
Глава 1.

ПРИНЦИПЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ОЗЕР И ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМ

1.1. Некоторые физические процессы, формирующие структуру вод в озерах

Многие современные методы исследования и моделирования рассматривают озеро как простой “черный ящик” или “хорошо перемешиваемый реактор”, где в процессе исследования ученые изучают зависимости между биохимическими процессами и физической стратификацией (слоистым строением) в них (Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990).

Пресная вода – уникальное вещество. Наибольшую плотность она имеет при 4 °С, что предохраняет от промерзания даже относительно неглубокие водоемы, так как более холодная вода и образующийся затем лед имеют меньшую плотность и “плавают” на поверхности. Такая связь плотности и температуры воды обусловлена особенностями ее молекулярного строения. В результате формируется термически стратифицированный водоем как летом (прямая стратификация), так и, иногда, зимой (обратная стратификация).

Стратификация озер имеет сезонный цикл. Весной и летом, с повышением температуры воздуха, происходит прогревание озер. При этом поверхностные слои получают больше тепла, чем глубинные. Так как в итоге данного процесса воды поверхностного слоя становятся менее плотными и менее стабильными, возникает стратификация толщи воды. Поскольку весной и летом указанный процесс развивается, глубина прогретого слоя увеличивается; этому способствует конвективное турбулентное перемешивание и молекулярная теплопроводность, ветровое перемешивание и увеличивающиеся температуры воздуха. Образованный таким образом слой называется **эпилимнионом**, глубина его редко превышает 25 м. В пределах эпилимниона ветровое и конвективное перемешивание распределяет тепло по всей глубине, создавая относительно изотермические условия. По этим причинам эпилимнион часто называют слоем перемешивания (Чеботарев, 1955; Зенин, Белоусова, 1988; Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990).

Ниже эпилимниона температура воды быстро снижается, потому что нижние слои получают значительно меньше солнечного тепла и не подвержены ветровому перемешиванию. Эта область резкого снижения температуры, расположенная над гиполимнионом, называется **металимнионом** (термоклин – приурочен к глубине, на которой отмечаются наибольшие изменения температуры).

Гиполимнион – включает самые холодные воды и является относительно изотермичным. В этой области температурные изменения в течение всего года минимальны, течения отсутствуют. **Термоклин** (его толщина обычно 2–5 м) является эффективным барьером для перемешивания вод между эпи- и гиполимнионом из-за резких градиентов температуры. В итоге озеро в целом представляет собой динамически устойчивую систему.

Осенью, когда температура воздуха снижается, озеро начинает отдавать тепло в атмосферу. При выхолаживании плотность верхних слоев возрастает, и они перемещаются через эпилимнион до глубины равновесия. Неустойчивость такого типа является причиной возникновения течений, которые в конце концов разрушают термоклин и приводят к изотермическим условиям в озере. Следствием этого “переворота” является чрезмерное помутнение воды, вызванное взмучиванием донных отложений, а также увеличение доступности биогенных веществ в **эвфотической зоне** (в ней интенсивность фотосинтеза превосходит интенсивность дыхания растений); глубина данной зоны (толщина слоя) в разных типах водоемов имеет свои специфические параметры.

В некоторых мелких озерах эпилимнион может быть полностью замещен гиполимнионом (или наоборот), так что озеро становится относительно однородным в течение всего года – наблюдается **гомотермия**. В таких озерах продолжается непрерывное перемешивание, вызываемое конвекцией и турбулентностью, индуцируемой ветровым воздействием, что способствует продолжительной замутненности воды (Чеботарев, 1955; Зенин, Белоусова, 1988; Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990).

