В 1987 году на участках с длительным затоплением на глубине 30 см отмечался ярус погруженных в воду растений с участием рдеста Берхтольда и рдеста гребенчатого (асс. Bolboschoenus koshevnikovii – Potamogeton berchtoldii, Bolboschoenus koshevnikovii – Potamogeton pectinatus). В настоящее время в условиях незначительного обводнения клубнекамыш образует сомкнутые одноярусные сообщества монодоминатного типа с высоким проективным покрытием (асс. Bolboschoenus koshevnikovii). На границе с сушей фитоценозы приобретают переходный характер, в составе которых заметно участие гигромезофитов и мезофитов (асс. Bolboschoenus koshevnikovii – heteroherbosa). Возможно, что постоянный абиотический стресс (переменность режима затопления и засухи, засоление и рассоление грунтов) клубнекамыш переживает благодаря наличию клубнекорневищ.

Сообщества частухи ранее на водоеме не отмечались. Они получили распространение на Ветлянском водохранилище в последние годы в связи с его резким обмелением. Известно, что фитоценозы частухи подорожниковой являются индикаторами участков с мощными илистыми отложениями и аккумулятивно-эрозионными процессами [2]. Частуха активно занимает свободные экологические ниши после снижения уровня воды, располагаясь на сильно илистых участках в экотонной зоне обсыхающих мелководий. Толщина илистых отложений более 50 см. 26 августа 2005 года были отмечены разреженные, но довольно обширные монодоминантные фитоценозы (асс. Alisma plantago-aqutica) с проективным покрытием менее 30%.

Имея стратегию развития эксплерента, частуха подорожниковая, образующая большой банк семян, способна в условиях флуктуирующей среды формировать временные сообщества. На экологическом профиле они занимают место либо вдоль уреза воды, в экотоне обсыхающих мелководий, между куртинами сусака зонтичного, либо следуя за фитоценозами клубнекамыша Кожевникова и предшествуя сообществам рогоза узколистного. Являясь кистекорневым многолетником, частуха имеет низкую конкурентную мощность, но благодаря формированию банка семян в почве и распространению диаспор ветром и водой, она способна очень быстро захватывать осовобождающиеся территории, заполняя пространство между более сильными растениями, легко вытесняясь последними. При условии дальнейшего понижения уровня воды, ценозы частухи не выдержат конкуренции и будут вытеснены расположенными рядом сообществами растений, имеющих виолетно-патиентные типы стратегий.

При изучении водной растительности водохранилища в 2005 г. отмечаемые ранее фитоценозы горца земноводного не зарегистрированы. В связи с понижением уровня воды, этот типичный стресс-толерант, образуя наземную форму, с высоким обилием входил в состав формаций воздушно-водной растительности. Земноводная жизненная форма растения обеспечивает способность противостоять изменениям внешних условий при флуктуации среды. Как указывал Л.Г. Раменский, это конкурентно слабое растение, экологическая стратегия его «отражает главным образом колебания в напряжении конкуренции: …горец очень быстро овладевает каждым освободившимся клочком территории, но также часто уступает нажиму конкурентно сильных становых трав» [3, с. 46].

В связи с резким снижением уровня воды фитоценозы рдеста гребенчатого в 2005 году отмечены не были, однако известно, что рдест гребенчатый имеет эколого-морфологическую специализацию, которая выражается в формировании зимующих клубней – специализированных вегетативных диаспор, содержащих за-

пасы питательных веществ. В результате их образования повышается надежность вегетативного размножения, возобновления и расселения. Известно, что отдельная особь рдеста гребенчатого способна сформировать до 100 клубней [1]. При флуктуации среды популяция рдеста может быть восстановлена в короткие сроки.

Фитоценозы элодеи канадской появились на Ветлянском водохранилище в последние годы. Резкий спад уровня воды обеспечил свободную экологическую нишу, и на мелководьях элодея получила широкое распространение, образуя вдоль побережья плотные моноценозы пятнистого характера (асс. Elodea canadensis purum) либо сообщества с участием рдеста пронзеннолистного (асс. Elodea canadensis + Potamogeton perfoliatus). В момент описания, 26 августа 2005 г., часть растений находилась в воде, а основная масса фитоценоза – на влажном илистом грунте и обсыхающих мелководьях. На глубине 30–70 см растения элодеи канадской находились в фазе цветения.

Растительные сообщества с участием урути мутовчатой впервые на Ветлянском водохранилище отмечены в 2005 г. Они расположены в зоне постоянного и временного затопления. На глубине до 120 см сформированы плотные пятнистые монодоминантные заросли (асс. Myriophyllum verticillatum purum). На илистом грунте обсыхающих мелководий встречаются разреженные группировки наземной формы растений. Толерантность урути позволяет существовать фитоценозам при различном гидрорежиме водоема.

Сообщества роголистника темно-зеленого также ранее на Ветлянском водохранилище не отмечались. В настоящее время роголистник формирует на мелководьях моноценозы пятнистого характера. В момент описания на илистом грунте на протяжении 3–5 м вдоль берега была отмечена высохшая масса растений роголистника.

Изучение динамики растительного покрова экотонных экосистем Ветлянского водохранилища с 1987 по 2007 год показало, что в настоящее время наблюдается возрастание видового разнообразия. Ценотическое разнообразие прибрежно-водного и водного компонента в количественном отношении почти сохранилось, но качественный состав сообществ изменился, появились сообщества элодеи канадской, урути мутовчатой. Утратили эдификаторную роль ситняг болотный, рдест гребенчатый, горец земноводный.

В настоящее время водохранилище является умеренно заросшим. Степень зарастания 27%, главным образом, это сплошные заросли тростника южного (123 га) и рогоза узколистного (85 га). Чистая продукция водохранилища по абсолютно сухому веществу равна 3380 ц в год, что в энергетическом выражении составляет 3 767 МДж в год.

Таловское водохранилище расположено в степной зоне, на территории Сыртовой равнины, в провинции Сыртового Заволжья. Водохранилище создано на р. Таловке, левобережном притоке р. Журавлихи, впадающем в р. Большой Иргиз. Водоем находится в 4,5 км ниже села Благодатовка Большеглушицкого района. Он создан в 1951 году, в 1953 году начато его наполнение, до проектной отметки заполнен в 1955 году. Площадь водосбора 90 км^2. Площадь водного зеркала 1,72 км^2, длина около 4,5 км, максимальная ширина 1,05 км, минимальная – 0,38 км. Средняя глубина водоема – 2,5 м, максимальная – 11,3 м. Таловское водохранилище относится к водоему с неустойчивым уровнем воды сезонного регулирования. Вода используется для мелиорации. В 1990-е годы площадь орошае-

мых земель составляла 474 га, по данным управления ФГУ «Самарамелиоводхоз» в 2004 году Таловской оросительной системой производится полив 442 га.

Впервые водохранилище изучалось в 1990 году. Тогда в составе флоры экотонов отмечалось 65 видов растений. В 2005 г. – 89 видов, из которых 30 принадлежит к классу Liliopsida и 59 – к Magnoliopsida из отдела Magnoliophyta, кроме того, отмечен один вид харовой водоросли – *Chara vulgaris* L. emend. Wallr. При изучении флоры встречено редкое растение, занесенное в Красную книгу Самарской области – *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. Прибрежную флору слагают 76 видов из 27 семейств и 58 родов. Все встреченные виды относятся к 5 экологическим типам: гидрофиты – 12 видов, гелофиты и гигрогелофиты – по 9, гигрофиты – 26 видов, гигромезофиты и мезофиты – 33 вида. Сравнение экологического состава флоры в различные годы исследований показало, что, как и на других водоемах, наиболее стабильной по числу видов являются гигрогелофиты (рис. 14.6). Сильно изменился состав заходящих в воду береговых видов растений – гигрофитов с 28 до 33 видов, что связано с резким изменением гидрорежима и появлением в период обсыхания обширной зоны временного затопления, благоприятной для произрастания гигрофитов.

Изменился качественный состав флоры. Так, среди гидрофитов в 2005 году не были отмечены *Potamogeton gramineus* L., *Utricularia vulgaris* L. и *Riccia fluitans* L., входившие в состав водных фитоценозов в 1990–1991 годах. В 2005 году в составе водного ядра появились *Chara vulgaris* L. emend. Wallr., *Najas major* All., *Caulinia minor* (All.) Coss. Et Germ., *Ceratophyllum demersum* L. Из гелофитов ранее не отмечались *Alisma gramineum* Lej., *Sparganium erectum* L., *Typha latifolia* L. Среди гигрогелофитов впервые отмечен *Rorippa amphibia* (L.) Bess. жерушник земноводный. В 2005 году в составе гигрофитов появились *Alopecurus aequalis* Sodol., *Bidens frondosa* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. & Schult., *Cyperus fuscus* L., *Lythrum salicaria* L., *Mentha aquatica* L., *Ranunculus sceleratus* L. и другие виды растений. Увеличение числа гигромезофитов произошло за счет появления таких видов, как *Amoria repens* L., *Persicaria lapathifolia* (L.) S.F. Gray, *Rumex marschallianus* Reichenb. и других растений.

Сравнительный анализ состава прибрежно-водной растительности Таловского водохранилища в разные годы показал, что если в 1991 году было отмечено 15 формаций и 21 ассоциация, то в 2005 году зарегистрировано 12 формаций и 26 ассоциаций, из них 5 формаций и 7 ассоциаций водной растительности (наяды большой, рдеста гребенчатого, рдеста пронзеннолистного, роголистника темнозеленого и урути мутовчатой).

В настоящее время на Таловском водохранилище сформированы фитоценозы, устойчивые к переменному уровню водного режима. В верховье отмечено сплошное зарастание сообществами воздушно-водных растений. Приплотинные районы левого и правого берега в озеровидной части акватории закреплены корневищами тростниковых и рогозовых зарослей. Водохранилище имеет степень зарастания 21%, является умеренно зарастающим. Чистая продукция водохранилища по абсолютно сухому веществу равна 2050 ц в год, что в энергетическом выражении составляет 581 МДж в год.

Флористический мониторинг экотонной зоны водохранилищ показал, что изменения отмечены в составе всех экотипов растений (рис. 14.6). Наиболее стабильным является состав гелофитов и гигрогелофитов, он изменился всего на 1–3 вида. Число видов других экотипов изменилось на 4–7 видов. Возрастание числа

Рис. 14.6. Динамика флоры экотонов Таловского водохранилища

видов во флоре водохранилищ произошло в среднем на 18 видов, в конкретных водоемах на 3–26 таксонов. Наибольшее изменение отмечено в составе водного ядра флоры, так, на Кутулукском водохранилище появилось 7 гидрофитов: *Ceratophylum demersum* L., *Potamogeton crispus* L., *P. biformis* Hagstr., *P.* x *biformoides* Papch., P. *crispus* L. × P. *gramineus* L., а также *Lemna trisulca* L. и *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. В 2005 году впервые на Черновском водохранилище отмечен *Potamogeton perfoliatus* L., на Чубовском – *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., на Ветлянском – *Ceratophylum demersum* L., *Elodea canadensis* Michx. и *Myriophyllum verticillatum* L.

В экотонных экосистемах водохранилищ в связи с неустойчивым гидрологическим режимом хорошо прослеживается зона временного затопления, где за последние годы появились такие гелофиты и гигрогелофиты, как *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Equisetum fluviatile* L., *Lythrum virgata* L. *Sparganium erectum* L., *Scirpus lacustris* L., *S. tabernaemontani* C.C. Gmel., *Alisma gramineum* Lej., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Sagittaria sagittifolia L.* и *Rorippa amphibia* (L.) Bess.

Изменение амплитуды колебания уровня воды привело к увеличению разнообразия гигрофитов с 37 до 44 видов и мезофитов с 65 до 69 видов, в том числе за счет появления таких видов, как *Alopecurus aequalis* Sobol, *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Humulus lupulus* L., *Polygonum minor* (Huds.) Opiz., *Rumex stenophyllus* Ledeb., *Rorippa austriaca* (Crantz.) Bess., *Ambrosia trifida* L., *Bidens frondosa* L., *Xanthium strumarium* L. и др. Последние три североамериканских адвентивных растения стали все чаще встречаться в экотонах обсыхающих мелководий прудов и малых водохранилищ Самарской области [11].

Таким образом, мониторинг флоры наземно-водных экотонов водохранилищ, включающих мелководья глубиной до 2 м и переувлажненную береговую зону, показал, что в них продолжается формирование всех компонентов флористического комплекса: водного ядра, прибрежно-водных и береговых видов.

Список литературы

1. Лапиров А.Г. Биология рдеста гребенчатого: Дисс. … канд. биол. наук . Борок, 1988. 137 с.

2. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. Киев: Наук. думка, 1993. 432 с.

3. Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж, 1925. 27 с.

4. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое обследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

5. Розенберг Г.С., Соловьева В.В. Методология и задачи экотональной экологии // Любищевские чтения, 2007. Современные проблемы эволюции (сборник докладов). Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ун-т, 2007. С. 47–59.

6. Соловьева В.В. Динамика флоры речных водохранилищ Самарской области за период с 1984 по 2005 г. // Доклады Московского общества испытателей природы. Т. 39: Биотехнология охраны окружающей среды. М.: МГУ, 2006. С. 161–165.

7. Соловьева В.В. Мониторинг флоры прудов г. Самары с 1936 по 2004 г. // Материалы VI Всероссийской конференции по водным макрофитам «Гидроботаника–2005» (п. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. С. 352–354.

8. Соловьева В.В. Фиторазнообразие искусственных водоемов Сыртового Заволжья // Степи Северной Евразии. Материалы IV Международного симпозиума. Оренбург: ИПК «Газпромпечать», 2006. С. 685–688.

9. Соловьева В.В. Геоэкологические условия и динамика растительного покрова Кутулукского водохранилища // Известия Самарского Научного Центра РАН. 2006. Т. 8, № 1. Спец. выпуск «Актуальные вопросы экологии». С. 316–331.

10. Соловьева В.В. Динамика флоры и растительности Кондурчинского водохранилища за период 1990–2005 гг. // Современные проблемы ботаники: Материалы конференции, посвященной памяти В.В. Благовещенского. Ульяновск, 28 февраля – 1 марта 2007 г. Сборник научных статей. Ульяновск: УлГПУ, 2007. С. 183–192.

11. Соловьева В.В., Дамрин А.Г., Плаксина Т.И., Чибилев А.А., Петрищев В.П. Ландшафтно-геоботанические особенности формирования геосистем малых водохранилищ (на примере Поляковского водохранилища) // Поволжский экологический журнал. 2003. № 2. С. 109–118.

12. Соловьева В.В., Матвеев В.И. Флора и растительность Ветлянского водохранилища // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев: Куйб. гос. ун-т. 1991. С. 32–46.

13. Соловьева В.В., Матвеев В.И. Зарастание водохранилищ, созданных на малых реках Самарской области // Проблемы регионального природоведения: Тез. докл. научн.-практ. конф. Самара, 1993. С. 55–57.

14. Соловьева В.В., Матвеев В.И. Основные закономерности формирования флоры и растительности Черновского водохранилища // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах. Самара: Изд-во Самар. ун-та, 1995. С. 193–197.

15. Соловьева В.В., Розенберг Г.С. Современное представление об экотонах или теория экотонов // Успехи современной биологии. Т. 126. № 6. 2006. С. 531–549.

16. Соловьева В.В., Саксонов С.В. Фитомониторинг прудов Ботанического сада г. Самара // Самарская Лука: Бюл. 2007. Т. 16. № 1–2. С. 209–235.

17. Соловьева В.В., Саксонов С.В. Флористический мониторинг малых искусственных водоемов Самарской области (2001–2005 гг.) // Поволжский экологический журнал. 2007. № 2–3. С. 188–195.

Глава XV

БИОМАРКЕРЫ В ГИДРОЭКОТОКСИКОЛОГИИ: ПРИНЦИПЫ, МЕТОДЫ И МЕТОДОЛОГИЯ, ПРАКТИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Введение

> Мы, люди – не единственный вид, наносящий ущерб окружающему миру, но в наше оправдание можно сказать, что мы – единственные, кто осознаёт последствия своего поведения и пытается хоть как-то поправить дело.
>
> *Дуглас Адамс,*
> *английский писатель, драматург и сценарист*

Влияние человека на окружающую среду – неизбежный результат его жизнедеятельности как одного из элементов биосферы. Преследуя цель создать для своего существования более благоприятные условия жизни, человечество сознательно и целенаправленно изменяет среду своего обитания. По мере развития цивилизации её влияние на природу постоянно усиливается. Человек – прогрессивно развивающийся биологический вид, о чем свидетельствует постоянно продолжающийся рост численности населения на планете. Возрастающие в связи с этим потребности человечества требуют вовлечения в эксплуатацию все новых и новых минерально-энергетических сырьевых и пищевых ресурсов, создания и активного использования новых химических соединений, материалов и технологий, наращивания промышленного и сельскохозяйственного производства. Все это влечёт за собой масштабное поступление в природную среду веществ антропогенного происхождения, отсутствующих в естественных условиях или встречающихся в природе в незначительных, безопасных для живых организмов количествах. Накопление этих веществ в природной среде в результате деятельности человека ведёт к её загрязнению и ухудшению качества, что приводит к гибели организмов, деградации сообществ и целых экосистем.

На ранних этапах истории человечества его влияние на природу носило локальный, ограниченный характер и изменения в окружающей среде развивались достаточно медленно, в течение жизни нескольких поколений. В последнее столетие это влияние все больше и больше приобретает глобальные черты и заметные изменения происходят уже за период жизни одного-двух поколений. Вот лишь некоторые из большого числа происходящих в последние десятилетия событий и процессов, вызванных деятельностью человека и имеющих последствия планетарного масштаба:

- активно проводившиеся во второй половине XX века полевые испытания ядерного оружия и аварии на атомных электростанциях, повлекшие за собой поступление большого количества радиоактивных веществ в окружающую среду;

- авария на буровой платформе в Мексиканском заливе, приведшая к утечке нефти и масштабному загрязнению ею шельфовой зоны океана;
- постоянно возрастающий выброс углекислого газа в атмосферу в результате сжигания углеводородов, который вызывает потепление климата;
- трансграничный атмосферный перенос персистентных антропогенных химических веществ, способствующий их повсеместному распространению и долгосрочному циркулированию в окружающей среде;
- разрушение озонового слоя в результате выброса в атмосферу фреонов.

Окружающая среда на нашей планете едина и неделима. Однако условно можно выделить водную, воздушную и наземную среды, хотя все происходящие в них процессы взаимосвязаны. Любое масштабное изменение в одной из них приводит к глобальному изменению всей окружающей среды. Джеральд Даррелл, английский писатель, натуралист и учёный-зоолог, написал по этому поводу: «Наш мир так же сложен и уязвим, как паутина. Коснитесь одной паутинки, и дрогнут все остальные. А мы не просто касаемся паутины, – мы оставляем в ней зияющие дыры».

Вода играет ключевую роль в существовании жизни на Земле. Она покрывает бóльшую часть поверхности нашей планеты, образуя Мировой океан и водные объекты суши. От качества водной среды зависит судьба не только водных, но во многом и наземных живых организмов. По этому поводу вспоминаются слова Антуана де Сент-Экзюпери, французского писателя, поэта и профессионального летчика: «Вода!.. Ты не просто необходима для жизни, ты и есть жизнь…Ты не терпишь примесей, ты не выносишь ничего чужеродного, ты – божество, которое так легко вспугнуть…».

В связи с антропогенным загрязнением водной среды современное состояние многих водных объектов можно охарактеризовать как неудовлетворительное. Однако ошибочно считать, что в обозримом будущем человечеству удастся полностью исключить свое негативное влияние на окружающую среду в целом и на водную – в частности. Какие бы совершенные технологии малоотходного производства и способы очистки выбросов и стоков ни внедрялись, прямо или косвенно человек своей деятельностью будет воздействовать на воды суши и океанов. Поэтому усилия общества должны быть направлены на то, чтобы оптимизировать его взаимоотношение с окружающей средой и минимизировать негативные последствия воздействия на неё. Это диктует необходимость проведения исследований судьбы загрязняющих веществ в водных экосистемах, их биодоступности, биотрансформации, биоаккумуляции, передачи по трофическим сетям, влияния на организмы и структурно-функциональные характеристики отдельных популяций гидробионтов и водных экосистем в целом, нормирования допустимого уровня содержания этих веществ в водных объектах и прогнозирования последствий антропогенного загрязнения водной среды. На решение данных задач и направлены усилия современной водной экотоксикологии.

Одним из инструментов, позволяющих оценить влияние антропогенного загрязнения и других экзогенных природных факторов на водные организмы и экосистемы, являются *биомаркеры*.

15.1. История введения в практику и использования биомаркеров в гидроэкотоксикологических исследованиях

Идея разработки и использования *биомаркеров* сформировалась в 50–70-е гг. XX столетия по мере осознания того, что регистрация токсичности только по показателю смертности является недостаточной для правильной оценки влияния антропогенного загрязнения и других неблагоприятных факторов окружающей среды на водные организмы и экосистемы. Кроме того, стало очевидным, что определение качества водной среды только посредством химического анализа содержания и состава загрязняющих веществ не может дать ответ на главный вопрос о её пригодности для нормального существования гидробионтов и безопасного использования человеком. Для понимания механизмов действия и выявления влияния токсических веществ на гидробионтов начали использоваться различные физиологические, биохимические, гистологические и морфологические параметры организма. Сами показатели и методы для их определения первоначально были заимствованы, главным образом, из клинической медицины, экологической физиологии и биохимии и ихтиопатологии. В результате было установлено, что многие из этих параметров позволяют оценить состояние организма и обнаружить токсическое воздействие на самых ранних стадиях развития токсического стресса, когда другими методами определить это еще невозможно. Работы в этом направлении были начаты одновременно во многих развитых странах, включая и бывший СССР. У нас в стране необходимость развития этого направления водной экотоксикологии была сформулирована Н.С. Строгановым (МГУ) в конце 60-х гг. прошлого века. На первой Всесоюзной научной конференции по вопросам водной токсикологии (Москва, МГУ, 1968) им были обозначены следующие перспективные задачи: «изучение связи токсических веществ с их химической природой (строением) и определение мест (процессов) поражения в организме, с целью прогнозирования на основе этих закономерностей биологических эффектов токсикантов, попадающих в водоем; выявление изменений (пределы колебаний) в организмах нормальных и патологических, установление критериев нормы и патологии; разработка диагностики отравления по морфологическим (патологоанатомическим, гистологическим) и биохимическим, химическим показателям». Эти направления работ получили развитие в исследованиях самого Н.С. Строганова и его школы, а также таких отечественных ученых, как Б.А. Флеров и его школа, В.И. Лукьяненко (ИБВВ РАН), А.Я. Маляревская (Институт гидробиологии), Л.П. Рыжков (Петрозаводский ГУ), В.С. Сидоров и его школа, Н.Н. Немова и ее школа (ИБ КарНЦ РАН), О.Н. Лукьянова (ТИНРО-Центр), С.В. Котелевцев (МГУ) и многие другие.

