

УДК 574. 551

А. Л. Рижинашвили¹, О. Б. Максимова²**ОЦЕНКА ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ПЕРВИЧНОЙ
ПРОДУКЦИИ В МАЛОМ ОЗЕРЕ И ЕГО
ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС**

Разработан подход к оценке обеспеченности первичной продукции (фитопланктона) нитратным азотом в малых озерах. Для этого на примере ряда водоемов разного трофического статуса оценено отношение первичной продукции, определенной традиционным скляночным методом в кислородной модификации («скляночная продукция»), и полученной пересчетом содержания иона нитрата в воде по стехиометрии Рэдфилда («нитратная продукция»). Сделано предположение, что три типа этого отношения (меньше 1, равно 1, больше 1) отображают характер лимитирования продуцентов в экосистеме. Выявлено, что внутри одного и того же трофического типа могут быть водоемы, по-разному использующие свой продукционный потенциал в зависимости и от биогенной нагрузки, и, предположительно, от напряженности отношений фито- и бактериопланктона в их экосистемах.

Ключевые слова: первичная продукция, нитрат-ион, лимитирование продукции, продукционный потенциал озерной экосистемы, трофический статус.

Определение трофического статуса конкретных водоемов необходимо при выполнении различных гидробиологических и экологических исследований, как теоретических, так и прикладных: при анализе трофической структуры и биотических связей в гидроэкосистемах; анализе направленности сукцессионных процессов в них; установлении ресурсного потенциала и самоочистительных возможностей водоема; обосновании квот изъятия биоресурсов и предельной антропогенной нагрузки на озера и мн. др. Задача отнесения водоема к тому или иному трофическому типу может быть решена с использованием целого комплекса общепринятых переменных, главнейшие из которых: первичная продукция фитопланктона; биогенная нагрузка на водоем и концентрация форм биогенных элементов в его воде; биомасса фитопланктона и содержание хлорофилла *a* во взвеси [1, 4]. Однако размах варьирования значений каждой из них достаточно велик, что не всегда позволяет судить о реальной обеспеченности продукции фотоавтотрофов доступными ресурсами в экосистеме (например, запасом биогенных элементов и лабильного органического вещества). Это, в свою очередь, затрудняет суждение о продукционном потенциале водного объекта и его динамике. Основы решения этой проблемы намечены в работе [2], где предло-

© А. Л. Рижинашвили, О. Б. Максимова, 2017

жено использовать концентрацию соединений биогенных элементов (азота и фосфора) в воде как реально вступающее в биотический круговорот их количество в экосистеме, поддерживающее (обеспечивающее) определенный уровень продукции фитопланктона. Переход от концентрации азота и фосфора к первичной продукции возможен с помощью известного соотношения Рэдфилда [9]. Для целей нашей работы мы рассматриваем это стехиометрическое отношение как удобную модель для расчетов, позволяющую оценить условную обеспеченность первичной продукции биогенным элементом: может ли поддерживаться наблюдаемый уровень первичной продукции тем или иным элементом, содержащимся в определенной концентрации. Проблема выбора соединений азота или фосфора для таких вычислений тесно связана с концепцией лимитирования трофности. При установлении лимитирующего продукцию элемента скорость самой продукции возможно рассчитать по его концентрации в воде. Для морских экосистем имеется успешный опыт такого подсчета [9]. Традиционно считается, что большинство водоемов умеренной зоны лимитировано по фосфору [1, 4—5]. Это представление в основном связано с меньшей растворимостью, и, следовательно, меньшей доступностью соединений фосфора для фитопланктона по сравнению с азотом [16]. Основной фонд фосфора сосредоточен в литосфере, тогда как азота — в атмосфере. Азотсодержащие вещества могут образовываться в самом водоеме и в ходе азотфиксации, которую способны осуществлять цианобактерии и вообще целый ряд прокариотических организмов [16]. Однако процесс этот весьма энергозатратный. В последнее время появляется все больше указаний на лимитирование фитопланктона азотом, особенно в мелководных озерах и в некоторых природных зонах [6, 16, 17, 20]. Поэтому оценка обеспеченности первичной продукции азотом представляется важной. Среди форм азота, органические азотсодержащие соединения сами являются результатом первичного продуцирования, и, по нашему мнению, их содержание не может быть использовано в оценке обеспеченности последнего. Ионы NH_4^+ , NO_3^- и NO_2^- , нередко поступающие с водосбора или образующиеся в ходе внутриводоемного цикла азота, непосредственно используются фитопланктоном в ходе продукции [3]. Из них NO_2^- , как правило, наблюдается в воде всегда в исчезающе малых концентрациях [8]. Нитратный анион заметно преобладает по концентрации среди всех этих форм в условиях достаточной аэрации водной толщи (окислительная обстановка) озер, а также за счет нитрификации [8]. К тому же нитратный азот, в отличие от аммонийного, легко накапливается в воде при поступлении его с водосбора [8]. Ион аммония может вовсе исчезать из воды, как в ходе нитрификации, так и переходя в газовую фазу (NH_3) при значениях pH около 8 и выше, которые отмечаются во время интенсивной жизнедеятельности фитопланктона — «цветения» воды [3]. Явление «цветения», как известно, характерно для евтрофных и гипертрофных водоемов. В сложившейся практике исследований трофического статуса водоемов часто используют данные по содержанию именно нитратной формы минерального азота [13]. Это тем более важно, что NO_3^- превалирует в озерах с хозяйственно преобразованным водосбором [12]. Исходя из сказанного, выбор нитратного иона для анализа вопроса об обеспеченности первичного продуцирования азотом в экосистеме вполне оправдан.

