

ЗОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В МАЛЫХ ОЗЕРАХ¹

© 2011 г. Н. А. Гашкина

*Институт водных проблем Российской академии наук
119333 Москва ул. Губкина, 3*

Поступила в редакцию 10.12.2009 г.

По результатам широкомасштабных исследований химического состава вод малых озер на Европейской территории России дана характеристика распределения и соотношений биогенных элементов и органического вещества с позиций зональной предопределенности интенсивности их круговорота. Выявлены широтные закономерности лимитирования продуктивности озер по основным биогенным элементам. Предложена классификация озер как системы, основанной на процентном распределении органического углерода, форм азота и фосфора, а также трофическом статусе и общности показателей, характеризующих происхождение ОВ и степени его трансформации.

Ключевые слова: биогенные элементы, автохтонное и аллохтонное органическое вещество, трофический статус, лимитирование, евтрофирование.

Проблема евтрофирования природных вод в середине прошлого века — отклик на индустриальную революцию, сопровождающуюся ростом населения и развитием сельского хозяйства. Резкое возрастание скорости накопления органического вещества (ОВ) и питательных элементов в озерах под влиянием человеческой деятельности на водосборах (урбанизация, коммунально-бытовые стоки, органические и минеральные удобрения, смываемые с полей во время складирования и после внесения в почву, смыв плодородного слоя почвы, особенно после распашки склонов, животноводство, рекреация и др.) приводит к неконтролируемому поступлению Р, N и ОВ. При дополнительном поступлении Р в составе стоков соотношение меняется и происходит накопление его в водоемах с комплексом последующих нарушений в экосистеме [18]. Антропогенное евтрофирование водотоков и водоемов в основном сводится к увеличению внутриводоемного синтеза ОВ вследствие возрастающего количественного развития и повышенной фотосинтетической деятельности основных продуцентов: фитопланктона, перифитона и высшей водной растительности, что приводит к комплексу прямых и опосредованных негативных последствий [21]. При антропогенном евтрофировании, нетоксичном загрязнении вод ОВ происходят те же процессы, что и при эволюционном развитии озер за счет внутренних факторов, но с более высокими скоростями [1].

Во многих крупных эвтрофных озерах Европы и Северной Америки обозначилась тенденция в сто-

рону их олиготрофирования как следствие успешного управления потоками фосфора на водосборах (уменьшение сброса в крупные водные системы загрязненных биогенными элементами стоков: коммунальных, хозяйственных, производственных — и их очистка) [23]. Однако проблема эвтрофирования вод остается актуальной в XXI в.

Природные циклы элементов претерпели существенные изменения вследствие человеческой деятельности. Так, по оценкам [29] начиная с 1700-х гг. глобальные изменения количеств включенных в оборот С, N, Р соответственно составили (280, 1.27, —) 10^9 т вследствие эмиссии, (200, 6.3, 2.26) 10^9 т — изменения землепользования, (—, 2.2, 0.56) 10^9 т — применения удобрений, (9.3, 1.9, 0.26) 10^9 т — сточных вод, а для Р — 0.03 10^9 т — вследствие использования моющих средств. По данным оценкам, в первую очередь изменение землепользования в целом приводят к значительному увеличению их стока из почвенных горизонтов в водоемы, а уж потом — применение удобрений.

Несмотря на то, что приток биогенов и евтрофирование водных систем взаимосвязаны, этот процесс осложнен биогехимическими процессами на водосборе. В экосистемах водоемов, в которых продукция экосистемы положительна, аллохтонные ОВ играют незначительную роль в процессах биотического круговорота, тогда как в водоемах, где продукция экосистемы отрицательна, они активно вовлекаются в биологический круговорот [1]. Надежность оценок биопродуктивности водоемов по расчетным зависимостям для отдельных трофических звеньев по отдельным параметрам и индикаторам трофиче-

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты 07-05-00302, 10-05-00854).

ского статуса снижается из-за различий долей аллохтонного и автохтонного вещества по географическим зонам и регионам в зависимости от соотношения водоем–водосбор и водообмена [14].

Цель работы – дать оценку распределения и соотношения биогенных элементов и органического вещества озер в широтной срезе, определить трофических статус озер, лимитирование продукционных процессов и представить классификацию озер различных природно-климатических регионов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В основе работы – результаты оригинальных исследований химического состава вод ~300 малых озер на территории Европейской части России от севера до юга, проведенных в 1999–2003 гг. [13] и дополненных исследованиями 2008 г. по единой методической схеме.

В исследования включались озера, не подверженные каким-либо прямым источникам загрязнения, площадь водного зеркала которых не более 20 км². Чтобы свести к минимуму влияние межгодовых и сезонных вариаций, отбор проб проводился в сжатый временной интервал позднего осеннего охлаждения, когда устанавливается гомотермия и отсутствует стратификация, нет значительных колебаний вегетационных процессов, но отражено их “сглаженное” влияние. Данный принцип исследований позволяет сопоставлять рассматриваемые озера.

Пробы воды отбирались в полиэтиленовые бутылки фирмы “Nalgen®”, материал которых не имеет сорбирующих свойств. Предварительно бутылки были тщательно вымыты в лаборатории. При отборе проб воды бутылки ополаскивались дважды водой озера, затем помещались в темные контейнеры и в охлажденном виде (~+4°C) в сжатые сроки транспортировались в лабораторию.

Определение химического состава вод выполняли по единым методикам в соответствии с рекомендациями [37] в лабораториях Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН и Института водных проблем РАН. Аналитическая программа работ включала определение pH, электропроводности (χ), основных ионов минерализации, цветности (Цв), перманганатной окисляемости (ПО), биогенных элементов и их форм, а также микроэлементов. Верификация аналитических методов и результатов определения химического состава вод осуществлялась по единой системе стандартных растворов при постоянном жестком внутрилабораторном контроле. Корректность получаемых результатов подтверждена в ходе международной интеркалибрации.

Органический фосфор $P_{орг}$ оценен как разность общего $P_{общ}$ и минерального фосфора $P_{мин}$, органический азот $N_{орг}$ оценен как разница общего азота

$N_{общ}$ и суммы аммонийного и нитратного азота $N_{мин}$. Общий органический углерод $C_{орг}$ оценен по перманганатной ПО [25]: $C_{орг} = 0.764ПО + 1.55n = 178, r = 0.79$. Близкая зависимость получена в [25]: $C_{орг} = 0.70ПО + 1.65n = 432, r = 0.91$.

Также использованы параметры озер и их водосборов (морфометрические, литогенные, климатические, биологический и антропогенные) по картографической информации [13].

ПРИРОДНЫЕ ЦИКЛЫ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Предварительно в общих чертах рассмотрим источники биогенных элементов. Для P и Si основной источник поступления в водоемы – литосфера, кларки содержания которых в земной коре по А.П. Виноградову [3] равны 0.093, 29.0. При крайне низком содержании P в горных породах биотическое его поступление (минерализация продуктов жизнедеятельности и органических остатков организмов и растительности) превалирует над выветриванием горных пород. В водоемах и океане седиментация выключает P из оборота, но анаэробные условия возвращают его совместно с Fe, Al, Mn. Распространенность C и N в литосфере еще меньше, чем P: C – 0.023 (в изверженных 0.02, а осадочных 1), N – 0.0019 (в изверженных 0.002, а осадочных 0.06). Для C и N более важный источник – атмосфера, из которой C ассимилируется наземной растительностью в процессе фотосинтеза, а N фиксируется свободными микроорганизмами и клубеньковыми бактериями, а в водоемах сине-зелеными водорослями. Замыкаются биотические круговороты C и N через дыхание организмов (с выделением CO₂) и денитрификацию (с выделением N₂). Также для природных вод, особенно северных регионов, в качестве дополнительного источника выступает растворимость CO₂ и N₂ в воде (первого на порядок выше, чем второго), а их растворимость падает с увеличением температуры – вдвое при повышении температуры с 0° до 24°C.