Какие конкретно показатели функционального состояния и время, когда впервые их начали применять в водной экотоксикологии, установить трудно. Одним из первых примеров *биомаркера* служит такой биохимический показатель, как активность фермента ацетилхолинэстеразы (АХЭ) в мозге, который успешно используется с начала 60-х лет прошлого столетия для установления факта отравления рыб фосфорорганическими (ФОП) и карбаматными пестицидами. В основе применения этого *биомаркера* лежит способность этих групп соединений ингибировать активность фермента ацетилхолинэстеразы (АХЭ). Формулирование и начало использования термина *биомаркер* и связанных с ним основных понятий в

гидроэкотоксикологии относится к середине 80-х. Более точно определить, кто, где и когда впервые сформулировал и употребил этот термин, не представляется возможным. Одними из первых официально ввели его в практику Национальные советы по научно-исследовательской работе Канады (National Research Council of Canada, 1985) и США (National Research Council, 1987), выпустившие соответствующие нормативные документы. В Россию этот термин пришел из-за рубежа в 90-е годы и с тех пор активно используется в экотоксикологии в целом и в водной – в частности. Первоначально среди отечественных исследователей вместо него использовались такие понятия, как «эколого-физиологические реакции», «физиолого-биохимические показатели», «морфофункциональные параметры», «индексы стресса» и др. В развитых странах за рубежом именно с использованием *биомаркеров* проводится существенная доля оценки промышленных загрязнений или оценка степени токсичности тех или иных веществ. Большую роль биомаркеры играют и при проведении экологического мониторинга. У нас в стране биомаркеры пока не получили такого широкого практического применения и используются в основном в научно-исследовательских целях.

15.2. Определение понятия «биомаркер»

Слово *биомаркер*, сокращенное от *биологический маркер* – термин, обозначающий измеряемый параметр или событие (процесс, явление), происходящее в биологической системе или биологическом образце на суборганизменном и организменном уровне биологической организации (молекула, клетка, ткань, физиологическая система, организм). В гидроэкотоксикологии *биомаркеры* обычно используется как индикаторы состояния здоровья или риска проявления патологии (нарушения функции) гидробионтов, либо как индикаторы воздействия на организм химических загрязняющих веществ или *ксенобиотиков* (соединений, имеющих чужеродное для организма происхождение). Затем результаты, полученные на уровне организма, интерпретируются как отражение более общего состояния организма (выживаемость, рост, размножение) или состояния популяции, сообщества, экосистемы.

В настоящее время в качестве *биомаркеров* применяются показатели, отражающие молекулярно-генетические, биохимические, физиологические и гистологические изменения или отклонения от нормы в организме животных и растений. Однако некоторые исследователи понимают термин *биомаркер* в более широком смысле и используют его для обозначения изменений на всех биологических уровнях организации: суборганизменном, организменном, популяционном, уровне сообществ и экосистемы. Но абсолютное большинство ученых-экотоксикологов придерживается первоначального, более узкого понимания термина *биомаркер*. Для показателей событий, явлений и процессов, происходящих под действием загрязняющих веществ в биологических системах более высокого уровня (популяция, сообщество, экосистема), чаще применяется термин *биоиндикатор*, а применение *биоиндикаторов* с этой целью называется *биоиндикацией*. Используются *биомаркеры* в условиях *in vivo, in vitro* и *in situ* как в лабораторных экспериментах, так и в полевых исследованиях.

15.3. Общие требования (критерии), предъявляемые к кандидатам в биомаркеры

В настоящее время в качестве биомаркеров используют следующие параметры организма:

- изменения на уровне ДНК;
- функциональные белки (ферменты);
- метаболиты;
- неспецифические иммунологические, гистопатологические и физиологические ответы.

Однако не каждый показатель, отражающий молекулярно-генетические, биохимические, физиологические и гистологические изменения или отклонения от нормы в организме гидробионтов, может претендовать на роль *биомаркера*. При выборе показателей – потенциальных кандидатов в *биомаркеры* необходимо руководствоваться рядом приведенных ниже важных критериев.

15.3.1. Химическая специфичность

Некоторые *биомаркеры* отвечают на действие любого фактора или экспозицию, в то время как другие выявляют специфические химические вещества или их классы. Если *биомаркер* реагирует на действие широкого ряда химических веществ и внешних факторов, он может быть полезным как общий неспецифический индикатор оценки состояния организма или воздействия на него смесей загрязняющих веществ и неблагоприятных факторов. Если индикатор указывает на отдельные химические вещества или их классы, он может использоваться при выполнении экологической экспертизы для идентификации типа воздействия на организм и диагностики причин нарушений функционального состояния животных.

15.3.2. Относительная чувствительность

Две концепции положены в основу этого критерия: 1) насколько более чувствителен *биомаркер* по сравнению с такими традиционными показателями токсичности или неблагоприятного воздействия на организм, как смертность, нарушения воспроизводства или роста, и 2) насколько более чувствителен *биомаркер* по сравнению с другими кандидатами в *биомаркеры*. *Биомаркер* должен быть чувствительным к токсическому воздействию, но при этом применяться соответствующим образом. Например, нет необходимости разрабатывать *биомаркеры* для измерения остролетальных токсических концентраций химических соединений. Кроме того, в хронических исследованиях *биомаркеры* должны превосходить по чувствительности такие традиционные общебиологические показатели, как выживаемость, рост и размножение.

15.3.3. Биологическая специфичность

Некоторые *биомаркеры* могут быть более применимы для определенных групп организмов в силу особенностей их метаболизма. Например, метаболизм полициклических ароматических углеводородов (ПАУ) у двустворчатых моллюсков отличается от такового у рыб и млекопитающих.

15.3.4. Ясность интерпретации

Вызванные ксенобиотиками изменения на суборганизменном уровне организации не являются биологически надежными, если они полностью компенсируются организмом и не вызывают неблагоприятного воздействия. По этой причине важным аспектом использования биомаркеров является отделение адаптивных (гомеостатических) ответов от токсических эффектов. Определенные специфические изменения в физиолого-биохимическом статусе организма происходят:

- после стимуляции природными (экологическими) факторами внешней среды;
- под действием нетоксических (т.е. непродолжительных по времени экспозиции или при низких концентрациях) доз химических веществ;
- при действии токсических доз.

В первых двух случаях изменения в организме не являются столь серьезными, чтобы вызвать патологические нарушения функций или повреждения клеток и тканей в организме и привести к его болезни или гибели, а носят адаптивный (приспособительный) характер. В последнем случае под действием токсической дозы в организме происходят морфо-функциональные нарушения, не компенсируемые его адаптивными возможностями и приводящие к патологическому состоянию, которое в тяжелых случаях заканчивается гибелью.

15.3.5. Латентный период ответа

Время до начала проявления ответа для разных *биомаркеров* может широко варьировать в пределах от мгновенного, например содержание глюкозы в крови, до нескольких лет, как необходимо для проявления некоторых повреждений, связанных с онкологией. В зависимости от цели конкретного исследования, может требоваться быстрый или медленный ответ и соответствующий *биомаркер*.

15.3.6. Устойчивость и обратимость ответа

Продолжительность проявления ответа может значительно варьировать среди *биомаркеров*. Например, повышенный уровень глюкозы в крови рыб после токсического воздействия может сохраняться от нескольких десятков минут до нескольких дней, в то время как стабильное содержание и состав полихлорированных бифенилов (ПХБ) в биологических тканях может оставаться неизменным в течение нескольких лет после поступления в организм. В зависимости от масштаба временной интеграции, требуемой в мониторинговом исследовании, устойчивость и обратимость ответа может быть важным критерием, который необходимо принимать во внимание.

15.3.7. Биологическая изменчивость (вариабельность)

Большое значение для любого кандидата в *биомаркеры* имеет диапазон изменчивости данного показателя. Вариабельность любого биологического ответа имеет три основных составляющих:

- изменчивость процессов внутри организма;
- изменчивость, связанная с внешними факторами окружающей среды, включая эффекты токсикантов;

- методологическая или манипуляционная изменчивость, связанная с процедурой собственно определения.

Первая и вторая причины изменчивости обусловлены влиянием нехимических стрессоров на «нормальный» диапазон значений ответа *биомаркеров*. Внутри одного вида это такие факторы, как характер питания, генетические особенности, пол, размерно-возрастные характеристики и стадии онтогенеза, функциональное состояние организма, органо-тканевая специфичность, окружающая температура и другие факторы среды обитания. Третья причина связана с методикой взятия образцов и самой процедурой анализа. Существуют и видовые особенности ответа *биомаркеров*. Учитывая это, следует выбирать виды организмов, у которых используемый показатель в наибольшей степени соответствует критериям, предъявляемым к *биомаркерам*. Возможность учета влияния перечисленных выше факторов на вариабельность *биомаркеров* зависит от развития фундаментальных знаний по этому вопросу.

15.3.8. Взаимосвязь с эффектами более высокого уровня биологической организации

Биомаркеры более низкого уровня биологической организации (генетические, молекулярные и биохимические ответы) становятся намного больше биологически значимыми, когда может быть ясно прослежена их связь с такими биологическими функциями, как выживаемость, рост или размножение. Отсутствие связи не всегда означает, что ее нет. Это может быть результатом малой изученности *биомаркера* или текущего непонимания его вовлеченности в процессы, проходящие на более высоких уровнях биологической организации. Нечеткая выраженность взаимозависимостей не отменяет применимость *биомаркера*, но это может существенно снизить его прогностический потенциал и таким образом ограничивать его практическое использование.

15.3.9. Применимость в лабораторных и/или полевых условиях

Некоторые *биомаркеры* могут быть измерены только в лабораторных условиях, т.к. для этого требуется сложное оборудование и участие высококвалифицированного персонала. В то же время, для других имеется оборудование, позволяющее определять их в полевых условиях.

15.3.10. Практические ограничения

Когда предполагается активное и массовое применение *биомаркеров* в биомониторинге, важными соображениями являются их *точность, простота* и *стоимость*. *Точность* зависит от аналитической воспроизводимости метода. *Стоимость* определяется общими финансовыми затратами, необходимыми для проведения работ, а *простота* – легкостью процедуры отбора проб, их подготовки и анализа, а также отсутствием особых требований к квалификации персонала.

15.3.11. Степень изученности и практическая полезность биомаркера

Необходимо принимать во внимание, являются ли надежность, обоснованность и значимость *биомаркера* достаточно установленными, чтобы законодательным образом утвердить его практическое использование.

15.4. Особенности полевого использования биомаркеров в гидроэкотоксикологии

Многие *биомаркеры* были разработаны и успешно применялись с целью количественной оценки токсических эффектов в лабораторных условиях, и прежде всего в медицине и ветеринарии, для человека и животных в диагностических целях. На решение важных экологических проблем, и в частности гидроэкотоксикологических, эти методы направлены не были. Чтобы иметь применение в гидроэкотоксикологии, физиологические и биохимические показатели токсического действия или токсических эффектов должны включать разные группы гидробионтов и быть применимы не только в лабораторных, но и в полевых условиях и отвечать ряду требований. Для этого должно быть решено несколько общих задач:

- Накопить базовые знания о норме реакции биохимического и физиологического показателя, претендующего на роль *биомаркера*. Использование *биомаркеров* в гидроэкотоксикологии сильно ограничивается недостатком базовых данных по биохимии и физиологии гидробионтов в «нормальных» физиологических диапазонах (норма реакции). Поэтому развитие таких знаний для конкретного *биомаркера* наряду с установлением статистической достоверности его определения является существенным для внедрения в практику. Последнее зависит как от вариабельности измеряемого параметра, так и от размера выборки. Рекомендуется определять стандартное отклонение параметра и использовать статистические методы анализа, чтобы установить необходимый размер выборки, достаточный для надежного определения среднего значения параметра.
- Определить вариабельность (диапазон варьирования) значений *биомаркера* в природных условиях. Об основных причинах вариабельности *биомаркеров* было написано выше. Кроме этого, особое значение для гидроэкотоксикологических исследований приобретают и экологические факторы, такие как физико-химический состав водной среды (минеральный состав, pH, содержание растворенного кислорода, содержание органических и биогенных элементов и т.д.), сезонная цикличность биологических и абиотических процессов и климатогеографические особенности мест обитания гидробионтов. В конечном итоге изменчивость измеряемого показателя (*биомаркера*) должна быть понятна и находиться внутри допустимых пределов.
- Разработать *биомаркеры*, которые позволяют различать адаптивные ответы организма от токсических эффектов. Об основных трудностях и особенностях интерпретации данных, полученных с помощью *биомаркеров*, написано выше. В отличие от млекопитающих и птиц, которые по отношению к основным экологическим факторам являются *регуляторами* в том смысле, что состояние внутренней среды их организма поддерживается на постоянном уровне независимо от изменения состояния внешней среды, гидробионты в своей массе относятся к *конформерам*, т.е. состояние их внутренней среды следует за изменениями внешней среды. Эти различия не позволяют механически использовать данные, полученные на млекопитающих и человеке, и требуют отдельного и тщательного изучения адаптивных реакций и токсических эффектов у гидробионтов. Решение проблемы четкого разделения адаптивных ответов и токсических эффектов у водных организмов позволит проводить правильный выбор *биомаркеров* для выполнения гидроэкотоксикологических исследований и задач.

1. Провести оценку *биомаркера* на экологическую значимость в полевых условиях. Экологическая полезность и информативность многих *биомаркеров* у гидробионтов до сих пор не установлена, т.к. их проверка и всесторонняя оценка в полевых условиях все ещё не выполнена. Поэтому, хотя полевые исследования и более сложны для проведения, чем лабораторные эксперименты, выяснение экологической значимости *биомаркеров* должно быть приоритетным интересом исследователей.

2. Выявить связь между ответом *биомаркера* и важными и надежными экологическими эффектами на уровне популяции, сообщества и экосистемы. В идеальном случае ответ *биомаркера* должен позволять спрогнозировать эффекты в биологической системе на более высоком уровне биологической организации. Как было отмечено выше, для каждого *биомаркера*, чтобы быть эффективно применимым в полевых условиях, должна быть установлена связь с такими биологически значимыми показателями, как выживаемость, рост или размножение и т.п. Значимым может считаться любой эффект, который обусловливает изменения в размере, структуре или состоянии популяции, сообщества или экосистемы. В медицине клинические измерения успешно используются для выявления патологических эффектов у человека, т.к. накоплен большой объем фактических данных о корреляции клинических *биомаркеров* с патологическими процессами. Поскольку для многих гидробионтов такой информации недостаточно или она отсутствует, использование *биомаркеров* для оценки токсического воздействия или эффектов остается пока еще ограниченным. *Биомаркеры* у гидробионтов имеют свои особенности, поскольку для анализа можно брать любые органы и ткани, а не ограничиваться только клиническими прижизненными обследованиями. Однако в последнее время большое внимание в гидроэкотоксикологии уделяется разработке *биомаркеров*, использование которых возможно без умерщвления животных.

3. *Биомаркер* должен быть относительно легко измеряем и позволять проводить его массовое определение у достаточного числа индивидуумов. Показатели, которые являются дорогостоящими в измерении, затратными по времени и требующими высокой квалификации персонала, проводящего измерение, не могут быть эффективно используемыми и полезными в полевых исследованиях при количественной оценке эффектов в организмах и природных популяциях.

4. Зависимость ответа от дозы и времени воздействия. *Биомаркер* должен отвечать в дозо- или времязависимой манере на действие токсического фактора таким образом, чтобы величина (амплитуда) воздействия или эффекта могла быть определена.

Следует иметь в виду, что не все из вышеперечисленных критериев должны выполняться для того, чтобы *биомаркер* мог быть полезным и использоваться. Однако эти критерии помогут в выборе *биомаркера*, планировании исследования, анализе и интерпретации данных.

15.5. Классификация биомаркеров

Хотя отдельные *биомаркеры* трудно поддаются классификации, их можно условно разбить на три большие группы: *биомаркеры воздействия, биомаркеры эффекта* и *биомаркеры чувствительности*. Однако четкого разграничения между

различными типами *биомаркеров* не существует. Поэтому одни и те же *биомаркеры* могут быть одновременно отнесены к разным группам:

1. *Биомаркером воздействия* может выступать экзогенное соединение (или его метаболит) внутри организма (биологической системы), продукт взаимодействия между соединением (или метаболитом) и эндогенным компонентом, либо другое событие, связанное с воздействием химического или физического экзогенного фактора. *Биомаркеры воздействия* являются *специфическими* и позволяют выявить факт воздействия конкретного фактора на организм или его присутствия в окружающей среде. Примером *биомаркера* этого типа может быть содержание метаболитов полициклических ароматических углеводородов (ПАУ) в желчи, полихлорированных бифенилов (ПХБ) и металлотионеинов в тканях, активность АХЭ в мозге или крови, индукция ферментов биотрансформации ксенобиотиков в печени рыб и др. Оценка *биомаркеров воздействия* должна проводиться с учетом временных особенностей экспозиции и применительно к различным составным частям (компартментам) организма. Наибольшую прогностическую ценность имеют те *биомаркеры воздействия*, для которых установлена функциональная или потенциальная корреляция с нарушениями здоровья организма или гидробионтов.

2. *Биомаркером эффекта* может выступать эндогенный компонент или параметр функциональной способности, либо другой показатель состояния равновесия организма или системы органов, на которые оказано воздействие, признаваемый как морфо-функциональное нарушение или заболевание. Примером *биомаркера* этого типа могут служить показатели состояния окислительного стресса, белки теплового шока (БТШ), или, по-другому, стресс-белки, активность АХЭ в мозге, содержание глюкозы в крови, индукция ферментов биотрансформации ксенобиотиков в печени и др. *Биомаркеры эффекта*, как правило, являются индикаторами отклонений от нормального состояния организма. Обычно они указывают на изменения функции клеток, тканей, отдельных органов и организма в целом. Эти биомаркеры могут быть *специфическими* и *неспецифическими*. *Специфические биомаркеры* указывают на биологический эффект конкретного типа воздействия. Примером такого *биомаркера* служит активность АХЭ в мозге рыб. В результате ее снижения под действием ФОП и карбаматов, нарушается проведение нервного импульса в холинергических синапсах и развиваются симптомокомплексы отравления организма нейропаралитического типа. *Неспецифические биомаркеры* не указывают на конкретную причину эффекта, но отражают общий, комплексный характер комбинированного воздействия. К такому типу *биомаркеров* относится набор показателей, указывающий на развитие в клетке состояния *окислительного стресса*: продукты перекисного окисления липидов ПОЛ (малоновый диальдегид, диеновые конъюгаты) и содержание карбонильных групп в белках, изменение активности ферментов (каталаза (КАТ), супероксиддисмутаза (СОД), пероксидаза, глутатион-S-трансфераза (ГST) и др.) и содержания низкомолекулярных компонентов (восстановленный и окисленный глутатион, каротиноиды, витамин С (аскорбат), витамин Е (токоферол) и другие антиоксиданты) системы антиоксидантной защиты (АОЗ) в различных тканях организма.

3. *Биомаркерами чувствительности* являются показатели, связанные с природными особенностями функционирования организма гидробионтов (стадии онтогенеза, периоды годового цикла и т.д.), которые делают его более восприимчивым к воздействию ксенобиотиков. Примером могут служить биомаркеры, ре-

гистрируемые у рыб на ранних стадиях онтогенеза – эмбриональное развитие и личиночная стадия, когда их организм наименее устойчив к токсическому воздействию.

15.6. Частные примеры биомаркеров, используемых в гидроэкотоксикологии

В настоящее время в качестве кандидатов в *биомаркеры* исследуются многие показатели метаболизма гидробионтов и их морфо-функциональные параметры. Степень их изученности различная. Некоторые *биомаркеры* изучены достаточно хорошо, по ним имеется обширная базовая информация, и они успешно используются в научной и экологической практике, в то время как другие требуют своего дальнейшего изучения. Ниже приведены лишь некоторые примеры *биомаркеров,* применяемых в гидроэкотоксикологических исследованиях.

15.6.1. Активность холинэстераз

Холинэстеразы (ХЭ) – ферменты, широко распространенные в живой природе от микроорганизмов и простейших одноклеточных организмов до позвоночных, включая человека. Выделяют два основных типа ХЭ: ацетилхолинэстераза (ацетилхолин ацетилгидролаза, АХЭ; К.Ф. 3.1.1.7) и холинэстераза (ацилхолин ацилгидролаза; К.Ф. 3.1.1.8), представленная рядом ферментов. К последнему типу относится наиболее известная и часто встречаемая среди животных бутирилхолинэстераза (БуХЭ). Оба типа эволюционно связаны, но кодируются разными генами и имеют свои специфические черты, на основании которых их различают. АХЭ специализированный фермент и его основная биологическая функция – гидролиз ацетилхолина (АХ), медиатора передачи нервного импульса, а физиологическая роль – участие в нейротрансдукции в холинергических синапсах в центральных и периферических отделах нервной системы. БуХЭ менее специфична в отношении субстратов и ее роль окончательно не ясна, хотя высокая активность фермента в крови и печени высших позвоночных указывает на его функциональную значимость. В основе применения активности ХЭ как *биомаркера* лежит свойство ферментов необратимо или обратимо ингибироваться в дозозависимой манере фосфорорганическими (ФОС) и карбаматными соединениями. Причем после прекращения контакта животных с этими ксенобиотиками активность ХЭ остается пониженной по сравнению с нормальным уровнем в течение периода от нескольких суток до нескольких недель в зависимости от того, обратимое или необратимое ингибирование имело место.

В гидроэкотоксикологии активность ХЭ используется как *специфический биомаркер воздействия* ФОП и карбаматных пестицидов на водных животных. Методология использования этого показателя была заимствована из биомедицинской практики, где он применяется в качестве диагностического инструмента при отравлении животных и человека ФОС и карбаматами, включая пестициды и нервнопаралитические газы. Ингибирование АХЭ напрямую связано с механизмом токсического действия этих групп ксенобиотиков на организм. Среди гидробионтов наиболее изученной и часто используемой в качестве биомаркера является активность АХЭ мозга и БуХЭ крови и тканей рыб. В отношении этих ферментов имеется обширная базовая информация о нормальном уровне их активности и

пределах её биологической вариабельности у широкого ряда морских и пресноводных видов. При этом установлена зависимость от степени ингибирования АХЭ мозга рыб таких биологически важных функций организма, как дыхание, плавательная способность, питание, пищевое и социальное поведение, репродуктивная способность. Например, если леща (*Abramis brama* L) помещать в условия, приближенные к естественным, и побуждать к поиску и добыванию пищи, то снижение до 32% от нормального уровня активности АХЭ в мозге при действии сублетальных концентраций ФОП приводит к нарушению пищевого поведения и снижению рациона питания на 35% за счет подавления способности к пищедобыванию. Однако в условиях лабораторного эксперимента при хроническом действии сублетальных концентраций пестицидов и питании *ad libitum* активность АХЭ мозга может быть снижена до 11% нормального уровня и находиться в его пределах в течение 60 сут. без проявления видимых внешних признаков отравления и даже заметном росте рыб.