После того как достигается однородный профиль температуры, озеро продолжает охлаждаться и конвективные течения достигают дна. Однородность, таким образом, устанавливается и поддерживается до тех пор, пока не будет достигнута температура максимальной плотности воды (отмеченное явление никогда не происходит в озерах, расположенных в теплых климатических зонах). Если температура вод поверхностного слоя ниже 4 °С, то аномальные вариации плотности воды от температуры предопределяет, что эти более холодные воды станут менее плотными, приводя к увеличению стабильности, при которой температурный профиль показывает обратную стратификацию. Воды поверхностного слоя в конце концов замерзнут. Однако вследствие того, что этот более холодный слой расположен на поверхности, нижележащие слои будут иметь температуру около 4 °С и не замерзнут. Таким образом озеро

приобретает ледяной покров. Он образуется только тогда, когда вода озера, промерзающего до определенной глубины, потеряет достаточно тепла. Лед эффективно защищает водные массы от ветрового перемешивания.

Весной, когда количество тепла увеличивается, лед тает (если он был, конечно). Поскольку поверхность озера нагревается, вновь возникает неустойчивый профиль температуры, однако последующие весенние конвективные движения проникают на меньшую по сравнению с осенью глубину. Спустя некоторое время, в период, примерно соответствующий весеннему равноденствию, водные массы вновь становятся однородными по температуре. Этому моменту соответствует последний этап полного годового цикла стратификации (Чеботарев, 1955; Зенин, Белоусова, 1988; Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990).

Озера, где наблюдаются осенние и весенние конвективные перемешивания вод, называются **димиктичными**. Озера, где отмечается только весеннее перемешивание вод и температура воды никогда не превышает 4 °С, называют **холодными мономиктичными** (в теплых климатических зонах, где вода всегда превышает 4 °С, – **теплыми мономиктичными**).

Перемешивание вод в озерах является, таким образом, функцией (следствием) места их расположения. В тропической и экваториальной областях, где поступление солнечного тепла почти не изменяется в течение года, гипolimнион редко намного холоднее эпилимниона; поэтому даже небольшое выхолаживание вызывает конвективные движения воды из-за слабовыраженного термоклина. Такие озера называют **полимиктичными** (перемешивание вод здесь часто является результатом сильных ветров и небольших сезонных изменений температуры воздуха). Есть и другие типы озер (Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990), которые не приводим и не рассматриваем.

1.2. Основные источники поступления биогенов в озера

Пресные озера (водохранилища) содержат 0,009 % мировых запасов воды и 1,4 % запасов пресной воды. В последние столетия пресноводные озера и водохранилища деградируют и исчезают со все более увеличивающейся скоростью. Деятельность человека и его пассивность – главные причины быстрой деградации водоемов. Начиная с 1960-х годов взгляды человека на отношение к окружающей природной среде постепенно меняются. Сейчас уже признается всеми, что природные ресурсы истощаемы и их необходимо оберегать от чрезмерной эксплуатации.

Все озера по их состоянию воды, флоры и фауны подразделяются на несколько групп: олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные и другие (Одум, 1975; Дрё, 1976; Риклефс, 1979; Биологический словарь, 1986; Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990; Христофорова, 1999). Но следует иметь в виду, что эта классификация является одновременно и субъективной, и относительной, поскольку категория “трофность” включает локальные требования и отражает различие озер в относительно небольших регионах (Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990).



Рис. 10. Хвощ речной *Equisetum fluviatile* в мелководной части оз. Азабачьего

Главная проблема озер – **эвтрофирование**. Это повышение уровня первичной продукции за счет увеличения поступления биогенных веществ, главным образом азота и фосфора. Переход водоемов от олиготрофного состояния через мезотрофное в эвтрофное связан с накоплением в них донных отложений и уменьшением водной толщи, в которой при прежней скорости поступления биогенов увеличивается их концентрация. Различают естественное (длиться тысячелетиями и даже геологическими периодами) и антропогенное эвтрофирование, которое может происходить очень быстро, особенно в водоемах с замедленным стоком.

По существу, эвтрофирование – это термин, обозначающий старение озера. “Молодое” озеро – **олиготрофное**, содержит небольшое количество биогенных веществ, которое способно поддерживать только низкий уровень биомассы. Природные процессы, такие как ветровая эрозия или вымывание дождевыми водами, обеспечивают вынос биогенных веществ в водную среду, что поддерживает развитие растений и животных.