Немаловажно поступление элементов с атмосферными осадками и даже озера, не получающие прямых стоков, подвержены изменениям окружающей среды. Поступление элементов с атмосферными осадками уменьшается к югу. Так удельный вес солей атмосферных осадков в минерализации воды водоемов в среднем составляет от 50% в тайге до 15% в степях; для тайги Карелии концентрации N (аммонийного и нитратного) и PO₄³⁻ и P_{орг} в атмосферных осадках больше, чем в воде озер (NH₄⁺ 380 и 45, NO₃⁻ 57 и 39, PO₄³⁻ 9 и 3, P_{орг} 11 и 19 мкг/л соответственно в осадках и воде), также на водосборной площади удерживается калий, сульфаты [8]. Важно отметить, что сухие выпадения P – важные источники в водных экосистемах, доля которого в

Таблица 1. Средние значения показателей гумусного состояния горизонта А почв различных природных зон и средний химический состав почв (числитель) и озер (знаменатель), водосборы которых расположены в зоне их распространения (здесь и в табл. 2 прочерк – отсутствие данных)

Почвы (природная зона)	Гумусное состояние горизонта А почв по [16]							Средний химический состав почв по Кудрину С.А. [3] и озер (данные автора)						
	C _{орг} , %	запас C _{орг} , т/га в слое 0–100 см	ГК-2	сумма		гумин	C _{ГК} /C _{ФК}	C _{орг}	C _{неорг}	N	P	Si	K	Ca
				C _{ГК}	C _{ФК}									
Болотные торфяные	–	–	–	–	–	–	–	53.33 52.37	– 5.34	1.900 1.170	0.200 0.051	0 7.72	0.30 1.75	1.20 7.44
Тундровые (тундра и лесотундра)	1.7	90	1.5	11.6	24.2	67.4	0.48	3.49 22.26	– 3.55	0.125 0.600	0.105 0.025	29.7 5.28	2.07 1.68	2.14 5.80
Глеево-подзолистые (северная тайга)	0.6	35	1.5	14.0	27.0	57.2	0.54	1.13 38.07	– 8.91	– 1.660	0.105 0.068	33.85 8.20	2.50 2.71	0.80 10.68
Подзолистые (средняя тайга)	0.9	60	0.8	10.1	17.0	63.5	0.61	0.66 38.06	– 9.46	0.069 1.670	0.033 0.096	39.4 6.99	1.39 3.56	0.55 12.88
Дерново-подзолистые (смешанные леса)	1.7	70	7.5	26.3	30.0	38.3	0.74	0.94 22.12	– 22.57	0.350 1.840	0.067 0.074	34.76 2.19	1.29 1.94	2.08 32.18
Черноземы (лесостепи и степи)	4.1	246	27.9	39.1	19.2	43.0	2.30	2.20 8.84	0.38 17.02	0.200 1.340	0.071 0.038	31.71 1.14	1.36 4.96	2.36 18.31

общем поступлении фосфора из атмосферы может возрастать до 80% при уменьшении среднегодового количества осадков <500 мм/год [19], что имеет огромное значение для аридных водоемов.

Почва – важное звено на пути миграции биогенных веществ (БВ), регулирующая функция которой зависит от интенсивности биологических процессов, состава и емкости поглощения почв, температурных условий и увлажненности территории. Гуминовые вещества выполняют аккумулятивную функцию, которая заключается в накопление важнейших элементов питания живых организмов (до 90% всего N, половины и более P и S, а также K, Ca, Mg, Fe и практически все необходимые микроорганизмам микроэлементы) [5]. Характеристики гумусового горизонта почв различных природных зон по [16] представлены в первой части табл. 1, они отражают биотермическую направленность аккумуляции и трансформации ОВ: рост к югу содержания органического углерода C_{орг}, запасов как характеристики степени гумификации, суммы гуминовых кислот C_{ГК} и ее фракции, связанной с кальцием ГК-2 при снижении нерастворимого остатка ОВ почв – гумина, а также доли кислото-растворимого ОВ почв – фульвокислот C_{ФК}.

Во второй части табл. 1 приведен средний процентный химический состав различных почв и вод озер в зоне их распространения. Вполне естественно, что в весовом отношении максимум содержания в почвах приходится на Si (как минеральной осно-

вы), а в водах озер на Ca, C_{неорг} и C_{орг}. В водах водоемов на долю C_{орг} в виде разнообразных органических соединений различного происхождения приходится значительное содержание, причем снижение его относительных концентраций к югу происходит не только вследствие роста минерализации за счет легкорастворимых солей, но и при значительном возрастании скорости разложения органики и соответственно C_{неорг}, заметим что и в почвах доля труднорастворимого ОВ снижается (табл. 1). При низкой растворимости кремнезема несмотря на то, что его растворимость повышается с ростом pH и температуры, распределение Si в зональном плане обратно вышеупомянутым условиям растворимости вследствие усиления разрушения кремнезема фульвокислотами (в северных регионах) и его высокого потребления наземной растительностью (в южных регионах). Годовое биологическое потребление составляет для тундры 0.02–0.1, тайги – 0.5–2, степей – 5–5.5 (за счет злаков) т/км² [4]. В водоемах обратная тенденция поддерживается тем, что в северных регионах, где наибольшее распространение имеют диатомовые водоросли, помимо кремнезема минерального происхождения существенный вклад составляет Si биомассы диатомовых. Доминирование в водах Ca и HCO₃⁻ объясняется в северных регионах выносом карбонатов из кислых почв малой емкости поглощения (преобладание фульвокислот), в южных регионах – хотя емкость поглощения почв высокая (увеличе-

ние доли гуминовых кислот) — доля кальция больше вследствие как распространенности карбонатных пород в отличие от магматических Балтийского щита (тундра, тайга), так и увеличения растворимости CaCO_3 с увеличением накопления CO_2 в почвенном слое при интенсивном разложении органических остатков. Задержка гуматов Са в почвах начинает сказываться в степях при недостаточном увлажнении и периодически промывного или непромывного водного режима почв. К — дефицитный элемент для наземной растительности, что сказывается на снижении его относительной концентрации в воде, а в лесах снижение усиливается вследствие сорбции глинами, и лишь в степях хорошая растворимость его солей, распространение соленосных пород и испарительная концентрация обеспечивают обогащение им вод. Р еще более дефицитен на водосборах, вынос с которых резко уменьшается не только в тундре и тайге, с заболоченных водосборов, но и в степях вследствие усиливающейся гумификации черноземов. Насыщение вод Р происходит в средней тайге и лесах, тогда как насыщение вод N происходит по всей исследованной территории, только за исключением озер, на водосборах которых распространены болотно-торфяные почвы, где N “захоранивается” с ОВ болот.

СОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И ОВ

Распределение биогенных элементов, показателей ОВ (происхождение и трансформация) в зависимости от рН и Цв озер на территории Европейской части России представлено на рис. 1. Ранжирование озер по степени гумозности на основе величины Цв проводилось по классификации (Цв < 10, 10–30, 30–100, >100°Pt–Co) [24]. По величине рН условия можно охарактеризовать как кислые (рН < 6), нейтральные (рН 6–8) и щелочные (рН > 8). По большей общности всех условий тундра и тайга объединены в зону I, а леса и степи — в зону II. В зоне II крайне мало озер с кислой реакцией среды, поэтому эта группа не рассматривалась.