15.6.2. Показатели состояния окислительного стресса в клетке

Характерная особенность метаболизма аэробных организмов, использующих молекулярный кислород для дыхания – образование активных форм кислорода (АФК): супероксид анион-радикала (O_2^-), пероксида водорода (H_2O_2), гидроксильного радикала (OH•) и синглетного кислорода ($^1O_2$). В обычных условиях АФК образуются в небольших количествах как промежуточные или побочные продукты нормального метаболизма. АФК являются сильными окислителями и крайне реакционно-способными соединениями, которые взаимодействуют с основными группами биологических молекул: белками, нуклеиновыми кислотами, липидами и углеводами. В результате этого взаимодействия разрушаются функциональные молекулы и субмолекулярные клеточные структуры, что приводит к нарушению метаболизма и физиологических функций организма. Для нейтрализации АФК в ходе эволюции в клетке возникла система антиоксидантной защиты (АОЗ), включающая низкомолекулярные (глутатион, каротиноиды, витамины С, Е, Q и др.) и высокомолекулярные (ферменты каталаза (КАТ), супероксиддисмутаза (СОД), глутатионредуктаза (ГТР), глутатионпероксидаза (ГПО), глутатионтрансферазы (ГST) и др.) компоненты.

При действии на организм различных природных и антропогенных стресс-факторов, включая ксенобиотики, в клетках наблюдается избыточное образование АФК, которое приводит к нарастанию процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ), окислительной модификация белков и окислительному повреждению ДНК на фоне одновременного снижения эффективности работы системы антиоксидантной защиты (АОЗ). Состояние клетки, характеризующееся комплексом этих симптомов, получило название *окислительного стресса* (ОС). Индикаторами образования АФК и развития состояния ОС в клетке служит накопление продуктов ПОЛ, в частности, малонового диальдегида (МДА) и диеновых конъюгатов (ДК), и окислительная модификация белков, выражающаяся в увеличении содержания карбонильных производных аминокислот в белках, а также изменения по сравнению с базовым уровнем содержания низкомолекулярных компонентов и активности ферментов АОЗ. Основные положения теории окислительного стресса были сформулированы в 50–60-е гг. XX века.

В гидроэкотоксикологии показатели состояния *окислительного стресса* используются как *неспецифические биомаркеры эффекта*. Они позволяют оценить

физиологическое состояние гидробионтов, подвергнутых воздействию отдельных ксенобиотиков и их смесей, как в лабораторных, так и в полевых условиях. У бентосоядных рыб – лещей, выловленных на участках Рыбинского водохранилища вблизи г. Череповец, загрязненных полициклическими ароматическими углеводородами (ПАУ), полихлорированными бифенилами (ПХБ), нефтепродуктами (НП) и тяжелыми металлами (ТМ), отмечен повышенный уровень МДА и пониженная активность КАТ, GST и СОД в печени по сравнению с рыбами из относительно чистых участков. В другом исследовании у камбалы, содержащейся в экспериментальных условиях в аквариумах с донными отложениями, загрязненными ПХБ и ПАУ, состояние *окислительного стресса*, выражающееся в повышении уровня содержания МДА и активности КАТ и СОД, развивалось в печени к 80 суткам. К концу эксперимента к 140 суткам физиологическое состояние рыб возвращалось к норме. При сравнении результатов этих двух исследований обращает на себя внимание, что в обоих случаях в условиях повышенной нагрузки ксенобиотиков интенсивность процессов ПОЛ повышалась, а изменения активности антиоксидантных ферментов носили противоположный характер. Однако в этом нет противоречия. В природных условиях рыбы достаточно долго подвергались антропогенной нагрузке, поэтому их система АОЗ была подавлена, что и выразилось в устойчиво высоком уровне МДА и пониженной активности антиоксидантных ферментов. В экспериментальных условиях продолжительность и сила воздействия были меньше, поэтому организм смог к концу эксперимента адаптироваться и система АОЗ стабилизировала содержание продуктов ПОЛ. Приведенные примеры указывают на то, что при использовании *биомаркеров эффекта* более надежным и информативным показателем является анализ временной динамики, а не величин показателя в статичных точках процесса.

15.6.3. Белки теплового шока (БТШ), или стресс–белки

Белки теплового шока (БТШ), или стресс-белки, – это группа внутриклеточных белков, содержание которых резко возрастает в ответ на воздействие на клетку и организм в целом любых стресс-факторов. Впервые они обнаружены в 1962 г., когда было показано, что в ответ на повышение температуры среды у личинок дрозофилы происходит активация синтеза специфической группы белков. Поэтому изначально они и получили название белков теплового шока (heat shock proteins, Hsp). Позже было установлено, что синтез этих белков индуцируется не только при повышении температуры, но и при многих других неблагоприятных воздействиях, таких как добавление к клеткам органических растворителей, тяжелых металлов, органических ксенобиотиков, сильных оксидантов, аноксии, изменении солености среды и др., а также под влиянием некоторых гормонов и ростовых факторов. В связи с этим их стали называть ещё и стресс-белками. Однако некоторые авторы считают этот термин не совсем удачным, поскольку и в нормальных условиях клетки синтезируют большое количество таких белков. Это обусловлено тем, что БТШ играют важную роль в процессах сворачивания полипептидной цепи вновь синтезированных белков, а также участвуют в процессах репарации или элиминации неправильно свернутых или денатурированных белков.

Согласно современной классификации, в основу которой положены различия в молекулярных массах, выделяют пять основных классов Hsp: Hsp100, 90, 70, 60 и малые Hsp (small Hsp, sHsp). Каждый из этих классов БТШ выполняет характер-

ные функции. Так, белки класса Hsp100 выполняют защитную функцию, предохраняя организм в условиях стресса. Белки семейства Hsp90 образуют сложный комплекс с несколькими вспомогательными белками (т. н. кошаперонами). Такой комплекс взаимодействует с рецепторами стероидных гормонов, обеспечивает эффективное связывание гормона с рецепторами и последующий перенос гормон-рецепторного комплекса в ядро. Помимо этого, белки класса Hsp90 участвуют в направленном переносе нескольких типов протеинкиназ к участкам их функционирования. Белки семейства Hsp70 являются близкими родственниками БТШ с молекулярной массой 100 кДа и взаимодействуют с вновь синтезируемой на рибосомах полипептидной цепью, предотвращают преждевременное неправильное сворачивание незрелой полипептидной цепи и участвуют в транспорте белка к определенным органеллам (митохондриям, эндоплазматическому ретикулуму и т. д.). Белки семейства Hsp60 могут участвовать в фолдинге (образовании вторичной и третичной структуры) сложно устроенных многодоменных белков (таких как актин или тубулин), а также в АТФ-зависимом исправлении ошибок в структуре частично денатурированных белков. К последней группе БТШ относятся Hsp с малыми молекулярными массами (sHsp). Они усиленно экспрессируются при тепловом шоке и увеличивают резистентость клеток к повреждающим факторам. Считается, что малые БТШ выполняют функции молекулярных шаперонов и предотвращают агрегацию частично денатурированных белков в клетке.

Стресс-белки – идеальные кандидаты в *биомаркеры* загрязнения окружающей среды т.к. они являются:

- частью клеточного защитного ответа;
- индуцируются широким рядом разнообразных внешних стресс-факторов;
- высоко консервативны т. к. их структура и функции одинаковы у всех организмов от бактерий до человека.

В гидроэкотоксикологии БТШ используются как *неспецифические биомаркеры эффекта*. Увеличение их содержания по сравнению с базовым или конститутивным уровнем указывает на то, что клетка и организм в целом под действием неблагоприятных условий находятся в состоянии стресса.

В качестве примера можно привести использование БТШ амфипод в качестве *биомаркеров* неблагоприятного воздействия. Установлено, что показатели термоустойчивости, устойчивости к гипоксии и токсикантам у байкальских и палеарктических амфипод взаимосвязаны с конститутивным (базовым) содержанием БТШ. Для наиболее резистентных литоральных видов характерны и наибольшие конститутивные уровни БТШ, у менее резистентных глубоководных видов их уровни ниже. У наиболее резистентных видов также наблюдается способность к более выраженному увеличению количества БТШ в условиях стрессового воздействия. Так, при токсическом стрессе, вызванном сублетальным действием на рачков раствора хлорида кадмия, о защитном предназначении синтеза дополнительного количества БТШ, включая в равной степени Hsp70 и sHsp, свидетельствует характерная зависимость «доза–эффект». При увеличении концентрации хлорида кадмия в растворах, в которых экспонировали рачков, наблюдали увеличение количества синтезируемых БТШ. В пределах использованных концентраций хлорида кадмия у амфипод отмечена прямая зависимость между уровнем индукции синтеза БТШ и концентрацией токсиканта.

15.6.4. Ферменты биотрансформации ксенобиотиков

Ферменты биотрансформации ксенобиотиков относятся к биохимической системе детоксикации и выведения из организма экзогенных токсичных органических веществ. Кроме того, они участвуют в метаболизме таких гидрофобных органических соединений эндогенного происхождения, как желчные пигменты, стероиды, простогландины и др. Эта группа ферментов широко представлена в живой природе от простейших до высокоорганизованных организмов. Механизм биотрансформации экзогенных и эндогенных соединений единый. Его сущность заключается в последовательных, поэтапных биохимических превращениях исходной молекулы, направленных на снижение её гидрофобности и подготовки к выведению из организма. Процесс биотрансформации состоит из двух этапов или фаз, суть которых различна и в которых принимают участие разные группы ферментов. На первом этапе (фаза I, модификация) исходное соединение подвергается одной из следующих реакций: окисления (ксенобиотики), гидролитического расщепления (эфиры и пептиды), восстановления (карбонильные группы, азо- и нитросоединения, дегалогенирование), метилирования и десульфирования с участием соответствующих ферментов, за счет чего образуются менее гидрофобные метаболиты. Реакции этой фазы осуществляются на гладком эндоплазматическом ретикулуме и наиболее интенсивно протекают в клетках печени (гепатоцитах) или аналогичных органах (гепатопанкриес, пищеварительная железа). На втором этапе (фаза II, конъюгация) происходит дальнейшее понижение гидрофобности в результате связывания образовавшегося на первом этапе метаболита с высокополярным соединением, несущим отрицательный заряд. Эти реакции протекают исключительно с участием трансфераз – глукуроносил-, глутатион- и сульфотрансфераз, а в качестве конъюгирующих агентов выступают соответственно глюкуроновая кислота, глутатион и фосфоаденозинфосфосульфат (так называемый «активированный сульфат»). Образовавшиеся в результате этих процессов продукты хорошо растворимы в воде и легко выводятся из организма через выделительную систему.

Среди ферментов фазы I наиболее изучены и представляют наибольший интерес как потенциальные *биомаркеры*, ферменты, участвующие в реакции окисления ксенобиотиков – цитохром Р450-зависимые монооксигеназы (или оксидазы смешанных функций) и эпоксид гидролазы. Их открытие и начало изучения относится к 50–60-м гг. XX в. Уровень этих ферментов в норме невысок, но при попадании в организм ксенобиотиков происходит индукция их синтеза и возрастание активности. Данные ферменты можно отнести к *специфическим биомаркерам воздействия*. Одна из монооксигеназ, которая сейчас активно изучается у гидробионтов как перспективный кандидат в *биомаркеры*, – этоксирезоруфин-О-диэтилаза (ЭРОД, КФ 1.14.14.1), относится к подсемейству CYP1A-содержащих оксигеназ (цитохром Р450 семейство 1 подсемейство А). Среди загрязняющих веществ антропогенного происхождения, которые вызывают повышение ЭРОД-активности, находятся полихлорированные диоксины и фураны (ПХДД/ПХДФ), полихлорированные бифенилы (ПХБ), полициклические ароматические углеводороды (ПАУ), хлор- (ХОС) и фосфорорганические (ФОС) соединения, включая пестициды, и некоторые другие ксенобиотики. В ряде случаев повышенная ЭРОД-активность может быть единственным свидетельством воздействия быстро метаболизируемых соединений, присутствие которых методы аналитической химии не в состоянии выявить в тканях. Примерами успешного использования ЭРОД-активности в качестве *биомаркера* служат исследования, выполненные разными группами ученых на леще (*Abramis brama*) из Рыбинского водохранили-

ща (Россия) и р. Эльба (Германия). Показано, что в обоих водных объектах в зонах с повышенным уровнем загрязнения ПХБ и ПАУ активность ЭРОД в печени рыб значительно выше, чем у леща из относительно чистых районов.

Наиболее изученным и часто используемым в качестве *биомаркера* ферментом фазы II является глутатион-S-трансфераза (ГST), одновременно входящая и в пул антиоксидантных ферментов. Как было отмечено выше (см. Ферменты антиоксидантной защиты), он тоже может быть классифицирован как *неспецифический биомаркер воздействия.* В приведенном выше примере активность ГST в печени леща из Рыбинского водохранилища была увеличена у рыб из зон с относительно низкой антропогенной нагрузкой, по сравнению с особями из загрязненных районов. Вместе с тем лещ из р. Эльба демонстрировал более сложный ответ: активность ГST возрастала по мере увеличения в рыбе содержания ПХБ, но при наиболее высоком их уровне, сопоставимом с тем, что наблюдались у леща из загрязненных районов Рыбинского водохранилища, активность фермента снижалась.

15.6.5. Металлотионеины

Металлотионеины (МТ) представляют собой семейство низкомолекулярных, богатых цистеином, металлсвязывающих белков и олигопептидов. Впервые МТ были обнаружены в 1957 г. в почках лошади. Впоследствии было показано, что МТ широко встречаются среди животных, растений, эукариотических микроорганизмов и некоторых прокариот. В норме в тканях взрослых организмов МТ присутствуют в небольших количествах, однако их синтез индуцируется в ответ на действие широкого ряда ионов металлов, таких как Cd, Zn, Hg, Co, Ni, Bi и Ag. Сульфгидрильные группировки цистеиновых остатков МТ служат в качестве лигандов для образования органо-минеральных комплексов (хелатирования) с металлами и связывания последних. Учитывая имеющуюся научную базовую информацию, полученную на млекопитающих, и доступные методы для определения изменений как в синтезе МТ, так и в составе связанных с ними металлов, это семейство белков и пептидов является потенциальным кандидатом в качестве *специфического биомаркера воздействия* токсичных металлов на гидробионтов. В настоящее время возможность анализа состава и содержания металлов в металлпротеиновом комплексе позволяет оценить степень химической специфичности МТ в отношении вероятного индуктивного агента. Вместе с тем биологическая функция МТ на сегодняшний день далеко не полностью ясна. Кроме того, остается малоизученным вопрос о видовых, органо-тканевых, сезонных и других особенностях МТ у гидробионтов. Не удалось пока четко связать изменения в уровне МТ с нарушениями на клеточном или организменном уровне. Все это еще не позволяет активно и широко применять МТ как биомаркеры в гидроэкотоксикологии. Однако отдельные примеры их использования имеются. Так, на морских дальневосточных двустворчатых моллюсках – приморском гребешке (*Mizuhopecten yessoensis*) из залива Петра Великого в условиях эксперимента показано, что при хроническом (25–60 сут.) экспонировании животных в растворах сублетальных концентраций кадмия (0.5 и 500 мкг/л) у них наблюдалась индукция синтеза и появление новых фракций в общем спектре МТ. Канадскими исследователями установлено, что степень индукции МТ у радужной форели (*Salmo gairdnerii*), обитающей в реках Канады, коррелировала с увеличением концентрации металлов (Zn, Cu, Cd) в воде. Аналогичные результаты были получены другими

исследователями на угре (*Anguilla anguilla*), чукучане (*Catostomus commersonii*) и форели при экспозиции рыб к кадмию в лабораторных условиях.

15.6.6. Метаболиты полициклических ароматических соединений (ПАУ) в желчи

Среди ксенобиотиков ПАУ являются одними из наиболее распространенных групп соединений, загрязняющих водные объекты. Они представляют собой органические соединения, для которых характерно наличие в химической структуре трех и более конденсированных бензольных колец. Основными источниками эмиссии техногенных ПАУ в окружающую природную среду, и в частности в водные объекты, являются предприятия энергетического комплекса, автомобильный транспорт, химическая и нефтеперерабатывающая промышленность. В основе практически всех техногенных источников ПАУ лежат термические процессы, связанные со сжиганием и переработкой органического сырья: нефтепродуктов, угля, древесины, мусора, пищи, табака и др. Тип воздействия ПАУ на живые организмы ключевым образом зависит от структуры самого углеводорода и может изменяться в очень широких пределах. Многие ПАУ являются сильными химическими канцерогенами. Такие соединения, как бензантрацен, бензпирен и овален, обладают ярко выраженными канцерогенными, мутагенными и тератогенными свойствами. В организме животных, включая гидробионтов, ПАУ довольно быстро подвергаются биотрансформации с участием описанных в предыдущем разделе ферментных систем. В результате этого в организме накапливаются различные метаболиты ПАУ с разным числом циклических структур в молекуле. Их содержание и соотношение наиболее удобно измерять в желчи рыб. Наличие метаболитов ПАУ свидетельствует о том, что животное подвергалось экспозиции к этой группе ксенобиотиков. Поэтому данный показатель является *специфическим биомаркером воздействия*. Примером использования этого *биомаркера* служит исследование, проведенное на Рыбинском водохранилище. Было показано, что желчь леща (*Abramis brama*) из загрязненного района, расположенного вблизи коммунально-индустриального комплекса г. Череповец, содержала достоверно выше метаболитов ПАУ, чем у рыб из относительно чистых зон. При этом различия для наименее токсичных ПАУ, содержащих 2–3 кольца (нафталин, антрацен, фенантрен), были минимальными, а для наиболее токсичных, имеющих 4–6 колец (бензпирен, бензантрацен, трифенилен, тетрацен, пентацен, пирен и др.), различия выражены значительно больше.

Заключение

Таким образом, *биомаркеры* в настоящее время являются важным инструментом в гидроэкотоксикологии, который используется при изучении антропогенного влияния на водные организмы и экосистемы, помогает понять механизмы этого влияния и оценить его последствия. Разработка новых *биомаркеров* и совершенствование уже имеющихся является одной из важных задач ученых-экологов. Подобно другим инструментам *биомаркеры* имеют свои преимущества и недостатки, которые должны быть учтены при их выборе, применении и интерпретации полученной с их помощью информации. Необходимы дополнительные развернутые исследования нормы реакции базовых уровней всех показателей, используемых в

настоящее время и претендуемых на использование в качестве *биомаркеров* у широкого ряда видов гидробионтов.

Наряду с этим, на основе научных знаний требуется более широкое внедрение *биомаркеров* в природоохранную деятельность и сферу практической экологии. Понимание их значимости и активное использование специалистами и руководителями, работающими в сфере промышленной экологии и управления природными ресурсами, поможет им принимать правильные административные решения при прогнозировании последствий влияния на окружающую водную среду хозяйственной деятельности человека и оценки состояния водных ресурсов и экосистем. При этом нужно понимать, что *биомаркеры* не являются альтернативой существующих методов химического контроля содержания загрязняющих веществ в водной среде. Они их удачно дополняют, и в комплексе эти методы представляют собой целостную систему мониторинга, позволяющую дать полную количественную и качественную оценку антропогенного загрязнения, выявить эффекты его влияния на биоту и спрогнозировать влияние на экосистему водного объекта.

Заключительным этапом должно быть нормативно-правовое и законодательное подтверждение применения *биомаркеров* в различных областях человеческой деятельности.

Список литературы

1. Зенков Н.К., Ланкин В.З., Меньщикова Е.Б. Окислительный стресс: биохимический и патофизиологический аспекты. М.: МАИК «Наука / Интерпериодика», 2001. 343 с.
2. Лукьянова О.Н. Молекулярные биомаркеры. Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 2001.196 с.
3. Панасенко О.О., Ким М.В., Гусев Н.Б. Структура и свойства малых белков теплового шока // Успехи биологической химии. 2003. Т.43. С. 59–98.
4. Флеров Б.А.. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. 144 с.
5. Чуйко Г.М., Подгорная В.А. Холинэстеразы пресноводных костистых рыб // Физиология и токсикология пресноводных животных. Под ред. Чуйко Г.М. Сборник статей. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2007. С. 100–140.
6. Adams S.M. (Ed). Biological indicators of stress in fish. American Fisheries Society Symposium 8. Bethesda: AFS, 1990. 191 p.
7. Heath A.G. Water pollution and fish physiology. Boca Raton – Ann Arbor – London – Tokyo: Lewis Publishers, 1995. 359 p.
8. Huggett R.J., Kimerle R.A., Mehrle P.M. Jr., Bergman H.L. (Eds.). Biomarkers: biochemical, physiological, and histological markers of anthropogenic stress. SETAC special publication series. Boca Raton – Ann Arbor – London – Tokyo: Lewis Publishers, 1992. 347 p.
9. Malins D.C., Ostrander G.K. (Eds.) Aquatic toxicology: molecular, biochemical, and cellular perspectives. Boca Raton – Ann Arbor – London – Tokyo: Lewis Publishers, 1994. 539 p.

Глава XVI

КОМПЛЕКСНЫЕ КРИТЕРИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ: ЭКСПЕРТНЫЙ И СТАТИСТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

Одной из фундаментальных задач исследования водных экосистем является количественная оценка пороговых значений антропогенной нагрузки, при которых сохраняется функциональная устойчивость гидроценозов и отсутствуют необратимые структурные изменения биотических сообществ. В природоохранной практике используются четыре принципиально разных методики экологической диагностики водных объектов [8]:

- оценка качества воды по абиотическим показателям;
- биоиндикация, или использование параметров качества биотических систем;
- раздельное использование абиотических и биотических параметров и последующее сравнение конечных результатов;
- построение математических зависимостей биотических показателей от абиотических факторов.

Оценка уровня антропогенного воздействия по абиотическим показателям осуществляется путем сравнения полученных значений с ПДК или нормативами ПДС, что считается неоправданной экстраполяцией границ толерантности, найденных в лабораторных условиях, на существенно многовидовые экосистемы, где действуют сложные комплексы сотен факторов различной природы. Поэтому диагностика состояния водной среды по одним лишь абиотическим показателям связана с высокой вероятностью недоучета некоторых важных факторов, лимитирующих устойчивость биотических систем и влияющих на здоровье человека.