Поступление биогенных веществ в водоем всегда превышает их потери из него, что приводит к “чистому” накоп-



Рис. 11. Из оз. Азабачьего вытекает река-протока Азабачья, соединяющая озеро с р. Камчаткой. В протоке в августе–сентябре сильно разрастаются различные виды водорослей (июль 2006 г.)



Рис. 12. Небольшое зарастающее непроточное озерко- старица в районе р. Култушной в бассейне оз. Азабачьего – от озера отделено валом шириной всего несколько метров (июль 2006 г.)

лению этих веществ в водоеме. В нем начинается образование осадков, обычно со средней скоростью 0,2–2,0 мм/год и более. По мере развития осадконакопления глубина озера уменьшается и корневая (литоральная) растительность начинает вторгаться на ранее открытые участки водной поверхности. Озеро проходит через среднюю стадию – становится **мезотрофным** и в конце концов становится “старым” водоемом, который называют **эвтрофным**. В геологическом смысле подобное озеро вскоре исчезнет.

В проточных (реках, ручьях) и слабопроточных водоемах с замедленным стоком (озера, водохранилища, пруды, внутренние моря) скорость поступления биогенных веществ может превышать скорость их разложения в результате дополнительного антропогенного поступления, приводя к эвтрофированию и увеличению биомассы.

Большая часть биогенных веществ поступает в озеро с поверхностными и подземными стоками (реки, ручьи, ключи и т. д.), а остальная часть – непосредственно с осадками и выпадением различных частиц из атмосферы. Поэтому важно понять взаимодействие между водой и биогенными веществами на водосборных территориях. Доступность биогенных веществ в озерах и их потребление регулируется некоторыми гидрологическими процессами, а также биологическими факторами (Одум, 1975; Дрё, 1976; Риклефс, 1979; Биологический словарь, 1986; Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990; Христофорова, 1999).

В экосистеме, лимитированной по фосфору, снижение его концентрации приводит к ограничению роста растений и водорослей. В таких условиях процесс эвтрофикации замедляется и даже становится обратимым.

Системы, лимитированные по азоту, часто представляют собой более серьезную проблему в сравнении с водоемами, лимитируемыми по фосфору, поскольку источники этого биогенного элемента труднее контролировать.

Присутствие в воде озер кремния вызывает особый интерес, так как он необходим для развития диатомовых водорослей, популяции которых достигают, как правило, максимума весной. Когда количество кремния истощается, наступает быстрое снижение или “гибель” популяции диатомовых. Диоксид кремния существенен для построения панцирей диатомовых водорослей. Летом, после отмирания диатомовых, кремний медленно переходит обратно в воду, хотя определенная его часть захороняется в донных илах.

Окислительно-восстановительный цикл железа является важнейшим компонентом биохимии озер, так как он связан с окислительно-восстановительным потенциалом (редокс-потенциалом) и pH водной среды.

Марганец – это очень важный биогенный элемент, однако редкий, даже если он и является лимитирующим. Работы по изучению форм нахождения марганца идентифицируют два основных источника его поступления: с водами притоков в озера и выделением из донных отложений.

Донные отложения в водоемах формируются из двух основных источников: 1 – внос аллохтонного вещества (внешнего по отношению к озерной системе) обеспечивает поступление в водоем неорганических частиц и некоторых органических веществ (дождливая погода увеличивает перенос наносов и эрозию); 2 – “дождь” отмершего органического вещества из водных масс озера (это второй по значению вклад в донные отложения).

В озерах имеет место постоянный обмен биогенными веществами между донными отложениями и прилегающей к ним водой, который в своей основе является диффузным процессом. Этот процесс может быть усилен или дополнен другими факторами (Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990): турбулентностью (физические нарушения и вымывание донных отложений), биотурбулентностью (вызывается биологическими силами – воздействием роющих организмов, червей, рыб, птиц и др.), биотическим удалением (рост растений из донных отложений), уплотнением (биогенные вещества выдавливаются через поры с водой), окислительно-восстановительным потенциалом (например, обогащенные железом отложения имеют свойство адсорбировать фосфор в аэробных и выделять его в анаэробных условиях) и биологическим окислением (разложение органического вещества бактериями, которые трансформируют биогенные вещества в неорганическую биологически доступную форму).