В тундре и тайге кислая среда создает условия, способствующие ослаблению биологической активности почв и понижению как общего количества микроорганизмов, так трансформации ОВ. При отношении $C_{\text{орг}}$ к $N_{\text{орг}}$, равном 12, ОВ — автохтонного происхождения, а при 47 — аллохтонного [20]. Рост Цв в кислых озерах связан с выносом ОВ аллохтонного происхождения (рис. 1з), причем кислая реакция среды высокоцветных вод формируется поступлением болотных вод при этом органическое выщелачивание (преимущественно пород кислого состава) сопровождается выносом Si (рис. 1д). Разложение ОВ цветных вод наименьшее судя по величине отношения $N_{\text{орг}}$ к NH_4^+ (рис. 1и) и

содержание в водах NH_4^+ крайне низкое (рис. 1а). В кислых водах, в отличие от нейтральных и щелочных, наблюдается общая тенденция уменьшения скорости нитрификации, однако в торфяных болотах были обнаружены ацидофильные нитрифицирующие бактерии [20], с чем, наверное, и связано некоторое увеличение концентраций NO_3^- (рис. 1б). Таким образом, в кислой среде озер и почв на водосборах существенно задерживаются PO_4^{3-} и К, с ростом Цв снижаются продукционные процессы (судя по $P_{\text{орг}}$), воды обогащаются трудноразложимым ОВ аллохтонного происхождения и Si. Озера тундры и тайги, где реакция среды нейтральная, в литологическом плане расположены преимущественно на менее твердых породах среднего и основного состава, воды озер в основном — гидрокарбонатно-кальциевые большей минерализации. Причем, рост Цв указывает не на увеличение заболоченности водосборной площади, а на усиление гумификации почв, в озера больше поступает питательных БВ: PO_4^{3-} , NO_3^- , NH_4^+ , Si, K^+ , что приводит к увеличению продуктивности водоемов ($P_{\text{орг}}$ — рис. 1е) при снижении аллохтонной составляющей ОВ ($C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$). Следует отметить, что в озерах при Цв < 10°Pt–Co при низких значениях ОВ ($N_{\text{орг}}$ — рис. 1ж) и его трансформации (NH_4^+ , $N_{\text{орг}}/\text{NH}_4^+$ — рис. 1а, з) максимальные величины содержания NO_3^- могут быть связаны с антропогенным его поступлением.

В лесах и степях в озерах с той же реакцией среды при еще большей гумификации почв (см. табл. 1) на порядок увеличиваются содержания форм N, K, в два раза — PO_4^{3-} , $P_{\text{орг}}$, $N_{\text{орг}}$, но несколько снижается Si; рост Цв сопровождается ростом концентраций всех биогенных элементов. Доля автохтонного ОВ ($C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$) больше, чем в тундре и тайге, при этом усиливается и трансформация ОВ ($N_{\text{орг}}/\text{NH}_4^+$) (рис. 1 II).

В озерах с щелочной реакцией среды диапазоны содержаний минеральных форм N снижаются (рис. 1 IIа, б), возможно, вследствие денитрификации на водосборах и в озерах, а также вследствие испарения аммиака, так при рН 8 недиссоциированная форма составляет 5%, при рН 9 — 35%, а при рН 10 — 85%. Также следует отметить снижение содержания $P_{\text{орг}}$.

В [33], рассматривая >1000 озер Европы с градацией по Цв обнаружили, что величины $P_{\text{общ}}$, $N_{\text{общ}}$, Хл “а” возрастают с увеличением гумозности вод при щелочности <1000 мкг-экв/л, тогда как при щелочности >1000 мкг-экв/л эти величины, наоборот, снижаются, причем, прогнозная модель содержания Хл “а” по $P_{\text{общ}}$ лучше, чем по $N_{\text{общ}}$, с ростом Цв

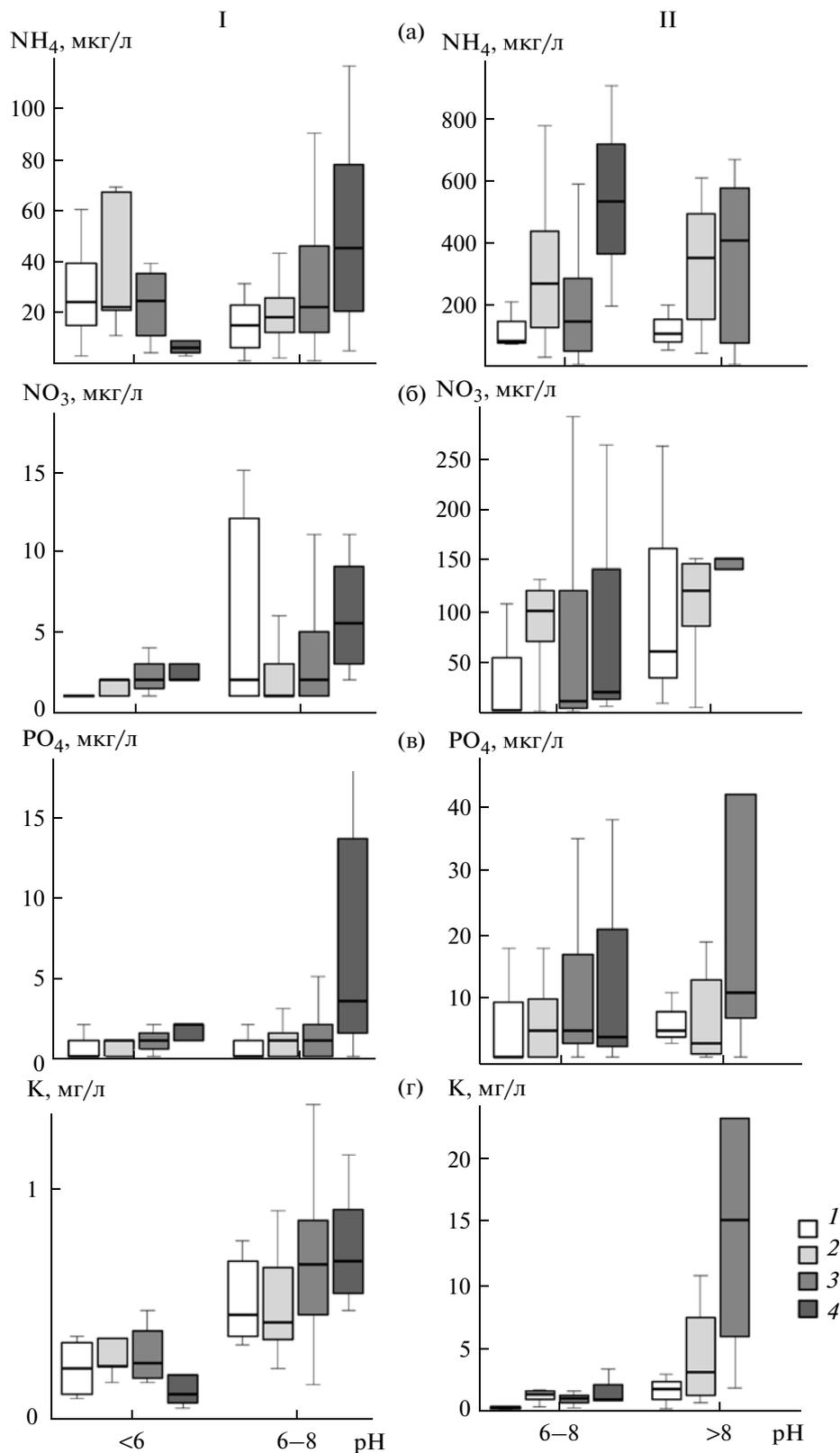


Рис. 1. Распределение биогенных элементов, показателей ОВ и его трансформации NH_4^+ (а), NO_3^- (б), PO_4^{3-} (в), K (г), Si (д), $\text{P}_{\text{орг}}$ (е), $\text{N}_{\text{орг}}$ (ж), $\text{C}_{\text{орг}}/\text{N}_{\text{орг}}$ (з), $\text{N}_{\text{орг}}/\text{NH}_4^+$ (и), $\text{N}_{\text{общ}}/\text{P}_{\text{общ}}$ (к) в зависимости от pH и Цв для озер тундры (I) и тайги, лесов и степей (II). 1 – <10, 2 – 10–30, 3 – 30–100, 4 – >100°Pt-Co.