Поставлена цель разработки подхода к оценке обеспеченности первичной продукции (фитопланктона) нитратным азотом в малых озерах (на примере водоемов северо-запада европейской части РФ и сопредельной страны — Латвии). Для этого решались две задачи: 1) на примере ряда всесторонне изученных (в отношении гидробиологического режима) водоемов разного трофического статуса оценить отношение первичной продукции, определенной традиционным скляночным методом в кислородной модификации, называемым также методом «темных и светлых склянок» («скляночная продукция»), к полученной пересчетом содержания нитрата в воде по стехиометрии Рэдфилда («нитратная продукция»); 2) на примере одного модельного водоема (не входящего в выборку для решения первой задачи) рассмотреть изменчивость упомянутого отношения в вегетационные периоды разных лет. Выбор озера в качестве модельного определяется степенью автохтонности его режима: то есть, водоем должен находиться в основном под влиянием метеорологических условий конкретного года. Автохтонный режим предопределяет оборот одного и того же количества веществ внутри водоема в ходе двух противоположно направленных процессов — первичной продукции и деструкции. Эта особенность позволяет приближенно рассматривать имеющийся в воде нитратный азот как высвобождающийся в результате разрушения автохтонного органического вещества, образованного при продукции. Анализ отношения «нитратная» продукция/«скляночная» продукция во всех озерах проведен с учетом данных по уровню содержания легко окисляемых органических соединений в воде (по величинам показателя БПК₅, который наиболее часто используется для характеристики этого уровня), ибо их запас создает трофические условия для бактериопланктона, выступающего конкурентом фитопланктона [5].

Материал и методика исследований. В работе анализируются годовая первичная продукция фитопланктона и среднегодовая концентрация нитратного аниона, катиона аммония и общего фосфора в воде семи малых озер Латгальской возвышенности (юго-восточная Латвия), все данные по которым для целей настоящей статьи взяты из опубликованных материалов работ Института озероведения РАН [10]. Озера латгальской группы выбраны для исследования, поскольку: во-первых, разнотипны по своим морфометрическим характеристикам и уровню биогенной нагрузки, что позволяет рассматривать различные варианты лимитирования первичной продукции в их экосистемах; во-вторых, все компоненты их трофической структуры изучены достаточно полно в многолетнем режиме. Значения всех используемых в настоящей работе переменных по этим озерам получены стандартными общепринятыми методами, которые приведены в цитируемой работе. В частности, первичная продукция фитопланктона измерена скляночным методом в кислородной модификации («скляночная» продукция, А).

Для модельного водоема использованы наши многолетние (2012—2015 гг.) измерения первичной продукции и ряда химических показателей воды. В качестве модельного объекта выбрано малое мелководное оз. Гупуярви, расположенное на Карельском перешейке Ленинградской обл. Выбор в качестве модельного определен выраженным автохтонным режимом этого водного объекта (см. ниже в этом разделе его краткую лимнологическую характеристику). Определение первичной продукции на оз. Гупуярви выпол-

нено также скляночным методом в летний период. В этот же период параллельно с определением продукции измерены некоторые гидрохимические показатели: концентрация NO_3^- , БПК₅. Концентрация иона NO_3^- определялась потенциометрическим методом (подробное описание методики см. [19]). Показатель БПК₅ определен по стандартной методике, применявшейся и для озер Латгалии (см. выше). В 2015 г. проведено определение концентрации хлорофилла *a* [18].