1.3. Функционирование экосистемы озера, расположенного в умеренном поясе

Физическая среда, или биотоп вместе с населяющими его видами, составляющими биоценоз, образует экосистему (биогеоценоз). Водные системы (реки, озера, моря и т. д.) представляют собой хорошие примеры экосистем, т. к. они имеют совершенно четкие границы и населены водными обитателями, не способными жить на соседней суше. Водные системы очень удобны для изучения и потому, что между ними и сушей, как правило, наблюдается слабый обмен (Одум, 1975; Дрё, 1976; Риклефс, 1979; Биологический словарь, 1986; Зенин, Белоусова, 1988; Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990; Христофорова, 1999).



Рис. 13. Некоторые представители высшей водной растительности рек и озер Камчатки: Кувшинка четырехугольная *Nymphaea tetragona*

Прежде чем перейти к изложению материалов о нагульно-нерестовых водоемах тихоокеанских лососей, рассмотрим пример экосистемы – озера, расположенного в умеренном поясе (Дрё, 1976), к каковым относится большинство озер в рассматриваемых нами регионах.

В состав флоры озерных систем входят ряд водных растений, принадлежащих к разным группам цветковых, одни из которых растут на берегу, другие – в воде. Но основная часть растительной массы в озерах представлена микроскопическими водорослями – диатомовыми (*Bacillariophyta*), синезелеными (*Cyanophyta*), зелеными (*Chlorophyta*), золотистыми (*Chrysophyta*), динофитовыми (*Dinophyta*) и др. Все эти растения благодаря энергии солнечного света, легко проникающего на определенную глубину (в разных озерах она может различаться), поглощают минеральные соли и углекислый газ, растворенные в воде, и синтезируют из них собственное вещество, растут и размножаются.



Рис. 14. Некоторые представители высшей водной растительности рек и озер Камчатки: Вахта трехлистная *Menyanthes trifoliata*

Все растения: травы и крупные водоросли прибрежной зоны, а также микроскопические водоросли, парящие в толще воды (фитопланктон) и растущие на освещенных участках дна (микрофитобентос) – в совокупности называются **первичными продуцентами**. Ими производится подавляющая часть органического вещества в водоемах. Только растения из всего содержащегося или обитающего в водных системах создают органическое вещество за счет неорганического при участии солнечной энергии. В целом масса взвешенных в воде микроскопических водорослей приблизительно соответствует общей концентрации растворенных в воде солей, достигающей максимума весной и осенью (Одум, 1975; Дрё, 1976; Риклефс, 1979; Биологический словарь, 1986; Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990; Христофорова, 1999).

Биогенные вещества – это компоненты, которые первичные продуценты утилизируют для жизнедеятельности и размножения. Рост водорослей основан на потреблении по крайней мере 19 биогенных элементов, хотя большая их часть требуется в следовых количествах.

В дополнение к трем основным жизненно важным компонентам (углерод, водород и кислород) первичным продуцентам требуются и другие биогенные вещества в сравнительно больших количествах. Среди них макроэлементы (натрий, кальций, фосфор, магний, кремний, азот, фосфор и сера).



Рис. 15. Некоторые представители высшей водной растительности рек и озер Камчатки: Калужница болотная *Caltha palustris*

Остальные элементы требуются в меньших количествах и называются микроэлементами (медь, железо, цинк, хлор, бор, молибден, кобальт, ванадий, марганец). Недостаток любого из этих элементов лимитирует развитие первичных продуцентов. В большей части водных систем такими лимитирующими биогенными элементами являются фосфор либо, в меньшей степени, – азот (Одум, 1975; Дрё, 1976; Риклефс, 1979; Биологический словарь, 1986; Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990; Христофорова, 1999).

Фитопланктоном питаются очень многие животные, чаще всего мелкие, неспособные к большим и быстрым передвижениям. Они, так же, как и организмы фитопланктона, не способны противостоять переносу течениями. В совокупности мелкие животные в озерах образуют **зоопланктон**. Это в основном веслоногие (*Copepoda*) и ветвистоусые (*Cladocera*) рачки, первичнополостные черви-коловратки (*Rotatoria*); сюда же входят мелкие личинки ряда видов насекомых, например комаров.