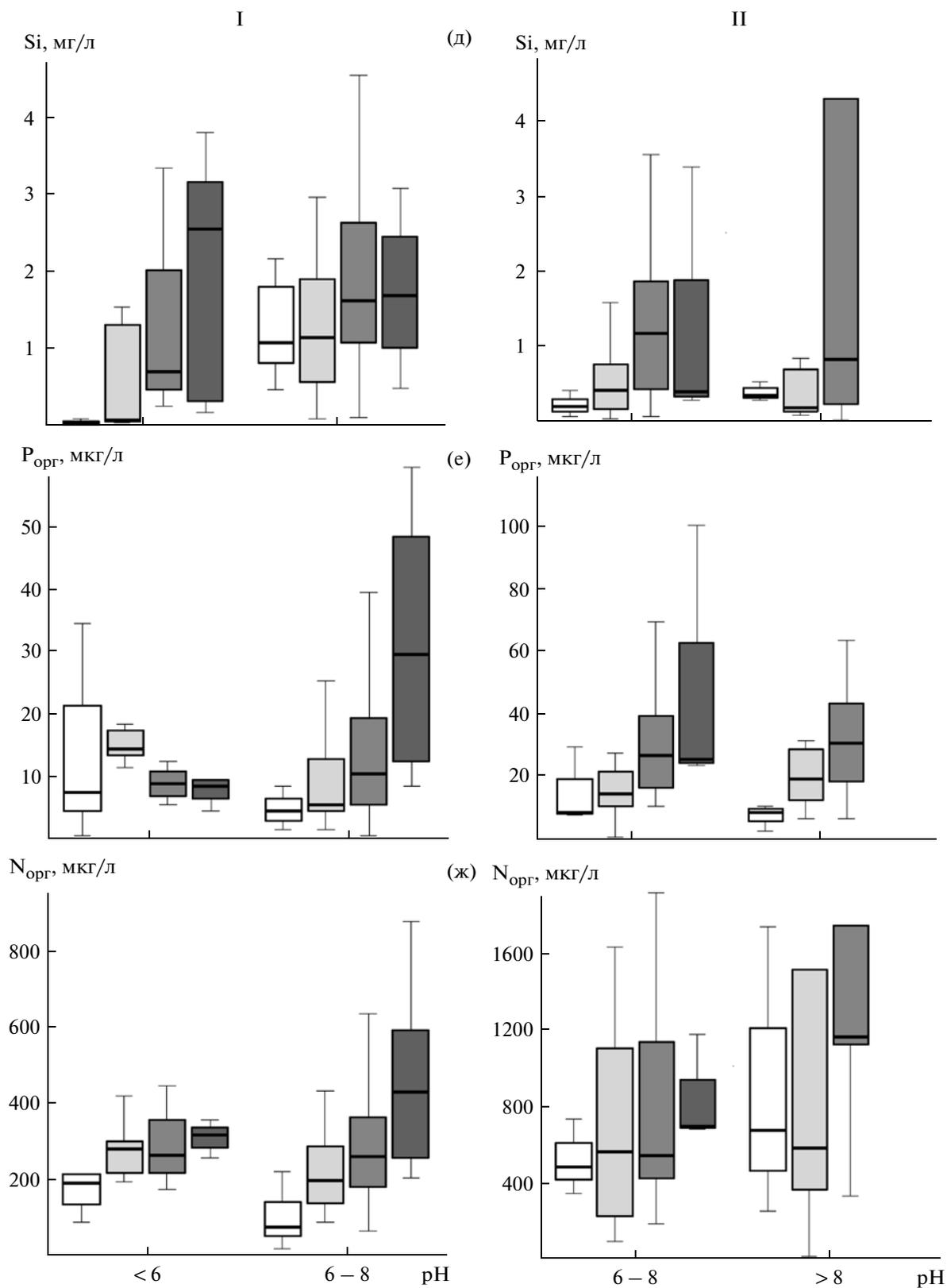


Рис. 1. Продолжение.

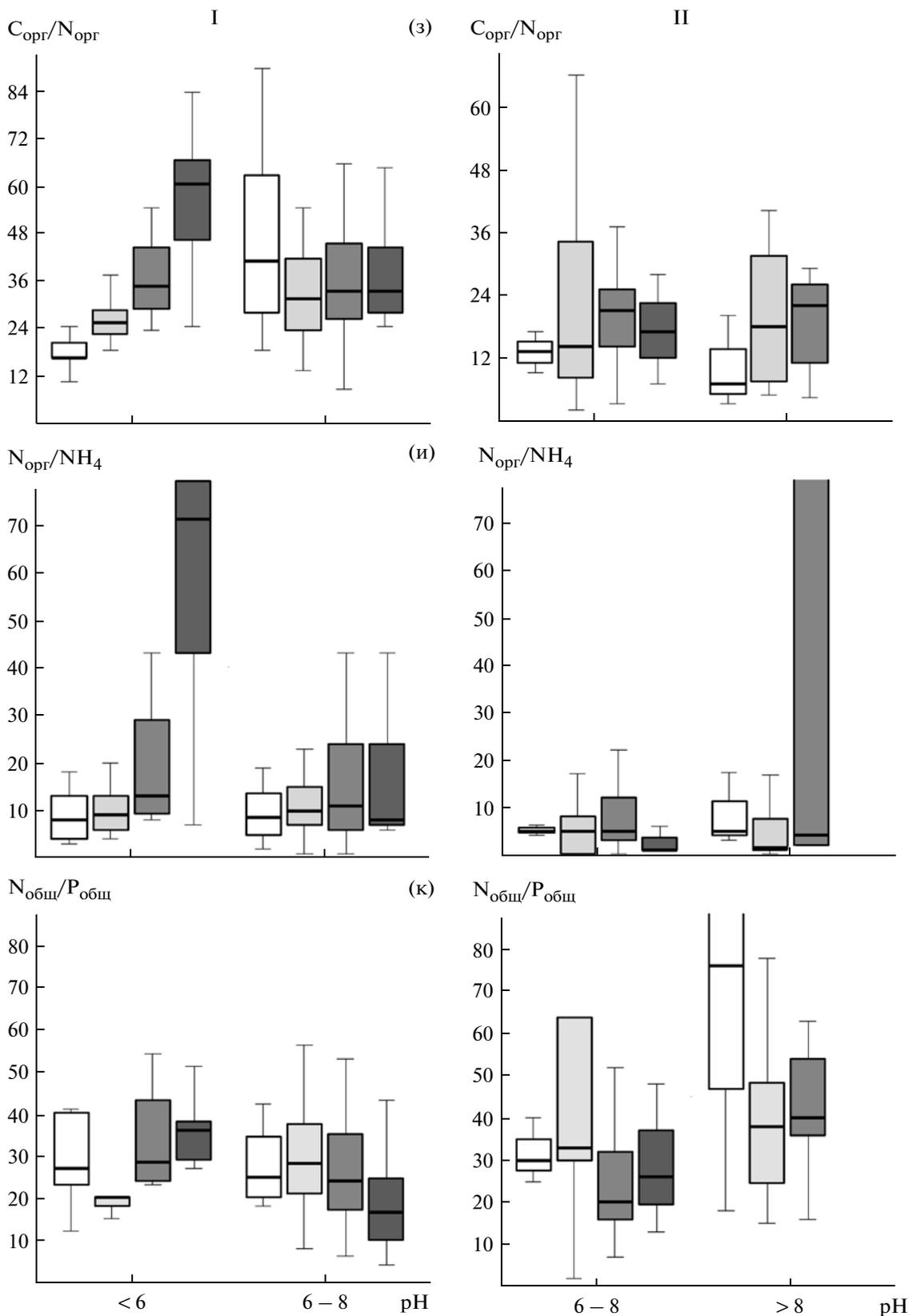


Рис. 1. Окончание.