Концепция экологической толерантности и представления о приоритете биологического контроля предполагают тесную причинно-следственную связь между уровнями воздействия $X_1, X_2, \ldots, X_m$ и факторами состояния $Y_1, Y_2, \ldots, Y_p$ изучаемых экологических систем. Различные характеристики сообществ гидробионтов имеют различный уровень причинно-следственной взаимосвязи с внешними воздействиями и, соответственно, модели с их участием имеют весьма разную биоиндикационную ценность. Например, для макрозообентоса можно выделить три типа биотических показателей, которые в той или иной степени отражают локальные структурно-функциональные особенности экосистемы: *а*) непосредственные данные гидробиологического мониторинга (численность и биомасса организмов разных видов); *б*) суммарные значения количественных показателей для таксонов рангом выше вида и групп видов и *в*) различные индексы расчетного характера. Подробная классификация и расчетная схема большинства индексов представлена в известных литературных обзорах [1, 6], однако при всем различии способов количественного выражения показателей этого типа их объединяет общий принцип: в основе каждого лежит представленный в виде некоторого экс-

пертного обобщения анализ распределения натуральных показателей обилия организмов по градиенту внешних воздействий (например, по градиенту органических веществ в воде).

Тем не менее, индивидуальные гидробиологические показатели, основанные на видовом богатстве, обилии и разнообразии сообществ, не всегда адекватно оценивают качество воды, поскольку в значительной мере зависят не только от антропогенного воздействия, но и от особенностей биотопа в естественных условиях. Поэтому при экологической диагностике гидроэкосистем целесообразно использовать показатели обеих категорий: как основные характеристики абиотической среды, так и биоты. Но, несмотря на разработку различных комбинированных систем классификации поверхностных водоемов и «интегральных» индексов оценки их загрязненности, нет как общепринятой методики оценки качества вод по всей совокупности факторов, так и отчетливой концепции путей ее создания. Поэтому разработка научно обоснованных комплексных критериев-индикаторов состояния пресноводных экосистем продолжает оставаться актуальной и, одновременно, чрезвычайно сложной задачей.

Обобщенные индексы (или комплексные критерии качества поверхностных вод) являются, как правило, результатом математической операции суммирования или усреднения группы из $\boldsymbol{p}$ исходных показателей $\boldsymbol{b_j}$, $\boldsymbol{j}$ = 1, 2, …, $\boldsymbol{p}$, описывающих тестируемый объект или их совокупность. Ключевым моментом при конструировании любого комплексного критерия качества являются ответы на традиционные вопросы:

- какое подмножество исходных показателей из общего числа имеющихся метрик выбрать для обобщения?
- как сделать индивидуальные показатели соизмеримыми между собой?
- какой вариант формулы суммирования лучше использовать для свертки и что может послужить основой для расчета весовых коэффициентов $\boldsymbol{a_i}$, оценивающих относительную важность $\boldsymbol{j}$-го показателя в конструкции обобщенного критерия?

Именно этими нюансами отличаются между собой версии «интегральных индексов» и терминологических предложений [1–4].

Значения каждого из обобщенных индексов в той или иной степени отражают свойства статистических совокупностей экологических объектов, однородных в определенном смысле. Из всех возможных вариантов схем вычисления комплексного критерия необходимо выбрать оптимальный, т.е. который обеспечивает минимум ошибки при прогнозировании на широком множестве примеров. При этом рассчитанные величины результирующего индекса должны оказаться близкими для однородных экологических объектов и, наоборот, иметь значимые отличия для водоемов, находящихся в качественно различном состоянии. Количественно ошибка прогнозирования зависит от степени вариации значений принятого критерия по тестируемым совокупностям (т.е. типам водоемов) и ее можно оценить в соответствии с рекомендуемыми статистическими критериями. Исходя из этих представлений, вопрос о работоспособности каждого из индексов математически разрешается достаточно просто.

Остановимся на таких аспектах, как способы взвешивания информативности частных показателей и процедуры их селекции при построении комплексных критериев качества поверхностных вод. Для решения этих проблем традиционно используются два подхода: *неформальный* – с учетом знаний и опыта квалифициро-

Таблица 16.1

Показатели макрозообентоса, использованные при формировании обобщенных критериев (в шапке таблицы ЭО – экспертные оценки, ГК – метод главных компонент, РА – регрессионный анализ)

Категория	Показатель	Обозначение	Среднее	Веса информативности, баллы		
				ЭО	ГК	РА
Макрозообентос в целом	Число видов в пробе	**S**	13,44 ± 0,91	3	3,8	2,8
	Разнообразие по Шеннону	**H**	2,368 ±0,09	2	3,7	4,0
	Видовой состав	**A**	48,33 ±7,82	2	3,4	3,6
	Индекс Вудивисса	**V**	4,492 ±0,23	3	3,2	3,8
	Численность, экз./м^2	**N**	3884 ±582	3	4,0	2,3
	Биомасса, г/м^2	**B**	17,17 ±7,17	2	3,8	1,9
Сообщество хирономид	Число видов в пробе	***S*_ch**	8,103 ±0,81	4	3,8	3,3
	Разнообразие по Шеннону	***H*_ch**	1,903 ±0,11	4	3,7	2,0
	Видовой состав	***A*_ch**	25,47 ±3,84	4	3,9	2,8
	Численность, экз./м^2	***N*_ch**	2314 ±474	4	3,8	2,4
	Биомасса, г/м^2	***B*_ch**	2,682 ±0,84	2	3,5	1,0
Абиотические факторы	Класс качества вод		3,536 ±0,12	2		
	Загрязнение по ИЗВ		2,494 ±0,21	3		

ванных экспертов и *формальный* – на основе методов прикладной математической статистики.

Поскольку биотические показатели макрозообентоса (например, численность организмов, доля олигохет или индекс Вудивисса) имеют принципиально различную природу и размах значений, они должны быть приведены к единой сопоставимой шкале безразмерного типа. Тогда с использованием расчетных схем многокритериального экспертного оценивания [7] может быть сформировано сколь угодно большое семейство обобщенных индексов, оценивающих степень влияния антропогенных факторов на устойчивость и биоразнообразие экосистем. Описанный подход был реализован на примере изучения таксономического состава донных сообществ 41 водоема и водотока бассейна Верхней (Учинский канал, бассейн р. Колокша), Средней и Нижней Волги (малые и средние реки-притоки Куйбышевского и Саратовского водохранилищ).

В таблице 16.1 представлены список и средние значения отобранных показателей при анализе сообществ донных организмов в натуральном выражении на всем массиве данных. Отдельно, в качестве самостоятельных, были выделены показатели ценоза хирономид (отряд Diptera, сем. Chironomidae), которые традиционно характеризуются отличными биоиндикационными свойствами [5]. Для каждого из частных критериев качества были назначены экспертные оценки (ЭО) $\boldsymbol{a_j}$ относительной важности (информативности) каждого из них в баллах от 1 до 4.

Результаты, полученные сапробиологическим методом, показали, по сравнению с перечисленными показателями, низкую биоиндикационную ценность, в

первую очередь в связи с недостаточной адаптированностью системы сапробности к условиям малых рек изученных регионов. Индекс Гуднайта – Уитлея, учитывающий соотношение численности олигохет к численности всего макрозообентоса, по нашим данным, также показал слабо выраженную зависимость от уровня химического загрязнения водотоков. Выполненный корреляционный анализ зависимости между гидробиологическими индексами и такими общими показателями водоема, как площадь водосбора и средняя скорость течения рек, также не выявил достоверной статистической связи между ними.

Весь массив гидробиологических показателей был пересчитан в шестибалльную шкалу, причем интервалы диапазонов для выделения баллов каждого показателя выбирались с учетом характера статистического распределения вариационных рядов, а также с учетом опыта экспертов-гидробиологов. Интенсивность воздействия абиотических факторов на сообщества макрозообентоса оценивалась по значению *индекса качества воды* (***ИКВ***), рассчитываемого как обобщенный средневзвешенный класс качества воды по гидрохимическим и микробиологическим показателям.

Индекс плотности бентоса (***ИПБ***) определяли как обобщенную средневзвешенную статистическую оценку:

$$ИПБ = \sum_{j=1}^{p} a_j b_j \Big/ \sum_{j=1}^{p} a_j \ , \qquad (16.1)$$

где $\boldsymbol{p}$ = 6 – количество обобщаемых показателей зоообентоса (табл. 16.1), $\mathbf{b_1}$, $\mathbf{b_2}$, …$\mathbf{b_p}$ – значения суммируемых признаков в баллах, $\mathbf{a_1}$, $\mathbf{a_2}$, …$\mathbf{a_p}$ – экспертные оценки (веса), оценивающие относительную важность каждого показателя. По аналогичному списку показателей ($\boldsymbol{p}$ = 5, за исключением индекса Вудивисса) отдельно рассчитывали *индекс плотности хирономид* (***ИПХ***). Была показана значимая корреляционная связь рассчитанных обобщенных показателей плотности гидробионтов с интенсивностью загрязнения, что свидетельствует о достаточно высокой биоиндикационной способности зообентоса и таксонов семейства Chironomidae, в частности для оценки уровня загрязнения малых рек (рис. 16.1).

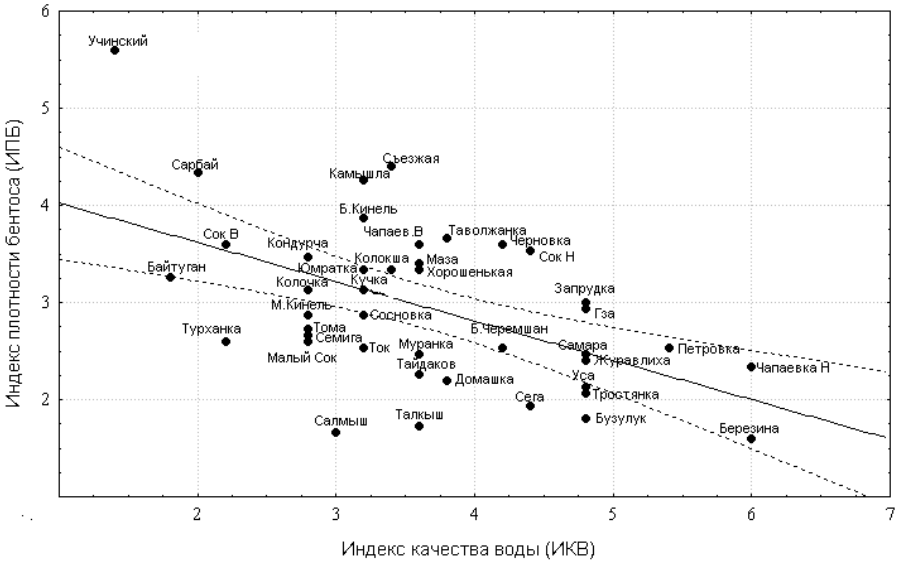


Рис. 16.1. Зависимость индекса плотности бентоса от индекса качества воды

Экспертные оценки объединяют опыт высококвалифицированных специалистов и данные литературы для определенного типа объектов – лотических экосистем, приуроченных к конкретному региону. Однако особенностью экспертного подхода является неизбежный субъективизм при ранжировании частных показателей и определении границ состояния сообщества или экосистемы в целом. В то же время свертывание информации в многомерном пространстве биотических параметров и абиотических факторов до индикаторов (индексов) приемлемой размерности является стандартной задачей математической статистики, которая может быть решена с использованием различных широко известных концепций, приемов и алгоритмов [7].

Математико-статистические методы оценки весов $\boldsymbol{a}_j$ частных показателей основываются на известных алгоритмах факторного и регрессионного анализа. С формальной точки зрения имеется по крайней мере три основных принципиальных предпосылки, обусловливающих возможность практически без потерь перейти от большего числа исходных показателей состояния (признаков) анализируемого объекта к существенно меньшему числу наиболее информативных переменных. Это, во-первых, дублирование информации, доставляемой взаимосвязанными показателями; во-вторых, низкая информативность показателей, мало меняющихся при переходе от одного объекта к другому (малая вариабельность показателя), в-третьих, возможность агрегирования, т.е. простого или взвешенного суммирования некоторых физически или информационно однотипных показателей.

Традиционным средством редукции данных за счет снижения количества анализируемых переменных является метод главных компонент. Обычно считают, что первая главная компонента отражает основную часть качественной оценки объектов, и предлагают использовать в качестве весов информативности $\boldsymbol{a}_{\mathbf{j}}$ исходных переменных при конструировании комплексных показателей коэффициенты факторных нагрузок $\boldsymbol{c}_{\mathbf{j1}}$ в уравнении первой главной компоненты. Нам представляется более точным вести расчет коэффициентов $\boldsymbol{a}_j$ в выражении по формуле взвешенной евклидовой дистанции:

$$a_j = \left[\sum_{k=1}^{m} d_k^2 (c_{jk} - c_{k\,\min} \cdot)^2 \right]^{0.5}, \qquad (16.2)$$

где $\boldsymbol{m}$ – число информационно значимых главных компонент по критерию Кэттела; $\boldsymbol{d}_k$ и $\boldsymbol{c}_{k\,\min}$ – доля объясненной общей дисперсии и минимальное значение $\boldsymbol{k}$-й главной компоненты.

На этих принципах основан и другой метод синтеза комплексных показателей по разработанному нами алгоритму оценки *расстояния до критического звена*. Пусть, например, установлено, что на всем множестве объектов (пространственно ограниченных участков территории) имеется «наихудший эталон» – многомерная точка, для которой по анализируемому набору исходных показателей имеют место наихудшие значения (из всех встретившихся) с точки зрения благоприятности условий окружающей среды. Тогда значение комплексного показателя для всех остальных точек может быть интерпретировано как функция расстояния от данного объекта до выделенного «наихудшего эталона».

Поскольку поиск «крайних точек» в многомерном пространстве является нетривиальной оптимизационной задачей, нами использовались различные эвристи-

ческие алгоритмы. Например, по алгоритму «Свертка» все подмножество обобщаемых показателей преобразуется к двум главным компонентам и многомерное облако объектов проецируется на факторную плоскость. Значение комплексного показателя до каждой анализируемой точки определяется по вышеприведенной формуле как взвешенное расстояние от смещенного начала координат.

Как показали исследования, более эффективным формальным методом оценивания весов $\boldsymbol{a}_j$ по сравнению с факторным анализом является использование внешних признаков-классификаторов. Например, при оценке информативности биотических индексов лучше исходить не из особенностей внутренней ассоциативности таблицы показателей **B**, а из уровня коррелированности каждого частного показателя $\boldsymbol{b}_j$ с классом качества вод $\boldsymbol{Z}$. В этом случае ранжируется не абстрактная ценность показателя вообще, а конкретная чувствительность отклика по отношению к уровню загрязнения. Нами была отработана методика нахождения весов $\boldsymbol{a}_j$, оценивающих информативность частных метрик $\boldsymbol{b}_i$ относительно некоторого результирующего показателя $\boldsymbol{z}$ экосистемы путем нормирования значимых коэффициентов модели множественной линейной регрессии.

Результаты расчетов позволяют сделать вывод, что механическое расширение списка обобщаемых частных показателей без тщательной оценки информативности каждого из них далеко не всегда приводит к росту адекватности результирующего комплексного критерия. Свидетельством тому же является использование процедуры селекции переменных при построении регрессионной модели: после исключения 4-х малоинформативных признаков эффективность комплексного критерия существенно улучшилась.

В настоящей работе использование математической статистики носило характер предварительного этапа поиска в наиболее результативных методах комплексации. Необходима дальнейшая планомерная работа, начиная с уточнения исходных концептуальных предпосылок и кончая широкомасштабным компьютерным экспериментом на репрезентативном массиве данных.

Для непосредственного ранжирования водных объектов по обобщенному критерию качества, учитывающему как обилие гидробионтов и сбалансированность экосистемы, так и гидрохимическое загрязнение водоемов, может быть рассчитан комплексный индекс качества воды ***КИКВ***, например, по формуле:

$$КИКВ = \frac{[ИПБ \cdot B_1 + (7 - ИКВ) \cdot B_2]}{B_1 + B_2}, \qquad (16.3)$$

где $\boldsymbol{B}_1$ и $\boldsymbol{B}_2$ – весовые коэффициенты, соизмеряющие информативность каждой составляющей. Разность значений 7 и ***ИКВ*** использовалась, чтобы преодолеть обратный характер зависимости между обоими показателями (рис 16.1).

На основании ***КИКВ*** легко провести классификацию водоемов по обобщенному критерию качества вод, установив следующие градации:

- реки в состоянии *экологического бедствия* – ***КИКВ*** < 2,5 (р. Березина, Трещиха, Чапаевка в устьевом течении, Петровка, Бузулук, Тростянка, Уса, Журавлиха, Сега, Самара);
- реки с *относительно благополучным* экологическим состоянием – ***КИКВ*** ≥ 4 (р. Учинский канал, Сарбай, Байтуган, Сок в верхнем течении, Камышла);

- остальные реки, представленные на рис. и находящиеся в предкризисном и *кризисном* экологическом состоянии, – ***КИКВ*** от 2,5 до 4.

Список литературы

1. Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–82.
2. Балушкина Е.В. Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ // Тр. ЗИН РАН. 1997. Т. 272. С. 266–293.
3. Гелашвили Д.Б., Зинченко Т.Д., Выхристюк А.А., Карандашова А.А. Интегральная оценка экологического состояния водных объектов по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. СамНЦ РАН. 2002. Т. 4. № 2. С. 270–279.
4. Зинченко Т.Д., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. Методологический подход к оценке экологического состояния речных систем по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Изв. СамНЦ РАН. 2000. Т. 2. № 2. С. 233–243.
5. Зинченко Т.Д. Хирономиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область). Эколого-фаунистический обзор. Самара: ИЭВБ РАН, 2002. 174 с.
6. Семенченко В.П. Принципы и системы биоиндикации текучих вод. Минск: Орех, 2004. 125 с.
7. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2-х кн. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.
8. Шуйский В.Ф., Максимова Т.В., Петров Д.С. Изоболический метод оценки и нормирования многофакторных антропогенных воздействий на пресноводные экосистемы по состоянию макрозообентоса. СПб.: МАНЭБ, 2004. 304 с.

Глава XVII

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОЁМОВ

Проблемы выделения и пространственного размещения сообществ гидробионтов по акватории водоемов и водотоков, определения и динамики границ биотических сообществ являются фундаментальными и традиционными в экологии. Очень важным представляется также выявление направленности изменений в переходных сообществах и решение связанных с этими проблемами задач на новом методическом уровне.

Представления об основных концепциях: континуальности и дискретности структуры сообществ гидробионтов – и связанные с этим понятия о структуре сообществ, принципиальных отличиях размещения в пространстве водных сообществ от наземных, трудностях выделения и установления границ водных сообществ, а также основных представлениях видовой структуры экологического сообщества в традиционных терминах многомерной геометрии, подробно изложены в работе Г.В. Шургановой и В.В. Черепенникова [41].

Известно, что одним из основных объектов экологических исследований является сообщество как составная часть, подсистема экосистемы [20]. Чрезвычайно важно определить понятие сообщества, являющееся одним из наиболее важных понятий в экологической теории и практике. По Ю. Одуму [18, с. 181], «биотическое сообщество – это любая совокупность популяций, населяющих определенную территорию или биотоп». Сообщество обладает некоторыми *особыми свойствами, не присущими слагающим его компонентам – особям и популяциям*. Сообщества *обладают функциональным единством* с характерной структурой трофических связей и энергетического обмена, а также *композиционным единством,* обеспечивающим возможность сосуществования определенных видов.

В качестве основных критериев организации биотических систем с позиций системной экологии рассматривают «структуру» и «функционирование». Функции системы неразрывно связаны с ее структурой.

Под *структурой* понимается упорядоченность и взаимосвязанность элементов, объединенных в определенную систему, целостность и устойчивость которой обусловливается функционированием ее элементов [24], совокупность связей между компонентами [25], расположение взаимосвязанных составных частей системы, совокупность связей, обеспечивающих целостность системы [3], инвариантная во времени фиксация связей между элементами системы, формализуемая, например, математическим понятием «графа» [21].

Внутренняя структура сообществ организмов может быть описана числом входящих в них видов организмов, их численностью, степенью доминирования, различного рода взаимоотношениями: трофическими, конкурентными, симбиотическими и т.д. Так, А.П. Левич (1980) выделяет 10 типов структур экологического сообщества: таксономическую, размерную, временную, пространственную и др. Структура сообществ организмов может меняться во времени и пространстве, а также под влиянием различных факторов среды, в том числе и антропогенных.

При этом «взаимосвязь отдельных частей в рамках целого, соотношение двух или группы объектов в пределах целого, при котором изменение одного приводит к изменению другого, называют *функцией*. Динамическое взаимодействие потоков вещества, энергии и информации, обеспечивающее стабильность экосистемы во времени в конкретных условиях среды, и есть *функционирование*» [3, с. 8].

Известно, что водные сообщества менее определены в пространстве, чем наземные, их труднее выделить, указать отличительные признаки, установить их границы и т.д. Следует учитывать, что под воздействием комплекса факторов, в том числе и антропогенных, водные сообщества меняют свою структуру и границы. Тем не менее вопрос о реальном существовании дискретных сообществ, т.е. комплексов видов, не образующих переходных вариантов, обсуждался во многих работах, касающихся в том числе и сообществ гидробионтов [2, 7, 8, 10, 12, 13, 15, 16, 17, 23, 50].

Чрезвычайно сложно установление и размещение границ между контактирующими сообществами, поскольку «…границы экосистемы подвижны и могут изменяться в зависимости от задачи исследования» [3, с. 9]. Аналогичных взглядов придерживаются и другие исследователи [6, 20, 52 и др.].

Наиболее трудно определить границы экосистемы водотоков, в частности малых, средних и крупных рек, а также водохранилищ, которые многими авторами [4, 45, 49, и др.] считаются переходной ступенью между рекой и озером. Пространственная и структурно-функциональная организация экосистем водоемов разного типа имеет принципиальные различия. Для озер и эстуариев, по мнению С.М. Голубкова [10], характерна дискретная структурно-функциональная организация экосистем.

Организация речных систем отражена в двух концепциях: речного континуума [54] и динамики пятен [52]. В соответствии с концепцией речного континуума речная система рассматривается как некая целостность, непрерывно меняющаяся геоморфологическая и гидрологическая «основа», определяющая формирование биологических сообществ. Взаимодействие относительно изолированных сообществ в пределах реки формирует внутреннюю организованность речной системы, проявляющуюся в формировании речного континуума. При продвижении водной массы от истоков к устью реки происходят изменения среды обитания гидробионтов как за счет абиотических факторов, так и за счет жизнедеятельности гидробионтов. Концепция динамики пятен (рефугиумов) [52] предполагает, что особую роль в поддержании сообществ гидробионтов играет система естественных рефугиумов, необходимых для переживания гидробионтами неблагоприятных условий среды. Поскольку «рефугиумы – пятна» расположены в пределах речной системы случайным образом, то и видовой состав гидробионтов формируется случайно.

Необходимо отметить, что сообщества гидробионтов на каждом участке речного потока существуют достаточно автономно. Стабильное взаимодействие проходит через систему взаимодействий следующих друг за другом по течению сообществ [6]. Такие структуры имеют высокую способность к выживанию, кроме того, известно, что сообщества водотоков, имея низкую резистентность к неблагоприятным факторам, обладают способностью быстро восстанавливаться [13]. Изменение же условий существования гидробионтов, например обрыв связей в реке в результате гидростроительства, приводит к существенным изменениям лотического сообщества на участке водотока как выше, так и ниже плотины [43, 55].

