

УДК 639.31.053.1:556.114

## ОБЩАЯ ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС ОЗЕРА КУРИЛЬСКОЕ

Л. В. Миловская



Дана общая гидрохимическая характеристика оз. Курильское по результатам исследований гидрохимического режима озера, проводившихся в 1932–1933 гг., 1976 г. и 1979–2002 гг. Обсуждается трофический статус водоёма с точки зрения существующих современных систем классификации. Специфичность экосистемы Курильского озера заключается в том, что пищевые отношения базируются на диатомовых, но основную продукцию углерода создают пико-, нанопланктон и простейшие; из-за дефицита фосфора и высокого соотношения общего азота к общему фосфору система основана на рециклинге фосфора с низким вкладом автохтонной органики и слабым пелаго-бентическом взаимодействии.

*L. V. Milovskaya. General hydro-chemical characterization and trophic status of Kurilskoye Lake // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 7. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2004. P. 59–69.*

A general hydrology-chemical characteristics of Kurilskoye Lake has been made on the results of researches of hydrological regime of the lake, carried out in 1932–1933, 1976 and 1979–2002. Trophic status of the lake has been analyzed from the standpoint of existing contemporary systems of classification. Specifics of the Kuril Lake ecosystem consists in the fact, that trophic web is based on diatoms, but the main carbon production has been created by pico-, nanoplankton and Protozoa. The ecosystem is characterized by poor pelago-benthonic interaction and based on recycling of phosphorous with low contribution of autochthonic organics due to the deficiency of phosphorous and a high ratio TN:TP.

Озеро Курильское (бассейн р. Озерной) является нерестово-нагульным водоёмом крупнейшего на азиатском материке стада нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.). Озеро расположено близ южной оконечности полуострова Камчатка, приблизительно в 70 км к северо-востоку от м. Лопатка, на расстоянии 40 км от западного побережья и около 20 км от восточного (рис. 1). Оно относится к наиболее глубоким водоёмам Евразии: средняя глубина — 180 м, максималь-

ная — 316 м. Длина — 12,6 км, средняя ширина — 6,3 км, объём — 14,6 км<sup>3</sup>. Озёрная котловина имеет форму параболоида. Литораль выражена слабо.

Первые сведения о химическом составе озёрных вод (содержание O<sub>2</sub>, перманганатная окисляемость, pH, содержание CO<sub>2</sub> и бикарбонатов, CaO, общей жёсткости, SiO<sub>2</sub>, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, SO<sub>3</sub>, Cl) были получены осенью 1932 и весной и осенью 1933 гг. (Крохин, Крогиус, 1937). В августе 1976 г. Ларионовым определялось содержание кислорода, карбонатов, фосфатов, аммонийного азота, нитритов и нитратов и pH, а Павельевой — содержание органического вещества (Павельева, Ларионов, 1979). Весной, летом и осенью 1979–1983 гг. комплексной экспедицией Дальневосточного государственного университета проводилось изучение гидрохимического режима Курильского озера — определялись компоненты ионного состава и карбонатной системы, перманганатная окисляемость, содержание кислорода, фосфатов, аммонийного азота, нитритов, нитратов, кремния, железа (Степанов, 1986) и также микроэлементный состав (Степанов, Фаистова, 1986). С 1979 г. и по настоящее время проводился круглогодичный мониторинг гидрохимического режима озера лабораторией мониторинга озёрных экосистем КамчатНИРО. В ходе мониторинга определялись перманганатная окисляемость, содержание растворённого кислорода, железа, кремния, фосфатов, аммонийного азота, нитритов и нитратов; результаты частично опубликованы (Уколова, 1988; 1991; Миловская, Уколова, 1993; Уколова, Свириденко, 2002; Сапожника и др., 2002). Данные по содержанию хлорофилла имеются за 1990 г. (Milovskaya et al., 1998) и с 1997 г. (Лепская и др., 2000). С 1997 г. определяется содержание раство-



Рис. 1. Схема расположения оз. Курильское на полуострове Камчатка

рѐнного органического вещества. В июле–сентябре 2000–2002 гг. сотрудниками лаборатории морской экологии ВНИРО проводились работы по оценке химической основы биопродуктивности водоѐма (температура воды, pH, Eh, содержание кислорода, минерального и органического фосфора, аммонийного, нитритного, нитратного и органического азота, кремния, железа, растворѐнного и взвешенного форм органического углерода, углеводов, белков, липидов и активности ферментов фосфатазы и протеазы и количества хлорофилла) (Сапожников и др., 2002).

До настоящего времени нет обобщающей гидрохимической характеристики озера, включающей результаты многолетних исследований. Трофический статус водоѐма характеризовался либо как олиготрофный (Павельева, Ларионов, 1979; Лепская, Маслов, 1998; Уколова, Свириденко, 2002; Milovskaya et al., 1998), либо олигомезотрофный (Носова, 1972; Сапожников и др., 2002) в зависимости от критериев, взятых за основу классификации. Получение данных по содержанию форм органического углерода показало наличие более высокого уровня трофии озера (Сапожников и др., 2002).

Целью данной работы является обобщѐнная гидрохимическая характеристика водоѐма для определения трофического статуса оз. Курильское с учётом комплексных критериев.

### Общая характеристика гидрохимического режима озера по результатам многолетних исследований

Формирование химического состава воды оз. Курильского происходит преимущественно за счёт речного и грунтового стоков. В среднемноголетнем балансе их доля составляет, соответственно, 46 и 39%, остальные 15% приходятся на атмосферные осадки. Избыточное увлажнение и невысокая испаряемость при довольно низких температурах обуславливают малую минерализацию воды, в среднем 70 мг/л (Степанов, 1986), что позволяет отнести озеро к категории ультрапресных, характеризующихся минерализацией меньше 200 мг/л (Справочник ..., 1988). Озѐрная вода относится к гидрокарбонатному классу, группе натрия и кальция, второму типу по классификации Алѐкина (Алѐкин и др., 1973) и магнизальному подтипу по классификации Посохова (Посохов, 1975). Минерализация озѐрной воды характеризуется однородностью и незначительными вертикальными и горизонтальными колебаниями. В приустьевых участках под влиянием речного стока минерализация понижается. Жѐсткость воды изменяется в узких пределах — 0,5–0,6 мг-экв/л. Резкое преобладание гидрокарбонатов и кальция обусловлено поступлением этих катионов из горных пород, слагающих бассейн озера. Содержание гидрокарбонатов варьирует в пределах 24,8–33 мг/л (Крохин, Крогиус, 1937; Комплексные ..., 1982).

Высокое содержание ионов хлора, натрия и, частично, сульфат-ионов, несвойственное для большинства континентальных водоѐмов, объясняется близостью морской акватории и разгрузкой термальных вод, солевой состав которых в этом районе более чем на 90% состоит из хлористого натрия. Вследствие

замедленного водообмена озера сезонные и межгодовые колебания минерализации практически отсутствуют (Степанов, 1986).

Речные воды относятся к гидрокарбонатному классу, но в отличие от озѐрных — к группе кальция и магния и к третьему типу (Cl>Na). Минерализация речных вод в 1,5–3,0 раза ниже озѐрных. Реки бассейна имеют преимущественно снеговое и дождевое питание, но поскольку атмосферные осадки в приморских районах имеют повышенную концентрацию хлорид-ионов, то повышенная хлоридность характерна для всех рек бассейна оз. Курильское (Степанов, 1986).