возрастает угол наклона регрессионных кривых и, соответственно, регрессия ослабевает в высокоминерализованных водах.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОЗЕР ПО ТРОФИЧЕСКОМУ СТАТУСУ

Для характеристики трофического статуса озер по содержанию Р и N предлагается большое количество классификаций, широко представлены литературные источники [7]. Оценка трофического статуса основана на содержании $P_{\text{общ}}$ в осенний период исходя из классификации ($P_{\text{общ}} < 10$ мкг/л – олиготрофные, $P_{\text{общ}} 10–35$ мкг/л – мезотрофные, $P_{\text{общ}} 35–100$ мкг/л – эвтрофные, $P_{\text{общ}} > 100$ мкг/л – гипертрофные [39]), и согласуется с международной классификацией [32], в которой для оценки трофического статуса выбраны следующие показатели: содержание $P_{\text{общ}}$, Хл “а” и прозрачности, однако выделяется ультраолиготрофные озера ($P_{\text{общ}} < 4$ мкг/л). Распределение количества озер по трофическому статусу таково: в тундре – 19% ультраолиготрофных, 52 олиготрофных и 29% мезотрофных озер; в тайге – 10% ультраолиготрофных, 38 олиготрофных, 36 мезотрофных, 13 эвтрофных и 2% гипертрофных озер; в лесах – 6% олиготрофных, 61 мезотрофных, 29 эвтрофных и 4% гипертрофных озер; в степях – 44% мезотрофных, 33 эвтрофных и 23% гипертрофных озер. Таким образом, в тундре и тайге преобладающий тип озер – олиготрофные, в лесах – мезотрофные, а в степях – эвтрофные и гиперэвтрофные. Содержание биогенных элементов, ОВ, отдельных ионов минерализации и микроэлементов в озерах, а также некоторые морфометрические характеристики озер различного трофического статуса по природным зонам представлены в табл. 2.

Четкой дифференциации представленных параметров в зависимости от трофности не наблюдается вследствие зональной интенсификации процессов и специфики их условий, для выявления которых применялся дискриминантный анализ в пошаговой модификации. В модели использованы не только параметры химического состава вод, но и морфометрические, литогенные, климатические, биологический и антропогенные параметры, определенные в [39]. Результаты анализа представлены в табл. 3. В тундре между озерной и наземной экосистемами идет конкуренция за питательные вещества, индикатором их поступления служит электропроводность χ , возрастающая при сочетании морфометрических параметров: усиление расчлененности водосбора при увеличении высоты над уровнем моря Н и снижении площади водосбора $F_{\text{в}}$ и площади озера $F_{\text{о}}$, а также с ростом залесенности водосбора $K_{\text{л}}$ (табл. 3). При крайне низких концентрациях БВ (см. табл. 2) антропогенное воздействие ($\Pi_{\text{н}}$ – плотность населения, $\text{NO}_{3\text{dep}}$ – общее (сухое и мокрое) атмосферное выпадение окисленного N) стимулирует рост трофности. Si, который

также служит дискриминирующим параметром, отражает его изъятие из оборота вследствие потребления диатомовыми.

В тайге сохраняется общий принцип конкуренции за питательные вещества, но вследствие протяженности территории рост среднегодовых сумм температур воздуха выше 10°C ($\Sigma T_{\text{возд}} > 10^{\circ}\text{C}$) с севера на юг способствует усилению биологической продуктивности и индикаторами служат уже гидрокарбонаты и кальций, а активизации миграции питательных веществ – Fe, контролируемую роль их поступления выполняет удельный водосбор φ (табл. 3). Так, по оценкам биологического круговорота N и зольных элементов в лиственно-хвойном насаждении средней тайги ежегодно за пределы лесных экосистем выносятся лишь 57% элементов, поступивших с атмосферными осадками, причем задерживается в круговороте практически весь Na, в 5 раз меньше выносятся N, P и K, практически столько же (чуть меньше) Ca и Mg, но в 2 раза и на порядок больше соответственно Si и Fe [16].

В лесах благоприятный фактор – также $\Sigma T_{\text{возд}} > 10^{\circ}\text{C}$, что в территориальном плане сопряжено с увеличением доли лиственных пород над хвойными. Так, в наземных экосистемах лесного сообщества биотический круговорот сильно отличается по возврату зольных элементов: в лиственных экосистемах он значительно выше, чем в хвойных [2]. Также возврат биогенных элементов усиливается с гумификацией почв, индикатором которой служит Цв, а соответственно индикаторами возврата – Fe и Mn (табл. 2, 3).

В наземных экосистемах травяного сообщества степей процессы потребления и возврата элементов очень интенсивны [2]. В озерах степей на фоне развивающегося процесса засоления рост трофности сопровождается как увеличением $C_{\text{орг}}$, так и неорганического углерода (а именно – Alk) и тем более, чем больше площадь озера и меньше удельный водосбор. В условиях недостаточного увлажнения индикатором интенсивности возврата биогенных элементов с водоборной площади служит уже не Fe (который в виде гуматов задерживается в почвенном покрове), а Mn и частично Si (подверженный сильной вариации вследствие распространенности злаков на водосборе). Однако в степях ведущую роль в росте трофности играет антропогенное воздействие, где естественные биологические циклы БВ наиболее изменены в агрогеохимические.

Вполне естественно, что дискриминирующие параметры – формы Р (т.к. трофический статус озер определялся по $P_{\text{общ}}$), а именно – $P_{\text{орг}}$, за исключением степей, где уровень трансформации ОВ наиболее высок и здесь уже основную роль играют фосфаты. Аммонийный N служит характеристикой трансформации ОВ для тундры и тайги, где он плавно возрастает с ростом трофности, в лесах и степях вариации могут быть более существенны

Таблица 2. Медиана (числитель), минимальные и максимальные значения (знаменатель) отдельных параметров биогенных элементов, ОВ, химического состава вод и параметров водосборов в зависимости от трофности по природно-климатическим регионам. 1 – тундра, 2 – тайга, 3 – леса, 4 – степь