Следует заметить, что отдельные виды рыб также используют в питании фитопланктон. Животные, питающиеся фитопланктоном, это **первичные консументы**, т. к. они используют уже готовое органическое вещество, ограничиваясь его преобразованием; но создать заново органическое вещество они не способны.

Самые мелкие из первичных консументов (*Copepoda*, *Cladocera*, *Rotatoria* и др.) появляются в огромных количествах обычно тогда, когда много пищи; следовательно, в своем развитии они всецело следуют за развитием фитопланктона. Напротив, рыбы, питающиеся фитопланктоном, но обладающие значительной продолжительностью жизни, способны подолгу голодать или менять объекты питания.

Зоопланктон, в свою очередь, служит пищей более крупным животным (личинки насекомых, многие виды рыб, некоторые виды птиц). Всех таких плотоядных животных, т. е. питающихся другими животными, называют **вторичными консументами**. Отсюда видно, что живые существа, относящиеся к различным систематическим группам, могут играть в экосистемах одинаковую роль – все они принадлежат к одному пищевому, или, как чаще говорят, **трофическому уровню**. Трофические уровни связаны между собой зависимостями, складывающимися из элементарных связей в виде цепочки – все они вместе образуют так называемую **пищевую цепь**, звенья которой зависят друг от друга: исчезновение фитопланктона приводит к исчезновению зоопланктона, а значит, и вторичных консументов (рис. 16).

Описанная выше пищевая цепь играет в озерах доминирующую роль. Но помимо нее в озерах существует немало других пищевых цепей. Например, на прибрежных растениях, наполовину находящихся под водой, на их надводных частях живут насекомые-фитофаги, питающиеся листьями. За счет этих насекомых, в свою очередь, кормятся птицы. Подводные части

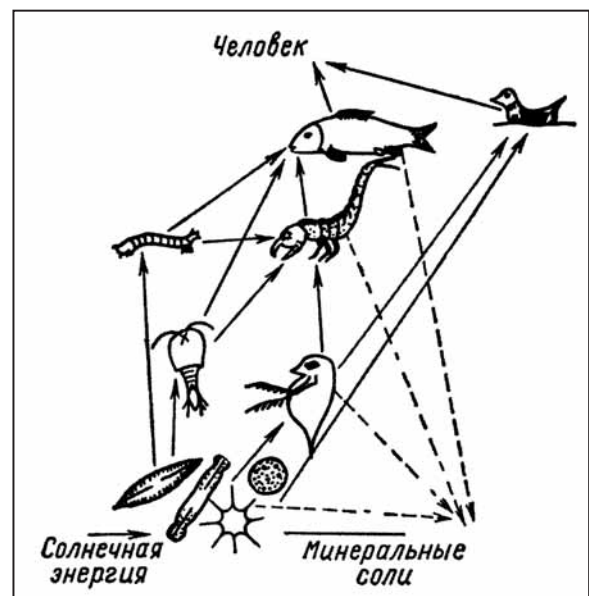


Рис. 16. Пищевая цепь в озере в сильно упрощенном виде: сплошные линии со стрелками направлены от пищи к консументам; пунктирные линии со стрелками отражают деятельность деструкторов (по: Дрё, 1976)

растений обглодывают водные насекомые и их личинки (например жуки-водолубы), а также брюхоногие моллюски типа прудовиков и катушек.



Рис. 17. Некоторые представители высшей водной растительности рек и озер Камчатки: Горец земноводный *Persicaria amphibia*

Растительная пища далеко не полно переваривается первичными консументами. В экскрементах последних содержится еще много растительных органических веществ, особенно легко усвояемых благодаря тому, что они измельчены в пищеварительном канале. Ими питается большое число видов, среди которых в основном преобладают равноногие ракообразные (называемые в обиходе червями). Пройдя через их пищеварительный канал, остатки органической пищи становятся добычей бактерий, которые окончательно разлагают их до минеральных солей и углекислого газа, вновь используемых растениями. Отсюда видно, что в природе существуют также пищевые цепи **деструкторов**, которые полностью разлагают органическое вещество (рис. 16).

