

УДК 639.312:631.8

**МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА КИСЛОРОДА И БИОГЕНОВ
В ОЗ. КУРИЛЬСКОЕ В 1980–2000 ГГ.**

Т. К. Уколова, В. Д. Свириденко



Представлены данные по содержанию кислорода и биогенных элементов в оз. Курильское (Южная Камчатка) за двадцатилетний период. Рассмотрена динамика биогенов в эвфотическом слое 0–40 м и 0–200 м. Выявлены особенности гидрохимического режима озера и представлены вероятные их причины. Установлено, что газовый режим характеризуется стабильно высокими значениями растворённого в воде кислорода. Фосфор является лимитирующим биогеном. Отмечено снижение концентраций минерального фосфора, аммония, железа и кремния и накопление нитратов по мере роста биомассы диатомового планктона.

Озеро Курильское — олиготрофный водоём вулканического происхождения, являющийся местом нереста и нагула крупного стада нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.), расположено на юге Камчатки. Высота над уровнем моря — 104 м. Площадь озера составляет 79,48 км², объём — 14,6 км³, максимальная глубина — 316 м, средняя — 180 м, время полного водообмена — 17,4 лет (Пономарёв и др., 1986).

Первые наблюдения за гидрохимическим режимом оз. Курильское относятся к 1932–1933 гг. (Крохин, Крогиус, 1937). Разовые исследования были проведены Ю.В. Ларионовым в 1976 г. (Павельева, Ларионов, 1979). С 1979 г. за экосистемой водоёма установлен постоянный гидрохимический мониторинг. Принято считать, что до 80-х годов оз. Курильское представляло собой олиготрофный водоём, продукционные характеристики которого соответствовали его трофическому уровню, а развитие первичной продукции лимитировалось фосфором (Павельева, Ларионов, 1979). Внесение удобрений и минерализация значительного количества сненки от увеличившихся в 80-е годы заходов нерки заметно повысили фосфорную нагрузку на водоём и обусловили изменение его экосистемы на всех трофических уровнях (Лепская, Маслов, 1998), но сравнительно мало отразились на содержании минеральных форм биогенов в толще воды.

В начале 80-х годов озеро подверглось влиянию пеплопада после извержения вулкана Алаид и искусственной фертилизации — внесению минеральных удобрений. Эти факторы, наряду с абиотическими условиями, вызвали отклик экосистемы на всех трофических уровнях (Куренков, 1988; Лепская, 1993; Миловская, 1991; Миловская, Уколова, 1993; Уколова, 1988; Уколова, 1991). В 1980–1983 гг. силами сотрудников ДВГУ осуществлены комплексные гидрологические и гидрохимические исследования по расширенной программе, когда, кроме основных биогенов, определяли общую жесткость, содержание металлов и некоторых микроэлементов (Комплексные..., 1986). Для оценки

гидрохимической составляющей биопродуктивности экосистемы озера осенью 2000 г. совместно с сотрудниками ВНИРО были проведены исследования в пелагиали, прибрежье и местах выхода термальных вод. Получены данные по содержанию общей и органической форм азота и фосфора, растворённого и взвешенного органического углерода, основных биохимических компонентов растворённого и взвешенного органического вещества (углеводы, белок и липиды), фотосинтетических пигментов. По активности гидролитических и окислительно-восстановительных ферментов были определены скорости деструкции органического вещества и рециклинга фосфора в толще воды (Сапожников и др., 2002, в печати). Установлено, что сезонная динамика биогенов определяется внутриводоёмными процессами (Синяков, 1993; Сапожников и др., 2002, в печати).

С 1998 г. проводится определение фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротина) и феофитина (Лепская и др., 2000). Кроме того, имеются данные С.А. Синякова по определению этих ингредиентов в 1990 г. (Milovskaya et al., 1998).

Цель работы — обобщение данных за двадцатилетний период (1980–2000 гг.) по динамике кислорода и основных биогенов в пелагиали водоёма и анализ причин этих изменений.

Авторы выражают благодарность Е.В. Лепской за помощь в обработке базы данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили данные многолетних гидрохимических исследований, проводимых на Курильском озере сотрудниками КамчатНИРО (1980–2000 гг.), ДВГУ (1980–1983 гг.) и ВНИРО (2000 г.). Для гидрохимического анализа использовали пробы воды, отобранные батометром Нансена с горизонтов 0, 2, 5, 7, 10, 15, 20, 40, 70, 100, 150 и 200 м на центральной станции озера. Химический анализ проводили как для каждого горизонта, так и в интег-

рированных (смешанных в равных объемах с каждого горизонта) пробах.

Определение растворенного в воде кислорода и биогенных элементов (фосфаты, аммоний, нитриты, нитраты, железо, кремний) проводили стандартными гидрохимическими методами (Руководство..., 1973). Общий фосфор и азот определяли по методике ВНИРО (Справочник..., 1991). Средневзвешенные величины концентрации биогенов рассчитывали для эвфотического слоя 0–40 (50) м и слоя 0–200 м — зоны обитания ракообразных. Многолетняя динамика кислородного режима и биогенов рассмотрена по данным за июнь–сентябрь. Этот период соответствует времени активной вегетации фитопланктона. Учитывая высокую изменчивость гидрохимических характеристик среды, расчет средних значений за вегетационный период проводили при наличии данных минимум за три месяца. Содержание кислорода и биогенов в воде оз. Курильское за 20-летний период представлено в таблице 1.

Количество нерестующих производителей нерки и их средняя биомасса взяты из работ Селифонова (Селифонов, 1988) и Дубынина (неопублико-

ванные данные). Содержание фосфора (P_2O_5) в теле нерки принято равным 0,28% от биомассы отнерестовавших рыб (Кизеветтер, 1948).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание кислорода. На формирование кислородного режима водоемов влияют взаимодействие с атмосферой, процессы фотосинтеза и окисления органических веществ.