Грунтовые воды бассейна озера по минерализации близки к озѐрным. Концентрация ионов в них возрастает по сравнению с речными за счёт выщелачивания извержѐнных пород (Степанов, 1986). Солевой состав грунтовых вод совпадает с озѐрными. Более высокое содержание бикарбонатов в грунтовых и озѐрных водах обусловлено повышенным содержанием углекислоты по сравнению с речными водами (Степанов, 1986).

Отличительной особенностью состава воды оз. Курильского является значительное содержание цинка, за отдельными исключениями, постоянно присутствующего в озере. Часто его концентрации превышали 1 мг/л (Степанов, Фаистова, 1986). Данными авторами отмечено и большое содержание алюминия, причѐм если в толще воды его содержание не превышало 1,5 мг/л, то в придонном слое часто наблюдались концентрации до 10–25 мг/л. Содержание цинка и алюминия может превышать лимитируемый показатель вредности (ПДК<sub>вр</sub> для Zn=0,01 мг/л, а для Al=0,5 мг/л) (Руководство ..., 1977; Зенин, Белоусова, 1988). Алюминий и цинк характерны для термальных вод Паужетской депрессии в результате выщелачивания цинкосодержащих горных пород и алюмосиликатов (Набоко, 1980), повышенное содержание данных металлов в озере обусловлено как составом горных пород бассейна озера, так и частичной разгрузкой термальных вод.

К числу микроэлементов с более высоким содержанием в озѐрной воде относится марганец, обнаружены также медь, никель, свинец, кадмий, фтор и бор. В озѐрных, речных и грунтовых водах не обнаружено присутствие кобальта, бария, ртuti, урана, мышьяка, брома и йода, несмотря на то, что они присутствуют в термальных водах Паужетской депрессии (Степанов, Фаистова, 1986). Возможно, некоторые из них (кобальт, бром и йод) как биологически активные элементы извлекаются из воды организмами, но определение микроэлементного состава организмов не производилось.

Благодаря развитым процессам циркуляции воды в озере сохраняется сравнительно однородный характер распределения кислорода и биогенных элементов. Из-за наличия в озере сложной системы движения воды — циклонального круговорота, ветровых и компенсационных течений, наличие сейшей, подъѐмов и опусканий озѐрных вод, конвективного перемешивания (Карюхин, 1987; Карюхин и др., 1986; Пономарѐв и др., 1986) — пределы изменения концентрации невелики. Поэтому гидрохимическая стратифи-

кация вод озера выражена слабо, вертикальное и горизонтальное распределение в безледоставный период большей частью имеет случайный характер, за исключением осени, когда наиболее выражена зона термоклина. Исключением является придонный слой, где сказывается влияние грунта. В отличие от толщи воды, содержание железа, алюминия, кремния, аммонийного азота и фосфатов в придонном нефелюидном слое значительно выше (Степанов, Фаистова, 1986; Сапожников и др., 2002).

На содержание кислорода оказывают влияние взаимодействие с атмосферой, процессы фотосинтеза и окисления органических веществ, температура воды. Для Курильского озера характерно относительно высокое содержание растворённого кислорода и довольно равномерное его распределение по глубине на протяжении всего года (Крохин, Крогиус, 1937; Павельева, Ларионов, 1979; Степанов, 1986; Уколова, 1988; Уколова, Свириденко, 2002, 2004; Сапожников и др., 2002). Значительного дефицита кислорода на протяжении всех лет исследований обнаружено не было. Для вертикального распределения кислорода характерно незначительное снижение содержания с увеличением глубины. Градиент падения концентрации кислорода не превышает 1–2 мг O<sub>2</sub> на каждые 50 м, и даже на глубине 300 м концентрация кислорода превышает 10 мг/л (Уколова, Свириденко, 2002).

Полное насыщение воды кислородом для Курильского озера равно 94% за счёт понижения парциального давления кислорода, учитывая высоту водоёма над уровнем моря (Сапожников и др., 2002). Минимальные значения насыщения составляли 75–80%. В период ледостава содержание кислорода от поверхности до дна снижается, после освобождения ото льда концентрация кислорода возрастает по всей глубине в результате весеннего цветения фитопланктона и интенсивного перемешивания воды, по окончании массового развития фитопланктона концентрация кислорода снижается и сохраняется на этом уровне в течение летне-осеннего периода (Степанов, 1986; Уколова, Свириденко, 2002). В безледоставные годы содержание кислорода выше. Горизонтальное распределение кислорода по акватории озера в поверхностном слое сопряжено с распределением температуры (Сапожников и др., 2002). Межгодовая изменчивость содержания кислорода зависит от накопления органического вещества. Так, вторая половина 1990-х годов характеризовалась более низкой средней величиной насыщения (~91% O<sub>2</sub>) по сравнению с периодом 1980-х годов (~103% O<sub>2</sub>) (Уколова, Свириденко, 2002), что связано с окислением накопившегося органического вещества и преобладанием деструкционных процессов.

Концентрация водородных ионов близка к нейтральной, рН, в среднем, составляет 7,6 (Крохин, Крогиус, 1937; Павельева, Ларионов, 1979). В период массового развития фитопланктона реакция среды в эвфотическом слое становится слабощелочной и рН достигает 8,3 (по неопубликованным данным КамчатНИРО). В летний период в центральной части пелагиали рН обычно составляет 7,7–7,8, в прибрежной части снижается до 7,4–6,8 (Сапожников и др., 2002).

Содержание железа (Fe<sup>2+</sup>, Fe<sup>3+</sup>), в среднем, составляет около 0,03 мг/л (архивные данные

КамчатНИРО), что является достаточно высокой концентрацией (Степанов, 1986). Высокое содержание железа в озёрной воде обусловлено прежде всего характером подстилающих извержённых пород, содержащих железо. Содержание железа в донных отложениях в 54 раза превышает его концентрацию в водной толще (Сапожников и др., 2002). Концентрация общего железа (сумма Fe<sup>2+</sup> и Fe<sup>3+</sup>) в воде озера изменяется в широком диапазоне. Минимальная концентрация железа (вплоть до аналитического нуля) наблюдается в период массового развития фитопланктона, а максимальная — в периоды наименьшей биомассы фитопланктона. Диапазон колебаний средне-взвешенной концентрации железа в слое 0–200 м в вегетационный сезон (июнь–сентябрь) варьирует от 0 до 0,14 мг/л. В связи с высоким содержанием кислорода значительной миграции железа из грунтов даже в придонных слоях не происходит. Вертикальная неоднородность его распределения в центральной части пелагиали озера, не подверженной непосредственному влиянию поверхностного стока, определяется, в основном, процессами продукции и деструкции (Уколова, Свириденко, 2002). В диатомовых водорослях содержится больше железа, чем фосфора, потребность в этом биогене диатомового планктона больше, чем у представителей других видов водорослей (Гусева, 1961). Расчёт величины атомарного соотношения Fe:P показал, что содержание железа в толще воды примерно в два раза превышает содержание минерального фосфора (Сапожников и др., 2002). Железо в экосистеме Курильского озера не является основным лимитирующим биогеном.