Параметры	Олиготрофные озера				Мезотрофные озера				Эвтрофные озера				Гипертрофные озера			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>n</i>	22	80	3		9	60	31	13		22	15	10		4	2	7
PO ₄ ³⁻ , кг P/л	0 0-3	1 0-5	1 1	-	0 0-1	1 0-18	3 1-7	6 1-18	-	4 1-35	14 1-35	30 7-51	-	29 7-98	5 1-9	120 19-378
P _{орг} , мкг P/л	5 2-9	5 0-9	9 7-9	-	12 9-21	15 0-31	18 6-30	15 3-32	-	37 12-76	40 11-76	31 7-72	-	108 62-160	136 101-170	58 1-237
NH ₄ ⁺ , мкг N/л	14 2-26	12 1-55	36 36-66	-	43 13-60	27 6-121	97 1-740	350 100-900	-	78 9-390	203 1-410	570 43-1610	-	600 107-2186	174 158-189	430 50-3310
NO ₃ ⁻ , мкг N/л	2 1-15	2 1-460	3 2-5	-	1 1-2	2 1-41	37 1-180	120 19-260	-	4 1-70	27 1-289	150 20-520	-	4 2-49	7 6-7	150 100-680
N _{орг} , мкг N/л	118 48-265	193 19-515	332 326-362	-	238 189-291	314 87-650	454 30-3400	340 60-1726	-	481 243-988	644 308-1142	1550 540-3280	-	1623 551-2100	1790 1165-2415	3535 80-12246
K ⁺ , мг/л	0.3 0.2-0.7	0.5 0.1-1.7	0.7 0.3-0.9	-	0.4 0.2-0.8	0.7 0.1-3.7	0.9 0.2-8.1	2.1 0.1-10.6	-	0.8 0.2-2.3	0.8 0.2-1.5	7.1 0.01-23	-	1.2 0.9-2.4	1.0 0.8-1.2	3.6 0.06-78
Alk, мкг-экв/л	66 6-135	148 0-653	900 397-1506	-	72 12-102	172 0-839	1239 152-2500	2400 500-5000	-	220 10-636	1276 50-1897	3500 500-8300	-	312 121-624	742 223-1261	3800 2800-9600
Si, мг/л	1.1 0.26-2.3	2.1 0.03-13.1	0.6 0.19-0.8	-	0.5 0.08-1.1	1.1 0.04-5.5	0.5 0.05-3.0	0.3 0.02-0.9	-	1.5 0.02-3.1	1.3 0.25-4.4	0.4 0.05-7.4	-	1.1 0.16-1.1	3.1 0.27-5.8	0.5 0.004-9.2
pH	6.4 5.5-6.9	6.7 4.8-7.7	7.4 7.4-8.0	-	6.2 5.7-6.7	6.7 4.5-7.7	7.6 4.7-8.8	7.8 7.3-9.3	-	6.7 5.7-7.1	7.4 6.5-7.6	8.6 6.6-9.7	-	6.4 6.2-6.7	7.0 6.5-7.6	7.8 7.1-9.4
χ, мкСм/см	34 24-55	26 8-102	92 50-143	-	32 22-72	35 7-117	129 27-249	460 102-2355	-	37 9-91	122 14-176	537 86-19056	-	46 29-88	83 39-128	1463 502-219752
Цв, °Pt-Co	20 5-50	36 0-202	21 8-29	-	22 5-69	42 8-114	36 8-156	18 10-27	-	65 8-155	59 20-84	35 13-120	-	38 18-73	81 64-97	17 0-30
C _{орг} , мг C/л	4.7 3.0-8.9	7.3 1.7-21.2	7.0 5.5-7.4	-	6.2 3.1-10.9	8.0 3.9-16.4	9.2 4.8-32.2	7.7 4.6-12.2	-	10.7 5.9-24.9	11.3 6.1-16.8	13.0 4.3-32.2	-	10.1 7.4-14.3	21.5 20.3-22.6	12.1 4.1-57.7
Mn, мкг/л	2.1 0.4-11	5.2 0.3-43	4.6 4.2-4.8	-	2.1 0.6-5.7	13 2.2-66	11 0.2-69	1.9 0-39	-	27 2.4-94	38 0.7-144	3.1 0.7-74.7	-	70 7.1-125	59 48-69	39 1.5-349
Fe, мкг/л	55 14-710	93 3-1250	15 13-17	-	70 28-421	153 29-980	69 0-360	13 0-273	-	370 20-3300	157 37-880	8 0-204	-	174 130-528	670 240-1100	3 0-34
φ	24 5-108	16 2-713	24 8-35	-	13 8-41	11 2-87	16 4-411	30 5-200	-	13 3-65	38 4-105	23 7-92	-	6 4-29	11 7-16	8 3-45

Таблица 3. Значения F -критерия дискриминантных моделей по трофности различных природных регионов (в скобках указаны значения включения F -критерия, прочерк – переменные, не включенные в модель по F -критерию)

Переменные	Тундра F -критерий (1.17)	Тайга F -критерий (3.15)	Леса F -критерий (3.33)	Степи F -критерий (2.5)
PO_4^{3-}	–	10.50	7.23	49.9
$P_{орг}$	27.16	63.21	54.40	8.8
NH_4^+	2.25	18.11	–	3.3
NO_3^-	1.46	–	–	10.7
$N_{орг}$	–	8.95	–	–
Цв	–	–	3.62	–
$C_{орг}$	–	–	–	31.0
χ	17.90	–	–	37.3
Ca	–	3.35	–	–
Alk	–	4.09	–	20.4
Si	3.46	–	–	9.4
Fe	–	7.10	3.35	2.7
Mn	–	–	3.38	18.1
$\Sigma T_{возд} > 10^\circ C$	–	3.26	7.81	–
И	3.23	–	–	–
T_b	6.92	–	–	–
Н	12.30	–	–	–
F_o	7.99	–	–	3.5
F_θ	8.21	–	–	–
ϕ	–	3.16	–	2.9
K_L	6.46	–	–	–
Π_H	13.28	–	4.41	10.4
NO_{3dep}	5.32	–	4.01	6.7
NH_{4dep}	–	4.57	–	13.7

вследствие как перераспределения форм N благодаря нитрификации, так и антропогенной нагрузки.

При рассмотрении всех исследованных озер на Европейской части России среди только их территориальных характеристик дискриминирующие параметры – климатические ($\Sigma T_{возд} > 10^\circ C$ и испаряемость) и антропогенные (Π_H и выпадения окисленных и восстановленных форм N). Так, получены степенные зависимости

$$P_{общ} = 2.56e^{0.013\Sigma T_{возд} > 10^\circ C}, \quad r = 0.70, \quad p < 0.001,$$

$$P_{общ} = 5.34e^{0.509\Pi_H}, \quad r = 0.60, \quad p < 0.001.$$

Но для более корректной региональной характеристики содержания $P_{общ}$ лучше использовать трехпараметрическую зависимость

$$P_{общ} = -13.7 + 0.03\Sigma T_{возд} > 10^\circ C + 0.704\Pi_H - 1.9 \times 10^{-6} (\Sigma T_{возд} > 10^\circ C)^2 - 0.0004\Sigma T_{возд} > 10^\circ C * \Pi_H + 0.011(\Pi_H)^2.$$

Соотношение аммонийных и нитратных форм N в водах водоема может указать на направленность происходящих процессов в биогехимическом цикле в водоеме. Построена гипотетическая кривая процентного соотношения минеральных форм N (сумма нитратного и аммонийного N равна 100%) в зависимости от pH. Система – гипотетическая, так как рассмотренные компоненты – растворенные в воде ионы аммония и нитрат-ионы. На основе электронного баланса при возможных окислительно-восстановительных реакциях по величине их потенциалов и соответствующих возможных концентраций найдено соотношение их форм при различных pH (рис. 2). В подавляющем большинстве озер процентное содержание NO_3^- менее чем гипотетическое, причем, оно падает с увеличением трофности, что указывает на преобладающие процессы его потребления (рис. 2а). В кислой среде в результате чисто химических реакций денитрификация происходит самопроизвольно, нитраты восстанавливаются вследствие их самой неустойчивой степени окисления. К тому же, в кислой среде биологическое образование нитратов (нитрификация) незначительно или отсутствует совсем. В диапазоне pH 6–8 наблюдается группа озер (в основном ультраолиготрофные и олиготрофные озера тундры и тайги и мезотрофные лесов) низкого трофического статуса, у которых сложно предполагать столь высокую степень нитрификации и где ни химические, ни биологические процессы не выравнивают соотношение нитратного N, что может свидетельствовать об антропогенном его поступлении.