В 1980–2000 гг. оз. Курильское характеризовалось высоким и стабильным содержанием растворенного в воде кислорода (табл. 1). Несмотря на появление в начале 90-х годов (по ряду биологических показателей) признаков эвтрофирования озера (Лепская, Маслов, 1998; Миловская, Селифонов, 1993), по показателям растворенного кислорода оно сохранило черты олиготрофного водоема. За рассматриваемый период концентрация кислорода в двухсотметровом слое изменялась незначительно (11,6–13,9 мг/л). В эвфотическом слое величины содержания кислорода варьировали в большем диапазоне (10,6–14,5 мг/л). Средневзвешенная концентрация кислорода в эвфотическом слое не всегда превышала таковую в слое

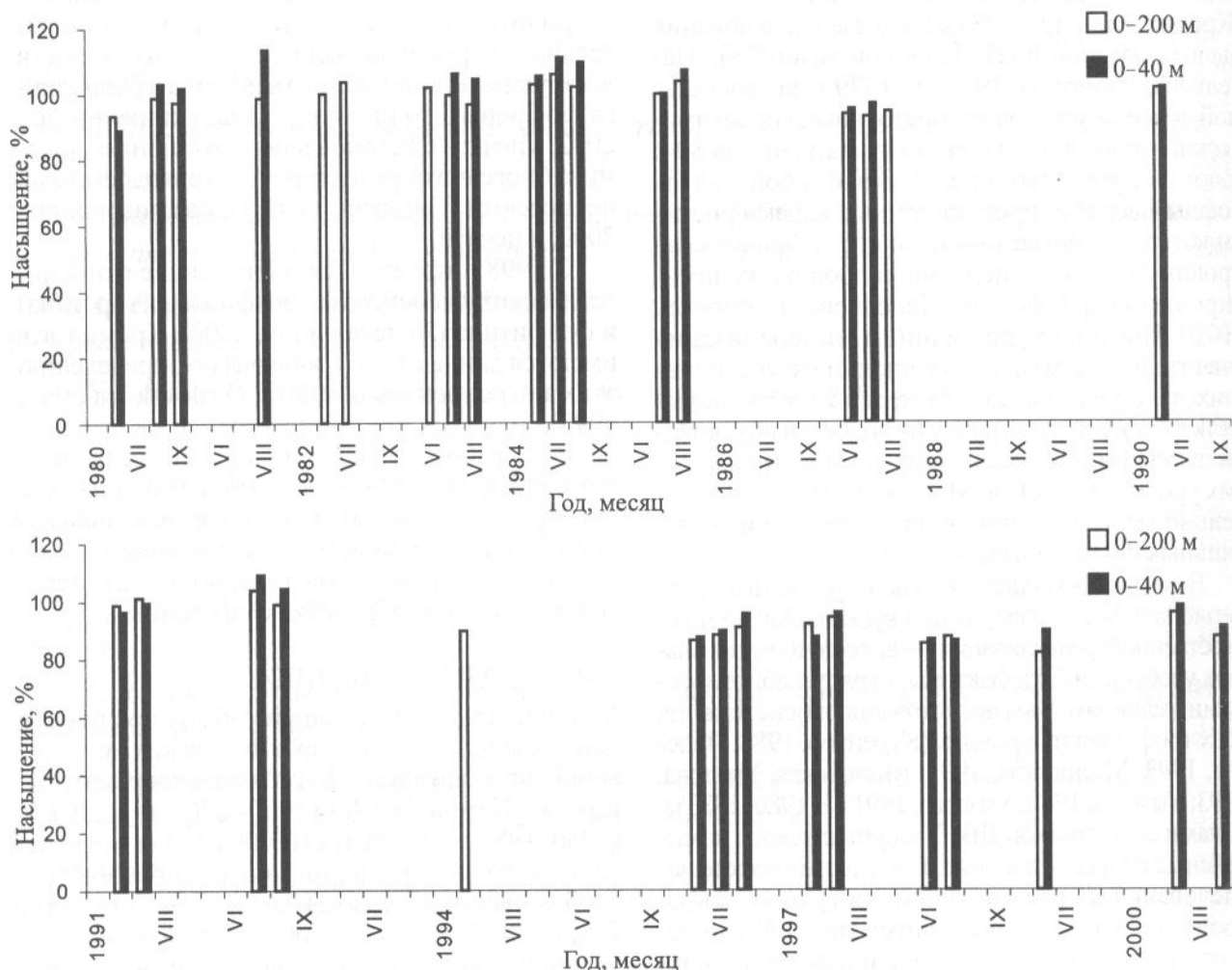


Рис. 1. Динамика содержания кислорода в воде оз. Курильское, % насыщения

0–200 м, что связано с интенсивным ветровым перемешиванием, когда более глубокие слои включались в общую циркуляцию.

Насыщение воды кислородом в оз. Курильское, как для эвфотического (86–113%), так и для двухсотметрового (82–104%) слоев, было высоким и в течение двадцати лет изменялось незначительно. Тем не менее вторая половина 90-х годов характеризовалась более низкими величинами кислородного насыщения (~91%) по сравнению с 80-ми годами (~103%), что могло быть связано с окислением органического вещества, накопившегося в результате его интенсивного продуцирования в начале 90-х годов. Как правило, верхний сорокаметровый слой более насыщен кислородом, чем двухсотметровая толща воды, вследствие активных фотосинтетических процессов, происходящих летом в эвфотическом слое (рис. 1). Однако, в первой половине лета, например, в 1980, 1985, 1990, 1991, 1997 и 1998 гг. насыщение кислородом в слое 0–200 м было равно или выше такового в слое 0–40 м, что объясняется интенсивной вертикальной циркуляцией водной массы.

Для вертикального распределения характерно незначительное снижение содержания кислорода с увеличением глубины. Даже на глубине 300 м концентрация данного элемента превышала 10 мг O_2 /л, так как деструкция органического вещества не оказывала существенного влияния на его содержание вследствие динамики и низкой температуры глубинных вод. Градиент падения концентрации кислорода не превышает, в основном, 1–2 мг O_2 /л на каждые 50 м.

Основные тенденции кислородного режима озера — высокое содержание растворённого в воде кислорода во всей толще воды и стабильность значений при меняющихся нагрузках биогенов и органических веществ.

Содержание биогенов. Наличие биогенных элементов в воде определяет биологическую продуктивность водоёмов. Концентрация биогенов зависит от их поступления со стоком, деятельности фито- и зоопланктона и от величины заходов на нерест нерки, при минерализации трупов которой освобождаются питательные вещества. Удаление биогенов из озера происходит в результате их потребления гидробионтами, за счёт процессов седиментации и стока р. Озерная. На межгодовые изменения гидрохимических показателей, кроме вышеперечисленных, оказывают воздействие теплозапас озера, а также период водообмена. Большой объем водной массы, слабая проточность озера и низкие температуры воды способствуют относительной стабильности гидрохимических параметров экосистемы.

Межгодовая динамика биогенов в озере имеет сложный характер и зависит от особен-

ностей предшествующего года, характера половодья, гидрологических процессов и т. д. Сезонные изменения биогенных элементов в водоёмах обусловлены, в основном, величиной стока, термическими условиями и развитием внутриводоёмных биологических и гидрологических процессов.

Благодаря развитым процессам циркуляции воды в озере сохраняется сравнительно однородный характер распределения биогенных элементов. Как показали исследования, в том числе проведённые совместно с сотрудниками ВНИРО (Сапожников и др., 2002, в печати), вертикальная изменчивость гидрохимических параметров весьма необычна, существует слабая гидрохимическая стратификация вод (за исключением придонного слоя, где сказывается влияние грунта). Пределы изменения концентрации биогенов невелики, а отклонения носят случайный характер. Слабая гидрохимическая стратификация, по-видимому, обусловлена наличием сгонно-нагонных и компенсационных течений, периодически возникающими сейшмами, завихрением течений у островов, способствующих хорошей перемешиваемости воды.