Воды Курильского озера характеризуются достаточно высоким содержанием кремнекислоты (в среднем, 1 мг/л) (Крохин и Крогиус, 1937; Степанов, 1986; Сапожников и др., 2002; Уколова, Свириденко, 2002). Основными источниками кремния являются продукты выщелачивания алюмосиликатов, а также донные отложения, представленные диатомовым илом. Озеро находится в зоне активной вулканической деятельности, и дополнительным источником кремния, попадающего на водосборный бассейн озера, являются эпизодические пеплопады. Поступление кремния и микроэлементов с последним пеплопадом от извержения вулкана Алаид (1981 г.) вызвали увеличение численности диатомовых в 10 раз (Лепская, 1993). Речные воды растворяют кремнистые соединения и выносят их в озеро. Содержание кремния в прибрежье в несколько раз превышает содержание его в центральной части озера — сказывается влияние речного стока, в котором содержание кремния на порядок превышает его содержание в озере (Сапожников и др., 2002), где кремний потребляется диатомовыми водорослями и осаждается. Основную роль в аккумуляции этого биогена в озере играет диатомовый планктон, являющийся и потребителем и продуцентом этого биогена. За несколько тысячелетий существования озера образовался мощный слой голубого диатомового ила, состоящего из кремниевых створок диатомовых водорослей. При исследовании диатомовых илов Ладожского озера (Давыдова, 1963) экспериментально установлено, что при разложении диатомовых только 15% кремния, заключённого в панцирях, переходит в раствор, при-

чём растворению в процессе седиментации подвергаются только тонкопанцирные формы диатомовых водорослей, панцири же таких диатомовых как *Aulacoseira*, *Stephanodiscus* и ряда других водорослей отличаются большой сохранныостью и накапливаются в донных отложениях. В фитопланктоне Курильского озера доминирующими формами являются *Aulacoseira* (род, близкий к *Melosira*) и *Stephanodiscus* (Лепская, 2002, 2004; Лепская, Маслов, 1998), из которых преимущественно и состоят диатомовые илы. Регенерация кремния служит одним из источников окиси кремния в озере, поэтому концентрация кремния в придонном слое всегда существенно выше. Распределение кремния по акватории определяется динамикой вод. Сезонные колебания обусловлены, как правило, динамикой фитопланктонного сообщества. В периоды с высокой биомассой диатомовых содержание кремния несколько понижается (Лепская, Маслов, 1998). Кремний в Курильском озере не является лимитирующим биогеном.

Присутствие ионов аммония связано главным образом с процессами биохимической деградации белковых веществ, дезаминирования аминокислот, разложения мочевины под действием уреазы. Наличие аммонийного азота в водоёме определяется различными факторами — величиной стока, биомассой отнерестовавшей рыбы, потреблением фитопланктоном, интенсивностью процессов аммонификации азотсодержащих соединений, причем скорости этих процессов в исследуемом водоёме замедлены из-за низкой температуры воды. Кроме того, существенное обогащение водоёма аммонийным азотом происходит за счёт метаболизма планктона и рыб. Постоянное присутствие аммония (снижение до аналитического нуля наблюдается крайне редко) указывает на некоторый избыток этой наиболее усвояемой формы азота в озере (Сапожников и др., 2002). Диапазон колебаний средней средневзвешенной концентрации ионов аммония в слое 0–200 м в вегетационный сезон (июнь–сентябрь) в первую половину 1980-х годов составлял 0,015–0,085 мг/л, постепенный рост биомассы планктона, увеличение количества нагуливающейся молоди нерки и рост заходов производителей послужили причиной увеличения средней фоновой концентрации, которая к концу 1980-х годов составляла 0,018–0,127 мг/л (Уколова, Свириденко, 2002). В первой половине 1990-х годов содержание аммония снизилось до 0,006–0,080 мг/л, а к концу 1990-х годов фоновая концентрация аммония составляла 0,003–0,047 мг/л (Уколова, Свириденко, 2002). Наибольшая концентрация аммония отмечается обычно в осенний период, в течение зимы аммоний постепенно нитрифицируется, и к весне его содержание значительно снижается. В течение лета и осени, по мере развития зоопланктона и захода производителей нерки, концентрация аммония постепенно нарастает.

Нитриты, как промежуточная форма окисления азота, содержатся в водоёме в небольшом количестве — от 0 до 0,022 мг/л при средней средневзвешенной концентрации в вегетационный сезон (июнь–сентябрь) в слое 0–200 м в 0,003 мг/л, что объясняется большой скоростью нитрификационных процессов при значительном содержании растворённого в воде кислорода (Степанов, 1986; Уколова, Свириденко, 2002).

Поскольку нитраты являются конечным продуктом окисления аммония, сезонная динамика нитратов противоположна динамике аммония. Известно, что в олиготрофных озерах, не подвергающихся антропогенному эвтрофированию, развитие водорослей лимитируется фосфатами, в то же время нитраты остаются недоиспользованными и присутствуют в воде озер круглый год, что и наблюдается в исследуемом водоёме, где нитраты являются преобладающей формой минеральных соединений азота. Соотношение минеральных форм азота и фосфора в озере значительно смещено в сторону азота (Уколова, Свириденко, 2002). В юго-западной части озера концентрации нитратов по всей исследуемой глубине (0–200 м) выше по сравнению с северо-восточной (Комплексные ..., 1982; Степанов, 1986), что связано с локализацией основных нерестилищ нерки. По данным исследований КамчатНИРО, нижний предел диапазона содержания нитратов не опускался ниже 0,01 мг/л. Наибольшее содержание нитратов в слое 0–200 м характерно для второй половины 1990-х годов (Уколова, Свириденко, 2002). Сезонная динамика нитратов характеризуется максимумом в зимне-весенний период и минимумом в осенний период (Степанов, 1986).

Высокое содержание нитратного азота в озере сравнительно с фосфатами обусловлено не только большим поступлением его с поверхностным стоком и невысоким потреблением, но и в результате внутриводоёмных процессов нитрификации аммонийных соединений и продуктов разложения органических соединений аллохтонного происхождения в условиях хорошей аэрации. Фоновая концентрация нитратного азота отличается стабильностью значений — 0,25–0,30 мг/л. Вертикальное распределение сравнительно однородно (Сапожников и др., 2002).

Содержание общего азота в озере, по исследованиям 2000 г., показало диапазон концентраций 0,56–0,73 мг/л. Доля минерального азота в эвфотическом слое (0–40 м) составляла 51%, а в слое 0–200 м — 63% (расчёт по данным табл. 3 по: Уколова, Свириденко, 2002). Для Курильского озера характерно высокое весовое соотношение общего азота к общему фосфору (в эвфотической зоне — 82, а в слое 0–200 м — 84), что в совокупности с низкой температурой воды способствует доминированию диатомовых водорослей (Уколова, Свириденко, 2002). Наибольшее содержание азота также характерно для прибрежной зоны (Сапожников и др., 2002) и обусловлено как влиянием поверхностного стока, так и расположением основной массы нерестилищ. Азот не является лимитирующим биогеном в экосистеме озера.

Содержание минеральных форм фосфора в Курильском озере испытывает значительные колебания в зависимости от поступления фосфора с осадками (которые не только содержат фосфор, но и вызывают смыв его со стоком), от поступления фосфора с телами отнерестовавшей нерки (Миловская, Селифонов, 1993), от уровня развития фитопланктона, интенсивности внутриводоёмных процессов, зависящих от температуры воды, обуславливающей скорость минерализации органического вещества, от особенностей формирования термического режима озера. При формировании слоя воды с максимальной плотнос-

тью от дна до глубины в 90–100 м (Карюхин и др., 1986; Карюхин, 1987) замедляется поступление биогенов от придонного слоя в эвфотическую зону. Основными источниками поступления фосфора являются поверхностный сток, зависящий от количества осадков, и трупы отнерестовавших рыб. Наибольшее количество фосфора сосредоточено в узких локальных прибрежных областях, находящихся под влиянием речного стока (Сапожников и др., 2002). Повышенное содержание фосфора в прибрежье объясняется как поступлением фосфора с речным стоком (в реках расположено 22% от всех нерестилищ), так и наличием здесь озёрных нерестилищ (75% от всех нерестилищ). Классификация и площади нерестилищ даны по А.Г. Остроумову (1970). Повышенное содержание фосфора в прибрежье является продуктом распада тел отнерестовавших рыб. Данные по содержанию фосфора в водотоках выше расположения нерестилищ отсутствуют.