«Нитратная» продукция $A_{\text{NO}_3^-}$ для всех озер (г С/м² в сезон¹) рассчитана по выражению, составленному нами с учетом соотношения Рэдфилда:

$$A_{\text{NO}_3^-} = [((\text{NO}_3^-/62\ 000) \cdot 8,625 \cdot 32\ 000) / (3,2 \cdot 1000)] \cdot 1000 \cdot h \cdot n, \quad (1)$$

где NO_3^- — концентрация нитрата в воде, мг/дм³; 62 000 (мг/моль) — молярная масса NO_3^- аниона; 8,625 — величина соотношения Рэдфилда между молярными концентрациями O_2 и нитрата; 32 000 (мг/моль) — молярная масса O_2 ; 3,2 — коэффициент перехода к единицам мг С/дм³; 1000 — коэффициент для перехода на м³; 1000 — коэффициент для пересчета мг С в г С; *h* — глубина прозрачности (м, для перехода на м²); *n* — количество дней сезона.

Несмотря на то, что проводится анализ обеспеченности продукции нитратным азотом, на примере озер Латгалии выполнено дополнительное вычисление, учитывающее и содержание иона аммония. Это позволяет увидеть возможное смещение оценки обеспеченности продукции при использовании данных по разным формам минерального азота. С этой целью по аналогичному выражению рассчитана «аммонийная» продукция $A_{\text{NH}_4^+}$ (г С/м² в сезон):

$$A_{\text{NH}_4^+} = [((\text{N-NH}_4^+/14\ 000) \cdot 8,625 \cdot 32\ 000) / (3,2 \cdot 1000)] \cdot 1000 \cdot h \cdot n, \quad (2)$$

где N-NH₄⁺ — концентрация аммонийного азота в воде, мг/дм³; 14 000 (мг) — атомная масса азота; 8,625 — величина соотношения Рэдфилда между молярными концентрациями O_2 и азота; 32 000 (мг/моль) — молярная масса O_2 ; 3,2 — коэффициент перехода к единицам мг С/дм³; 1000 — коэффициент для перехода на м³; 1000 — коэффициент для пересчета мг С в г С; *h* — глубина прозрачности (м, для перехода на м²); *n* — количество дней сезона.

Для латгальских озер также был проведен расчет «фосфорной» продукции A_p (г С/м² в сезон) по выражению, видоизмененному с учетом соотношения Рэдфилда для фосфора:

¹ Под «сезоном» во всех расчетах нами понимается либо календарный год (для Латгальских озер, однако, расчетный период для них принимается в 214 сут, а не 365, поскольку учитывается только безледная часть года), либо летний период (июнь — август; для Гупуярви).

$$A_p = [(P_t/31000) \cdot 138 \cdot 32000] / (3,2 \cdot 1000) \cdot 1000 \cdot h \cdot n, \quad (3)$$

где P_t — концентрация общего фосфора в воде, мг/дм³; 61 000 (мг) — атомная масса фосфора; 138 — величина соотношения Рэдфилда между молярными концентрациями O₂ и фосфора; 32 000 (мг/моль) — молярная масса O₂; 3,2 — коэффициент перехода к единицам мг С/дм³; 1000 — коэффициент для перехода на м³; 1000 — коэффициент для пересчета мг С в г С; h — глубина прозрачности (м, для перехода на м²); n — количество дней сезона.

Для оз. Гупуярви вычисление «фосфорной» продукции проведено не было, так как содержание общего фосфора оказалось следовым.

Расчет через кислород удобен тем, что позволяет в процессе работы непосредственно сравнивать полученные расчетом результаты и первичные данные «скляночных опытов».