Концепции континуума и динамики пятен являются взаимодополняющими друг друга. Основанием для этого, по мнению В.В. Богатова [4, 6], служит следующее. Несмотря на расположение рефугиумов в реобиоме, определяющееся случайными факторами, при продвижении от истоков к ритали количество и разнообразие таких рефугиумов закономерно увеличивается и, таким образом, увеличивается и вероятность появления новых групп гидробионтов. В результате взаимодействия гидробионтов этих рефугиумов может возникать внутренняя организация речной системы, проявляющаяся в образовании континуума. В этих условиях формируется «диалектическое единство дискретности и непрерывности» [19, с. 286]. Объяснение происходящих в водоеме процессов возможно только при одновременном комбинированном использовании концепций речного континуума, динамики пятен и теории разрушений [5, 11, 46, 48].

Необходимость и важность оценки местообитаний по распределению самих организмов как бы с их собственной «точки зрения», а не с точки зрения исследователя подчеркивалась рядом исследователей еще в 70-х годах прошлого столетия [9, 22]. Однако работы по точному выделению зоопланктоценозов водохранилищ, основанные на анализе различий видовой структуры, в литературе практически отсутствуют. Для решения этой важной задачи в работе мы использовали метод многомерного векторного анализа.

Этот метод сходен с широко используемым в геоботанике методом Браун-Бланке. Однако, в отличие от последнего, метод многомерного векторного анализа, используя первичную матрицу наблюдений, оперирует со *всеми* видами, не выделяя индикаторные подмножества и не исключая эвритопные виды. Кроме того, в отличие от метода Браун-Бланке, значения численности или биомассы отдельных видов не пересчитываются в баллы. В связи с развитием современной вычислительной техники работа с полным массивом данных с использованием современных стандартных пакетов программ Excel, Statistica 6.0 и др., а также программ, написанных в среде Matlab, не вызывает затруднений.

Видовая структура планктонного сообщества в представлении многомерного векторного пространства численностей популяций видов, его составляющих, сочетается с концепцией многомерной экологической ниши Дж. Хатчинсона [44]. При этом используются определённые геометрические представления для описания видовой структуры, а также нишевой структуры сообществ гидробионтов. Эти представления, на наш взгляд, достаточно перспективны для выделения отдельных сообществ гидробионтов.

На основе применения метода многомерного анализа нами был разработан подход, позволяющий выделить, идентифицировать, оценить пространственное размещение зоопланктоценозов и установить их границы [26, 27, 30, 32–38, 40, 42, 51].

В предлагаемом нами методе мы использовали *полное описание* отдельных проб, включающее численность (и биомассу, что вторично) всех идентифицированных в этих пробах видов зоопланктона. База данных представляет собой список видов зоопланктона с указанием численности и биомассы каждого вида в каждой из проб. Такой подход соответствует рекомендациям авторов книги «Количественная гидробиология»: «Каковыми бы сложными ни были состав элементов, структура взаимосвязей или материально-энергетические процессы в реальной экосистеме, все они, в конечном итоге, сводятся для наблюдателя всего к двум показателям: численности и биомассе отдельных видов, измеренных в про-

странственно-временном аспекте. Роль гидробиолога состоит в том, чтобы по этим двум показателям восстановить всю сложность реального мира, используя свой опыт и «арсенал» математических формул» [28, с. 91].

Дальнейшее развитие предложенных методов связано с анализом перестроек видовой структуры зоопланктона в так называемых «переходных» зонах. Покажем это на примере исследования зоопланктона малых рек Нижегородской области – Сережи и Линды. Для исследования переходной зоны, которая, как правило, имеет меньшую протяженность, чем дискретные зоопланктоценозы, необходимы частые съемки по протяженности всех зон.

На продольном профиле реки Сережа можно выделить 3 участка (рис. 17.1).

Участок верхнего течения: станции № 1 (с. Павловка) и № 2 (с. Княгиновка) по видовой структуре зоопланктона обнаруживают значительное сходство между собой. Несмотря на значительное различие общей численности зоопланктона (5,8 тыс.экз./м^3 и 0,5 тыс.экз./м^3 соответственно), на обеих станциях преобладают коловратки за счет доминирования *Asplanchna. priodonta*. Кроме того, общими на этих станциях были как реофильные виды коловраток: *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766, так и лимнофильные: *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1932; ветвистоусые ракообразные: *Chydorus sphaericus* (O. F. Muller, 1785), *Bosmina longirostris*, *Pleuroxus truncata* (O.F. Mьller 1785) и др.; веслоногие ракообразные, в частности, *Nauplii Copepoda*. Биомасса составляет 0,068 г/м^3 и 0,002 г/м^3 соответственно станциям.

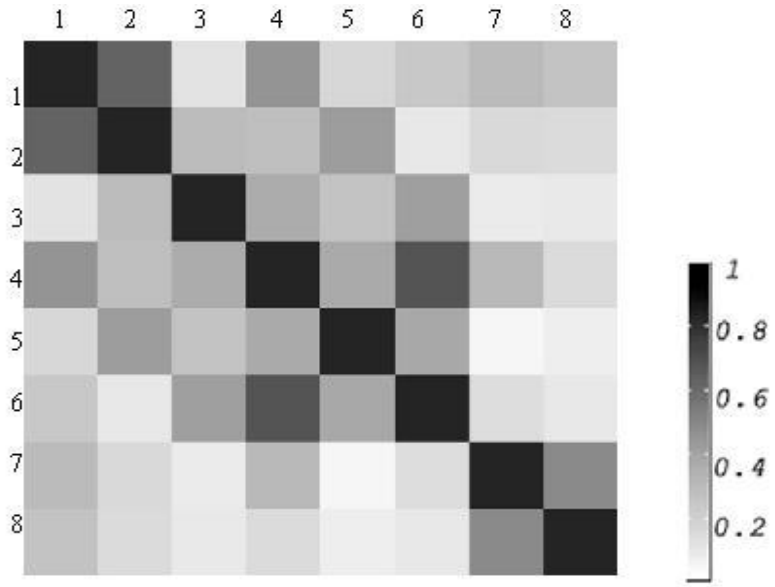


Рис. 17.1. Визуализация мер сходства видовой структуры зоопланктона по станциям отбора проб, р. Сережа. Условные обозначения: № станций: 1 – с. Павловка, 2 – с. Княгиновка, 3 – станция Сережа, 4 – с. Пошатово, 5 – Старая Пустынь, 6 – озеро Великое, 7 – с. Бочиха, 8 – с. Кистаново

На участке среднего течения – станции № 3 (ст. Сережа), № 4 (с. Пошатово) и № 5 (с. Старая Пустынь) и № 6 (озеро Великое), доминирующее положение от

коловраток-реофилов *Brachionus urceus* на ст. Сережа переходит к науплиальным и копеподитным стадиям веслоногих рачков и ветвистоусых рачков на остальных станциях.

На соседних станциях № 3 (ст. Сережа), № 4 (с. Пошатово) и № 5 (с. Старая Пустынь) и № 6 (оз. Великое) сходство видовой структуры зоопланктона значительно меньше. На данном переходном участке были найдены векторы дискриминантных численностей [27] и проведено их сравнение на соседних станциях (табл. 17.1, рис. 17.2).

Таблица 17.1

Значения косинусов угла между векторами дискриминантной численности зоопланктона на станциях № 3 (ст. Сережа), №4 (с. Пошатово), № 5 (с. Старая Пустынь) и № 6 (оз. Великое) в 2010 г.

	станции 3–4	станции 4–5	станции 5–6
станции 3–4	1	0,88	0,76
станции 4–5	0,88	1	0,72
станции 5–6	0,76	0,72	1

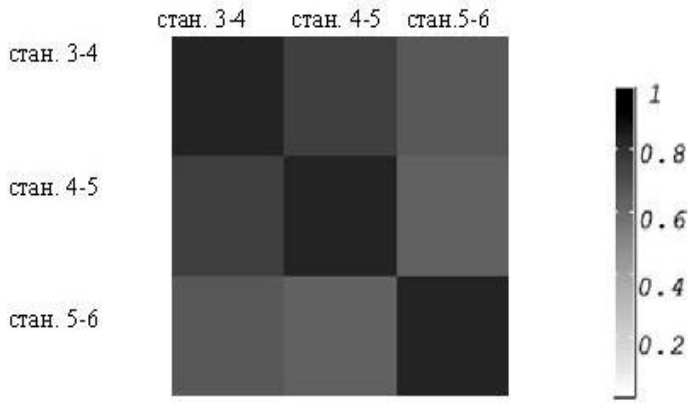


Рис. 17.2. Визуализация мер сходства векторов дискриминантных численностей зоопланктона р. Сережи по станциям отбора проб № 4–6

На основе сравнения направлений векторов дискриминантных численностей можно сделать вывод, что перестройки видовой структуры зоопланктона в среднем течении р. Сережа от станции № 3 (ст. Сережа) к станции № 4 (с. Пошатово) и от станции № 4 (с. Пошатово) к станции № 5 (с. Старая Пустынь) происходит в одном направлении, т.е. имеет место последовательное накопление изменений видовой структуры.

Участок нижнего течения – станции № 6 (с. Бочиха) и № 7 (с. Кистаново) – также образует зоопланктоценоз, который характеризуется доминированием таких лимнофильных видов, как *Eu. dilatata*, *Ceph. gibba*, *Pl. truncata.*

На акватории реки **Линда** наибольшей степенью сходства видовой структуры отличались пробы со второй (д. Б. Дуброва) по седьмую (д. Тарасиха, ниже устья р. Ифтенка) (рис. 17.3). Исключение составляла только шестая проба (выше впадения р. Ифтенка), которая выделялась на фоне других проб, однако все упомянутые станции характеризовались численным преобладанием коловратки *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1932), а среди веслоногих ракообразных – науплиальных и копеподидных стадий *Copepoda*. Станции со 2 по 7 также характеризовались малой представленностью ветвистоусых ракообразных.

Исключение составляла только шестая проба (выше впадения р. Ифтенка), которая выделялась на фоне других проб, однако все упомянутые станции характеризовались численным преобладанием коловратки *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1932), а среди веслоногих ракообразных – науплиальных и копеподидных стадий *Copepoda*. Станции со 2 по 7 также характеризовались малой представленностью ветвистоусых ракообразных.

Относительно высоким сходством обладала также видовая структура девятой (ниже устья р. Санда) и десятой (п. Железнодорожный) станциях. Менее четко выражено сходство между станциями – № 8 (д. Остреево), №11 (ст. Киселиха) и № 12 д. (д. Линдо-Пустынь). Все пробы, отобранные на станциях № 8–12, характеризовались значительным доминированием по численности эврибионтной коловратки *Euchlanis lyra*, численность которой составляла 20–60% от общей численности зоопланктона на данных станциях. Однако в целом сходство видовой структуры зоопланктона было не велико, поэтому выделить дискретное сообщество зоопланктона на этом участке реки Линда не представлялось возможным.

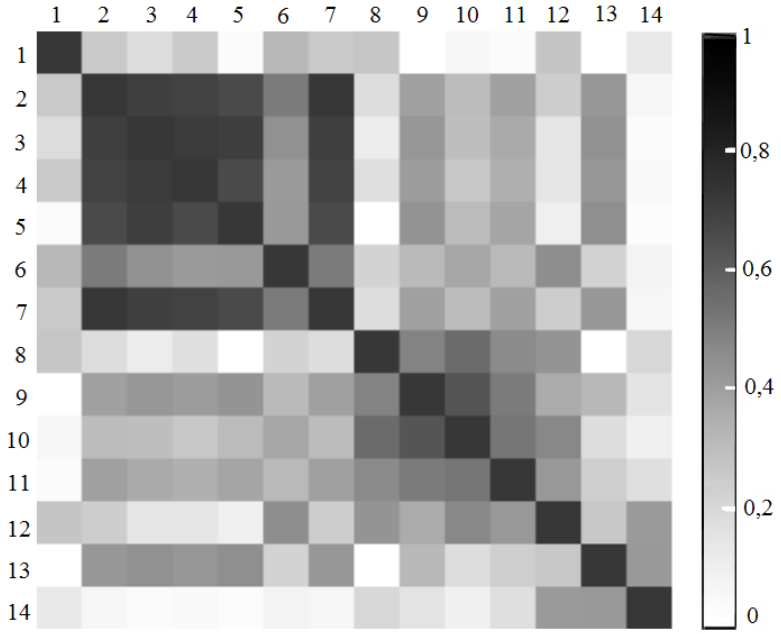


Рис. 17.3. Визуализация мер сходства проб зоопланктона р. Линды в 2012 г. 1–14 – станции отбора проб зоопланктона; 0–1 – величина косинуса угла между векторами численностей зоопланктона

Для того чтобы определить, имеет ли место направленная перестройка видовой структуры на данном участке реки (№ проб с 8 по 13), был проведен анализ сходства векторов дискриминантной численности [27] (табл. 17.2, рис. 17.4).

Таблица 17.2

Значения косинусов угла между векторами дискриминантной численности зоопланктона на станциях № 8 (д. Остреево), № 9 (д. Зуево, ниже устья р. Санда), № 10 (п. Железнодорожный), № 11 (ст. Киселиха), № 12 (д. Линдо-Пустынь)

	Станции 9–8	Станции 10–9	Станции 11–10	Станции 12–11	Станции 13–12
Станции 9–8	1	–0.88275	–0.16803	–0.33443	0.162374
Станции 10–9	–0.88275	1	–0.028	0.36153	–0.34423
Станции 11–10	–0.16803	–0.028	1	–0.55072	0.142325
Станции 12–11	–0.33443	0.36153	–0.55072	1	–0.25409
Станции 13–12	0.162374	–0.34423	0.142325	–0.25409	1

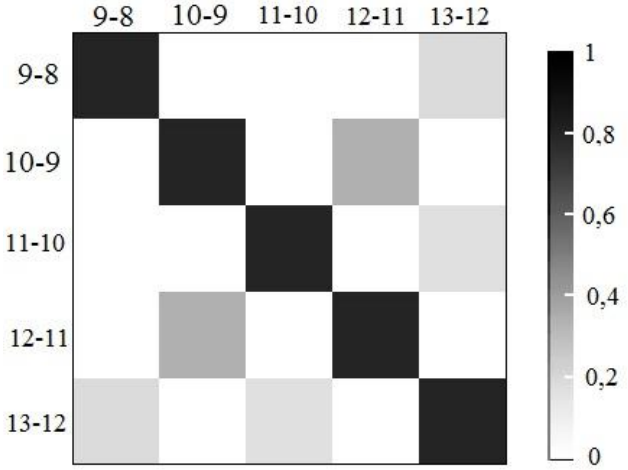


Рис. 17.4. Визуализация мер сходства векторов дискриминантных численностей зоопланктона р. Линда по станциям отбора проб № 8–13

Анализ показал, что направления данных векторов не сходны между собой. Следовательно, направленного, постепенного изменения видовой структуры зоопланктона на данном участке не наблюдалось, а, напротив, имели место ненаправленные, непоследовательные изменения видовой структуры.

Таким образом, анализ перестроек видовой структуры зоопланктона в так называемых «переходных» зонах показал, что в них могут происходить как направленные, так и ненаправленные, хаотические изменения видовой структуры.

Полученные в работе результаты существенно расширяют и детализируют наши представления, дают новые знания о видовой структуре переходных сообществ [14, 29, 31].

Список литературы

1. Азовский А.И. Пространственно-временные масштабы организации морских донных сообществ. Автореф. дис….д-ра биол. наук. М., 2003. 55 с.
2. Азовский А.И., Чертопруд М.В. Масштабно-ориентированный подход к анализу пространственной структуры сообществ // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. С. 117–136.
3. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
4. Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных систем // Вестник ДВО РАН. 1995. №3. С.51–61.
5. Богатов В.В. Экология речных сообществ Дальнего Востока России: Автореф. дисс… д-ра биол. наук. Владивосток, 1993. 45 с.
6. Богатов В.В. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.
7. Бурковский И.В., Азовский А.И., Столяров А.П., Обридко С.В. Структура макробентоса беломорской литорали при выраженном градиенте факторов среды // Журн. общ. биологии. 1995, №56(1). С. 59–70.
8. Виноградов М. Е., Суханова И.Н. Экосистемы пограничных фронтов антициклонального круговорота южной части Тихого океана // Морской и пресноводный планктон. Л.: Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, 1987. Т. 172. С. 83–106.
9. Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи соврем. биологии. 1978. Т. 85. № 3. С. 431–446.
10. Голубков С.М. Изменение пространственной и структурно-функциональной организации экологических систем водоемов разного типа под влиянием естественных и антропогенных факторов внешней среды // VIII Съезд Гидробиол. О-ва РАН. Тез. докл. Т. 1. Калининград, 2001. С. 5–6.
11. Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2004. 182 с.
12. Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек в изменяющихся условиях среды: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. М., 2003. 41 с.
13. Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
14. Кудрин И.А., Ильин М.Ю., Шурганова Г.В., Тарбеев М.Л. Видовая и пространственная структура зоопланктона малых рек-притоков Чебоксарского водохранилища // Биология внутренних вод: Материалы XV школы-конференции молодых ученых (Борок, 19–24 октября 2013 г). Кострома: ООО «Костромской печатный дом», 2013. С. 231–235.
15. Лаврова Т.В. Пространственная структура зоопланктона на акватории озерной системы. Автореф. дис. … канд. биол. наук. Нижний Новгород: ННГУ, 2000. 17 с.
16. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.

17. Несис К.Н. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биол. океана: Т.2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 5–23.

18. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

19. Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 307 с.

20. Розенберг Г.С. Идеализированный объект и фундаментальные понятия современной экологии (с примерами из экологии растительности) // Поволжский экологический журнал. 2002. № 3. С. 246–256.

21. Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н. Теоретическая и прикладная экология: Учебное пособие. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2004. 294 с.

22. Сагайдачный А.Ю., Гиляров А.М., Матвеев В.Ф. Исследование пространственного распределения зоопланктона методом главных компонент // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38. № 2. С. 218–227.

23. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

24. Федоров В.Д. Концепция устойчивости экологических систем // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. сов.-амер. симпоз. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. С. 207–217.

25. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: МГУ. 1980. 464 с.

26. Черепенников В.В., Шурганова Г.В., Артельный Е.В. Использование многомерного векторного анализа для оценки пространственного размещения зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек // Тезисы докл. Междунар. конференции (15–19 сентября 2003, Тольятти). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 303.

27. Черепенников В.В., Шурганова Г.В., Гелашвили Д.Б., Артельный Е.В. Исследование различий видовой структуры основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища методом многомерного анализа // Известия Самарского научного центра РАН. 2004. Т. 6. № 2 (12). С. 328–333.

28. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

29. Шурганова Г.В., Кудрин И.А., Ильин М.Ю., Черепенников В.В. Характеристика пространственной и видовой структуры зоопланктона и оценка качества вод рек Кудьмы и Линды Нижегородской области // Вода: химия и экология, 2014, №1(66). С. 28–35.

30. Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2003. № 3. С. 297–304.

31. Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Тарбеев М.Л., Маслова Г.О. Видовая структура зоопланктона р. Сережа Нижегородской области // Вестник ННГУ. 2012. № 3. С. 120–125.

32. Шурганова Г.В., Черепенников В.В. Оценка динамики соотношения численностей популяций гидробионтов Чебоксарского водохранилища с использованием метода многомерного векторного анализа // Методы популяционной биологии. Сборник материалов УП Всероссийского популяционного семинара (16–21 февраля 2004, Сыктывкар). Сыктывкар: Коми научн. центр Уро РАН, 2004. Ч. 1. С. 246–247.

33. Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. Динамика численности дискриминантных видов основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2004. № 2. С. 200–209.

34. Шурганова Г.В. Динамика видовой структуры зоопланктона речной части Чебоксарского водохранилища в условиях антропогенного пресса // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2005. Т. 7. № 1. С. 225–229.

35. Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. Динамика антропогенной сукцессии основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Серия Биология. Н. Новгород: ННГУ, 2005. Вып. 2 (10). С. 107–114.

36. Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Крылов А.В., Артельный Е.В. Пространственное размещение и особенности зоопланктоценозов Горьковского водохранилища // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 384–396.

37. Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Мельникова Е.И., Артельный Е.В. Многолетняя динамика некоторых показателей трофической структуры зоопланктонных сообществ Чебоксарского водохранилища // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Серия Биология. Н. Новгород: ННГУ, 2004. Вып 3 (5). С. 97–102.

38. Шурганова Г.В. Пространственное размещение и динамика границ зоопланктонных сообществ водохранилищ Среднего Поволжья // IX съезд гидробиологического общества РАН. Тезисы докл. Т. 2. Тольятти, 2006. С. 247.

39. Шурганова Г.В., Черепенников В.В. Формирование и развитие зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2006. Т. 8. № 1. С. 241–247.

40. Шурганова Г.В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского): Автореф. дисс. … д-ра биол. наук. Нижний Новгород. 2007. 48 с.

41. Шурганова Г.В., Черепенников В.В. Методы выделения и идентификации сообществ гидробионтов // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть VII: Учебное пособие под ред. проф. Д.Б. Гелашвили. Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2011. С. 121–155.

42. Artelnyy E.V., Schurganova G.V., Cherepennikov V.V. Estimation of space division of zooplanktocoenosis of Cheboksarskoje water Reservoir with the use of multivariate vector analysis // Mobility of students and programmes flexubility in the prospekt of the European Unification of the Training processes in Ecology and Environmental Sciences. Tesis of the Italian-Russian Student Forum. Palermo, 23–26 juli 2003. Palermo, 2003. P. 12–13.

43. Hauer F.R., Stanford J.A. Ecological responses of hydropsychid caddisdlies to stream regulation // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1982. V. 39. P. 1235–1242.

44. Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1957. V. 22. P. 415–427.

45. Kimmel B.L., Groeger A.W. Factor controlling primary production in lakes and reservoirs: a perspective // Proc. North Amer. Lake Management Soc. Washington. 1984. P. 277–281.

46. Lohman K., Jones J.R., Perkins B.D. Effects of nutrient enrichment and flood frequency on periphyton biomass in northern Ozark streams // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. № 49. P. 1198–1205.

47. Margalef R. Of reservoirs// Verh. Jnt. Ver. Limnol. 1975. V. 19. № 3. P. 1847–1848.

48. Peterson C.G. Response of benthic algal communities to natural physical disturbance // Algal ecology: freshwater benthic ecosystem. London, 1996. P. 375–402.

49. Ryder R.A. Ecological heterogeneity between northtemperate reservoirs and glacial lake systems due to different succession rates and cultural uses// Internat. Verein Theor. Und ang. Limnol. Verhand. 1978. V. 20. P. 1568–1574.