Диапазон содержания фосфатов за все годы исследований составил 0–0,084 мг/л. Максимум фосфатов (0,084 мг/л) был отмечен в октябре 1933 г. (Крохин, Крогиус, 1937). Во второй половине 1970-х годов концентрация колебалась от следовых значений до 0,002–0,004 мг/л (Павельева, Ларионов, 1979) и была обусловлена минимальным поступлением данного биогена с рыбой. В первой половине 1980-х годов, в период увеличения заходов и проведения фертилизации озера, диапазон составлял 0–0,080 мг/л (Степанов, 1986), средняя фоновая концентрация наблюдалась на уровне 0,014–0,017 мг/л (Уколова, 1988). В целом, следовые количества фосфатов чаще отмечались в первой половине 1980-х годов, во второй половине десятилетия содержание минерального фосфора увеличилось (Миловская, Уколова, 1993). В конце 1990-х годов среднее средневзвешенное содержание фосфатов в слое 0–200 м (зоне обитания фито- и зоопланктона) составило 0,005 мг/л при диапазоне от 0 до 0,020 мг/л (Уколова, Свириденко, 2002).

Наиболее изменчивым источником фосфора в Курильском озере является поступление фосфора с телами производителей нерки, но содержание фосфатов в озёрной воде не обнаруживает прямой зависимости от поступления фосфора с осадками и телами отнерестовавшей рыбы. На значительную роль внутриводоёмных процессов в экосистеме оз. Курильское впервые указал Синяков (1993). Принципиальное значение его работы состоит в том, что он расчётным путём определил, что пара производителей нерки обеспечивает биогенами своё потомство.

Периодическое истощение запасов минерального фосфора на фоне накопления запасов общего фосфора в озере (Миловская, Уколова, 1993; Миловская, 2000) не несёт в себе противоречия, так как фосфор находится в составе организмов, а также в виде растворённого и взвешенного органического вещества. Степень минерализации фосфора зависит от микробиологической активности, во многом определяемой температурой. Присутствие фосфатов в следовых и малых количествах в период вегетации указывает на практически полное потребление минерального фосфора водорослями. Напротив, увеличение содержания фосфатов в период вегетации свидетель-

ствовало бы об их недоиспользовании. Идеальным вариантом было бы ведение мониторинга по общему фосфору, так как фосфаты представляют только часть соединений фосфора, присутствующих в водоёме, но вследствие недостаточного технического обеспечения работ мониторинг общего фосфора начат только с 2000 г.

Расчёт с использованием табличных данных (табл. 2 — Уколова, Свириденко, 2002; табл. 2 — Уколова, Свириденко, 2004) показал, что в вегетационный сезон 2000–2002 гг. вследствие активного потребления минерального фосфора его содержание в слое 0–40 м составляло 36–44%, а в слое 0–200 м — 11–38% от общего фосфора, т. е. преобладал органический фосфор. Запасы минерального фосфора в озере подерживаются за счёт его быстрой регенерации из органических соединений, что подтверждается достаточно высокой активностью щелочной фосфатазы — 0,01–0,02 мкМ Р/л×час в эвфотическом слое озера (Сапожников и др., 2002). Максимальная активность минерализации характерна для центральной части озера. Общий низкий уровень фосфатов компенсируется их быстрой оборачиваемостью в водоёме, так, время рециклинга фосфатов в эвфотическом слое центральной части пелагиали составляет 6–10 часов. Быстрая оборачиваемость фосфатов может обеспечивать довольно высокую первичную продукцию органического вещества на их рециклинге (Сапожников и др., 2002).

В конце 1980-х и в 1990-х годах появились работы, в которых рассматривается процесс осаднения фосфатов и создания их запаса в донном грунте вследствие образования прочной химической связи между фосфором и железом и между фосфором и алюминием (СЕЕР 1998а, 1998б, цит. по Stockner et al., 2000), а также между фосфором и кальцием (Olofsson et al., 1988; Molot et al., 1990; Blomqvist et al., 1995), которые содержатся в воде озера. В водной толще Курильского озера содержится значительное количество кальция — 6,3–12,0 мг/л, железа — 0,03–0,07 мг/л, в придонном слое содержание алюминия доходит до 10–25 мг/л, железа — до 1,61 мг/л (Степанов, 1986; Степанов, Фаистова, 1986), поэтому связанный фосфор частично теряется в седиментационных процессах. Содержание фосфора в придонном слое в 6 раз выше, чем в водной толще, что свидетельствует о накоплении фосфора в донных осадках (Сапожников и др., 2002). Изучение химического состава донных грунтов, а также зависимости скорости рециклинга фосфора от температуры воды должно стать одним из направлений будущих исследований гидрохимического режима озера.

При избытке кремния и минерального азота развитие диатомовых в Курильском озере лимитирует низкая концентрация фосфатов (Уколова, Свириденко, 2002), вследствие которой остаётся недоиспользованным большое количество кремния и азота. Фосфор является основным лимитирующим биогеном в Курильском озере.

Считалось, что воды озера бедны органическим веществом (Степанов, 1986). Диапазон изменений перманганатной окисляемости составляет 0,05–3,44 мг О/л (данные КамчатНИРО). Среднемноголетняя величина перманганатной окисляемости равна 0,92 мг О/л.

По этому показателю озеро относится к гидрохимической зоне малой окисляемости, характерной для всей территории Камчатки (Смирнов, Тарасов, 1971). Степанов (1986) отмечал незначительное биохимическое потребление кислорода (в среднем, БПК<sub>5</sub> составляло 1,0–1,5 мг О<sub>2</sub>/л при диапазоне 0,8–2,5 мг О<sub>2</sub>/л) и взаимосвязь вертикального распределения величин БПК<sub>5</sub> и окисляемости, выражающуюся в совпадении максимумов и минимумов.

Большой вклад в понимание механизма внутриводоёмных процессов сделан сотрудниками лаборатории морской экологии ВНИРО, которыми были определены концентрации растворённого (РОВ) и взвешенного (ВОВ) органического вещества (ОВ) и выяснено их пространственное распределение (Сапожников и другие, 2002). Концентрация РОВ составляет 1,37–3,20 мг/л (белок — 0,192–0,467 мг/л, углеводы — 0,074–2,04 мг/л, липиды — 0,241–1,67 мг/л) и практически равномерно распределена от поверхности до дна. Концентрация ВОВ составляет в фотическом слое 0,22–0,58 мг/л, а в глубинных водах 0,15–0,34 мг/л (белок — 0,017–0,242 мг/л, углеводы — 0,033–0,175 мг/л, липиды — 0,034–0,116 мг/л). Данные по растворённому и взвешенному белку позволили впервые рассчитать биомассу пико- и микропланктона. Биомасса пикопланктона (0,634–1,541 мг/л) превышает в 2–5 раз биомассу микропланктона (0,096–0,799 мг/л), что нетипично для водоёмов умеренных широт. Увеличение содержания ОВ характерно для прибрежной зоны, где расположены нерестилища или впадают нерестовые реки. Интенсивность деструкционных процессов, оцененная по активности ферментов электрон-транспортной системы (ЭТС), позволила измерить скорость погребления кислорода (скорость окисления ОВ). Рассчитано среднее время оборота общего количества органического вещества во всём озере, которое составляет в период начала гидрологического лета около 2 месяцев. Всё ОВ, поступающее с рыбой, быстро утилизируется и, возможно, с быстрой утилизацией связано отсутствие заиления в озере и высокое содержание кислорода (Сапожников и др., 2002).