Краткая характеристика модельного оз. Гупуярви. Озеро расположено в районе железнодорожной станции Васкелово (Всеволожский р-н Ленинградской обл). У озера очень небольшая величина удельного водосбора (7,71), что предопределяет его автохтонный режим [19]. Водосбор на 65% покрыт садоводствами, остальная часть его территории занята лесом. Водоем сточный — из него вытекает небольшой безымянный ручей. Площадь зеркала составляет 0,28 км², на долю литорали приходится 21%. Средняя глубина — 2,14 м, максимальная — 3,8 м. По данным наших регулярных обходов береговой территории, озеро не подвергается воздействию каких-либо локальных источников загрязнения, кроме поверхностного стока с водосборной территории. Подробное описание водоема в связи с ландшафтными особенностями водосбора опубликовано нами ранее [19].

Результаты исследований и их обсуждение

Обеспеченность первичной продукции нитратом и аммонием в Латгальских озерах. Расчет отношения «нитратной» A_{NO_3} к «скляночной» A первичной продукции для озер Латгалии показал следующие три типа условного отклика первичного продуцирования на содержание иона нитрата в воде (табл. 1): нитрат полностью обеспечивает первичную продукцию (отношение близко к 1); нитрат частично обеспечивает первичную продукцию (отношение менее 1 и около 0,5); нитрат потенциально обеспечивает скорость первичной продукции в несколько (1,34—3,11) раз большую реально наблюдаемой. Примечательно, что расчет обеспеченности с включением также аммонийной формы минерального азота (табл. 2) принципиально не смещает выводы, полученные с использованием только нитрата. При этом скорость продукции, вычисленная по общему фосфору (с учетом все той же стехиометрии Рэдфилда), всегда во много (2—6,5) раз превышает полученное скляночным методом значение. Таким образом очевидно, что значения скорости «нитратной» продукции гораздо ближе к реально наблюдаемым «скляночным», чем «аммонийная» и «фосфорная» продукция. Это подтверждает обоснованность расчетов потенциальной продукции по нитрату.

1. Отношения «скляночной», «нитратной», «фосфорной» первичной продукции в разногипстных озерах Латгальской возвышенности

Озера	$\frac{H_{ср}, м}{H_{макс}}$	L_{N_1} г/м ² ·год	L_{P_1} г/м ² ·год	$\frac{L_N}{L_P}$	NO_3^- мг/лм ³	$A, г$ С/м ² ·год	$A_{NO_3^-}, г$ С/м ² ·год	$\frac{A_{NO_3^-}}{A}$	P_{10} мг/лм ³	$A_P, г$ С/м ² ·год	$\frac{A_P}{A}$	БПК ₅ , мг O ₂ /лм ³
Лаборжское	$\frac{2,5}{4,0}$	—	1,41	—	0,55	350	152,0	<u>0,44</u>	0,08	653,3	1,87	5,40
Рудушское	$\frac{4,2}{8,0}$	5,13	0,28	18,3	0,52	250	274,0	1,10	0,07	1088	4,35	3,05
Грижанское	$\frac{4,5}{7,0}$	3,29	0,16	20,6	0,26	220	109,1	0,50	0,06	742,9	3,38	2,55
Илзес	$\frac{2,4}{5,0}$	1,91	0,66	2,9	0,15	102	88,4	<u>0,87</u>	0,03	521,6	5,11	1,70
Лапийтис	$\frac{1,8}{3,5}$	9,46	0,81	11,7	0,23	68	115,7	<u>1,70</u>	0,03	445,2	6,55	1,70
Удринка	$\frac{7,8}{26,0}$	—	0,53	—	0,19	110	147,6	1,34	0,03	687,6	6,25	1,40
Балтас	$\frac{4,8}{14,0}$	—	—	—	0,30	92	285,8	3,11	0,02	562	6,11	1,40

Пр и м е ч а н и е. $H_{ср}$ — средняя глубина; $H_{макс}$ — максимальная глубина; L_N и L_P — внешняя биогенная нагрузка на водоем соответственно по азоту и по фосфору; A — первичная продукция фитопланктона, определенная скляночным методом в кислородной модификации («скляночная» продукция); $A_{NO_3^-}$ — первичная продукция, рассчитанная нами, исходя из концентрации нитрата в воде (формула (1)), «нитратная» продукция; A_P — первичная продукция, рассчитанная нами, исходя из концентрации общего фосфора P_1 в воде (формула (3)). Все данные, кроме $A_{NO_3^-}$ и A_P , взяты из опубликованных материалов [10]. Подчеркнуты значения $A_{NO_3^-}/A$ и выделены жирными значения A для наиболее мелководных водоемов, близких по своей морфометрии к модельному оз. Гуцуярви. «—» — данные отсутствуют.