Фосфор. Влияние заходов производителей и внесённых удобрений на фосфатный режим озера. Источниками поступления фосфора, как наиболее ответственного за развитие гидробионтов биогена, являются поверхностный и подземный стоки и внутриводоёмные процессы. Для оз. Курильское, где нерестится крупное стадо нерки, приток фосфора с трупами отнерестовавших производителей значительно повышает его фосфорную нагрузку. Кроме того, в период с 1981 по 1989 гг. в Курильское озеро, с целью увеличения его продуктивности, вносили минеральные удобрения (Куренков, Тарасов, 1986; Уколова, 1986, 1991; Миловская, 1986, 1991). Фертилизация лососёвых водоёмов с целью их продуктивности используется во всём мире (Sawyer, 1947; Nelson and Edmondson, 1955; Parsons et al. 1972; Le Brasseur and Kennedy, 1972; Куренков и Куренков, 1988). Внесение удобрений и минерализация значительного количества сненки (от увеличившихся в 80-е годы заходов нерки) заметно повысили фосфорную нагрузку на водоём и на фоне абиотических характеристик среды обусловили изменение его экосистемы на всех трофических уровнях, но сравнительно мало отразились на содержании минеральных форм биогенов в толще воды.

Влиянию захода производителей на фосфатный режим водоёмов в литературе уделено большое внимание (Juday et al., 1932; Ricker, 1937; Крохин, Крогиус, 1937; Крохин, 1957, 1958; 1959, 1967; Vollenweider, 1968; Куренков, 1975 и др.). Динамика поступления фосфора в озеро за счёт

Окончание таблицы 1

Дата	Кислород		Ингредиенты, мг/л						
	мг O ₂ /л	%	P-PO ₄	NH ₄	NO ₂	NO ₃	Fe	Si	
1995	Июнь	—	—	0,0025	0,0140	0,0025	—	0,0250	0,7330
	Июль	—	—	0,0066	0,0200	0,0020	0,0509	0,0130	0,5900
	Август	—	—	0,0058	0,0140	0,0035	0,0220	0,0370	0,6200
	Сентябрь	—	—	0,0140	0,0200	0,0140	—	0,0110	0,8200
1996	Июнь	11,96	86,3	0,0065	0,0310	0,0025	0,0480	0,0125	0,5700
	Июль	11,88	88,1	0,0024	0,0470	0,0023	0,1220	0,0517	0,5690
	Август	12,02	90,7	0,0046	0,0095	0,0020	0,3300	0,0170	0,8860
	Сентябрь	—	—	0,0060	0,0445	0,0015	—	0,0455	0,6600
1997	Июнь	12,62	91,8	0,0065	0,0062	0,0005	—	0,0309	0,1129
	Июль	12,76	94,1	0,0053	0,0063	0,0030	0,1510	0,0340	0,2970
	Август	—	—	0,0066	0,0242	0,0008	0,1285	0,0374	0,6017
	Сентябрь	—	—	0,0034	—	0,0001	0,1220	0,0105	0,8661
1998	Июнь	12	85	0,0089	0,0030	0,0010	0,1700	0,0285	0,6280
	Июль	12	87,3	0,0088	0,0075	0,0027	0,1730	0,0310	0,8010
	Август	—	—	0,0160	0,0054	0,0020	0,2096	0,0439	0,9659
	Сентябрь	—	—	0,0048	0,0031	0,0015	0,1751	0,0103	0,8620
1999	Июнь	11,64	81,6	0,0002	0,0042	0,0002	0,2763	0,0573	1,0330
	Июль	—	—	0,0024	0,0076	0,0044	0,2930	0,0219	0,9700
	Август	—	—	0,0074	0,0079	0,0010	0,2600	0,0390	0,7690
	Сентябрь	—	—	0,0080	0,0346	0,0024	0,1630	0,0440	2,3200
2000	Июнь	—	—	0,0036	0,0045	0,0014	0,2340	0,0300	0,7900
	Июль	12,68	95,4	0,0039	0,0045	0,0004	0,2144	0,0120	0,8750
	Август	—	—	0,0015	0,0190	0,0003	0,2330	0,0031	1,1110
	Сентябрь	11,18	87,1	0,0008	0,0436	0,0010	0,2790	0,0117	0,9365

минерализации снетки и искусственной фертилизации водоема представлена на рис. 2.

На протяжении 80-х годов поступление фосфора с удобрениями постепенно уменьшалось, а приток с половозрелой неркой увеличивался. В 1990 г. с рыбой поступило максимальное количество фосфора за все годы исследований (1940–2000 гг.) (Селифонов, 1988; Миловская, Селифонов, 1993, неопубликованные данные Дубынина). В 90-е годы приток фосфора за счёт отнерестовавших производителей нерки постепенно сокращался.

Приток фосфора за счёт указанных факторов был наиболее высоким с 1980 по 1990 гг., в 1981 и 1982 гг. поступление его с удобрениями превышало поступление с производителями, а с 1991 г. приток фосфора с половозрелой неркой постепенно уменьшался. Нагрузка озера фосфором за

счёт минерализации отнерестовавших производителей в год максимальных заходов (1990 г. — 600 тыс. шт.) составила 0,28 г P/м² в год, что на порядок выше, чем в 1998 г., когда на нерест зашло самое низкое за рассматриваемый период количество нерестующих особей — 620 тыс. шт. нерки (0,02 г P/м² в год).

Единого мнения о времени распада отнерестовавших производителей нет. По данным Рикера (Ricker, 1938), минерализация снетки происходит в течение длительного времени. Крохин (1967) считает, что в оз. Дальнем (Камчатка) этот процесс протекает достаточно быстро и заканчивается к началу зимы. Результаты экспериментов на оз. Эри показали, что в течение трёх недель разрушилось от 10 до 50% внесённых в поверхностный слой донных отложений озера рыбных костей (Nriagi, 1983). По данным Сапожникова с соавторами (2002, в печати), в оз. Курильское распад снетки происходит в течение короткого времени (около 2-х месяцев), несмотря на низкие температуры воды в водоёме. В связи с холодноводностью и низкой проточностью водоёма большое значение для экосистемы озера имеет накопительный эффект от внесения удобрений и минерализации снетки. Этот вопрос подробно рассмотрен Миловской (Миловская, 2000).