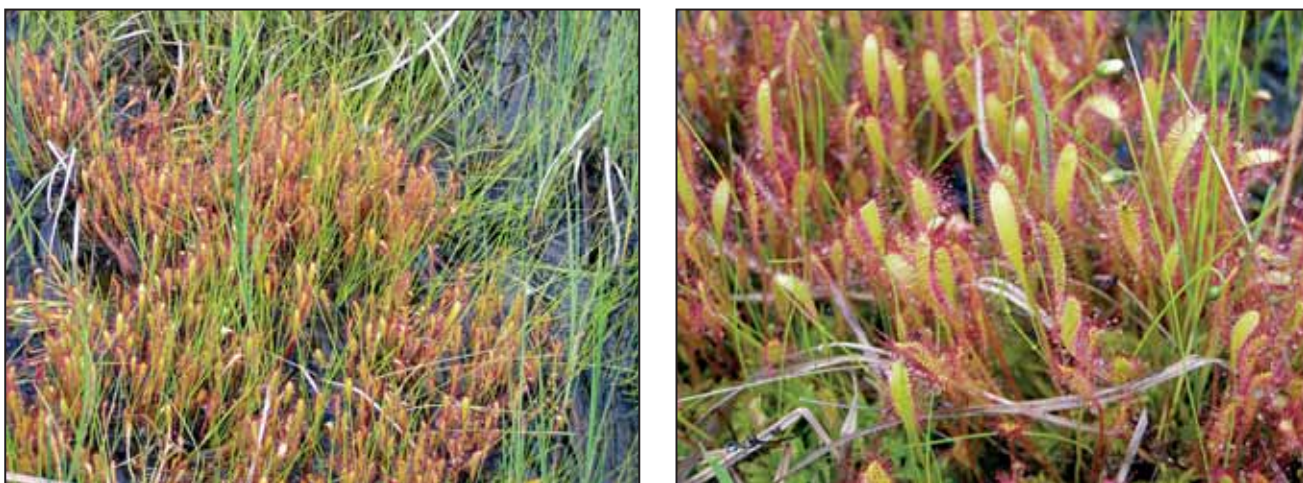


Рис. 18. Некоторые представители высшей растительности пойм, рек и озер Камчатки: Росянка английская *Drosera anglica*

Если продолжить анализ, представленный здесь в сильно упрощенном виде, то можно обнаружить, что пищевые цепи не изолированы друг от друга. Многие их уровни более или менее совпадают, и определенные виды полифагов могут участвовать в нескольких цепях и уровнях. Таким образом получается очень сложная картина.

Понятие пищевой цепи удобно для изложения, оно соответствует в отдельных случаях и реально наблюдаемым явлениям, но в целом носит несколько упрощенный характер. Точнее было бы говорить об очень сложной **трофической сети**, объединяющей все виды, обитающие в озерах и охватывающие все совершающиеся в них обменные процессы.

Таким образом, непрерывный поток материи и энергии постоянно пронизывает экосистему. Если экосистема стабильна, то ее можно сравнить с большой трубой, в один конец которой поступают минеральные соли и солнечная энергия, а из другого выходит живое вещество. Последнее может быть использовано внешними хищниками, например человеком, который, вылавливая из озера рыбу и поедая ее, составляет последнее звено пищевой сети. Человек в данном случае играет роль третичного или четвертичного консумента, но не будем упускать из вида, что, собирая кресс-салат на берегах озера по примеру многих других организмов, он может быть и первичным консументом (Дрё, 1976).

В нерковых озерах основным источником “нового” органического вещества является фитопланктон. На рис. 20–23 приведен ряд его представителей из озер п-ва Камчатка и о-ва Беринга.