Хотя гуминовые вещества относятся к классу стойких к биологическому и химическому разложению веществ, однако фотохимические процессы могут разрушать на компоненты прочные макромолекулы ОВ. Почвоведомы отмечено, что фотохимическая деструкция приводит к увеличению содержания свободных радикалов и повышению доли низкомолекулярных фракций [6]. Экспериментальные исследования [40] показывают линейное увеличение концентрации аммонийного N в воде при увеличении длительности излучения в случае как с растворенным, так и коллоидным ОВ, причем, усиление разложения происходит с понижением pH. Авторы предлагают двухступенчатую схему процесса: фотолиз амидов и пептидов до аминокислот и последующий гидролиз аминокислот до ионов аммония и обосновывают ее известным фактом – гидролиз аминокислот катализируется при низких pH и экспериментальным фактом – рост

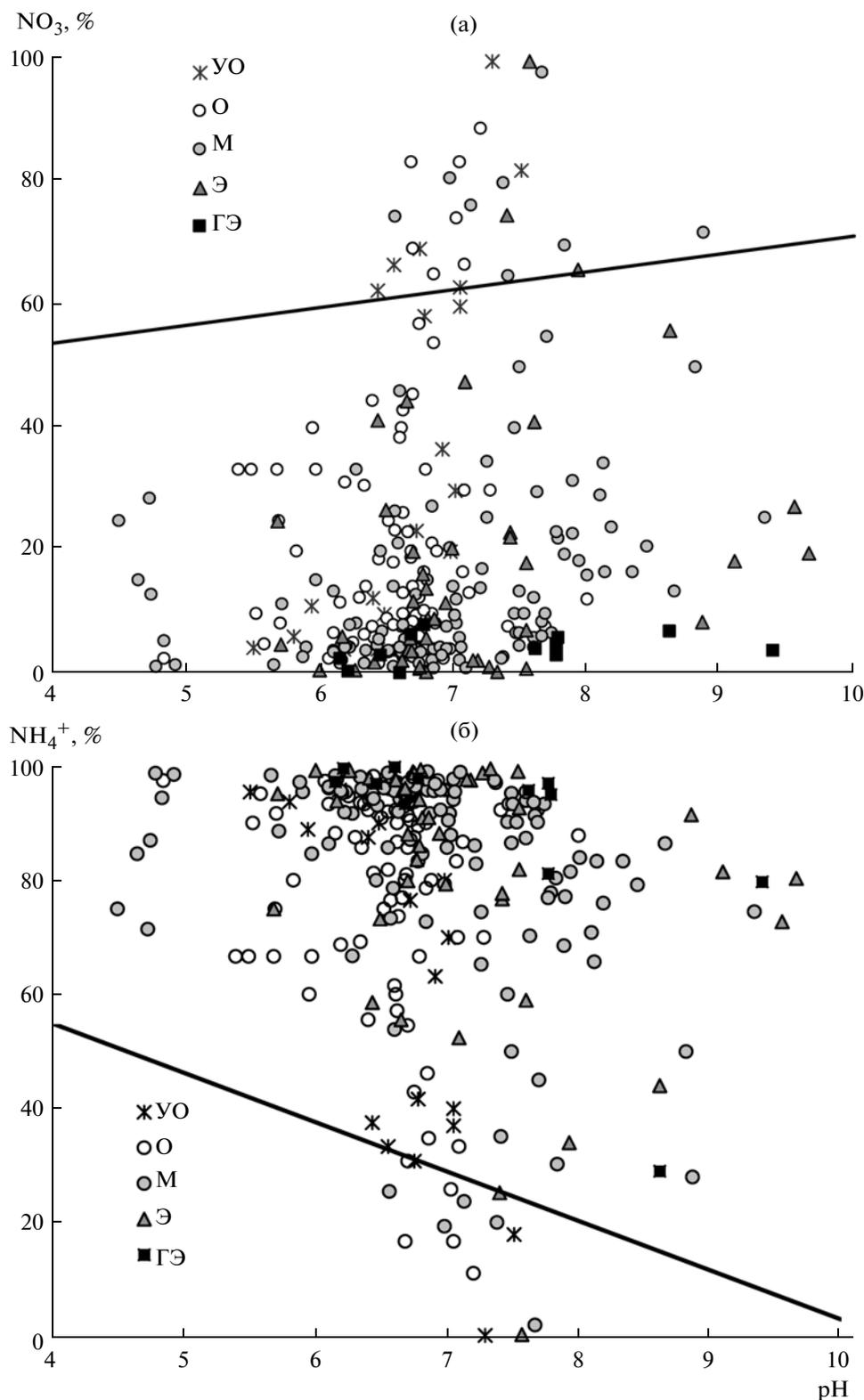


Рис. 2. Процентное распределение нитратов (а) и аммонийного азота (б) относительно их гипотетического соотношения (жирная кривая) в зависимости от рН и трофического статуса (здесь и на рис. 3 УО – ультраолиготрофные, О – олиготрофные, М – мезотрофные, Э – эвтрофные, ГЭ – гипертрофные озера).

концентрации аммонийного N в течение нескольких часов наблюдался в темных условиях, но с предварительным излучением. В природных водных системах фотохимические реакции имеют потенциальную биологическую важность как результат высвобождения аминокислот и аммонийного N из растворенного ОВ [22]. Вполне естественно, что биохимическое разложение более значительно, чем фотохимическое или просто химическое. Поэтому чем выше трофический статус, тем больше легко-разлагаемой органики и тем больше содержание NH_4^+ (рис. 26). Соответственно, увеличение процентного содержания NH_4^+ указывает на процессы разложения ОВ с увеличением интенсивности при росте трофности. В щелочной среде ($\text{pH} > 8$) не наблюдается озер с практически 100%-ным превалированием аммонийного N, однако все равно нитрификация запаздывает за высвобождением продуктов распада.

ЛИМИТИРОВАНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ ОЗЕР ОСНОВНЫМИ БИОГЕННЫМИ ЭЛЕМЕНТАМИ

Ценность концепции лимитирующих факторов, которые “функционально важны” для организма, состоит в том, что она дает отправную точку при исследованиях. При стационарном состоянии лимитирующим будет то жизненно важное вещество, доступные количества которого наиболее близки к необходимому минимуму, — “закон минимума” Либиха. Когда приток и отток энергии и веществ не сбалансированы, по мере расходования разных компонентов продуктивность начинает быстро изменяться, пока один из них не станет лимитирующим и скорость функционирования озерной экосистемы вновь будет управляться законом минимума [15].