Ф о с ф а т ы. Фосфор является основным биогеном, контролирующим продуктивность первого трофического уровня в оз. Курильское. Известно, что в ходе регенерации азота и фосфора из разлагающихся тканей фосфор выводится



Рис. 2. Динамика поступления фосфора с удобрениями и от минерализации снетки

преимущественно в минеральной форме, тогда как азот — в органической. Из отмершего зоопланктона фосфор выводится быстрее — всего за двое суток, азот — за пять суток (Кузьмичёва, 1966). При отмирании планктона только немикробиологическое освобождение фосфора в толще воды за несколько дней составляет 70–80%, азот за это время освобождается на 20–30% (Golterman, 1975; цит. по Гутельмахер, 1977). Таким образом, оборачиваемость фосфора в водоёме значительно выше, чем азота. Внутриводоёмные процессы являются основным фактором в трансформации фосфора в оз. Курильское (Синяков, 1993). Источником непрерывного пополнения запасов минеральных соединений фосфора, повторно включающего его в круговорот веществ, может быть высокая интенсивность деструкционных процессов в толще воды, часто превосходящая продукцию фитопланктона (Павельева, Лепская, 1981). Для экосистемы озера большое значение имеет рециклинг биогенов, в первую очередь, фосфатов. В Курильском озере время оборота фосфора в поверхностном слое пелагиали составляет 6–10 ч. Кроме того, источником фосфатов является регенерация фосфора зоопланктоном. Установлено, что за счёт регенерируемого зоопланктоном фосфора может синтезироваться от 10 до 20% от общей продукции водоёма (Гутельмахер, 1977). Низкая концентрация минерального фосфора в озере может быть обусловлена присутствием железа, которое осаждает минеральный фосфор в донные осадки в виде нерастворимых соединений (Сапожников и др., 2002, в печати). Так, в пробах донного осадка содержание железа увеличено более чем в 50 раз, а фосфора — более чем в 6 раз.

Сезонные и многолетние изменения концентрации фосфатов обусловлены, в основном, их поступлением с телами производителей, поверхностным и грунтовым стоком и развитием фитопланктона. Кроме того, запасы в озере поддерживаются за счёт его быстрой регенерации из органических соединений, что подтверждается достаточно высокой активностью ферментов щелочной фосфатазы (Сапожников и др., 2002, в печати). Исследованиями установлено, что даже при низкой концентрации фосфора значительная скорость его круговорота может обеспечить высокую первичную продукцию (Benitez-Nelson, 1999).

Анализ колебаний содержания минерального фосфора в период с 1980 по 2000 гг. выявил следующие особенности. Наибольшее количество фосфатов в слое 0–200 м было характерно для начала 80-х годов, 1986 и 1987 годов, а также для 1995 и 1998 годов (табл. 1).

Более высокое содержание минерального фосфора в 1980–1982 гг. связано со слабым развитием фитопланктона и, в меньшей степени, с

фертилизационными мероприятиями, так как первое внесение удобрений произошло в 1981 г.

В начале лета 1988 г. содержание фосфатов в толще воды опускалось до аналитического нуля. Первая половина 90-х годов должна была характеризоваться, по крайней мере, средними концентрациями минерального фосфора вследствие огромных заходов нерки, но недостаточное количество данных не позволяет сделать на этот счёт каких-либо определенных заключений. Средне-многолетняя величина фосфатов в эвфотическом слое для рассмотренного периода лет составила 0,0061 мг Р/л, для слоя 0–200 м — 0,0058 мг Р/л. В придонном слое содержание фосфатов оказалось в 6 раз выше, что подтверждает предположение о накоплении фосфора.

Фертилизационный эффект проявился во второй половине 80-х годов, а в первой половине 90-х проявился накопительный эффект биогенов (Миловская, 2000). Во второй половине 90-х годов начинал снижаться общий пул фосфора, циркулирующего в экосистеме, и межгодовые колебания его концентрации зависели, скорее всего, от уровня осадков (Миловская, в наст. сб.). Наибольшее количество минерального фосфора отмечено в 1995 и 1998 гг. Среднее содержание фосфатов для второй половины 90-х годов составило в слоях 0–40 и 0–200 м, соответственно, 0,0046 и 0,0048 мг Р/л.

Общий и органический фосфор. Развитие продукции в водоёме определяется не только концентрацией растворённого в данный момент минерального фосфора, но и наличием в круговороте озера всех его форм, что связано с высокой оборачиваемостью данного элемента (Максимова, 1964). Для выяснения путей трансформации фосфора в водоёме в сентябре 2000 г. совместно с сотрудниками ВНИРО были определены общий (ТР) и органический фосфор ($P_{орг}$). Установлено, что содержание общего фосфора в слое 0–200 м в начале осени 2000 г. составляло от 0,0096 до 0,016 мг Р/л (Сапожников и др., 2002, в печати). Существует мнение, что содержание общего фосфора в олиготрофных водоёмах не превышает 10 мкг Р/л (Sawyer, 1947; Thomas, 1968; Vollenweider et al., 1980).

Соотношение средневзвешенных величин общего и минерального фосфора в оз. Курильское даны в табл. 2.

Таблица 2. Соотношение форм фосфора (мг/л) в воде оз. Курильское в сентябре 2000 г.

Горизонт, м	$P_{мин.}$	$P_{орг.}$	ТР	ТР: $P_{мин.}$
0–40	0,0038	0,0051	0,0089	2,34
0–200	0,0031	0,0049	0,0080	2,58

Примечание: $P_{мин.}$ — минеральный фосфор; $P_{орг.}$ — органические соединения фосфора; ТР — общий фосфор

Преобладание органического фосфора над минеральным отмечено в поверхностном (0–5 м) и придонном (290 м) слоях.

А з о т. Наличие в воде азота регулируется не только процессами поступления, но и потреблением его гидробионтами. В водоеме минеральный азот содержится в трех формах — аммонийной, нитритной и нитратной, представляющих последовательные степени окисления.

А м м о н и й. Основным внутриводоёмным источником аммония является минерализация органических веществ, находящихся непосредственно в толще воды и содержащихся в донных отложениях. Установлено, что 40–50% азота, поступившего на дно в результате седиментации, минерализуется до аммиака (Винберг, Ляхнович, 1965). Кроме того, естественным источником аммония в водоёмах являются прижизненные выделения гидробионтов.

Разовое внесение в озеро содержащих азот удобрений и большое количество молоди нерки, которое нагуливалось в озере в 1985 г., наряду с другими факторами обусловили один из максимумов в динамике азота аммония. Наибольшее количество аммония отмечено в 1990 г., когда в озеро зашло на нерест максимальное количество производителей. В период с 1996 по 2000 гг. средневзвешенные величины содержания аммония в слоях 0–40 и 0–200 м отличались незначительно — 0,0143 и 0,0148 мг N/л, соответственно, пределы их изменения составили 0,0058–0,0264 мг N/л. Во второй половине 90-х годов, вследствие снижения величины заходов нерки (в 1997–1998 гг. на нерест зашло

650 и 620 тыс. шт. нерки, соответственно), а также низкой биомассы зоопланктона, сократилось количество аммония, выделяемого гидробионтами, и отмечалось постепенное снижение концентрации аммонийного азота, достигшее минимума в 1998 г. Увеличение заходов нерки на нерест в 1999–2000 годах (1150 и 1050 тыс. шт.) послужило причиной роста содержания аммония в эти годы (табл. 1).