2. «Аммонийная» продукция и отношение суммы «аммонийной» и «нитратной» продукции к «скляночной» продукции в озерах Латгальской возвышенности

Озера	NH_4^+ , мг/дм ³	$A_{\text{NH}_4^+}$, г С/м ² -год	$\frac{A_{\text{NH}_4^+} + A_{\text{NO}_3^-}}{A}$
Лаборжское	0,050	47,8	0,57
Рудушское	0,010	17,7	1,17
Грижанское	0,016	22,5	0,60
Илзес	0,003	5,1	0,92
Лапийтис	0,008	13,2	1,90
Удринка	0,002	5,4	1,39

Примечание. $A_{\text{NH}_4^+}$ — первичная продукция, рассчитанная нами, исходя из концентрации аммония в воде (формула (2)), «аммонийная» продукция. Данные по содержанию катиона аммония взяты из опубликованного материала [10]. Для оз. Балтас данные по содержанию иона аммония отсутствуют.

В целом обеспеченность нитратом и аммонием растет по мере снижения трофического статуса озера (см. табл. 1, 2). Из всей выборки озер в ряду близких по своим морфометрическим характеристикам мелководных водоемов (Лапийтис — Илзес — Лаборжское) с нарастанием первичной продукции и трофического статуса отношение $A_{\text{NO}_3^-}/A$ закономерно уменьшается. Это еще раз иллюстрирует предположение о ведущей роли азота в продукционных процессах в озерных экосистемах.

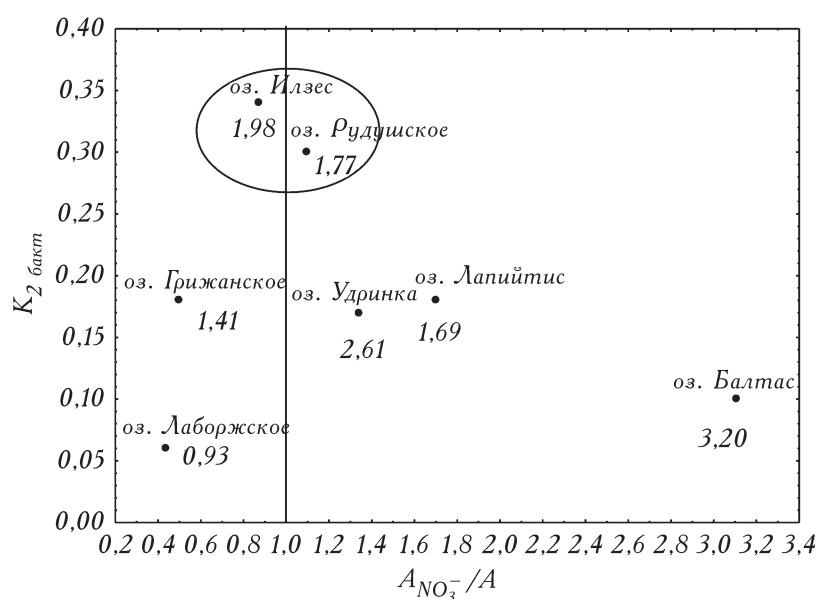
Мы предполагаем, что три типа величин отношения $A_{\text{NO}_3^-}/A$ (< 1 , ≈ 1 , > 1) отображают характер лимитирования продуцентов. При равенстве «нитратной» и «скляночной» продукции водоем лимитирован по азоту. Это, вероятно, может происходить по двум причинам: либо вследствие исходно низкой внешней нагрузки по азоту (оз. Илзес); либо в силу конкуренции фитопланктона с бактериопланктоном. Вторая причина вытекает из того факта, что в озерах с $A_{\text{NO}_3^-} = A$ (Илзес, Рудушское) наблюдается самая высокая эффективность роста бактериопланктона (рисунок). Не в последнюю очередь это может быть связано с запасами лабильного органического вещества. Для латгальских озер было установлено, что коэффициент эффективности роста K_2 бактерий планктона положительно связан с БПК₅ [7]. Для рек и эстуариев показана прямая связь K_2 и содержания растворенного органического вещества [11]. Данное наблюдение согласуется с широко распространенным взглядом о лимитировании бактерий лабильным органическим веществом, как правило, автохтонного происхождения [5, 14—15], концентрация которого может быть выражена именно с помощью БПК₅. По крайней мере, в оз. Рудушском, где отмечается довольно высокое значение БПК₅, можно предполагать действие такого лимитирования. При $A_{\text{NO}_3^-}/A$ больше 1 первичная продукция лимитирована фосфором (озера Удринка, Лапийтис, Балтас). В этом случае, скорее всего, могут присутствовать факторы, ослабляющие использование фитопланктоном имеющихся запасов фосфора в воде. В таких озерах, как Удринка и Балтас, неблагоприятные трофические условия