50. Sabater F., Vila P.B. The hyporeic zone considered as an ecoton // Oecologia aquatica. 1991. V. 10. P. 35–43.

51. Shurganova G.V., Cherepennikov V.V. Long-term observations of dinamics of species and tropic structures communities of zooplankton of Cheboksarskoe Reservoir // Aquatic ecology at the dawn of XXI century. Tesis of the International Hydrobiological conference (St. Petersburg, RUSSIA, 3–7 October 2005). St. Petersburg, 2005. P. 87.

52. Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J.N. Am. Benthol. Soc., 1989. V.8. № 1. P. 36 – 50.

53. Underwood A.J. What is a community? // Patterns and Process. Hist. Life. Rept. Dahlem Workshop, Berlin e.a., 1986. P. 351–367.

54. Vannoote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. The river continuum concept // Can. J. Fich. Aquat. Sci. 1980. V. 37. № 1. P. 130–137.

55. Ward J.V., Stanford J.A. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems // Dynamics of lotic ecosystems. Ann Arbor, Michigan: Ann Arbor Science Publishers, 1983. P. 29–42.

Глава XVIII

МЕТОДЫ АНАЛИЗА СТРУКТУРЫ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕР ВЛОЖЕННОСТИ

Введение

Изучение видовой структуры гидробиоценозов подразумевает исследование закономерностей распределения отдельных видов и их совокупностей в упорядоченных тем или иным образом совокупностях выборок (гидробиологических проб). При этом собственно под видовой структурой того или иного сообщества чаще всего понимается видовой состав (список видов), а также соотношение представленностей разных видов [2].

На практике исследователь имеет дело с множеством гидробиологических проб, отобранных при исследовании того или иного водоема (либо нескольких) на станциях пробоотбора с некоторой периодичностью (чаще всего – в течение сезона). Различают пробы качественные, когда фиксируется только видовой состав, то есть присутствие либо отсутствие видов, и количественные, когда определяется также количественная мера представленности. В обоих случаях исходные данные для математической обработки представляются в виде матрицы размерностью S×N, где S – длина полного видового списка, а N – число гидробиологических проб. Строки этой матрицы соответствуют видам, столбцы – пробам. Элементами матрицы служат представленности видов в конкретных гидробиологических пробах. В случае количественных проб отсутствию вида соответствует нулевая представленность, в случае же качественных проб матрица целиком состоит из нулей (отсутствие вида) и единиц (присутствие вида) и тогда ее называют матрицей присутствия/отсутствия (presence/absence matrix) либо матрицей встречаемости (incidence matrix). Заметим, что при наличии количественных гидробиологических проб всегда можно получить матрицу встречаемости, заменив в исходных данных ненулевые элементы единицами.

Современный арсенал методов анализа структуры сообществ включает огромное количество алгоритмов классификации, ординации и сравнения проб, применяются самые различные методы многомерного статистического, а также многомерного векторного и мультифрактального анализа. При этом разнообразие методов анализа количественных данных существенно выше по сравнению с данными качественными. Тем не менее в последние десятилетия наблюдается рост интереса к анализу качественных данных в связи с простотой их получения и возможностью относительно простой компиляции из накопленных «исторических» баз данных.

Одной из относительно новых концепций, используемых при анализе матриц встречаемости видов, всплеск интереса к которой наблюдается в последние годы, является вложенность (nestedness). Широкое использование этой концепции за рубежом началось в конце 1980-х годов после серии работ Б.Д. Паттерсона и В. Атмара [7, 15–17]. К большому сожалению, отечествен-

ным экологам эта концепция осталась практически неизвестной. В значительной мере этот пробел был восполнен усилиями В.К. Шитикова, подробно описавшего общую методологию анализа вложенности [3, 4]. Однако в указанных работах отсутствует подробное описание алгоритмов расчета отдельных индексов вложенности, а также алгоритмов рандомизации матриц встречаемости. В отсутствие этих деталей единственной возможностью для исследователя, заинтересованного в анализе вложенности, остается использование сторонних программных продуктов (например, калькулятора матричной температуры Атмара и Паттерсона или программы Nestedness Ульриха). Использование этих программ при анализе большого количества вариантов организации данных представляется неудобным.

В настоящей работе будет дан, по возможности, краткий обзор концепции вложенности, используемых для ее анализа метрик, алгоритмов статистического анализа. Применение описанных процедур будет проиллюстрировано анализом вложенности сообществ макрозообентоса городских озер г. Нижнего Новгорода во временной динамике.

18.1. Концепция вложенности

Истоки концепции вложенности восходят к трудам Е. Хультена [13] и П. Дарлингтона [10]. Сам термин впервые был предложен в работе Б.Д. Паттерсона и В. Атмара [17]в контексте островной биогеографии для описания упорядоченной структуры матрицы встречаемости млекопитающих Юго-Востока США, при этом «островами» служили отроги Скалистых гор. Видовой состав двух островов неравного видового богатства полагается вложенным, если каждый вид, присутствующий на бедном острове, представлен также и на богатом. При этом, разумеется, на богатом острове обитают виды, отсутствующие на бедном острове. Под вложенностью понимается такая организация матрицы встречаемости, когда видовой состав бедных местообитаний является подмножеством видового состава богатых местообитаний, то есть при попарном сравнении видовых списков они будут оказываться вложенными.

На рис. 18.1 представлены два гипотетических примера с матрицами встречаемости. Матрица на рис. 18.1а полностью вложенная: при рассмотрении всех попарных комбинаций столбцов мы обнаружим, что набор видов правого столбца является подмножеством набора видов левого столбца. Совершенно иную структуру имеет матрица на рис. 18.1б. Здесь столбцы с1 и с2 совершенно идентичны. В такой ситуации, несмотря на полное пересечение наборов видов, вложенность отсутствует, поскольку, ввиду равенства видового богатства, невозможно решить, какой из наборов вложен в другой. Столбцы с3 и с4 по сравнению с любым из более богатых столбцов (с1 и с2) вложены лишь частично, поскольку в каждом из них присутствует по уникальному виду, отсутствующему в других столбцах. При сравнении столбцов с3 и с4 между собой обнаруживается, что, несмотря на отличия в видовом богатстве, их наборы видов вообще не пересекаются, поэтому в данной ситуации вложенность отсутствует. Фактически, на рис. 18.1б изображена сгенерированная случайным образом матрица.

	c1	c2	c3	c4
sp1	1	1	1	1
sp2	1	1	1	1
sp3	1	1	1	0
sp4	1	1	0	0
sp5	1	1	0	0
sp6	1	0	0	0
sp7	1	0	0	0

(а)

	c1	c2	c3	c4
sp1	1	1	1	0
sp2	1	1	0	0
sp3	1	1	0	1
sp4	1	1	1	0
sp5	1	1	0	0
sp6	0	0	1	0
sp7	0	0	0	1

(б)

Рис. 18.1. Матрицы встречаемости двух гипотетических сообществ.
sp1–sp7 – виды, c1–c4 – местообитания (пробы, острова)

Исторически первым объяснением возникновения вложенности является гипотеза избирательной колонизации. Рассмотрим архипелаг островов, находящихся на разном удалении от материка, а также материковую фауну либо флору, состоящую из видов с разной способностью к распространению. Высокомобильные виды заселят все острова, среднемобильные заселят ближние острова, но не доберутся до самых дальних, маломобильные виды будут представлены только на ближайших к материку островах. Таким образом, видовой состав островов, находящихся на разном расстоянии от материка, окажется вложенным. Другой гипотетический сценарий возникновения вложенности – цепочка островов, удаляющихся от материка, заселяемых последовательно один через другой. Если вследствие каких-то факторов в ходе колонизации не все виды достигают следующего острова, то вся последовательность флор либо фаун оказывается вложенной.

Гипотеза избирательного вымирания подразумевает существование некоторого исходного набора видов, существующего на всех островах. Допустим теперь, что острова отличаются по площади. Хорошо известно, что вероятность вымирания напрямую зависит от размера острова. Тогда, если виды в разной степени подвержены вымиранию, мы столкнемся с вложенной структурой: на больших островах будет присутствовать полный набор видов, на средних островах будут отсутствовать наиболее склонные к вымиранию виды, на мелких же островах останутся лишь самые стойкие.

Другие предложенные механизмы возникновения вложенности так или иначе сводятся к этим двум гипотезам [20]. Так, гипотеза эффекта массы предполагает, что имеется набор видов, сильно отличающихся по глобальной представленности (например, распределение численностей может быть логнормальным), а изучаемые местообитания различаются по размеру. Если вероятность колонизации местообитания тем или иным видом пропорциональна глобальной представленности вида и размеру местообитания, то глобальные доминанты будут представлены везде, виды средней численности будут представлены в крупных и средних местообитаниях, а редкие виды с высокой вероятностью будут представлены только в самых крупных местообитаниях. В итоге сформируется вложенная структура

матрицы встречаемости. Эта гипотеза во многом аналогична гипотезе избирательной колонизации, поскольку здесь глобальная представленность определяет способность к расселению, а размер местообитания является своеобразной мерой его изоляции.

При фрагментации естественных ландшафтов формируются местообитания разного размера и степени изоляции, что запускает процесс последовательного вымирания видов, когда в первую очередь исчезают редкие виды и узкие специалисты. В этом случае также может быть сформирована вложенная структура. При этом собственно фрагментация ее прямой причиной не является, а действует механизм избирательного вымирания.

Аналогично, при наличии градиента нарушенности экосистем на начальных стадиях исчезнут наименее толерантные к стресс-факторам виды, затем среднетолерантные, в наиболее нарушенных местообитаниях останутся только наиболее устойчивые виды. В этом случае также работает механизм избирательного вымирания.

В контексте гидробиологического мониторинга именно два последних сценария представляются наиболее распространенными, хотя в случае водотоков вполне вероятно возникновение вложенности вследствие последовательной колонизации из верховьев вниз по течению.

18.2. Метрики вложенности

Несмотря на простоту определения вложенности, вопрос ее количественного описания оказывается не таким простым, как может показаться на первый взгляд. На данный момент предложено более десятка индексов вложенности. Накопленный опыт анализа показывает, что эти индексы обладают различными свойствами и отражают несколько отличные свойства матриц вложенности. Отдельной проблемой является зависимость индексов от параметров матриц (их размера, формы, заполненности), что препятствует возможности прямого сравнения индексов, характеризующих различные сообщества. Для решения этой проблемы используются специальные нормировочные алгоритмы. Наконец, все индексы будут давать ту или иную меру вложенности для совершенно случайных матриц, соответственно без специального статистического анализа невозможно решить, насколько правомерно говорить о вложенности применительно к анализируемой матрице.

Первым этапом анализа вложенности является упорядочивание матрицы встречаемости. Чаще всего матрица упорядочивается таким образом, чтобы наиболее богатые столбцы находились слева, а наиболее часто встречающиеся виды – сверху. Столбцы матрицы ранжируются по видовому богатству (сумма по столбцу), а виды – по общей встречаемости (сумма по строке). В отношении таких перестановок строки и столбцы матрицы встречаемости независимы, поэтому такая операция совершенно корректна. В некоторых случаях столбцы матрицы упорядочиваются согласно некоторому внешнему критерию, например по результатам ординации либо при наличии эмпирически заданного градиента.

Введем следующие обозначения. Элемент матрицы вложенности, находящийся на пресечении i-й строки и j-го столбца будем обозначать M_{ij}, сумму по столбцу (видовое богатство местообитания) как s_j, а сумму по строке как n_i.

Исторически первой мерой вложенности является N_0 – количество пропусков [17]. Эта мера учитывает число отсутствий вида в столбцах с большим видовым богатством по сравнению с наименее богатым столбцом, в котором данный вид присутствует. Столь витиеватая формулировка сводится к следующему алгоритму расчета.

1. Для каждой строки упорядоченной матрицы встречаемости находится крайняя правая единица (для данного i находится максимальный номер столбца k, для которого $M_{ik} = 1$).

2. Если левее этой единицы присутствуют нули (пропуски), они учитываются в мере N_0, при этом пропуском считается только отсутствие вида в более богатом столбце, при равенстве видового богатства пропуск не учитывается. (Подсчитывается число ячеек, для которых выполняется три условия: $l < k$, $M_{il} = 0$, $s_l > s_k$).

3. Число пропусков суммируется по всем видам.

Процедуру иллюстрирует рис. 18.2, на котором для гипотетической матрицы нулевые ячейки, которые будут учтены как пропуски,выделены. Обратите внимание, что ячейка M_{55} пропуском не считается, поскольку $s_5 = s_6$.

Метрика N_0, как и большинство других индексов, является обратной мерой вложенности, то есть чем больше N_0, тем меньше вложенность. Фактически этот индекс отражает отклонение от вложенности.

Следующей мерой является число присутствий N_1 [9], которое является своего рода дополнением к числу пропусков N_0. При его расчете учитывается число присутствий вида в столбцах с меньшим видовым богатством по сравнению с наиболее богатым столбцом, в котором данный вид отсутствует. Алгоритм расчета следующий:

1. Для каждой строки упорядоченной матрицы встречаемости находится крайний левый ноль. (Для данного i находится минимальный номер столбца k, для которого $M_{ik} = 0$).

2. Если правее этого нуля присутствуют единицы, они учитываются в мере N_1, при этом учитывается только присутствие вида в менее богатом столбце, при равенстве видового богатства ячейка не учитывается. (Подсчитывается число ячеек, для которых выполняется три условия: $l > k$, $M_{il} = 1$, $s_l < s_k$).

3. Число присутствий суммируется по всем видам.

На рис. 18.2 выделены единицы, участвующие в расчете индекса N_1.

Существуют еще три метрики (U_a, U_p, U_t), основанные на подсчете количества неожиданных присутствий и пропусков [9]. При их расчете проводится довольно неординарная минимизация суммарного количества отклонений от вложенности, вследствие чего алгоритм расчета довольно сложный. Какими-либо преимуществами по сравнению с индексами N_0и N_1 это семейство индексов не обладает, поэтому в данном обзоре мы их опустим.

Следующая метрика – индекс несоответствий BR (discrepancy measure) [8]. Этот индекс подсчитывает число перестановок в каждом ряду, которые необходимо совершить, чтобы получить наиболее вложенную матрицу. Например, для матрицы на рис. 18.2 в первом ряду необходимо поменять местами ячейки M_{18} и M_{19}, в третьем ряду – ячейки M_{32} и M_{38}, а также ячейки M_{36} и M_{37}, в четвертом ряду – ячейки M_{44} и M_{47} и так далее. Наиболее простой алгоритм расчета следующий:

1. Для каждой строки подсчитывается число нулей в ячейках с номерами от 1 до n_i.

2. Полученные значения суммируются по всем видам.

	c1	c2	c3	c4	c5	c6	c7	c8	c9	n_i	N_{0i}	N_{1i}	BR_i
sp1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	8	1	1	1
sp2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	8	0	0	0
sp3	1	0	1	1	1	0	1	1	0	6	2	5	2
sp4	1	1	1	0	1	1	1	0	0	6	1	3	1
sp5	1	0	1	1	0	1	0	0	0	4	1	3	1
sp6	1	1	1	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0
sp7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
sp8	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
sp9	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
s_j	8	7	6	5	4	4	4	2	1				
	N_0 =										6		
	N_1 =											14	
	BR =												6

Рис. 18.2. Пример расчета индексов N_0, N_1 и BR

Для матрицы на рис. 18.2 необходимо провести 6 перестановок в 5 строках, соответственно индекс $BR = 6$.

Еще одна метрика N_c [22] – число общих видов при попарном сравнении столбцов. Для расчета этой метрики для матрицы на рис. 18.2 необходимо сравнить столбцы 1 и 2 (6 общих видов), столбцы 1 и 3 (6 общих видов), столбцы 1 и 4 (5 общих видов) и так далее вплоть столбцов 8 и 9 (общих видов нет). После суммирования по всем 36 возможным парам столбцов получаем $N_c = 100$.

Рассмотренные индексы при расчете учитывают положение нулей и единиц матрицы встречаемости только внутри строки. Это обстоятельство связано с тем, что концепция вложенности была сформулирована применительно к анализу видовых списков, то есть вложенность – это свойство распределения видового богатства по местообитаниям. Однако вскоре выяснилось, что возможен абсолютно аналогичный анализ вложенности не для местообитаний, а для видов. При этом анализируется вложенность распределения встречаемости видов при их попарном сравнении. Технически такой переход требует всего лишь транспонировать матрицу встречаемости перед расчетом индексов, то есть поменять местами столбцы со строками.

Некоторые же индексы трактуют вложенность как итоговое свойство матрицы встречаемости, учитывающее не только вложенность видовых списков, но также и вложенность распределения встречаемости видов. Такая трактовка допускает две возможности при построении индексов. В первом случае необходимо просто рассчитать значения выбранного индекса по столбцам (до транспонирования) и по строкам (после транспонирования), а затем усреднить. Во втором случае при по-

строении индекса необходимо учитывать положение нулей и единиц матрицы встречаемости не только внутри строк, но также и внутри столбцов. Именно так строится самый известный и наиболее распространённый индекс вложенности – матричная температура T [7].

В идеально вложенной матрице единицы группируются в левом верхнем углу, а нули – в правом нижнем. При этом для каждой анализируемой матрицы с учетом ее формы и заполненности можно построить линию, отделяющую нули от единиц в случае идеальной вложенности. Эта линия называется изоклиналью. Ячейки, содержащие нули и расположенные выше изоклинали, считаются отклоняющимися от вложенности, так же как и ячейки, содержащие единицы и расположенные ниже изоклинали. Для таких ячеек степень отклонения зависит от расстояния от ячейки до изоклинали вдоль диагонали матрицы. В изначально предложенном алгоритме изоклиналью служит некая нелинейная функция, определяемая таким образом, чтобы сумма отклонений (нулей) выше нее равнялась сумме отклонений (единиц) ниже нее. Такая формулировка допускает множество подходящих функций, при этом конкретный алгоритм расчета положения изоклинали в исходной публикации [7] не описан. Альтернативный подход предложен М. Родригес-Жироньесом и Л. Сантамарией [18], которые использовали в качестве изоклинали семейство нелинейных функций, параметризованных таким образом, чтобы площадь над изоклиналью соответствовала заполненности матрицы. Третий подход использован В. Ульрихом и Н. Готелли [21], которые предложили для простоты расчетов использовать линейную аппроксимацию, то есть две линии, соединяющие нижний правый и верхний левый углы матрицы встречаемости с точкой на диагонали этой матрицы, соответствующей ее заполненности.

Величина локального отклонения для данной ячейки определяется как

$$u_{ij} = \left(\frac{d_{ij}}{D_{ij}} \right)^2 , \qquad (18.1)$$

где d_{ij} – расстояние от данной ячейки до изоклинали вдоль диагонали, D_{ij} – сегмент линии, проходящей через данную ячейку и параллельной диагонали, проходящий внутри матрицы.

Итоговая матричная температура вычисляется следующим образом:

$$T = \frac{100}{U_{\max} \cdot S \cdot N} \cdot \sum_{i,\, j} u_{ij} , \qquad (18.2)$$

где $U_{max} \approx 0{,}04145$ – максимальное значение суммарного отклонения от вложенности. Авторы индекса В. Атмар и Б.Д. Паттерсон [7] рассматривали его как меру беспорядка и по аналогии с термодинамикой предложили назвать его температурой и измерять в градусах (именно в этих целях при расчете индекс домножается на 100). Утверждается, что максимальной температуре соответствует максимальная неупорядоченность, соответствующая свободному газу, а минимальной температуре – максимальная упорядоченность, соответствующая твердому телу. Такая интерпретация данного индекса не совсем соответствует действительности, поскольку максимальная матричная температура не может быть достигнута для

максимально неупорядоченной, то есть случайной матрицы [6]. Тем не менее использование этого индекса для измерения вложенности представляется вполне оправданным.

В настоящее время для расчета матричной температуры имеется три программных продукта, реализующих три варианта расчета: Nestedness Temperature Calculator [7], BINMATNEST [18] и Nestedness [21]. Все три доступны в сети Интернет. Ввиду алгоритмических отличий все они дают слегка отличающиеся значения матричной температуры.

В настоящей работе используется следующий алгоритм расчета, представляющий собой компиляцию трех упомянутых подходов:

1. Каждой ячейке упорядоченной матрицы встречаемости M_{ij} ставится в соответствие точка на единичном квадрате с координатами $((j-1)/(N-1), (S-i)/(S-1))$.

2. Изоклиналь строится как два линейных отрезка, соединяющих точки с координатами (0,0), $(f, 1-f)$ и (1,1), где $f = \frac{\sum M_{ij}}{S \cdot N}$ – заполненность матрицы.

3. Находятся точки, отклоняющиеся от вложенности (нули выше изоклинали либо единицы ниже изоклинали) и для них рассчитываются расстояния d_{ij} и D_{ij}. D_{ij} вычисляется как длина сегмента линии, проходящей через данную точку и имеющую наклон –1, который располагается внутри единичного квадрата. d_{ij} вычисляется как расстояние от данной точки до пересечения описанного выше сегмента с изоклиналью.

4. Матричная температура рассчитывается в соответствии с выражениями (1) и (2).

Расчет матричной температуры иллюстрирует рис. 18.3. Здесь изображен единичный квадрат ABCD, на который спроецирована матрица встречаемости зообентоса 8 озер Нижнего Новгорода по данным съемок за июнь 1998 г. (см. ниже). Диагональ матрицы представлена отрезком BD, изоклиналь – отрезками AF и FC. Проекции ячеек, содержащих единицы, обозначены точками. Для одной из точек, отклоняющихся от вложенности (эта точка обозначена как P), построена проходящая через нее прямая, параллельная диагонали. Для этой точки d_{ij} – это длина отрезка PG, а D_{ij} – это длина отрезка EH.

Следует отметить, что для матричной температуры упорядочивание матрицы встречаемости в соответствии с видовым богатством и общей встречаемостью видов не всегда является оптимальным (в смысле минимизации индекса). Для решения этой проблемы предлагается использовать генетический алгоритм поиска оптимального упорядочивания матрицы [18]. Реализация такого подхода сложна вычислительно и требует большого количества машинного времени, что замедляет расчеты. Вопрос же о необходимости этой процедуры с точки зрения статистического анализа на данный момент не изучен. В данной работе такая оптимизация не используется.