Данные по содержанию хлорофилла «а» имеют за период, когда отмечалась высокая (для условий Курильского озера) биомасса фитопланктона. Диапазон изменений концентрации хлорофилла «а» за 1990-е годы составил 0,25–10,0 мкг/л. Максимум зарегистрирован в начале 1990-х годов (Milovskaya et al., 1998). В конце 1990-х годов содержание хлорофилла значительно снизилось, средневзвешенная концентрация в слое 0–200 м в течение вегетационного сезона составляла 0,69–1,16 мкг/л (Лепская и др., 2000). В период массового развития фитопланктона максимум хлорофилла «а» характерен для эвфотической зоны (1,2–1,5 мкг/л). После окончания цветения и постепенного оседания водорослей зона наибольшей концентрации хлорофилла заглубляется и к концу сезона, в случае отсутствия осеннего пика фитопланктона, наблюдается на глубине 200 м (средняя фоновая концентрация 1,29 мкг/л) (Лепская и др., 2000; Сапожников и др., 2002).

Обзор имеющихся сведений, характеризующих гидрохимический режим озера, показывает, что наи-

более вариабельными источниками биогенов являются величина стока (определяемого количеством осадков) и величина заходов производителей нерки. Температура воды определяет скорость деструкционных процессов. Заходы половозрелых рыб, наряду со стоком, контролируют поступление фосфора — основного лимитирующего биогена. Содержание аммония также зависит, в основном, от биомассы отнерестовавших рыб.

Поступление окисленных форм минерального азота и гуминовых веществ (определяемых по перманганатной окисляемости), а также кремния и железа, в значительной степени определяется стоком через количество осадков. В периоды высокой биомассы фитопланктона происходит снижение содержания фосфора, в меньшей степени — железа и кремния, и недоиспользование нитратов. В целом, вода Курильского озера, как и других нерестово-выростных лососевых озёр, богаче биогенными соединениями, чем аналогичные по трофике водоёмы северной умеренной зоны. Это обусловлено поступлением азота и фосфора из тел отнерестовавших рыб.

### Трофический статус Курильского озера

Уровень трофии озера испытывает долгопериодные колебания в зависимости от поступления биогенов, прежде всего фосфора, с телами производителей нерки. Межгодовая изменчивость биомассы отнерестовавшей нерки весьма значительна (рис. 2). Начиная со второй половины 1940-х годов и по первую половину 1970-х годов происходило снижение поступления органического вещества с отнерестовавшей рыбой. Со второй половины 1970-х годов по первую половину 1990-х годов количество привнесённого органического вещества с производителями нерки возрастало.

Долгопериодные изменения климата (Davydov, 1989), а также преобладание широтного или меридионального типа атмосферной циркуляции (Хен, 1991) сопряжены с цикличностью продуктивности Курильского озера и полностью соотносятся с глобальными трендами изменения численности лососей, выявленными в работах Давыдова, Бимиша, Кляшторина, Нокса и др. исследователей (Кляшторин, 1996; Кляшторин, Сидоренков, 1996; Davydov, 1989; Beamish, Bouillon, 1993; Beamish, 1995; Klyashtorin, Rukhlov, 1998; Noakes et al., 1998), проанализированными в связи между численностью лососей и индексом атмосферной



Рис. 2. Межгодовая изменчивость биомассы отнерестовавшей нерки

циркуляции (АСИ) в Северном полушарии, коррелирующим с трендом температурной аномалии и индексом алеутской депрессии (ALPI), определяющими климатические изменения в Северной Пацифике.

В соответствии с изменением величины заходов производителей нерки варьировало поступление фосфора в экосистему озера. Имеющиеся эпизодические сведения по содержанию минерального фосфора за 1933 г. (Крохин, Крогиус, 1937) и 1976 г. (Павельева, Ларионов, 1979), а также ежегодные данные за 1979–2000 гг. показывают, что прослеживается общая тенденция увеличения фоновых концентраций минерального фосфора в зависимости от величины заходов, хотя, как уже было отмечено ранее, содержание фосфатов в озёрной воде не обнаруживает прямой зависимости от поступления фосфора с осадками и телами отнерестовавшей рыбы и в отдельные периоды происходит полное потребление фосфатов фитопланктоном.

Уровень трофии озера, судя по данным Крохина и Крогиус (1937), в начале 1930-х годов, очевидно, был наиболее высоким по сравнению со всем последующим периодом и характеризовался высоким содержанием фосфатов в центральной части пелагиали озера — 0,040–0,084 мг/л. С 1950-х годов началось снижение численности озерного стада нерки, усугубившееся возросшей интенсивностью морского промысла. В результате к середине 1970-х годов стадо достигло состояния глубокой депрессии, при этом сократилось поступление биогенов, что вызвало олиготрофизацию озера. Павельева и Ларионов (1979) приводят для этого периода содержание фосфатов 0,002–0,004 мг/л, среднюю величину первичной продукции в эвфотической зоне — 9,4 мг С/м<sup>3</sup>×сутки (или 0,27 г С/м<sup>2</sup>×сутки) и среднегодовую величину первичной продукции около 40 г С/м<sup>2</sup>×год) при средней скорости деструкции около 7 мг С/м<sup>3</sup>×сутки, которая в 10 раз превышала первичную продукцию, это указывает на значительное количество аллохтонной органики. Средние значения биомассы бактериопланктона колебались в диапазоне от 13 до 42 мг/м<sup>3</sup> или 4,5 г С/м<sup>2</sup>, в 20 раз превышая биомассу фитопланктона. Продукция бактерий в центральной части пелагиали была довольно низкой — 2,4 мг С/м<sup>3</sup>×сутки (0,7 г С/м<sup>2</sup>×сутки) (Павельева, Ларионов, 1979). В первой половине 1980-х годов содержание фосфатов составляло 0,014–0,017 мг/л (Уколова, 1988), средняя величина первичной продукции в эвфотической зоне — 4,7–14,3 мг С/м<sup>3</sup>×сутки и биомасса бактериопланктона 1,8–13,4 мг С/м<sup>3</sup> (Лепская, 1986; Лепская, Маслов, 1998). За вторую половину 1980-х годов данные по величине первичной продукции отсутствуют; фоновое содержание фосфатов достигало 0,020–0,030 мг/л (Миловская, Уколова, 1993). Диапазон биомассы бактериопланктона возрос и составил 4,4–20,6 мг С/м<sup>3</sup>, но по мнению Лепской (Лепская, Маслов, 1998), трофический статус озера вплоть до 1989 г. можно отнести по классификации, основанной на содержании хлорофилла (Бульон, 1983), к олиготрофному водоёму. Если же сравнивать комплексные показатели, уровень трофии во второй половине 1980-х годов, очевидно, был достаточно высоким для условий Курильского озера.