Н и т р и т ы. Азот нитритов является промежуточным продуктом окислительно-восстановительных процессов, проходящих в водной толще. Его содержание регулируется комплексом динамичных биохимических процессов (нитрификация, денитрификация, потребление фитопланктоном). Низкие величины содержания нитритов в оз. Курильское объясняются большой скоростью процессов нитрификации, чему способствуют значительные запасы кислорода в воде. Средние концентрации нитритного азота не превышают 0,01 мг азота в литре.

За период 1980–2000 годов диапазон средневзвешенных величин содержания нитритного азота довольно широк: 0–0,022 мг N/л. Снижение его до аналитического нуля отмечено в 1993 г., а наибольшая концентрация — в 1986 и 1995 гг. В период с 1996 по 2000 гг. средневзвешенные величины содержания нитритов изменялись в узком диапазоне — 0,001–0,003 мг N/л с максимумом в 1999 г. (табл. 1).

Н и т р а т ы. Минеральные соединения азота в хорошо аэрированном Курильском озере находятся, в основном, в наиболее устойчивой окисленной нитратной форме, на долю которой приходится в среднем до 80% всего запаса (рис. 3).

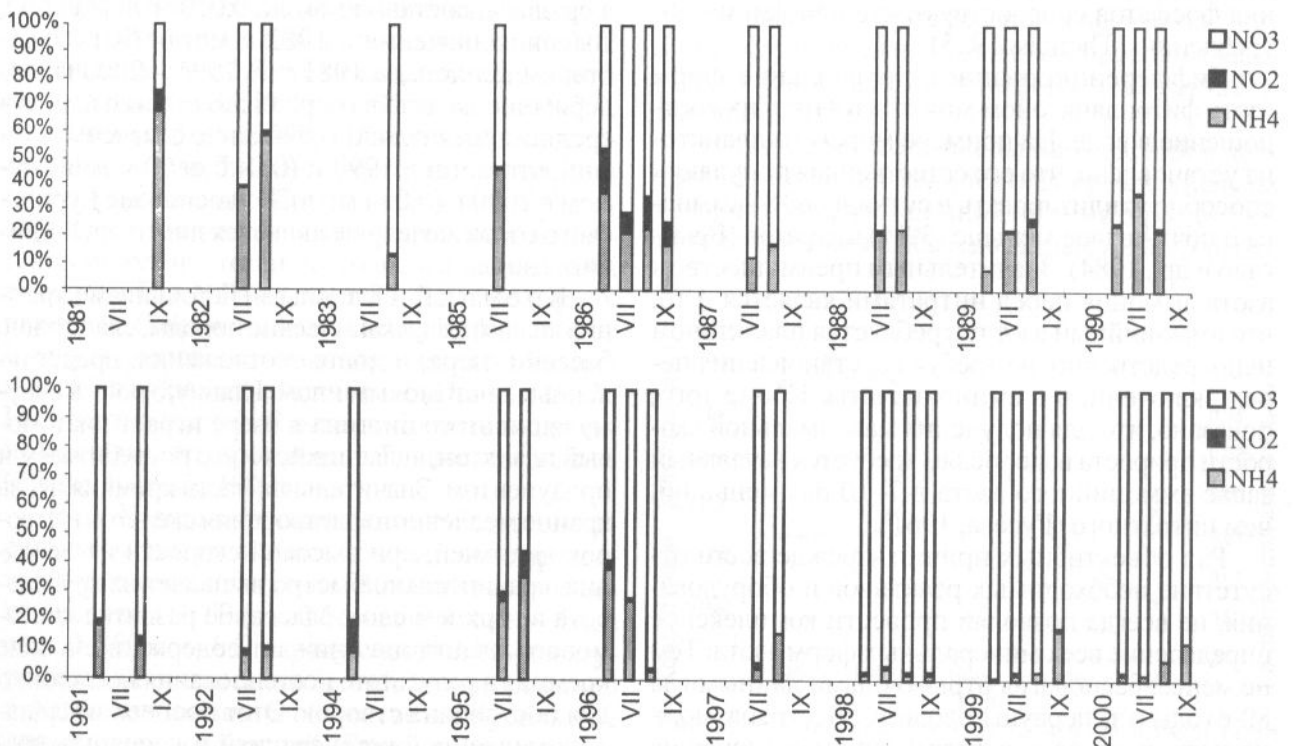


Рис. 3. Соотношение форм азота в воде оз. Курильское

Наличие нитратного азота в озере определяется влиянием поверхностного и грунтового стоков, ассимиляционной деятельностью планктона и процессами нитрификации, интенсивность которых зависит от содержания кислорода. Высокие концентрации нитратов в озере обусловлены, в основном, двумя причинами: активностью нитрификационных процессов и незначительным потреблением этой формы фитопланктоном. Озерные придонные слои достаточно хорошо аэрированы, поэтому в присутствии значительного количества органического вещества процессы нитрификации являются источником постоянного и значительного обогащения нитратами толщи воды.

В 1980–2000 гг. концентрация нитратов изменялась от 0,090 (август 1982 г.) до 0,330 (август 1996 г.) мг N/л. Средневзвешенные величины содержания нитратов в 1996–2000 гг. изменялись в диапазоне от 0,048 (июль 1996 г.) до 0,330 (август 1996 г.) мг N/л. Во второй половине 90-х годов в динамике азота существовала тенденция к увеличению содержания нитратов (табл. 1).

Соотношение минеральных форм азота. Соотношение форм минерального азота является важным фактором, регулирующим видовой состав фитопланктона (Finflay et al., 1999).

Наличие его в озере даже в период массовой вегетации планктона указывает на то, что этот биоген не лимитирует развитие продукции в водоёме. Это состояние характерно для олиготрофных озёр, не подвергающихся антропогенному эвтрофированию, где низкие величины содержания фосфатов способствуют его неполному потреблению (Thomas, 1955).

Дифференцированное потребление форм азота фитопланктоном может изменять их соотношение в воде. На примере морского планктона установлено, что его естественная популяция способна утилизировать в сутки до 60 % аммиака и почти вдвое меньше (39%) нитратов (Брызгалов и др., 1984). Значительным преимуществом азота аммония перед нитратами является и то, что аммонийный азот потребляется планктоном непосредственно, не требуя восстановления перед включением в аминокислоты. Кроме того, показано, что для получения максимальной скорости прироста водорослям требуется начальный запас аммонийного азота в 7–10 раз меньший, чем нитратного (Гусева, 1961).