Наконец, рассмотрим относительно недавно предложенный индекс *NODF* [5]. Аббревиатура расшифровывается как метрика вложенности, основанная на перекрывании и снижающемся заполнении (Nestedness metric based on Overlapand Decreasing Fill). Алгоритм его расчета состоит в следующем:

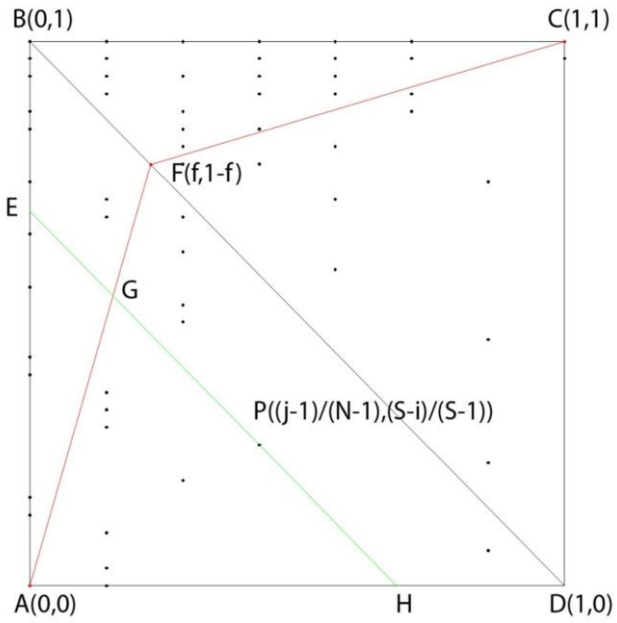


Рис. 18.3. К алгоритму расчета матричной температуры *T*

1. Производится попарное сравнение столбцов и в случае неравенства видового богатства рассчитывается парное перекрывание N_{paired} – процент общих видов в видовом богатстве бедного столбца (отношение числа общих видов к видовому богатству бедного столбца, домноженное на 100%). В противном случае считается, что N_{paired}= 0.
2. Аналогичная процедура проводится для пар рядов.
3. Полученные значения парных перекрываний усредняются.

Расчет индекса *NODF* проиллюстрирован рис. 18.4. В конструкции индекса *NODF* в явном виде заложено два важных элемента из определения вложенности: обязательность неравенства видового богатства (снижающееся заполнение) при вычислении пересечения видовых списков (собственно перекрывание). Отметим также, что этот индекс существует в трех вариантах: только для столбцов (обозначается *NODFc*), только для рядов (*NODFr*) и для обеих компонент (описанный выше вариант). Еще одна особенность индекса *NODF* состоит в том, что, в отличие от большинства других индексов (за исключением N_c), он является прямой мерой вложенности, то есть чем больше вложенность, тем больше индекс.

В рассмотренных далее примерах мы ограничимся использованием вариантов индексов, предназначенных для анализа вложенности местообитаний (по столбцам), поскольку именно этому случаю соответствует исходная концепция. Исключение будет сделано для матричной температуры, так как этот индекс существует только в одной форме.

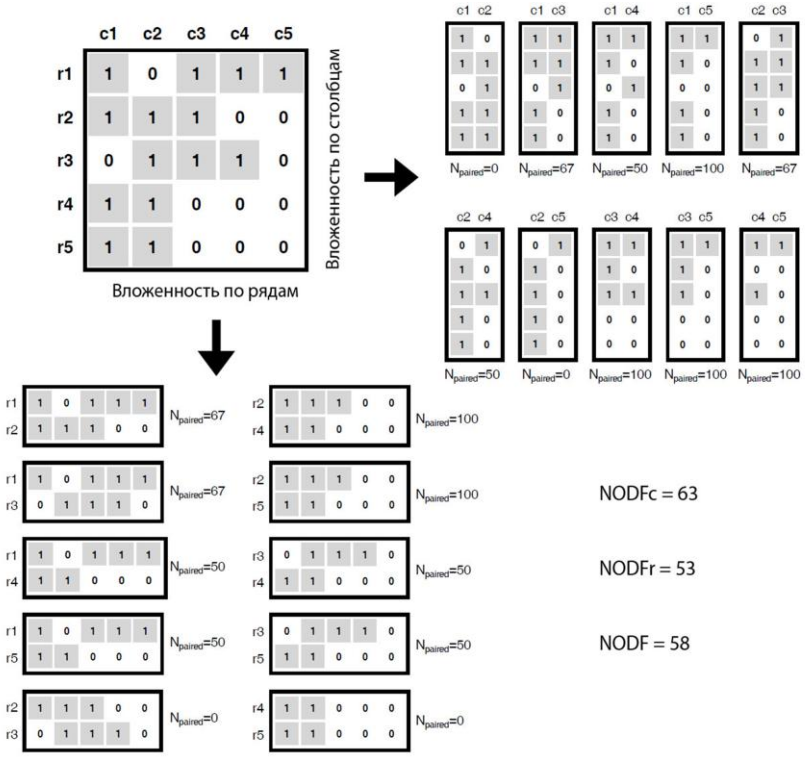


Рис. 18.4. Пример расчета индекса *NODF* (по: Almeida-Netoetal., 2008 [5])

18.3. Статистический анализ вложенности

Прямое использование индексов вложенности сопряжено с двумя проблемами. Во-первых, большая часть индексов зависит от параметров матрицы встречаемости: ее размеров (число видов, число местообитаний), формы (соотношение сторон), заполненности. Так, например, показано [5], что матричная температура обладает U-образной зависимостью от заполненности матрицы и нелинейной отрицательной зависимостью от соотношения сторон и размера матрицы. Такие зависимости затрудняют сопоставление значений индекса для разных матриц, поскольку сложно отделить влияние параметров матриц от собственно вложенности.

Вторая проблема связана с тем, что вложенность является одной из форм упорядочивания матрицы встречаемости, но при этом индексы вложенности для максимально неупорядоченных (случайных) матриц показывают ненулевые значения. То есть какая-то доля вложенности характерна даже для случайных матриц. Поэтому, получив то или иное значение индекса вложенности, невозможно с уверенностью утверждать собственно наличие неслучайной вложенности в анализируемой матрице.

Решить эти две проблемы призваны алгоритмы рандомизации, принадлежащие к обширному классу статистических методов Монте-Карло. Общая методология применения этих алгоритмов сводится к следующему [21]:

1. Выбирается какой-либо индекс вложенности и рассчитывается его значение для анализируемой матрицы. Это значение обозначают E_{obs}.

2. Генерируется случайная матрица, обладающая такими же структурными параметрами, что и анализируемая (размер, форма, заполненность). Используемый алгоритм генерации случайной матрицы называется нуль-моделью. Для сгенерированной матрицы рассчитывается значение индекса вложенности.

3. Случайные матрицы генерируются большое число раз и для полученного ряда значений индекса вложенности рассчитывается среднее E_{exp} и стандартное отклонение σ_{exp}.

4. Исходное значение индекса вложенности нормируется:

$$Z = \frac{E_{obs} - E_{\exp}}{\sigma_{\exp}}. \qquad (18.3)$$

5. Статистическая значимость вложенности определяется на основании распределения в нуль-модели: если E_{obs} выходит за пределы 95%-го интервала, то вложенность признается достоверной. Доверительная область в данном случае двусторонняя, поскольку E_{obs} теоретически может быть как выше, так и ниже E_{exp}. Нуль-гипотеза о случайном характере наблюдаемой вложенности отвергается, если доля значений сгенерированного в нуль-модели распределения, больших (для прямых метрик N_c и *NODF*) либо меньших (для всех остальных обратных метрик N_0, N_1, *BR*, *T*) E_{obs}, не превышает 2.5%.

Описанная Z-трансформация индексов вложенности позволяет получить нормированное значение, показывающее положение наблюдаемой вложенности относительно распределения вложенности случайных матриц. Z-трансформированные индексы уже в значительно меньшей степени зависят от параметров матрицы, хотя для большинства из них значимые корреляции все же сохраняются [21].

Существует множество различных нуль-моделей для генерации случайных матриц [11]. Они отличаются ограничениями, накладываемыми на генерируемую матрицу. Самой простой является модель EE (equiprobable-equiprobable), для которой единственными ограничениями являются размер, форма и заполненность матрицы. В рамках этой модели вероятность оказаться заполненной (получить единицу) одинакова для всех ячеек независимо от ряда и столбца. Другие модели накладывают ограничения на суммы по строкам и столбцам. Модель FE (fixed-equiprobable) фиксирует общую встречаемость видов *n* (суммы по строкам), но позволяет свободно варьировать видовому богатству местообитаний *s* (сумма по столбцам). Модель EF (equiprobable-fixed) накладывает противоположные ограничения, то есть фиксирует *s*, но позволяет варьировать *n*. Наконец, модель FF (fixed-fixed) накладывает наибольшие ограничения, сохраняя как *s*, так и *n*. Другой вариант наложения ограничений – пропорциональный сэмплинг, когда для рядов и столбцов определяются вероятности заполнения, пропорциональные соответственно *n* либо *s*. Затем пустая матрица заполняется единицами в соответствии с полученными вероятностями до того момента, когда будет достигнута необходимая заполненность. Комбинируя такой вариант ограничения с равновероятными либо фиксированными суммами по столбцам и рядам можно получить еще 5 моделей: PE, PP, PF, EP и FP. Применяется также нуль-модель, в которой

вероятности заполнения для рядов выбираются в соответствии с логнормальным распределением, параметризованным исходя из встречаемостей видов в анализируемой матрице [21].

Выбор нуль-модели оказывает очень большое влияние на результаты анализа. Главными критериями при выборе нуль-модели должны являться минимизация вероятности ошибки первого рода и максимизация мощности анализа (то есть минимизация ошибки второго рода). Специальный анализ на основе сгенерированных случайных и вложенных матриц [21] показал, что при использовании всех нуль-моделей за исключением модели FF вероятности ошибки первого рода превышают требуемый предел в 5%. Так, например, модель EE определяет как вложенные 58–97% случайных матриц (в зависимости от используемого индекса), модель EF – 58–96%. Немного лучше проявляют себя модели FE (23–68%) и PE (19–69%). Только модель FF демонстрирует приемлемо низкий уровень ошибок первого рода (4–7%). В такой ситуации допустимо использование только нуль-модели FF. Однако обратной стороной ее консервативности является исключительно слабая мощность, при ее использовании принимается нуль-гипотеза о случайном характере для 59–99% сгенерированных вложенных матриц. Для сравнения – аналогичный показатель для нуль-модели FE составляет 9–26%. Таким образом, ультраконсервативность модели FF делает крайне маловероятным обнаружение вложенности, реально существующей в эмпирических матрицах встречаемости, а использование других моделей некорректно ввиду зашкаливающего уровня ошибок первого рода.

Определенную надежду для выхода из такой сложной ситуации дало появление индекса *NODF* (этот индекс предложен позже работы Ulrich, Gotelli, [21]), для которого с использованием аналогичной методологии показаны уровни ошибки первого рода для моделей EE и FF соответственно 7% и 0.5% [5]. К большому сожалению, нет данных об использовании индекса *NODF* в комбинации с нуль-моделями FE и PE, занимающими промежуточное положение в ряду консервативности между EE и FF. Тем не менее на сегодняшний день оптимальным представляется использование индекса *NODF* в комбинации с нуль-моделями FE либо PE, причем преимущество отдается первой ввиду более простой алгоритмической реализации.

В рассмотренных далее примерах мы ограничимся использованием нуль-моделей FE и FF. Нуль-модель FE сохраняет суммы по рядам *n*, то есть встречаемости видов, позволяя видам свободно перемещаться между столбцами. Соответственно простейший алгоритм реализации этой модели заключается в простом перемешивании содержимого каждой строки, то есть ячейки исходной матрицы переставляются внутри каждого ряда в случайном порядке. При использовании модели FE могут получиться вырожденные матрицы, то есть такие, в которых один из столбцов оказался пустым (такая ситуация возможна для всех нуль-моделей за исключением FF). Такие матрицы не рекомендуется использовать в статистическом анализе матриц встречаемости [11], поэтому перед расчетом индекса вложенности для сгенерированной матрицы необходимо проводить проверку на вырожденность.

Наиболее сложна нуль-модель FF. Существует два класса алгоритмов ее реализации. Первый основан на последовательном заполнении единицами пустой матрицы [19], алгоритмы второго класса осуществляют транспонирование специальным образом выбранных подматриц внутри исходной матрицы [11, 14].

Наилучшими характеристиками обладает алгоритм последовательных перестановок [12]:

1. В исходной матрице случайным образом выбираются два ряда и два столбца, пересечение которых формирует подматрицу размером 2×2.

2. Если выбранная подматрица представляет собой $\begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$ либо $\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$, осуществляется перестановка ее элементов, соответствующая транспонированию: $\begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix} \rightarrow \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$ либо $\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \rightarrow \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$. Легко видеть, что такие перестановки не меняют суммы по столбцам и по рядам.

3. В противном случае выбранные пары столбцов и рядов отбрасываются, и осуществляется новый выбор до тех пор, пока не будет найдена нужная подматрица.

4. Последовательные перестановки в соответствии с шагами 1–3 осуществляются 30000 раз, чтобы гарантировать случайный характер генерируемых матриц.

5. После каждой из последующих перестановок для полученной матрицы рассчитывается индекс вложенности для использования в последующем анализе, поскольку показано, что такие последовательные матрицы фактически независимы от исходной.

Число перестановок между фиксациями индексов можно увеличить, в рассмотренных ниже примерах индексы рассчитывались через каждые 10 перестановок.

18.4. Статистический анализ вложенности структуры сообществ макрозообентоса городских озер Нижнего Новгорода

В качестве примера применения описанных выше методов проведем анализ вложенности видовой структуры макрозообентоса городских озер Нижнего Новгорода.

Материалом для анализа послужили сборы макрозообентоса, проведенные Д.А. Пухнаревичем [1]. Изучение макрозообентоса проводилось на 10 озерах г. Н. Новгорода в летние сезоны 1998–2002 годов. Пробы отбирались ежемесячно на 30 станциях дночерпателем Экмана-Берджа с площадью захвата 1/40 м^2. Обработка проб осуществлялась по стандартной методике. Всего было отобрано 168 проб, в которых обнаружено 85 видов. Пробы, отобранные в течение одного месяца и относящиеся к одному водоему, были объединены. Из анализа были исключены два водоема, для которых отсутствовали пробы для части сезона. Для анализа были сформированы пять матриц встречаемости, соответствующие пробам за июнь, июль, август, сентябрь и октябрь.

Анализ вложенности проведен с использованием 6 описанных выше индексов и двух нуль-моделей рандомизации (FF и FE). Индекс *NODF* использован в форме, предназначенной для анализа вложенности по столбцам, то есть *NODFc*. Для определения распределения значений индексов в нуль-моделях генерировалась 1000 случайных матриц. В табл. 18.1 представлены параметры матриц и результаты расчета индексов. Достоверные значения индексов вложенности на 95%-м уровне выделены.

Таблица 18.1

Результаты анализа вложенности матриц встречаемости зообентоса городских озер Нижнего Новгорода

Месяц	Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь		
	E_{obs}	Z(FE)	Z(FF)	E_{obs}	Z(FE)	Z(FF)	E_{obs}	Z(FE)	Z(FF)	E_{obs}	Z(FE)	Z(FF)	E_{obs}	Z(FE)	Z(FF)
N	8			8			8			8			8		
S	32			37			40			42			45		
f	0,23			0,2			0,25			0,2			0,2		
N_0	48	**–3,03**	–0,48	68	**–2,48**	0,14	55	**–4,41**	–0,56	60	**–4,44**	–0,29	44	**–6,72**	**–4,67**
N_1	27	**–2,22**	–0,4	33	–1,57	1,68	40	**–2,17**	–0,07	35	–1,79	0,26	45	–1,14	**2,67**
BR	27	**–2,16**	–0,8	32	**–2,15**	–0,05	31	**–4,05**	–2,23	30	**–4,31**	–1,33	31	**–5,96**	–0,97
N_c	57	–	–	39	–	–	85	–	–	62	–	–	52	–	–
T	28,77	**–2,55**	–0,06	33,4	**–2,27**	0,58	25,73	**–3,73**	–0,35	26,39	**–3,95**	–0,15	15,28	**–6,83**	**–3,5**
NODFc	45,26	**3,49**	–0,45	22,5	0,48	0,37	50,54	**4,85**	–0,77	53,21	**6,92**	–0,94	58,33	**13,12**	1,26

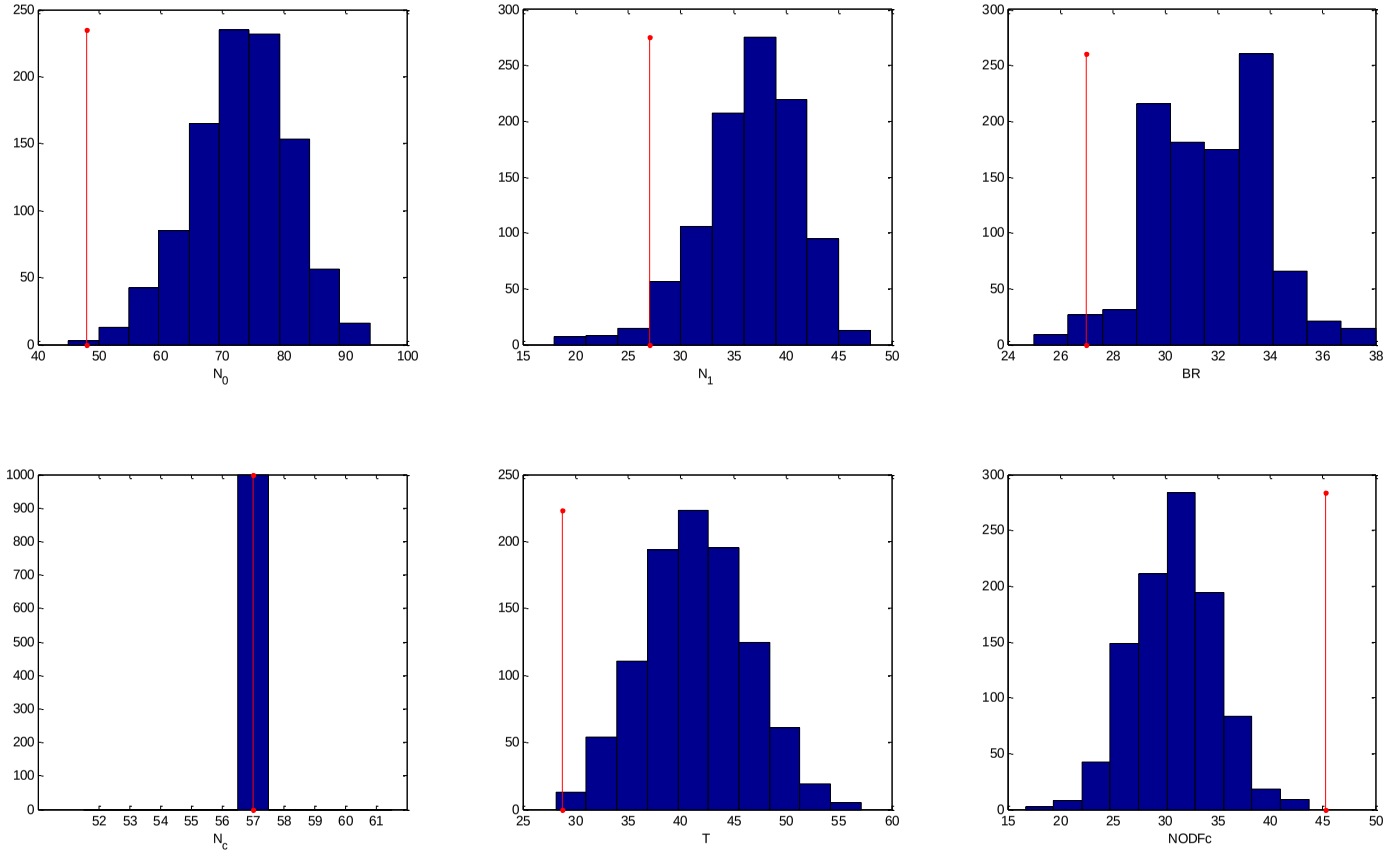


Рис. 18.5. Гистограммы распределения значений индексов вложенности в нуль-модели FE по данным за июнь

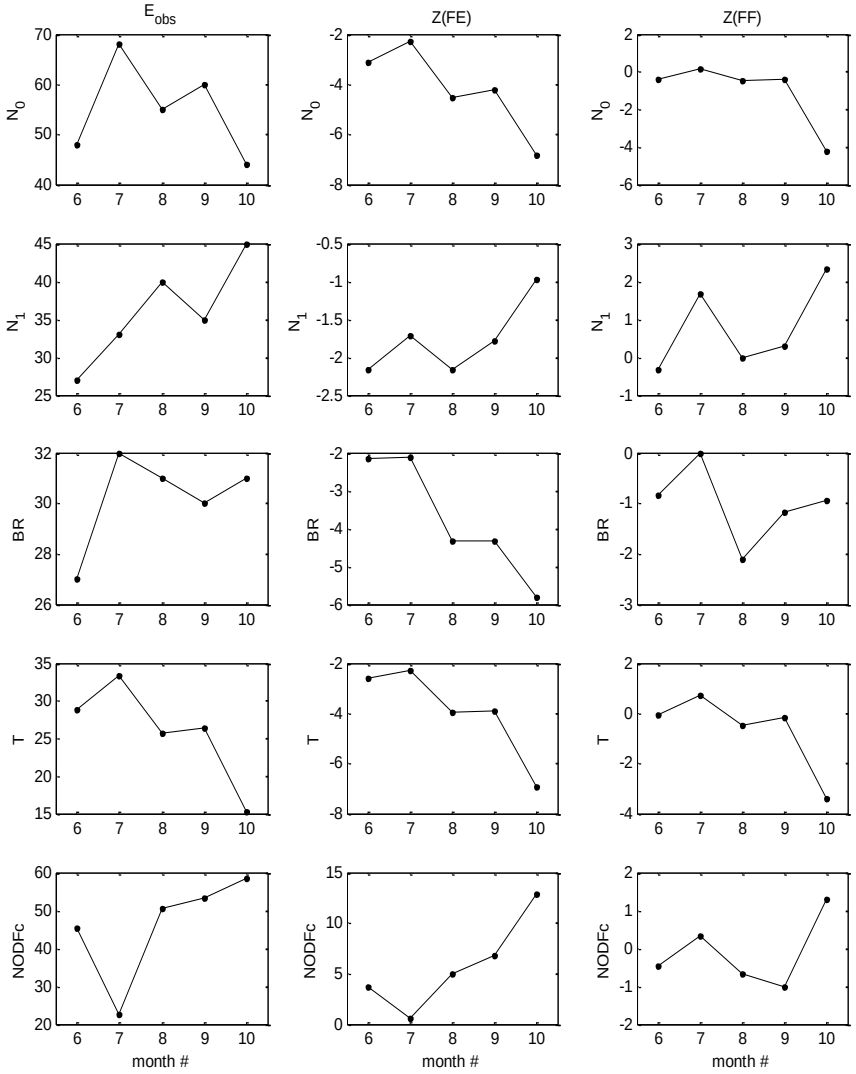


Рис. 18.6. Динамика индексов вложенности в течение сезона

Рассмотрим подробнее результаты анализа матрицы встречаемости за июнь. На рис. 18.5 представлены гистограммы распределения значений индексов вложенности в нуль-модели FE. Значения индексов для исходной эмпирической матрицы обозначены вертикальными отрезками. Обратите внимание, что для индекса N_c все случайные матрицы имеют одно и то же значение. Это связано с тем, что значение индекса N_c не меняется при использовании алгоритмов, сохраняющих суммы по рядам. Для этого индекса применение алгоритмов FF и FE лишено смысла.