Рис. 19. Некоторые представители синезеленых водорослей рек и озер Камчатки: колониальная водоросль – Сфероносток сливовидный *Sphaerionostoc priniiforme*. На Камчатке известен из оз. Налычевского и мелководных озер в бассейне р. Правый Кихчик (фото Д. Е. Гимельбранта)

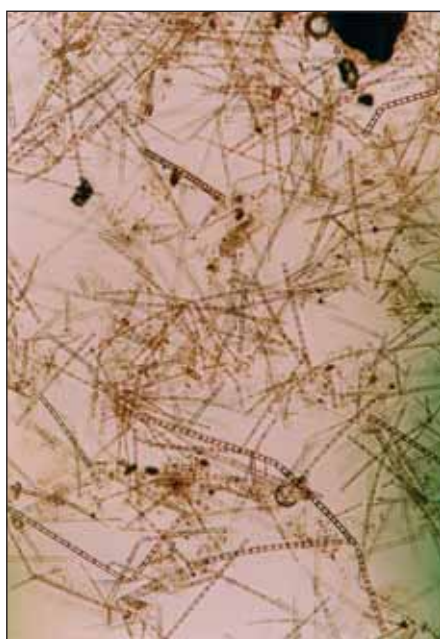


Рис. 20. Планктонная диатомея *Aulacoseira subarctica* из оз. Халактырского (слева) и планктонная диатомея *Tabellaria flocculosa* из оз. Лиственничного (справа) (фото Е. В. Лепской)

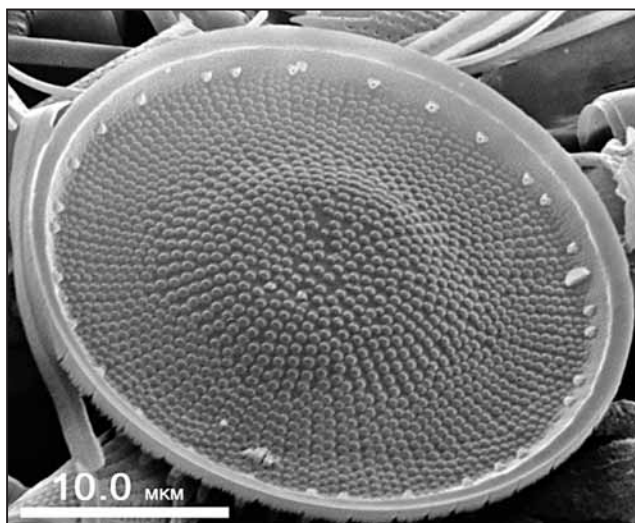
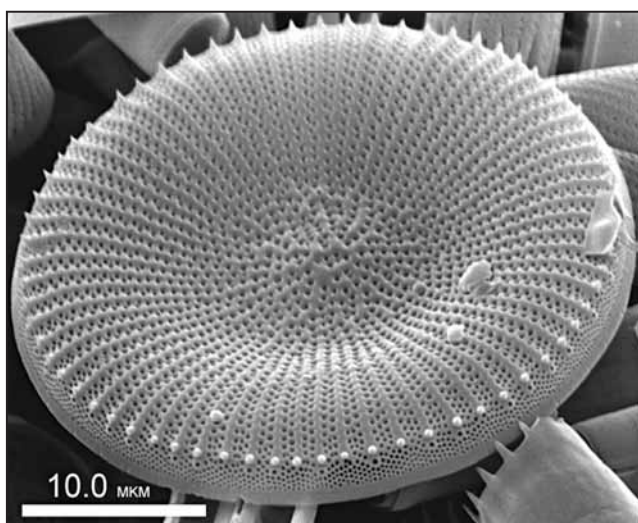


Рис. 21. Планктонная диатомея *Stephanodiscus alpinus* из оз. Курильского (слева – внешняя сторона створки, справа – внутренняя) (фото под электронным микроскопом Е. В. Лепской)