Ряд объективных причин, прежде всего отсутствие необходимых реактивов и оборудования, не всегда позволял провести комплексное определение всех минеральных форм азота. Тем не менее, располагая отрывочными данными за 80-е годы и за первую половину 90-х годов, можно выявить тенденции в изменении соотношения

его минеральных форм. В 80-е годы была высока доля аммонийного азота. В период 90-х годов количество аммония уменьшилось и во второй половине 90-х годов стало минимальным (рис. 3). Нитритного азота в озерной воде всегда мало. Нитраты, напротив, являются преобладающей формой минерального азота в озере. В течение двадцати лет относительное содержание нитратов постепенно увеличивалось и в период 1995–2000 гг. достигло максимальных значений.

Общий и органический азот. Определение общего азота, проводившееся в 2000 г., показало, что его количество в центре озера изменялось от 0,560 до 0,731 мг N/л. В слое 0–200 м минерального азота было почти вдвое больше, чем органического, в эвфотическом слое их количество было сопоставимым (табл. 3).

Таблица 3. Соотношение минеральных и органических форм азота в воде оз. Курильское (мкг/л) в сентябре 2000 г.

Горизонт, м	N _{мин.}	N _{орг.}	TN	TN:N _{мин.}
0–40	378	362	740	2,0
0–200	413	241	654	1,6

Примечание: N_{мин.} — минеральный азот; N_{орг.} — органические соединения азота; TN — общий азот

Железо. Наличие железа в озерной воде обусловлено, прежде всего, характером подстилающих пород, содержащих железо. В 1980–2000 годах в Курильском озере содержание общего железа было подвержено значительным колебаниям — от аналитического нуля (июль 1982 г., июнь и сентябрь 1987 г.) до 0,141 мг/л (август 1982 г.) и, в среднем, составило около 0,030 мг/л (табл. 1). Высокие значения в 1982 г. могли быть следствием пеплопада 1981 г. В 1995–2000 гг. содержание железа в озере было стабильным и в среднем составляло 0,020 мг/л, с максимумом концентрации в 1999 г. (0,041 мг/л) и минимумом в 2000 г. (0,014 мг/л). В экосистеме Курильского озера железо не является лимитирующим биогеном.

Кремний. Основными источниками кремния являются вулканические породы, слагающие бассейн озера, и донные отложения, представленные диатомовым илом. Главную роль в аккумуляции этого биогена в озере играет диатомовый планктон, являющийся и его потребителем и продуцентом. Значительная часть кремния, из-за крайне медленного растворения скелетов и створок диатомей, при высокой скорости их оседания, сравнительно быстро выпадает из круговорота в верхнем слое. Массовое развитие диатомового планктона снижает содержание в воде кремния в результате использования последнего для построения створок. Этот процесс завершается медленной регенерацией и неполным воз-

вращением элемента в водную толщу. Кремневые панцири аулякозеиры, стефанодискуса и ряда других водорослей отличаются большой сохранностью и накапливаются в донных отложениях. Полному растворению в процессе седиментации подвергаются только тонкопанцирные формы диатомовых водорослей (Давыдова, 1963). Регенерация кремния происходит в течение пяти суток с начала разложения отмерших клеток планктона (Вотинцев, 1961).

Для Курильского озера характерно содержание кремния в воде около 1 мг/л, что более чем вдвое превышает оптимальный уровень для развития диатомовых водорослей, доминирующих в планктоне водоёма. (Гусева, 1951). Сезонные колебания обусловлены, как правило, общей динамикой фитопланктонного сообщества.

В начале 80-х годов концентрация кремния в озерной воде была в 1,5, а во второй половине 80-х годов — в 2,5 раза выше, чем в 90-х. Причиной данного явления послужили умеренное развитие фитопланктона (Лепская, Маслов, 1998), а также дополнительное поступление кремния в результате смыва с водосбора пепла от извержения вулкана Алаид. В 1996–2000 годы содержание кремния было стабильным и не превышало 1 мг/л. В 90-е годы также отмечено его стабильное и относительно невысокое содержание, обусловленное массовым развитием аулякозеиры. Кремний также не является лимитирующим биогеном в Курильском озере.

Соотношение биогенов. Кроме абсолютного содержания питательных веществ в водоёме, большое значение имеет и их соотношение. Для основных биогенных элементов наиболее благоприятным считается соотношение N:P равное по массе 7:1, что близко к таковому в клетках водорослей (Golterman, 1975; Thomas, 1977). Чем ближе соотношение N:P в озёрной воде к соотношению этих биогенов в фитопланктоне водоёма, тем полнее гидробионты могут их использовать. Сдвиг соотношения в сторону одного из биогенов может негативно отразиться на развитии планктона. При $N:P < 10$ азот лимитирует рост фитопланктона (Sakamoto, 1966; Dillon, Rigler, 1974 b). Смену видового состава планктона при уменьшении N:P в озёрах отмечает Томас (Thomas, 1977). Низкое отношение N:P вызвало цветение воды синезелеными водорослями в Гданьском заливе (Plicski, Jurdziak, 1999).

В оз. Курильское отношение N:P, как минеральных форм, так и общих, значительно превосходит таковое в планктоне. Высокое весовое соотношение TN:TP (в эвфотической зоне — 82, в слое 0–200 м — 84) наряду с низкой температурой водной толщи способствует доминированию в фитопланктонном сообществе оз. Курильское диатомовых водорослей. Такое избирательное

влияние на фитопланктон подтверждено работами других исследователей (Stockner, 1977; Nascimento et al., 1999).

Потребление одних элементов лимитируется содержанием других. Например, скорость потребления азота аммония и нитратов зависит от концентрации в среде фосфатов (Винберг, Ляхнович, 1965). Анализ наиболее полных данных по содержанию биогенов в 1996–2000 гг. выявил, что между потреблением минерального фосфора и аммонийного азота существует устойчивая обратная связь (рис. 4). Это подтверждает предположение о том, что основным лимитирующим биогеном в экосистеме озера является фосфор и при снижении его концентрации происходит увеличение содержания азота и, в некоторой степени, железа и кремния.

Железо почти постоянно присутствует в воде оз. Курильское и не относится к основным лимитирующим развитие планктона биогенам. Но недостаток железа в водоёме (а в отдельные периоды активной вегетации водорослей оно потребляется полностью) вызывает усиленное пропитывание оболочек кремнием и уменьшение биомассы диатомей. Даже при достаточных количествах азота и фосфора в водоёме содержание железа может контролировать рост и видовой состав диатомового планктона (Hutchins David A., Bruland Kenneth W., 1998).

Отношение Si:P в оз. Курильское значительно сдвинуто в сторону кремния. По Редфилду (Redfield et al., 1963) планктон ассимилирует питательные вещества из воды в соотношении Si:N:P=23:16:1. Исследованиями на Великих американских озёрах установлено, что ассимиляция кремния диатомовыми водорослями зависит от содержания фосфора (Hergentrader, Hammer, 1973).