За период 1990-х годов отсутствуют данные по уровню первичной продукции и деструкции. Среднее

содержание фосфатов составляло 0,007 мг/л при диапазоне от 0 до 0,020 мг/л. Средняя биомасса бактериопланктона в первой половине десятилетия характеризовалась величиной 28,3 мг С/м<sup>3</sup> при диапазоне 62,7–3,86 мг С/м<sup>3</sup>, максимум биомассы наблюдался в 1990 г., минимум — в 1995 г. (Лепская, Маслов, 1998).

В зависимости от потока органического вещества, поступающего в экосистему с отнерестовавшей рыбой, варьировала биомасса бактериопланктона ( $r=0,658$ ;  $p<0,01$ ;  $n=17$ ), утилизирующего органику (рис. 3). Сравнение многолетней динамики поступления органического вещества (ОВ) с отнерестовавшей рыбой и сопряжённой с ней динамики биомассы бактериопланктона позволяет, с определённой долей вероятности, предполагать, что биомасса бактериопланктона также была довольно высока со второй половины 40-х по первую половину 50-х годов, а затем, по мере снижения заходов нерки, она сокращалась до минимального уровня в первой половине 70-х годов. Со второй половины 1970-х годов биомасса бактериопланктона постепенно возрастала до максимума (в начале 1990-х годов).

Также, очевидно, изменялись и содержание растворённого органического вещества и степень трофии озера. За весь период исследований трофический статус Курильского озера сдвигался от близкого к олиготрофному в 1970-е годы (Павельева, Ларионов, 1979) к олигомезотрофному (характерному для последних 20 лет, а также периода 1940–1960 гг.). Анализ биогеохимических показателей водной толщи, проведённый в 2000 гг., показал, что по первичнопродукционному ОВ и биомассе хлорофилла «а» озеро относится к олиготрофному типу, но если учитывать биохимический состав и концентрацию ОВ, большую биомассу и активность бактериопланктона, то озеро не является олиготрофным (Сапожников и др., 2002).

Китаев (на основании анализа около 100 внутренних водоёмов разных климатических зон) предложил в целях унификации и стандартизации наименований трофических типов озёр оставить следующие типы: ультраолиготрофные,  $\alpha$ - и  $\beta$ - олиготрофные,  $\alpha$ - и  $\beta$ - мезотрофные,  $\alpha$ - и  $\beta$ - эвтрофные и гиперэвтрофные (Китаев, 1986) на основании следующих показателей:



Рис. 3. Межгодовая изменчивость биомассы отнерестовавших рыб и биомассы бактериопланктона

Примечание. Использованы данные Е.В. Лепской (личное сообщение) по средней биомассе бактериопланктона за вегетационный сезон

содержания хлорофилла «а», величины первичной продукции — суточной и годовой, биомассы фито- или зоопланктона или ихтиомассы.

Сопоставление указанных показателей трофности Курильского озера с данными, приведёнными Китаевым (Китаев, 1986; табл. 1), показало принципиальную невозможность классификации трофического статуса озера по Китаеву.

Так, по содержанию хлорофилла «а» в 1990 г. ( $10 \text{ мг/м}^3$ ) озеро относилось к  $\beta$ -мезотрофному типу, а к концу 1990-х годов ( $0,25 \text{ мг/м}^3$ ) — к ультраолиготрофному. Если сравнивать по величине первичной продукции (даже если брать минимальный уровень трофии, существовавший в середине 1970-х годов), то по величине среднесуточной продукции ( $0,0094 \text{ г С/м}^3$ ) следует отнести озеро к ультраолиготрофному типу, а по величине соответствующей ей годовой продукции ( $40 \text{ г С/м}^3$  год) к  $\alpha$ -мезотрофному типу. При сравнении по содержанию биомассы зоопланктона в  $\text{м}^3$ , например, в 1990 г. ( $0,093 \text{ г}$ ) озеро относилось к ультраолиготрофному уровню, но при пересчёте на  $\text{м}^2$  ( $18,6 \text{ г}$ ) — к  $\alpha$ -эвтрофному, то же самое происходит при пересчётах ихтиомассы. Схема классификации озёр по Китаеву (Китаев, 1986) не применима к глубоководным озёрам.

Концентрация общего фосфора может служить (Vollenweider, 1968) показателем уровня трофии водоёма, а соотношение общего азота к общему фосфору является важной характеристикой степени трофности водоёма (Downing, McCauley, 1992). Соотношение общего азота к общему фосфору в зависимости от степени трофии водоёмов по Даунингу и МакКоли, обобщивших литературные данные разных авторов по 399 озёрам, следующее: в олиготрофных водоёмах оно колеблется от 21 до 240, в мезотрофных — от 17 до 96, в эвтрофных — от 4 до 71 и в гиперэвтрофных — от 0,5 до 9. Расчёт весового соотношения общего азота (TN) к общему фосфору (TP) на основе первичных данных Уколовой и Свириденко по вертикальному распределению за июль и сентябрь 2002 г. (Уколова, Свириденко, 2004) показал, что соотношение TN:TP варьировало в диапазоне 22–64. Расчёт атомного соотношения TN:TP на основе горизонтального распределения (данные лаборатории морской экологии ВНИРО) показал большую вариабельность соотношения (21–195). По данным соотношениям, согласно системе классификации Даунинга и МакКоли, можно только ориентировочно отнести трофический статус

озера из-за большого разброса значений к олиготрофному и мезотрофному типам без уточнений, поэтому для классификации необходимо учитывать комплекс признаков с учётом данных, полученных сотрудниками ВНИРО (Сапожников и др., 2002).

Как показали многолетние наблюдения за компонентами экосистемы Курильского озера, наиболее приемлемой для характеристики трофического статуса озера является схема (табл. 2), предложенная Стокнером (Stockner, 1998).

В Курильском озере на протяжении всего ряда наблюдений в фитопланктоне, благодаря достаточному содержанию кремния, доминировали диатомовые, на которых основана вся пищевая цепь. Глубоководные грунты состоят из голубого диатомового ила, осадки четвертичного периода (голоцена) содержат диатомовый ил (Брайцева и др., 1965). Согласно схеме классификации Стокнера (Stockner, 1998) экосистемы, базирующиеся на диатомовых, относятся к мезотрофным водоёмам. Если судить по соотношению TN:TP (высокое), озеро относится к олиготрофному типу, как и по ряду других показателей — зависимость от рециклинга биогенов, сравнительно невысокий вклад автохтонной органики, значительный вклад бактериопланктона в первичную продукцию, слабое пелаго-бентическое взаимодействие. Особенностью экосистемы озера является довольно высокая продукция планктофагов (молоди нерки) и практически полное отсутствие бентофагов из-за глубоководности. Молодь нерки только на раннем этапе жизни питается бентосными организмами в литорали озера (Введенская, Травина, 2001), затем отключивается в пелагиаль и переходит на питание зоопланктоном.

Если придерживаться классификации Стокнера, то экосистема Курильского озера на протяжении всего периода исследований имела смешанный олигомезотрофный статус, что эмпирически (без учёта биомассы пико- и нанопланктона и соотношения TN:TP) было установлено ещё Носовой (1972). В периоды высокой рыбопродуктивности увеличивался сдвиг в сторону мезотрофии, а в периоды длительного снижения заходов происходил сдвиг в сторону олиготрофии, но всегда сохранялась базовая система в виде пищевых цепей, основанных на диатомовых.