могут быть обусловлены их глубоководностью, а в мелководном оз. Лапийтис фосфорное лимитирование, возможно, связано с наиболее интенсивным зарастанием зеркала макрофитами (среди всех озер достигает 50%), большей частью (80%) представленных плавающими формами [10], которые либо «перехватывают» фосфор у фитопланктона, либо затеняют его. В случае, когда $A_{NO_3^-}/A$ меньше 1 (озера Лаборжское, Грижанское), озерные экосистемы, видимо, не лимитированы ни азотом, ни фосфором. Это верно, по крайней мере, для Лаборжского озера, которое имеет высочайшую из всех фосфорную нагрузку и, как можно полагать, учитывая интенсивный внешний водообмен (коэффициент водообмена $K_w = 5,20$), достаточно большую азотную нагрузку². Возможно, что в этой группе озер на первичную продукцию оказывают влияние какие-либо другие факторы, а не содержание и доступность соединений биогенных элементов. Выявлено, что отношение $A_{NO_3^-}/A$ достоверно увеличивается с возрастанием глубины прозрачности озер ($r = 0,85$, 5%-ный уровень значимости) (см. рисунок). Таким образом, при средних значениях прозрачности для данных водоемов наблюдается лимитирование по азоту (хотя бы по нитратному), при высоких — по фосфору. Учитывая, что прозрачность воды находится в связи с устойчивостью экосистемы водоема [1], можно рассматривать показатель $A_{NO_3^-}/A$ как системообразующий в прогнозе ее состояния.

Обеспеченность первичной продукции нитратом в оз. Гупуярви. В модельном оз. Гупуярви отношение «нитратной» к «скляночной» продукции меняется по годам: в 2012 и 2014 гг. продукция лимитирована, вероятно, фосфором, а в 2015 г. — нитратным азотом (табл. 3). Таким образом, по вегетационным сезонам разных лет меняется не только скорость первичной продукции, но и лимитирующий экосистему элемент. Это может быть объяснено уменьшением азотной нагрузки на водоем в 2015 г., произошедшим вследствие разных причин. Одна из таких причин — выпадение несколько меньшего количества осадков летом 2015 г., по сравнению, например, с сезоном 2014 г. (по данным Северо-Западного Управления гидрометеослужбы, <http://www.meteo.nw.ru/>). Как известно, для озер с маленьким водосбором основным источником нитратов служат атмосферные осадки [8], в которых этот ион преобладает по концентрации среди всех форм азота. Действительно, есть указание на то, что при низком уровне осадков озера лимитированы по азоту [16]. Осадки, видимо, могут действовать и косвенно, вымывая анион нитрата из почв водосбора.

Нужно отметить, что на оз. Гупуярви по годам отчетливо возрастают среднесезонные величины БПК₅. Предполагается, что в 2015 г. в оз. Гупуярви метаболическая активность бактериопланктона (продукция на единицу ассимилированной энергии) в силу большего количества лабильных органических соединений в воде могла достигнуть максимума. Это обстоятельство и поддержало условия азотного лимитирования фитопланктона.

² Озера с большей степенью проточности, как правило, подвергаются повышенной азотной нагрузке. Например, оз. Лапийтис имеет самый высокий коэффициент внешнего водообмена $K_w = 6,40$ [10] и самую высокую азотную нагрузку (см. табл. 1), что еще раз подчеркивает, что указанное озеро не может быть лимитировано по азоту, поскольку получает его в избытке.



1. Эмпирическая взаимосвязь коэффициента эффективности роста бактериопланктона ($K_{2\text{бакт}}$) и отношения «нитратной» к «скляночной» продукции NO_3^-/A для озер Латгальской возвышенности (данные по $K_{2\text{бакт}}$ из [10]). Эллипсом выделены озера с $\text{NO}_3^-/A \approx 1$. Цифры у эмпирических точек — значения глубины прозрачности, м (взяты из [10]). Выявлена взаимосвязь NO_3^-/A и глубины прозрачности ($r = 0,85$, 5%-ный уровень значимости).