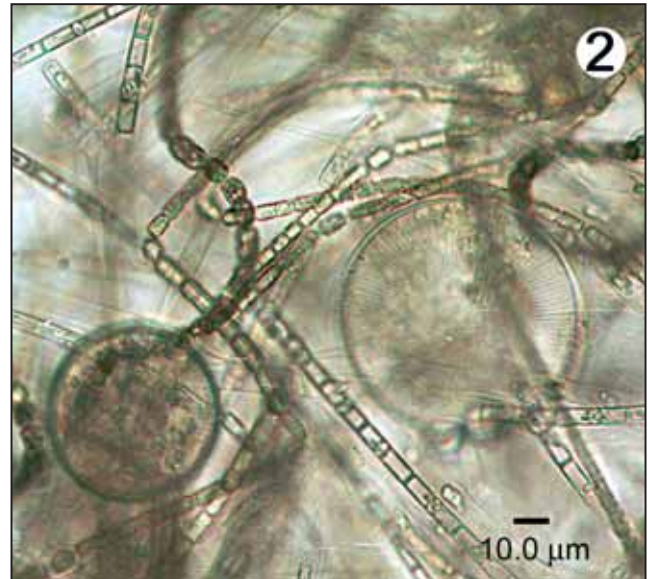
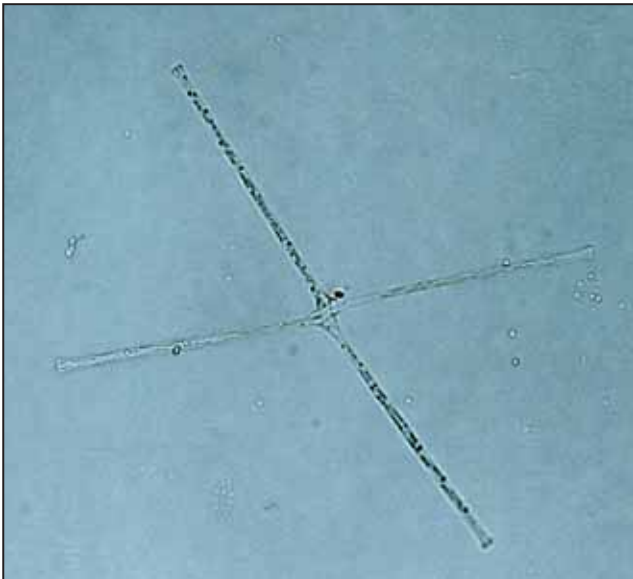


Рис. 22. Некоторые представители фитопланктона: *Asterionella formosa* – планктонная диатомея из оз. Паланского (слева); диатомовые (*Aulacoseira subarctica* и *Stephanodiscus* sp.) и синезеленая *Anabaena lemmermannii* водоросли из планктона оз. Саранного, расположенного на о-ве Беринга (справа) (фото Е. В. Лепской)

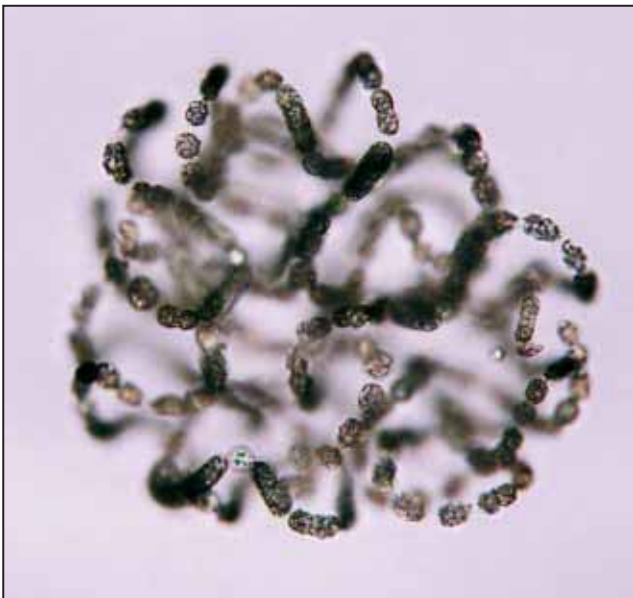


Рис. 23. Планктонная синезеленая водоросль *Anabaena lemmermannii* из оз. Саранного (слева) и зеленая *Dictyosphaerium* sp. из оз. Открытого (справа) (фото Е. В. Лепской)

В других разделах книги на рис. 83–85, 87, 147, 175, 254 и 299 показаны некоторые виды зоопланктона из озер Камчатки.