Изучение некоторых больших озёр Британской Колумбии показало, что олигомезотрофные условия со средней величиной общего фосфора в  $10\text{--}40 \text{ мг/м}^3$  (то есть  $0,010\text{--}0,040 \text{ мг/л}$ ) обеспечивают гораздо

Таблица 1. Стандартные классы биологических показателей озёр и водохранилищ («шкала трофности») по Китаеву (1986)

Класс	Биомасса хлорофилла «а», $\text{мг/м}^3$	Первичная продукция		Биомасса: фито- или зоопланктона, или ихтиомасса, $\text{г/м}^3$	Биомасса: зоопланктона или бентоса, или ихтиомасса, $\text{г/м}^2$	Преобладающий тип водоёма
		$\text{г С/м}^3$ сут или $\text{г С/м}^2$ год	$\text{г С/м}^2$ сут			
Самый низкий	<0,75	<0,0625	<6,25	<0,25	<0,625	ультраолиготрофный
Очень низкий	0,75–1,5	0,0625–0,125	6,25–12,5	0,25–0,5	0,625–1,25	$\alpha$ -олиготрофный
Низкий	1,5–3	0,125–0,25	12,5–25	0,5–1	1,25–2,5	$\beta$ -олиготрофный
Умеренный	3–6	0,25–0,5	25–50	1–2	2,5–5	$\alpha$ -мезотрофный
Средний	6–12	0,5–1	50–100	2–4	5–10	$\beta$ -мезотрофный
Повышенный	12–24	1–2	100–200	4–8	10–20	$\alpha$ -эвтрофный
Высокий	24–48	2–4	200–400	8–16	20–40	$\beta$ -эвтрофный
Очень высокий	>48	>4	>400	>16	>40	гиперэвтрофный



Таблица 2. Некоторые характеристики рыбопродуктивности экосистем с преобладанием «классической», базирующейся на диатомовых, пищевой цепи (А) и непродуктивной «микробальной», базирующейся на пико- и нанопланктоне, пищевой цепи (Б) (составлена по данным Стокнера (Stockner, 1998))

А	Б
Базирующиеся на диатомовых пищевые отношения (мезотрофные)	Базирующиеся на пикопланктоне пищевые сети (олиготрофные)
Основную продукцию углерода даёт микрофитопланктон	Основную продукцию углерода создают пико- и нанопланктон и простейшие
Соотношение N:P от среднего к низкому	Высокое N:P
Богатые биогенами экосистемы, с большим вкладом автохтонной органики	Системы, основанные на регенерации (рециклинге) биогенов, с низким вкладом автохтонной органики
Короткая, «классическая» пищевая цепь, простые пищевые отношения	Трофические взаимоотношения бактериопланктона доминируют в длинной пищевой цепи
Доминирует макрозоопланктон	Доминирует микрозоопланктон
Трофически эффективная передача энергии	Трофически неэффективная сложная структура пищевых взаимоотношений
Сильное пелаго-бентическое взаимодействие, высокая продукция пелагических и придонных рыб (т. е. планкто- и бентофагов)	Слабое пелаго-бентическое взаимодействие, низкая продукция пелагических и придонных рыб (т. е. планкто- и бентофагов)

большую продуктивность лососей, чем при содержании общего фосфора ниже  $10 \text{ мг/м}^3$  (Northcote, 1973; Stockner, 1987; Ashley et al., 1997). Сойер (Sawyer, 1947) и Томас (Thomas, 1953) предложили величину в  $0,010 \text{ мг Р/л}$  в качестве границы между олиго- и мезотрофными водоёмами. Расчёт содержания общего фосфора, поступавшего в озеро с производителями нерки, а также с удобрениями, без учёта поступления с осадками, поверхностным и подземным стоком (поток фосфора которых в отдельные периоды сопоставим с потоком фосфора, поступающим с рыбой), показал, что в 1982 г. ( $11,14 \text{ мг/м}^3\text{год}$ ), 1985 г. ( $10,77 \text{ мг/м}^3\text{год}$ ) и в 1990 г. ( $11,60 \text{ мг/м}^3\text{год}$ ), была преодолена нижняя граница мезотрофии. Если же учитывать общее поступление фосфора с рыбой, осадками, поверхностным и подземным стоком, то граница мезотрофии также достигалась в 1943, 1947, 1949 гг. Принимая во внимание замедленный водообмен Курильского озера (в среднем, 17,4 года), способствующий аккумуляции фосфора (Миловская, 2000), можно предположить, что сдвиг в сторону мезотрофии наиболее выражен в конце периодов высокой рыбопродуктивности озера.

Одним из направлений гидрохимического мониторинга экосистемы озера должен стать поиск зависимости между поступлением фосфора с осадками, грунтовым и поверхностным стоком (с использованием данных по приходной части водного баланса, уровню воды и количеству осадков), рыбой и содержанием общего фосфора в воде озера. При установлении функциональной связи появится возможность расчёта количества общего фосфора за весь период наблюдений, начиная с 1942 г., что позволит более полноценно проанализировать изменения трофического статуса водоёма в зависимости от водности и величины заходов нерки.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор весьма признателен Е.В. Лепской за советы и техническую помощь при подготовке рукописи к печати.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алёкин О.А., Семёнов А.Д., Скопинцев Б.А. 1973. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 268 с.
- Брайцева О.А., Краевая Т.С., Шеймович В.С. 1965. О происхождении Курильского озера и пемз этого района // *Вопр. геогр. Камчатки*. Вып. 3. С. 49–57.
- Бульон В.В. 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоёмов // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. Т. 98. 150 с.
- Введенская Т.Л., Травина Т.Н. 2001. Роль донной фауны беспозвоночных озера Курильское в питании молоди нерки *Oncorhynchus nerka* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 41. Вып. 4. С. 518–524.
- Гусева К.А. 1961. Факторы, обуславливающие развитие фитопланктона в водоёме // *Первичная продукция морей и внутренних вод*. Минск. С. 300–307.
- Давыдова Н.Н. 1963. Состав и условия формирования диатомовых комплексов в поверхностном слое донных отложений Ладожского озера // *Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Л.: Ин-т озераведения, 25 с.
- Зенин А.А., Белоусова Н.В. 1988. Гидрохимический словарь. Л.: Гидрометеиздат, 239 с.
- Карюхин А.А. 1987. Закономерности формирования термического режима и плотностной стратификации вод глубоких димиктических озёр как основа для решения задач рыбохозяйственной практики (на примере вулканического озера Курильского) // *Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та, 26 с.
- Карюхин А.А., Грантовских А.В., Красиков А.В., Артамонов А.Ф., Денисов И.П. 1986. Термический режим вод оз. Курильского // *Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка)*. Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 153–171.