3. Продукционные характеристики оз. Гупуярви в вегетационные сезоны разных лет

Годы	A , г С/м ² -сезон	NO_3^- , мг/дм ³	NO_3^- , г С/м ² -сезон	NO_3^-/A	БПК ₅ , мг О ₂ /дм ³
2012	29,4	0,39	123,3	4,19	2,58
2013	35,0	—	—	—	2,38
2014	65,4	0,73	233,5	3,57	3,27
2015	60,4	0,19	63,7	1,05	4,32

П р и м е ч а н и е. Вегетационный сезон принят равным 92 дням.

Оценка трофического статуса оз. Гупуярви, проведенная с использованием традиционного показателя — первичной продукции фитопланктона, позволяет во все сезоны наблюдений отнести этот водоем к трофическому типу «мезотрофный» [1]. Для 2015 г. дополнительно тот же статус подтверждается величиной концентрации хлорофилла, которая составила $3,66 \pm 0,364$ мг/м³. Однако обеспеченность продукции нитратом (величина показателя NO_3^-/A) в 2015 г. дает возможность предположить усиление евтрофикации и возможное повышение трофического статуса водоема (с мезотрофного на евтрофный) в последующие годы.

Заключение

При одном и том же трофическом статусе и близком уровне первичной продукции экосистема озера может обладать неодинаковым продукционным потенциалом. Введенный нами показатель отношения «нитратной» к «скляночной» продукции позволяет рассматривать продукционные процессы в водоемах и прогнозировать их евтрофирование с позиции обеспечения продуцентов биогенными элементами (прежде всего, нитратным азотом). Это, на наш взгляд, придает шкале трофности конкретный экологический смысл, так как демонстрирует, что внутри одного и того же трофического типа могут быть водоемы, по-разному использующие свой продукционный потенциал в зависимости и от биогенной нагрузки, и, предположительно, от напряженности биотических отношений продуцентов (фито- и бактерио- планктона) в их экосистемах.

Предположения о лимитировании фитопланктона по нитратному азоту при высоком уровне содержания лабильного органического вещества и о большей эффективности роста бактериопланктона в этих же условиях согласуются с наблюдениями других авторов [14]. Особенно ярко напряженность отношений водорослей и прокариот выявляется при большом содержании азота в лабильном органическом веществе. Известно [11, 15], что с возрастанием концентрации органического азота увеличивается бактериальная продукция и эффективность роста бактерий.

Дальнейшие исследования должны быть направлены на поиск критических значений содержания нитрата и БПК₅ для водоемов с разными лимническими особенностями и различным уровнем трофии. При таком анализе важно изучать всю совокупность процессов азотного цикла в водных экосистемах.

**

Поставлено мету розробити підхід до оцінки забезпеченості первинної продукції (фітопланктону) нітратним азотом у малих озерах. Для цього на прикладі ряду водойм різного трофічного статусу РФ і Латвії оцінено відношення значень первинної продукції, які визначено традиційним склянковим методом у кисневій модифікації («склянкова продукція»), до тих, які отримано перерахунком вмісту йона нітрату у воді по стехіометрії Редфілда («нітратна продукція»). Зроблено припущення, що три типи значень цього відношення (менше 1, дорівнює 1, більше 1) відображають характер лімітування продуцентів в екосистемі. Виявлено, що всередині одного й того самого трофічного типу можуть бути водойми, які по-різному використовують свій продукційний потенціал в залежності і від біогенного навантаження, і, вірогідно, від напруженості відносин фіто- і бактеріопланктону в їхніх екосистемах.

**

The goal of this study is to develop an approach to assessing the endowment of primary production (phytoplankton) by nitrate in small lakes. On the example of a number of lakes of different trophic status of Russia and Latvia a ratio between primary production (measured by traditional method of dark and light bottles) and the production obtained by conversion of concentration of nitrate in the water (by stoichiometry of Redfield), «nitrate production», was calculated. The assumption that three types of this ratio (less than 1, equal to 1, greater than 1) indicate the nature of the limitation of the producers in the ecosystem was made. It

was revealed that within the same trophic type there are water bodies differently use its production potential depending on the nutrient load and, presumably, on the tension of relationship of phyto- and bacterioplankton in their ecosystems.