Наличие во все периоды наблюдений в достаточно больших количествах кремнекислоты говорит о том, что кремний не лимитировал развитие планктона в исследованные годы. Однако,

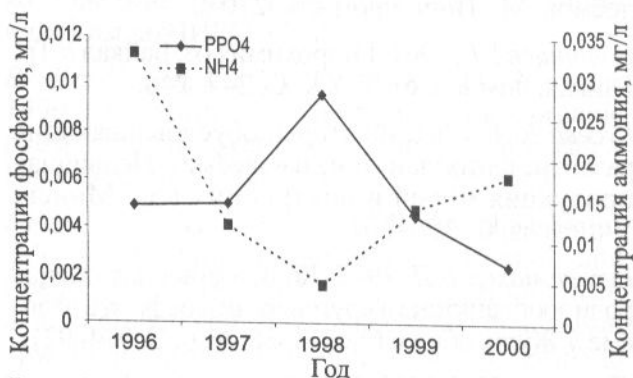


Рис. 4. Динамика фосфатов и аммония в воде оз. Курильское, в слое 0–200 м

снижение содержания фосфатов в оз. Курильское в период массового развития диатомовых до следовых количеств и аналитического нуля может ограничивать потребление кремния.

Таким образом, во второй половине 90-х годов динамика минерального фосфора определяла динамику минерального азота, железа и, в меньшей степени, кремния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведённого анализа динамики гидрохимического режима оз. Курильского выявлено, что особенности циркуляции водных масс озера и низкая температура воды способствовали хорошей аэрации водной толщи от поверхности до дна и сохранению олиготрофности водоёма на уровне кислородного режима. Нитраты, железо и кремний в озере содержались в достаточном количестве и, как правило, не лимитировали развитие фитопланктона. Отношение общего азота к минеральному, в среднем, составляло 1:8. Более высокая концентрация общего азота относительно таковой общего фосфора (ТР:ТН=83), наряду с низкой температурой, способствовали доминированию диатомовых в планктонном альгоценозе. Отмечено снижение концентрации минерального фосфора и накопление нитратов по мере роста биомассы аммония, железа и кремния. Соотношение кремния и фосфора в озере превышало таковое в стехиометрическом соотношении. Фосфор является лимитирующим биогеном в экосистеме озера, что подтверждается соотносительной динамикой биогенов. Низкие величины содержания фосфатов могут ограничивать потребление других биогенов, в частности азота.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брызгалов В.А., Косменко Л.С., Неверова О.М.* 1984. Биогенные элементы как лимитирующий фактор развития фитопланктона // Гидрохим. материалы. Т. 89. С. 40–49.
- Винберг Г.Г., Ляхнович В.П.* 1965. Удобрение водоёмов. М.: Пищ. пром-сть. 270 с.
- Вотинцев Г.Г.* 1961. Гидрохимия оз. Байкал // Тр. Байкал. лимнол. ст. Т. XX. С. 242–246.
- Гусева К.А.* 1961. Факторы, обуславливающие развитие фитопланктона в водоёме // Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск: Учпедгиз. С. 300–307.
- Гутельмахер Б.Л.* 1977. Количественная оценка роли зоопланктона в круговороте фосфора в водоёме // Журн. общей биол. Т. 38. № 6. С. 914–921.
- Давыдова Н.Н.* 1963. Состав и условия формирования диатомовых комплексов в поверхностном слое донных отложений Ладожского озера // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Институт озераведения. С. 24.
- Кизеветтер И.В.* 1948. Об изменениях химического состава тела красной (нерки) // Изв. Тихоокеанского НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. Т. 28. С. 29–42.
- Комплексные гидрологические исследования лососевых рек и озёр Камчатки: заключительный отчёт по х./д. теме № 312-78 ГС. ДВГУ. Владивосток. 1982. Т. 1. Осн. часть. 325 с., Т. 2. Приложения. 202 с.
- Крохин Е.М., Крогуис Ф.В.* 1937а. Очерк Курильского озера и биология красной *Oncorhynchus nerka* в его бассейне // Тр. Тихоокеанского комитета. № 4. 165 с.
- Крохин Е.М.* 1957. Источники обогащения нерестовых озёр биогенными элементами // Изв. ТИНРО. Т. 45. С. 29–35.
- Крохин Е.М.* 1958. Колебания кормности оз. Курильского в связи с изменением численности красной, нерестующей в озере // Техн.-экон. бюлл. Камч. Совнархоза. № 6. С. 28.
- Крохин Е.М.* 1959. О влиянии количества отнерестовавших в озере производителей красной на режим биогенных элементов // ДАН АН СССР. Т. 128. №3. С. 626–627.
- Крохин Е.М.* 1967. Влияние размеров пропуска производителей красной на фосфатный режим нерестовых озёр // Изв. Тихоокеанского НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. 1967. Т. 57. С. 31–54.
- Кузьмичёва В.И.* 1966. Соотношение азота и фосфора при удобрении прудов // Тр. ВНИИПРХ. Т. 14. 207 с.
- Куренков И.И.* 1975 б. Изменение биологической продуктивности озера под влиянием вулканического пеплопада // Круговорот вещества и энергии в озёрных экосистемах. Новосибирск: Наука. С. 127–130.
- Куренков И.И.* 1988. Курильское озеро и работы по его фертилизации // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 20–25.
- Куренков И.И., Куренков С.И.* 1988. Экспериментальная фертилизация озера Лиственничного // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 8–20.
- Куренков И.И., Тарасов В.И.* 1986. Лимнологические исследования оз. Курильское в связи с разработкой мер по увеличению его биологической продуктивности // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 5–9.