- Китаев С.П.* 1986. О соотношении некоторых трофических уровней и «шкалах трофности» озёр различных природных зон // Тез. докл. V съезда Всес. гидробиол. об-ва (Тольятти, 15–9 сентября 1986 г.). Ч. II. С. 254–255.
- Кляиторин Л.Б.* 1996. Климат и перспективы рыболовства в Тихоокеанском регионе // Рыб. хоз-во. № 4. С. 37–42.
- Кляиторин Л.Б., Сидоренков Н.С.* 1996. Долгопериодные климатические изменения и флюктуации численности пелагических рыб Пацифики // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 119. С. 33–54.
- Комплексные гидрологические исследования лососевых рек и озёр Камчатки. 1982 (Основная часть — Т. 1. 325 с. Приложение — Т. 2. 202 с.). Владивосток: Дальневост. гос. ун-т.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В.* 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоокеан. Комитета. Т. IV. Курильское озеро. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 165 с.
- Лепская Е.В.* 1986. Фитопланктон Курильского озера в связи с проблемой фертилизации // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 6–71.
- Лепская Е.В.* 1993. Влияние пепла вулкана Алаид на фитопланктон озера Курильского (Южная Камчатка). Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 2. С. 21–24.
- Лепская Е.В.* 2002. Особенности фито- и микропланктонного сообщества озера Курильское во второй половине 90-х годов XX века. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 165–171.
- Лепская Е.В.* 2004. Фитопланктон в экосистеме озера Курильское // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток.: Ин-т биол. моря, 23 с.
- Лепская Е.В., Маслов А.В.* 1998. Многолетняя динамика фитопланктонного сообщества оз. Курильское. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 4. С. 182–188.
- Лепская Е.В., Уколова Т.К., Свириденко В.Д.* 2000. Фитопигменты в планктоне озера Курильское (предварительные результаты). Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 5. С. 161–169.
- Миловская Л.В.* 2000. Роль фосфора в формировании рыбопродуктивности Курильского озера (Южная Камчатка) // Докл. II Камчат. обл. научно-практ. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000 г.). С. 92–98.
- Миловская Л.В., Уколова Т.К.* 1993. Влияние фертилизации на фосфорный режим Курильского озера. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 2. С. 37–49.
- Миловская Л.В., Селифонов М.М.* 1993. К вопросу о влиянии фосфора на трофику Курильского озера. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 2. С. 25–36.
- Набоко С.И.* 1980. Металлоносность современных гидротерм в областях тектоно-магматической активности. М.: Наука, 198 с.
- Носова И.А.* 1972. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в Курильском озере // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 25 с.
- Остроумов А.Г.* 1970. Результаты аэровизуального учёта и аэрофотосъёмки красной и её нерестилиц в бассейне оз. Курильское // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. С. 17–32.
- Павельева Е.Б., Ларионов Ю.В.* 1979. Продуцирование органического вещества в оз. Курильском // Журн. общей биологии. Т. X. № 5. С. 689–697.
- Пономарёв В.П., Кононенко Л.А., Седин В.Н., Маслов А.В.* 1986. Внутригодовой сток реки Озерной и колебания уровня оз. Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 184–198.
- Посохов Е.В.* 1975. Общая гидрохимия. Л.: Недра, 207 с.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши // Под ред. А.Д. Семенова. 1977. Л.: Гидрометеиздат, 540 с.
- Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Михайловский Ю.А., Уколова Т.К., Свириденко В.Д.* 2002. Гидрохимические особенности озера Курильского // Водные ресурсы. Т. 29. № 4. С. 468–475.
- Синяков С.А.* 1993. Круговорот фосфора и параметры экосистемы Курильского озера при оптимальном заполнении нерестилиц. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 2. С. 50–61.
- Смирнов М.П., Тарасов М.Н.* 1971. Гидрохимическая карта окисляемости воды рек азиатской территории СССР // Гидрохимические материалы. Т. 55, 56 с.
- Справочник по гидрохимии. 1988 // Под ред. А.М. Никанорова. Л.: Гидрометеиздат, 391 с.
- Степанов В.В.* 1986. Химический состав вод озера Курильского // Комплексные исследования озера Ку-

рильского (Южная Камчатка). Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 134–142.

Степанов В.В., Фаистова Е.В. 1986. Микроэлементный состав вод озера Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 143–148.

Уколова Т.К. 1988. Гидрохимический режим озера Курильского 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 // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. Ч. 1. С. 32–37.

Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2002. Межгодовая динамика кислорода и биогенов в оз. Курильское в 1980–2000 гг. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 7–18.

Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2004. Гидрохимический режим оз. Курильское в 2002 г. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 7. С. 70–78.

Хен Г.В. 1991. Об аномальном потеплении Берингова и Охотского морей в 80-е годы // Мониторинг условий среды в районах морского рыбного промысла. М.: ВНИРО. С. 65–72.

Ashley, K.A., L.C. Thompson, D.C. Lasenby, L. McEachem, K.E. Smokorowski, and D. Sebastian. 1997. Restoration of an interior lake ecosystem: the Kootenay Lake fertilization experiment // Wat. Qual. Res. J. Can. 32. P. 192–212.

Beamish, R.J. [ed.]. 1995. Climate Change and Northern Fish Populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. P. 1002–1016.

Beamish, R.J. and D.R. Bouillon. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 127. 739 p.

Blomqvist R., R.T. Bell, H. Olofsson, U. Stensdotter, and K. Vrede. 1995. Plankton and water chemistry in lake Njufatet before and after liming // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. P. 551–565.

Davydov I.V. 1989. Characteristics of development of atmospheric circulation in the northern Pacific ocean and their role in determining long-term changes in the abundance of certain fishes // In R.J. Beamish and G.A. McFarlane [ed.] Effects of ocean variability on recruitment and an evaluation of parameters used in stock assessment models // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. V. 108. P. 181–194.

Downing J.A., E. McCauley. 1992. The nitrogen: phosphorus relationship in lakes // J. Limnol. Oceanogr. 37(5). P. 936–945.

Klyashtorin L.B. and F.N. Rukhlov. 1998. Long-term climate change and pink salmon stock fluctuations // NPAFC. Bull. N 1. Vancouver, Canada. P. 464–479.

Milovskaya L.V., M.M. Selifonov, and S.A. Synyakov. 1998. Ecological functioning of lake Kuril relative to sockeye salmon production // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. N 1. Vancouver, Canada. P. 434–442.

Molot L.A., P.J. Dillon, and G.M. Booth. 1990. Whole-lake and nearshore water chemistry in Bowland Lake, before and after treatment with CaCO<sub>3</sub> // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47. P. 412–421.

Noakes D.J., R.J. Beamish, L. Klyashtorin, and G.A. McFarlane. 1998. On the coherence of salmon abundance trends and environmental factors // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. N 1. P. 454–463.

Northcote T.G. 1973. Some impacts of man on Kootenay Lake and its salmonids // Great Lakes Fish. Comm. Tech. Rep. 25.

Olofsson H., P. Blomqvist, H. Olsson, and O. Broberg. 1988. Restoration of the pelagic food-web in acidified and limited lakes by gentle fertilization // Limnologica. 19. P. 27–35.

Sawyer C.N. 1947. Fertilization of lakes by agricultural and urban drainage // New England water works assoc. V. 86. N 2. P. 109–127.

Stockner J.G. 1987. Lake fertilization: the enrichment cycle and lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) production // H. D. Smith, L. Margolis, and C. C. Wood, eds. In: Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci. V. 96. P. 198–215.

Stockner J.G. 1998. Global warming, picocyno-bacteria and fisheries decline: is there a connection? // E. Piccazzo, ed. Proceedings Atti. del 12th Congress dell'AIOL. Rome, Italy. V. II. P. 29–37.

Stockner J.G., E. Rydin, and P. Hyenstrand. 2000. Cultural oligotrophication: causes and consequences for fisheries resources // Fisheries. V. 25. N 5. P. 7–14.

Thomas E.A. 1953. Zur Bekämpfung der See Eutrophierung: empirische und experimentelle Untersuchungen zur Kenntnis der Minimumstoffe in 46 seen der Schweiz und Angrenzender Gebeite // Monatsbull. Schweiz. Vereins von Gas und Wasserfaenmanern. Bd. 33. N 2. P. 25–32; N 3. P. 71–79.

Vollenweider R.A. 1968. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing water with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication // Tech. Rep. Organiz. Econom. Cooper. Devel. V. 27. 159 p.