**

1. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология / Под ред. В. В. Хлебовича. — СПб.: Наука, 2013. — 343 с.
2. Бикбулатов Э.С., Степанова И.Э. Оценка трофности Рыбинского водохранилища с помощью потенциала регенерации биогенных элементов // Вод. ресурсы. — 2002. — Т. 29, № 6. — С. 721—726.
3. Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Степанова И.Э. Гидроксиламин и гидразин в водных экосистемах. — Рыбинск: Рыбин. дом печати, 2007. — 128 с.
4. Бульон В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. — СПб.: Наука, 1994. — 222 с.
5. Бульон В.В. Взаимоотношения между фитопланктоном и бактериями и их реакция на содержание фосфора в воде (на примере озер Карельского перешейка) // Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа. — СПб.: ЗИН, 1999. — С. 115—134.
6. Гашкина Н.А., Моисеенко Т.И. Лимитирование трофности малых озер по основным биогенным элементам // Докл. АН. — 2010. — Т. 435, № 3. — С. 394—398.
7. Драбкова В.Г. Продукция и гетеротрофная активность бактериопланктона // Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер / Под ред. В. Г. Драбковой, Е. А. Стравинской. — Л.: Наука, 1989. — С. 102—117.
8. Лозовик П.А., Борогулина Г.С. Соединения азота в поверхностных и подземных водах Карелии // Вод. ресурсы. — 2009. — Т. 36, № 6. — С. 694—704.
9. Несветова Г.И. Гидрохимические условия функционирования экосистемы Баренцева моря. — Мурманск: ПИНРО, 2002. — 295 с.
10. Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер / Под ред. В. Г. Драбковой, Е. А. Стравинской. — Л.: Наука, 1989. — 268 с.
11. Benner R. Molecular indicators of the bioavailability of dissolved organic matter // Aquatic ecosystems: interactivity of dissolved organic matter. — Amsterdam: Elsevier, 2003. — P. 121—137.
12. Hayes N.M., Vanni M.J., Horgan M.J., Renwick W.H. Climate and land use interactively affect lake phytoplankton nutrient limitation status // Ecology. — 2015. — Vol. 96, N 2. — P. 392—402.
13. Howden N.J.K., Burt T.P. Statistical analysis of nitrate concentrations from the rivers Frome and Piddle (Dorset, UK) for the period 1965—2007 // Ecohydrology. — 2009. — V. 2. — P. 55—65.
14. Joint I., Henriksen P., Fonnes G.A., et al. Competition for inorganic nutrients between phytoplankton and bacterioplankton in nutrient manipulated mesocosms // Aq. Microb. Ecol. — 2002. — Vol. 29. — P. 145—159.

15. *Kritzberg E.S., Cole J.J., Pace M.M., Graneli W.* Does autochthonous primary production drive variability in bacterial metabolism and growth efficiency in lakes dominated by terrestrial C inputs? // *Ibid.* — 2005. — Vol. 38. — P. 103—111.
16. *Moss B., Jeppesen E., Sondergaard M., et al.* Nitrogen, macrophytes, shallow lakes and nutrient limitation: resolution of a current controversy? // *Hydrobiologia.* — 2013. — Vol. 710. — P. 3—21.
17. *Ozkan K., Jeppesen E., Sondergaard M., et al.* Contrasting roles of water chemistry, lake morphology, land-use, climate and spatial processes in driving phytoplankton richness in the Danish landscape // *Hydrobiologia.* — 2013. — Vol. 710. — P. 173—187.
18. *Report of SCOR-UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments (June 4—6, 1964).* — Paris: UNESCO, 1964. — 12 p.
19. *Rizhinashvili A.L.* Small and shallow previously unstudied lakes: land-use, overgrowth and eutrophication // *Manag. of Environ. Quality.* — 2017. — Vol. 28, N 1. — P. 120—136.
20. *Vanni M.J., Renwick W.H., Bowling A.M., et al.* Nutrient stoichiometry of linked catchment-lake systems along a gradient of land use // *Freshw. Biol.* — 2010. — Vol. 56. — P. 791—811.

¹ Санкт-Петербургский Филиал
Института истории естествознания
и техники РАН, РФ

² Государственный научно-исследовательский
институт озерного и речного рыбного хозяйства,
Санкт-Петербург, РФ

Поступила 17.08.17