- Лепская Е.В.* 1993. Влияние пепла вулкана Алаид на фитопланктон озера Курильского (Южная Камчатка) // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. II. Петропавловск-Камчатский. С. 21–25.
- Лепская Е.В., Маслов А.В.* 1998. Многолетняя динамика фитопланктонного сообщества оз. Курильское (Южная Камчатка) // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. IV. С. 182–188.
- Лепская Е.В., Уколова Т.К., Свириденко В.Д.* 2000. Фитопигменты в планктоне оз. Курильское (предварительные результаты) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. научных трудов. Вып. V. С. 161–169.
- Максимова М.П.* 1964. Расчёты скоростей регенерации азота и фосфора в водах Индийского океана // Океанология. Т. 12. Вып. 6. С. 1003–1010.
- Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. 1989. М.: ВНИРО. 224 с.
- Миловская Л.В.* 1991. К вопросу о выборе стратегии фертилизации Курильского озера // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 1. Часть 1. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. С. 18–31.
- Миловская Л.В.* 2000. Роль фосфора в формировании рыбопродуктивности Курильского озера (Южная Камчатка) // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Докл. II обл. науч.-практ. конф. Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000 г. С. 92–98.
- Миловская Л.В., Селифонов М.М.* 1993. К вопросу о влиянии фосфора на трофику Курильского озера (Камчатка) // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. II. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 25–36.
- Миловская Л.В., Уколова Т.К.* 1993. Влияние фертилизации на фосфорный режим Курильского озера // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. II. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 37–49.
- Павельева Е.Б., Ларионов Ю.В.* 1979. Продуцирование органического вещества в оз. Курильском // Журн. общ. биологии. Т. XL. № 5. С. 689–697.
- Павельева Е.Б., Лепская Е.В.* 1980. Характеристика продукционно-деструкционных процессов Курильского озера в мае–сентябре 1980 г. // Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. 19 с.
- Пономарёв В.П., Тарасов В.И., Минятов В.К.* 1986. Водный баланс озера Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 51–67.
- Руководство по химическому анализу вод суши // Под ред. О.А. Алекина. 1973. Л.: Гидрометеиздат. 286 с.
- Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Михайловский Ю.А., Уколова Т.К., Свириденко В.Д.* 2002. Гидрохимические особенности озера Курильского // «Водные ресурсы». № 4. В печати.
- Селифонов М.М.* 1986. Характеристика современного состояния стада озерновской красной // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд.-во. Дальневост. гос. ун-та. С. 134–142.
- Синяков С.А.* 1993. Круговорот фосфора и параметры экосистемы Курильского озера при оптимальном заполнении нерестилиц // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. II. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 50–61.
- Справочник гидрохимика: рыбное хозяйство 1991. (Под ред. В.В. Сапожникова). М.: Агропромиздат. 224 с.
- Степанов В.В.* 1986. Химический состав вод озера Курильского // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 134–142.
- Степанов В.В., Фаистова Е.Ф.* 1986. Микроэлементный состав вод оз. Курильского // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 143–148.
- Уколова Т.К.* 1988. Гидрохимический режим Курильского озера в связи с его фертилизацией // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 25–33.
- Уколова Т.К.* 1991. Динамика азота и фосфора в удобряемом оз. Курильском (Камчатка) в 1961–1988 гг. // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. I. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 25–36.
- Benitez-Nelson, Claudia R., and Ken O. Buesseler.* 1999. Variability of inorganic and organic phosphorus turnover rates in the coastal ocean // Nature (Gr. Brit.). 398. No. 6727. P. 502–505.
- Dillon, P.J., and F.H. Rigler.* 1974b. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // Limnol. and Oceanogr. Vol. 19. No 5. P. 767–773. Iron-limited diatom growth and Si:N uptake ratios in a coastal upwelling regime / Hutchins, David A., Bruland Kenneth W. // Nature (Gr. Brit.). 1998. 393. N6685. P. 561–564.

- Hutchins, David A., and Bruland Kenneth W.* 1998. Iron-limited diatom growth and Si:N uptake ratios in a coastal upwelling regime // *Nature (Gr. Brit.)*. 393. N 6685. P. 561–564.
- Finflay, D.L., R.E. Hecky, S.E.M., Kasian, M.P. Stainton, L.L. Hendzel, and E.U. Schindler.* 1999. Effects on phytoplankton of nutrients added in conjunction with acidification // *Freshwater Biol.* Vol. 41. No. 1. P. 131–145.
- Goltermann, H.L.* 1975. *Physiological limnology*. Amsterdam-Oxford-New York. 485 pp.
- Hengenrader, G.L., and M.J. Hammer.* 1973. Eutrophication of small reservoirs in the Great Plains. In // *Man-Made Lakes: Their Probl. and Environ. Effects. Pap. Symp., Knoxville, Tenn., 1971.* Washington. D. C. P. 560–566.
- Juday, C., W.H. Rich, G.I. Kemmerer, and A. Mann.* 1932. Limnological studies of Karluk Lake, Alaska, 1926–1930 // *Fish. Bull.* Vol. 47. P. 407–436.
- LeBrasseur, R.J., C.D. McAllister, W.E. Barraclough, O.D. Kennedy, J. Manzer, D. Robinson, and K. Stephens.* 1978. Enhancement of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) by lake fertilization in Great Central Lake: summary report. // *J. Fish. Res. Board Can.* Vol. 35. P. 1580–1596.
- Milovskaya, L.V., M.M. Selifonov, and S.A. Syryakov.* 1998. Ecological functioning of lake Kuril relative to sockeye salmon production // *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. Vancouver, Canada.* No. 1. P. 434–442.
- Nascimento Silvia Mattos, de Oliveira e Azevedo Sandra Maria Felisiano.* 1999. Changes in cellular components in a cyanobacterium (*Synechocystis aquatilis* f. *salina*) subjected to different N/P ratios – an ecophysiological study // *Environ. Toxicol.* Vol. 14. No. 1. P. 37–44.
- Nelson, P.R., and W.T. Edmondson.* 1955. Limnological effects of fertilizing Bare Lake, Alaska. // *U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull.* 56 (107). P. 413–436.
- Nriagi Jerome O.* 1983 Rapid decomposition of fish bones in Lake Erie sediments // *Hidrobiologia*. 106. No. 3. P. 217–222.
- Parsons, T.R., K. Stephens, and M. Takahashi.* 1972. The fertilization of Grate Central Lake. I. Effect of primary production // *US Nat. Mar. Fish. Serv. Bull.* No. 70. P. 13–23.
- Plicski Marcin, Jyuuwiak Tomaz.* 1999. Temperature and N:P ratio as factors causing blooms of blue-green algae in the Gulf of Gdacsck // *Oceanologia*. 41. No. 1. P. 73–80.
- Redfiel, S., B.H. Ketchum, and F.A. Richards.* 1963. The influence of organisms on the composition of seawater // *The Sea*. New York. V. 2. P. 26–77.
- Ricker, W.E.* 1937. Physical and chemical characteristics of Cultus Lake, British Columbia // *J. Biol. Boad Can.* V. 3: P. 363–402.
- Sakamoto, M.* 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake dept // *Arch. Hydrobiol.* Bd. 62. H. 1. P. 1–28.
- Sawyer, C.N.* 1947. Fertilization of lakes by agricultural and urban drainage // *New England Water Works Assoc.* Vol. 61. No 2. P. 109–127.
- Thomas, E.A.* 1955. Stoffharshalt und Sedimentation in oligotrophen Aegerisee und in eutrophen Pfdlliker und Greifensee // *Mem Inst. Ital. Hidrobiol. Suppl.* 8.
- Thomas, E.A.* 1968. Die Phosphattropierung des Zurichsees und anderer Schweizerseen // *Mitt. Int. Ver. Limnol., Bd.* 14. P. 231–242.
- Vollenweider, R.A.* 1968. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing water with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrofication // *Tech. Rep. Organiz. Econom. Cooper. Devel.* Vol. 27. 159 pp.
- Vollenweider, R.A., W Rast, and J. Kerekes.* 1980. The phosphorus loading concept and Great Lakes eutrophication. P. 207–234. In // *Phosporus management strategies for Lakes.* Ann Arbor.