Значение индексов N_0, N_1, BR и T для исходной матрицы лежат левее центра распределения в нуль-модели. Это связано с тем, что эти индексы являются обратными мерами вложенности и для случайных матриц их значение оказывается

больше, отсюда и отрицательные значения Z-трансформированных индексов в таблице 18.1. Индекс же *NODFc* является прямой мерой вложенности, поэтому в случайных матрицах его значение меньше по сравнению с эмпирической, а Z-трансформация дает положительные значения.

На рис. 18.6 представлена динамика индексов вложенности в течение сезона. Общая тенденция такова, что обратные меры вложенности снижаются от июня к октябрю, а прямая мера *NODFc* увеличивается. Исключение составляет поведение меры N_1, которая имеет тенденцию к росту. Ультраконсервативная нуль-модель FF не обнаруживает достоверной вложенности ни по одному из индексов, за исключением матрицы за октябрь. Для этой матрицы модель FF обнаруживает достоверную вложенность по индексам N_0 и T, а для индекса N_1 обнаруживается противоположный эффект: значение индекса для исходной матрицы достоверно больше значений в нуль-модели, что указывает на прямо противоположную вложенности организацию матрицы. Такое очевидно абсурдное поведение индекса N_1 ставит под сомнение целесообразность его использования.

Модель FE обнаруживает достоверную вложенность в течение всего сезона практически по всем индексам. Исключение снова составляет индекс N_1 для матриц за июль, сентябрь и октябрь, а также индекс *NODFc* за июль. Ввиду того, что для всех индексов, за исключением *NODFc*, положительные результаты анализа с использованием модели FE могут быть вызваны ошибкой первого рода, надежным следует признать анализ именно индекса *NODFc*.

Таким образом, анализ матриц встречаемости свидетельствует о росте вложенности структуры сообществ зообентоса городских озер Нижнего Новгорода с наличием провала вложенности в июле. Одним из возможных объяснений такой динамики может быть следующее. Совокупность городских озер сильно разнородна. Здесь встречаются сильно нарушенные озера, а есть относительно ненарушенные. То есть мы имеем дело со вложенностью, обусловленной градиентом нарушенности местообитаний. При этом в более экстремальный период сезона этот эффект выражен сильнее, что проявляется в снижении вложенности до недостоверного уровня от июня к июлю, и в дальнейшем росте вложенности вплоть до октября, когда наблюдается максимальное значение.

Заключение

Рассмотренные методы анализа вложенности матриц встречаемости представляются перспективным инструментом изучения структуры биотических сообществ. Большое разнообразие индексов вложенности, а также схем рандомизации при проведении статистического анализа создает определенную проблему выбора, однако, как показывают результаты практического применения индексов, большая их часть дает согласованные результаты. В качестве оптимального выбора мы рекомендуем использование индекса *NODF* в сочетании с нуль-моделью FE.

Проведенный анализ вложенности сообществ зообентоса городских озер Нижнего Новгорода позволил выявить элементы структурной организации этих сообществ, не выявляемые другими методами.

Список литературы

1. Пухнаревич Д.А. Структурно-функциональная организация макрозоо-бентоса малых водоемов урбанизированного ландшафта (на примере городов Нижнего Новгорода и Дзержинска): Автореферат дис. … канд. биол. наук. Н. Новгород: ННГУ, 2003. 24 с.
2. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1999. 396 с.
3. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Статистические методы анализа видовой структуры сообществ (на примере речного макрозообентоса) // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. С. 355–368.
4. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
5. Almeida-Neto M., Guimarães P., Guimarães P.R., Loyola R.D., Ulrich W.A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement // Oikos. 2008. V. 117. P. 1227–1239.
6. Almeida-Neto M., Guimarães P.R. Jr., Lewinsohn T.M. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness // Oikos. 2007. V. 116. P. 716–722.
7. Atmar W., Patterson B.D. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat // Oecologia. 1993. V. 96. P. 373–382.
8. Brualdi R.A., Sanderson J.G. Nested species subsets, gaps, and discrepancy // Oecologia. 1999. V. 119. P. 256–264.
9. Cutler A. Nested Faunas and Extinction in Fragmented Habitats // Conservation Biology. 1991. V. 5. P. 496–504.
10. Darlington P.J. Zoogeography: the geographical distribution of animals. N.Y.: Wiley, 1957.
11. Gotelli N.J. Null model analysis of species co-occurrence patterns // Ecology. 2000. V. 81. P. 2606–2621.
12. Gotelli N.J., Entsminger G.L. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight’s tour // Oecologia. 2001. V. 129. P. 281–291.
13. Hulten E. Outline of the history of Arctic and Boreal biota during the Quaternary period. Stockholm: Thule, 1937.
14. Manly B.F.J. A note on the analysis of species co-occurrences // Ecology. 1995. V. 76. P. 1109–1115.
15. Patterson B.D. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation // Conservation Biology. 1987. V. 1. P. 323–334.
16. Patterson B.D. On the temporal development of nested subset patterns of species composition // Oikos. 1990. V. 59. P. 330–342.
17. Patterson B.D., Atmar W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos // Biological Journal of the Linnean Society. 1986. V. 28. P. 65–82.
18. Rodrнguez-Gironés M.A., Santamaria L. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices // Journal of Biogeography. 2006. V. 33. P. 924–935.
19. Sanderson J.G., Moulton M.P., Selfridge R.G. Null matrices and the analysis of species co-occurrences // Oecologia. 1998. V. 116. P. 275–283.
20. Ulrich W., Almeida-Neto M., Gotelli N.J. A consumer’s guide to nestedness analysis // Oikos. 2009. V. 118. P. 3–17.

21. Ulrich W., Gotelli N.J. Null model analysis of species nestedness patterns // Ecology. 2007. V. 88. P. 1824–1831.

22. Wright D.H., Reeves J.H. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages // Oecologia. 1992. V. 92. P. 416–428.

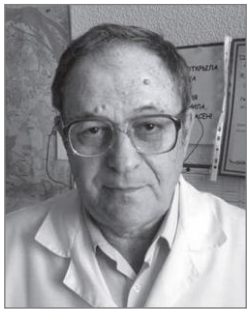
АВТОРЫ

Вербицкий Владимир Борисович
e-mail: werb@ibiw.yaroslavl.ru

Доктор биологических наук, заведующий лабораторией экспериментальной экологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Научные интересы: эколого-физиологические и поведенческие адаптации и устойчивость организмов, популяций и сообществ пресноводных гидробионтов к воздействию природных и антропогенных факторов среды, экологический оптимум и границы толерантности видов.

Глава II. Современные представления об экологическом оптимуме эктотермов.



Гелашвили Давид Бежанович
e-mail: ecology@bio.unn.ru

Доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии биологического факультета Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, участник и руководитель грантов РФФИ, член редколлегии «Поволжского экологического журнала», лауреат премии Правительства РФ в области науки и техники.

Научные интересы: экология сообществ, фракталы.

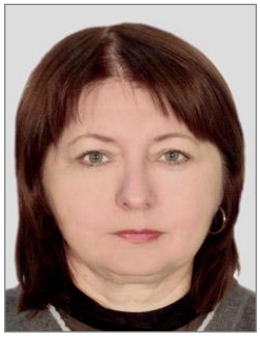
Глава I. Юджин Одум. К столетию со дня рождения. ***Глава III.*** Принципы обоснования нормативов допустимого воздействия (НДВ) по привносу химических и взвешенных минеральных веществ в поверхностные водные объекты.

Герасимов Юрий Викторович
e-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru

Доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией экологии рыб, зам. директора Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Научные интересы: ихтиология, экология рыб, поведение рыб, внутрипопуляционная структура рыб, пространственная и временная динамика распределения рыб, популяционная динамика, охрана рыбных запасов.

Глава XII. Гидрологические условия распределения гидробионтов в водохранилищах.

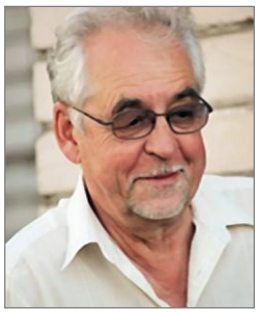


Григорьева Ирина Леонидовна
e-mail: IrinaGrigorieva@list.ru

Кандидат географических наук, старший научный сотрудник Иваньковской научно-исследовательской станции Института водных проблем РАН.

Научные интересы: закономерности формирования гидрохимического режима и качества воды водоемов и водотоков, рекреация.

Глава IV. Современная гидрохимическая характеристика водохранилищ Волжского каскада в период летней межени.

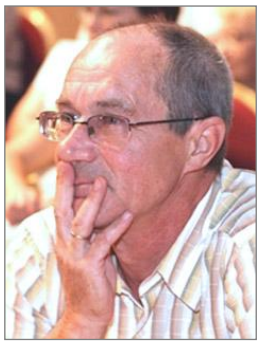


Дебольский Владимир Кириллович
e-mail: vebolsky@mail.ru

Доктор технических наук, профессор кафедры гидравлики и гидротехнического строительства РУДН, заведующий лабораторией динамики русловых потоков и ледотермики водных объектов Института водных проблем РАН, заведующий Иваньковской научно-исследовательской станцией Института водных проблем РАН.

Научные интересы: динамика русловых процессов; гидродинамические, термические и ледовые процессы на водохранилищах; процессы массо- и теплопереноса в водных объектах; качество воды водоемов и водотоков.

Глава IV. Современная гидрохимическая характеристика водохранилищ Волжского каскада в период летней межени.



Евланов Игорь Анатольевич
e-mail: evlanov.igor@mail.ru

Доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией популяционной экологии ИЭВБ РАН. Заслуженный эколог РФ, лауреат премии Правительства РФ в области науки и техники (2010).

Научные интересы: экологическая паразитология, ихтиология.

Глава XIII. Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды водохранилищ Средней и Нижней Волги.

Законнов Виктор Васильевич
e-mail: zak@ibiw.yaroslavl.ru

Доктор географических наук, главный научный сотрудник лаборатории гидрологии и гидрохимии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Научные интересы: осадкообразование в озерах, прудах и водохранилищах (гидрология, водные ресурсы, гидрохимия).

Глава V. Происхождение и формирование грунтового комплекса водохранилищ Волги.

Зинченко Татьяна Дмитриевна
e-mail: tdz@mail333.com

Доктор биологических наук, заведующая лабораторией экологии малых рек Института экологии Волжского бассейна РАН. Лауреат премии Правительства РФ в области науки и техники.

Научные интересы: экология гидросистем и донных беспозвоночных, проблемы биоиндикации состояния равнинных рек, структура и функционирование донных ценозов, биология хирономид.

Глава XVI. Комплексные критерии экологического состояния водных объектов: экспертный и статистический подход.

Ильин Максим Юрьевич
e-mail: maxim_ilin@list.ru

Аспирант кафедры экологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

Научные интересы: зоопланктон малых рек, пространственное размещение сообществ зоопланктона, качество воды водоемов и водотоков.

Глава XVII. Пространственное размещение сообществ зоопланктона пресноводных водоёмов.

Комиссаров Алексей Борисович
e-mail: aleco1@inbox.ru

Научный сотрудник Иваньковской научно-исследовательской станции Института водных проблем РАН.

Научные интересы: пространственная и временная динамика структурно-функциональных показателей сообществ фитопланктона, трофический статус и качество воды водоемов и водотоков.

Глава IV. Современная гидрохимическая характеристика водохранилищ Волжского каскада в период летней межени.

Комов Виктор Трофимович
e-mail: vkomov@ibiw.yaroslavl.ru

Доктор биологических наук, профессор. Главный научный сотрудник лаборатории физиологии и токсикологии водных животных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Научные интересы: атмосферное загрязнение поверхностных вод; закономерности миграции, распределения и накопления ртути в биотических и абиотических компонентах экосистем.

Глава VI. Причины и последствия антропогенного закисления озер.

Корнева Людмила Генриховна
e-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru

Доктор биологических наук, заведующая лабораторией альгологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, профессор кафедры экологии и наук о Земле Международного университета природы, общества и человека «Дубна».

Научные интересы: флора планктонных водорослей пресных водоемов, экология пресноводного фитопланктона, изменение структурной организации фитопланктона в градиенте абиотических факторов, биологические инвазии в пресных водоемах.

Глава VII. Биологические последствия эвтрофирования.

Крылов Александр Витальевич
e-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru

Доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Научные интересы: зоопланктон, малые реки, пойменные озера, водохранилища, экотоны пресноводных экосистем, средообразующая деятельность ключевых видов водных и околоводных животных.

Глава VIII. Зоопланктон пресноводных экосистем в условиях влияния водных и околоводных позвоночных средообразователей.

Кудрин Иван Александрович
e-mail: kudriniv@mail.ru

Аспирант кафедры экологии биологического факультета Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

Научные интересы: зоопланктон малых рек, пространственное размещение сообществ зоопланктона, качество воды водоемов и водотоков.

Глава XVII. Пространственное размещение сообществ зоопланктона пресноводных водоёмов.

Лазарева Валентина Ивановна
e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, профессор кафедры экологии и наук о Земле Международного университета Природы, общества и человека «Дубна».

Научные интересы: экосистемы озер и водохранилищ, аллогенные и аутогенные сукцессии, структура и функционирование пелагической трофической сети, потоки энергии, состав, структура, динамика и продуктивность зоопланктона, биоинвазии.

Глава IX. Потепление климата и его влияние на зоопланктон водохранилищ Волги.

Минеев Александр Константинович
e-mail: ievbras2005@mail.ru

Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института экологии Волжского бассейна РАН.

Научные интересы: ихтиология, физиология рыб.

Глава XIII. Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды водохранилищ Средней и Нижней Волги.

Минеева Наталья Михайловна
e-mail: mineeva@ibiw.yaroslavl.ru

Доктор биологических наук, главный научный сотрудник Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Научные интересы: водная экология, первичная продукция планктона внутренних водоемов.

Глава X. Первичная продукция водных экосистем.

Подгорный Константин Алексеевич
e-mail: kapborok@mail.ru

Кандидат физико-математических наук, старший научный сотрудник сектора математического обеспечения оценки запасов водных биологических ресурсов Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («АтлантНИРО», г. Калининград).

Научные интересы: математическое моделирование водных экосистем, процессов биотрансформации соединений биогенных элементов; оценка техногенного воздействия на состояние окружающей среды и водных биоресурсов; методы многомерного статистического анализа данных многолетних наблюдений.

Глава XI. Математическое моделирование водных экосистем.

Поддубный Сергей Артурович
e-mail: spod@ibiw.yaroslavl.ru

Доктор географических наук, директор Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Специалист в области гидрологии внутренних водоемов. Изучает воздействие гидрологического режима на функционирование биотического звена водных экосистем, а также вопросы обустройства водохранилищ в целях улучшения их экологического состояния.

Глава XII. Гидрологические условия распределения гидробионтов в водохранилищах.

Розенберг Геннадий Самуилович
e-mail: genarozenberg@yandex.ru

Доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. РАН, директор Института экологии Волжского бассейна РАН (ИЭВБ РАН, г. Тольятти). Заслуженный деятель науки РФ, лауреат премии Правительства РФ в области науки и техники (2010), Золотой медали РГО им. академика И.П. Бородина за заслуги в сохранении природного наследия России (2012), Национальной экологической премии им. В.И. Вернадского (2013).

Научные интересы: теоретическая и региональная экология, математическое моделирование экосистем.

Глава I. Юджин Одум. К 100-летию со дня рождения. ***Глава XIII.*** Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды водохранилищ Средней и Нижней Волги.

Саксонов Сергей Владимирович
e-mail: svsaxonoff@yandex.ru

Доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией проблем фиторазнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН.

Научные интересы: флороведение, ботаническая география, биоразнообразие, охрана природы, проблемы трансформации растительного покрова, история науки.

Глава XIV. Фитомониторинг экотонных экосистем малых водохранилищ Среднего Поволжья.

Селезнёв Владимир Анатольевич
e-mail: seleznev53@mail.ru

Доктор технических наук, кандидат географических наук, профессор, зав. лабораторией мониторинга водных объектов Института экологии Волжского бассейна РАН.

Научные интересы: моделирование процессов, связанных с качеством водных объектов.

Глава XIII. Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды водохранилищ Средней и Нижней Волги.

Селезнёва Александра Васильевна
e-mail: ievbras2005@mail.ru

Кандидат технических наук, старший научный сотрудник Института экологии Волжского бассейна РАН.

Научные интересы: моделирование процессов, связанных с качеством водных объектов.

Глава XIII. Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды водохранилищ Средней и Нижней Волги.

Сенатор Степан Александрович
e-mail: stsenator@yandex.ru

Кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории проблем фиторазнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН.

Научные интересы: флористика, ботаническая география, история науки, охрана биоразнообразия.

Глава XIV. Фитомониторинг экотонных экосистем малых водохранилищ Среднего Поволжья.

Соловьёва Вера Валентиновна
e-mail: biopgsga@list.ru

Доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, общей биологии, экологии и биоэкологического образования Поволжской государственной социально-гуманитарной академии.

Научные интересы: гидроботаника, ботаническое краеведение.

Глава XIV. Фитомониторинг экотонных экосистем малых водохранилищ Среднего Поволжья.

Черепенников Владимир Васильевич
e-mail: cher@rf.unn.ru

Кандидат физико-математических наук, доцент кафедры бионики и статистической радиофизики радиофизического факультета Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

Научные интересы: адаптивные системы, экология сообществ водных организмов.

Глава XVII. Пространственное размещение сообществ зоопланктона пресноводных водоёмов.

Чуйко Григорий Михайлович
e-mail: gchuiko@mail.ru

Доктор биологических наук, заведующий лабораторией физиологии и токсикологии водных животных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Научные интересы: разработка и использование биомаркеров антропогенного воздействия на водные организмы, экотоксикологическая оценка антропогенного загрязнения пресноводных экосистем стойкими органическими соединениями, полициклическими ароматическими соединениями и металлами.

Глава XV. Биомаркеры в гидроэкотоксикологии: принципы, методы и методология, практика использования.

Шитиков Владимир Кириллович
e-mail: stok1946@gmail.com

Доктор биологических наук, старший научный сотрудник Института экологии Волжского бассейна РАН. Лауреат премии Правительства РФ в области науки и техники.

Научные интересы: математические аспекты оценки биоразнообразия, статистические модели пространственной и временной динамики структурно-функциональных показателей водных сообществ.

Глава XIII. Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды водохранилищ Средней и Нижней Волги. ***Глава XVI.*** Комплексные критерии экологического состояния водных объектов: экспертный и статистический подход.

Шляхтин Геннадий Викторович
e-mail: biofac@sgu.ru

Доктор биологических наук, заведующий кафедрой морфологии и экологии животных и декан биологического факультета Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского. Заслуженный деятель науки и образования, член редколлегий журналов «Известия Саратовского университета», «Поволжского экологического журнала», «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион».

Научные интересы: экологический мониторинг антропогенных экосистем.

Глава I. Юджин Одум. К 100-летию со дня рождения.

Шурганова Галина Васильевна
e-mail: shurganova@bio.unn.ru

Доктор биологических наук, профессор кафедры экологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Почетный работник высшего профессионального образования РФ.

Научные интересы: пространственная и временная динамика структурно-функциональных показателей сообществ зоопланктона, трофический статус и качество воды водоемов и водотоков.

Глава XVII. Пространственное размещение сообществ зоопланктона пресноводных водоёмов.

Якимов Василий Николаевич
e-mail: damselfly@yandex.ru

Кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры экологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.

Научные интересы: структура биотических сообществ, количественный анализ разнообразия, фрактальная геометрия, моделирование.

Глава XVIII. Методы анализа структуры гидробиоценозов с применением мер вложенности.

Оглавление

Предисловие 3

Глава I. Юджин Одум. К 100-летию со дня рождения *(Г.С. Розенберг, Д.Б. Гелашвили, Г.В. Шляхтин)* 5

Глава II. Современные представления об экологическом оптимуме эктотермов *(В.Б. Вербицкий)* 19

Глава III. Принципы обоснования нормативов допустимого воздействия (НДВ) по привносу химических и взвешенных минеральных веществ в поверхностные водные объекты *(Д.Б. Гелашвили)*..... 43

Глава IV. Современная гидрохимическая характеристика водохранилищ Волжского каскада в период летней межени *(В.К. Дебольский, И.Л. Григорьева, А.Б. Комиссаров)*..... 61

Глава V. Происхождение и формирование грунтового комплекса водохранилищ Волги *(В.В. Законнов)*.... 77

Глава VI. Причины и последствия антропогенного закисления озёр *(В.Т. Комов)* 96

Глава VII. Биологические последствия эвтрофирования *(Л.Г. Корнева)*.... 113

Глава VIII. Зоопланктон пресноводных экосистем в условиях влияния водных и околоводных позвоночных-средообразователей *(А.В. Крылов)*..... 149

Глава IX. Потепление климата и его влияние на зоопланктон водохранилищ Волги *(В.И. Лазарева)*.... 181

Глава X. Первичная продукция водных экосистем *(Н.М. Минеева)*. 208

Глава XI. Математическое моделирование водных экосистем *(К.А. Подгорный)*..... 226

Глава XII. Гидрологические условия распределения гидробионтов в водохранилищах *(С.А. Поддубный, Ю.В. Герасимов)*. 249

Глава XIII. Опыт экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды водохранилищ Средней и Нижней Волги *(Г.С. Розенберг, И.А. Евланов, В.А. Селезнёв, А.К. Минеев, А.В. Селезнёва, В.К. Шитиков)* 272

Глава XIV. Фитомониторинг экотонных экосистем малых водохранилищ Среднего Поволжья *(В.В. Соловьева, С.А. Сенатор, С.В. Саксонов)* 295

Глава XV. Биомаркеры в гидроэкотоксикологии: принципы, методы и методология, практика использования *(Г.М. Чуйко)* 309

Глава XVI. Комплексные критерии экологического состояния водных объектов: экспертный и статистический подход *(В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко)*..... 327

Глава XVII. Пространственное размещение сообществ зоопланктона пресноводных водоёмов *(Г.В. Шурганова, В.В. Черепенников, М.Ю. Ильин, И.А. Кудрин)* 334

Глава XVIII. Методы анализа структуры гидробиоценозов с применением мер вложенности *(В.Н. Якимов)* 345

Авторы 364

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ

Часть VIII

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ МОНИТОРИНГА ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Учебное пособие

Под редакцией
проф. **Д.Б. Гелашвили,**
проф. **Г.В. Шургановой**

Формат 70×108 1/16.
Гарнитура Таймс. Усл.-печ. л. 32,8. Уч.-изд. л. 36,1.
Заказ № 712. Тираж 300.

Издательство Нижегородского госуниверситета им. Н.И. Лобачевского
603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23

Отпечатано в типографии Нижегородского госуниверситета им. Н.И. Лобачевского
603000, Н. Новгород, ул. Б. Покровская, 37