Потребность фитопланктона в различных элементах питания к сожалению недостаточно изучена, максимальный интерес к данному вопросу был в 1940–1980 гг., наиболее полный обзор этих работ представлен в [11]. Хотя потребность различных видов водорослей в отдельных элементах питания различна, иногда избыток элемента в воде может ингибировать развитие, а многие водоросли способны запасать элементы в количестве гораздо большем, чем необходимо для их нормального роста, и скорость роста может отчасти регулироваться не концентрацией во внешней среде, а его внутриклеточным содержанием. Все же, граничные концентрации элементов в воде (как территориальной характеристики) при сопоставлении большого числа водных объектов могут служить хорошим показателем условий природной среды для развития водорослей. Считается, что P, неорганический N и Si становятся лимитирующими, когда их концентрация становится ниже 10, 300 мкг/л и 0.5 мг/л соот-

ветственно [26]. Данные концентрации можно рассматривать как нижние границы для оптимального развития водорослей. Однако не менее важна и граница, при которой прекращается их развитие или их количество сводится к ничтожному минимуму. По данным (цитируется по [28]) при содержании $\text{Si} < 0.5$ мг/л исчезали *Asterionella formosa*, а < 0.1 мг/л диатомовые не наблюдались. Более дискуссионный — вопрос о граничных концентрациях P и N. И.А. Киселев (цитируется по [11]) пришел к выводу, что лимитирующие дозы P, ниже которых размножение прекращается, у некоторых диатомовых равны 0.05–0.06 мкг/10⁶ клеток. В Можайском водохранилище, по расчетам, зоопланктон в среднем за вегетационный сезон для удовлетворения энергетических потребностей потреблял 1.5–3.2 мкг P/л сут, тогда как скорость экскреции растворенного $\text{P}_{\text{мин}}$ составляла лишь 0.6–1.1 мкг P/л сут [12]. С долей условности за нижнюю границу прекращения развития водорослей в конкурентном ряду примем 1 мкг P/л по фосфатам и 7 мкг N/л по нитратам, последняя установлена по соотношению N и P в клетках водорослей. В табл. 4 представлено процентное распределение озер в различных регионах по степени лимитирования биогенами. В тундре концентрации в озерах не только не достигают оптимальных условий по P и N, но и в большей степени по N (81% озер), чем по P (58% озер) лимитированы на критическом уровне. Практически такая же ситуация сохраняется и в тайге, но с меньшим лимитированием на критическом уровне по P (25% озер). В лесах уже 39% озер, в которых развитие фитопланктона лимитировано по N на критическом уровне, но нет лимитирования по P, однако оптимального уровня концентраций биогенных элементов не достигают 63% озер по N и практически все по P. В степях уже нет лимитирования продуктивности на критическом уровне, но если по N практически все озера находятся в оптимальных условиях, то по P — только две трети. Заметим, что количество озер, где продуктивность лимитирована по N и P тем больше, чем ниже их трофический уровень, что отчасти объясняет олиготрофный характер озер. Обратное проявляется лимитирование по Si, которое больше при более высокой трофности, что говорит о его утилизации в экосистеме при интенсификации продуктивности.

Показатель отношения нитратов к фосфатам ($\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$) в практике биологических исследований служит для характеристики условий смены доминантных видов и составляет основу так называемой “ресурсной” теории [35, 37], которая получила дальнейшее развитие [34]. Экспериментальные исследования [30] показывают, что значительных изменений темпов роста синезеленых водорослей при различных величинах $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$ не наблюдается, они способны увеличивать биомассу, используя меньшие количества азота на единицу биомассы, но

Таблица 4. Процентное распределение озер при различной степени лимитирования (1 – нижняя граница оптимального развития, 2 – концентрация, при которой развитие преграждается) по P, N, Si, а также по отношению N к P при различной трофности в различных природно-климатических регионах

Природный регион	n	PO ₄ ³⁻		N		Si		NO ₃ ⁻ /PO ₄ ³⁻		N _{общ} /P _{общ}		
		<10 мкг/л	<1 мкг/л	<300 мкг/л (по сумме NH ₄ ⁺ и NO ₃ ⁻)	<7 мкг/л (по NO ₃ ⁻)	<0.5 мг/л	<0.1 мг/л	<7	>7	<10	10–17	>17
		1	2	1	2	1	2					
Тундра	31	100	58	100	81	26	3	42	0/58*	0	6	94
Ультраолиготрофные	6	100	83	100	67	17	0	17	0/83	0	0	100
Олиготрофные	16	100	44	100	94	13	0	56	0/44	0	6	94
Мезотрофные	9	100	67	100	67	56	11	33	0/67	0	11	89
Тайга	166	92	25	96	83	17	7	67	8/25	3	25	72
Ультраолиготрофные	16	100	50	94	69	19	19	38	12/50	0	0	100
Олиготрофные	64	100	28	100	94	8	5	64	8/28	0	2	98
Мезотрофные	60	93	25	100	88	23	7	70	5/25	2	38	60
Эвтрофные	22	68	0	91	64	27	5	86	14/0	14	72	14
Леса	51	94	0	63	39	35	6	61	39	6	20	74
Олиготрофные	3	100	0	100	100	33	0	100	0	0	0	100
Мезотрофные	31	100	0	58	35	45	10	48	52	0	16	84
Эвтрофные	15	67	0	73	33	13	0	73	27	20	20	60
Степи	30	33	0	10	0	47	17	33	67	7	3	90
Мезотрофные	13	62	0	23	0	46	8	8	92	0	0	100
Эвтрофные	10	20	0	0	0	40	20	30	70	0	0	100
Гипертрофные	7	0	0	0	0	57	29	86	14	29	14	57

* – знаменатель – процент озер с концентрацией PO₄³⁻, равной нулю.

по потреблению нитратов и фосфатов и скорости экспоненциального роста они опережают диатомовых, у которых к тому же максимальная относительная скорость роста наблюдалась при оптимальном соотношении $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$, хотя при низких концентрациях фосфатов могут выступать конкурентами за него. Так, дефицитность или исчерпанность Р к концу вегетационного периода больше проявляется на низких трофических ступенях и снижается с ростом трофии и особенно в озерах – более продуктивного региона – степях, где, по-видимому, зачастую доминируют синезеленые водоросли (табл. 4).

Отношению $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ дают много объяснений. Считается, что при $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}} < 10$ лимитирует N, при >17 – P, оптимальное соотношение – 10–17 [35]. Тогда в исследованных озерах по всем регионам лимитирует продуктивность N (табл. 4, рис. 3а). Найдены более низкие значения $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ в гумозных и полигумозных водах озер [33], тогда как в других исследованиях очевидных различий не выявлено [31]. Из рис. 1к видно, что для тундры и тайги при рН 6–8 оно действительно понижается, но при рН < 6 – повышается как следствие снижения $P_{\text{орг}}$ (рис. 1е), а для лесов и степей каких-либо тенденций не наблюдается. Наиболее оправдано становится значение $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ для задач восстановления озер при рассмотрении в многолетнем ряду наблюдений его изменения в сопоставлении с изменением нагрузки по Р и N на водоем, как продемонстрировано в [27, 41]. Как видно из табл. 4 и рис. 3а чем выше трофический статус, тем выше накопление Р по отношению к N в экосистеме озер. Поэтому степень трофии (или накопления Р) более информативно характеризует $C_{\text{орг}}/P_{\text{общ}}$, чем $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$. Так, несколько приближенно для ультраолиготрофных озер характерно $C_{\text{орг}}/P_{\text{общ}} > 1000$, олиготрофных – >600 , мезотрофных – 300–600, эвтрофных – 150–300 и гипертрофных – <150 (рис. 3б). К тому же, на значение $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ может сильно влиять соотношение аллохтонного и автохтонного ОВ, характеризующее $C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$. Хотя на разных трофических уровнях оно может варьировать, аллохтонное ОВ преобладает в олиготрофных озерах, тогда как в эвтрофных и гипертрофных – автохтонное ОВ, обогащенное N (рис. 3в). Также немаловажной характеристикой ОВ, особенно к концу вегетационного периода, служит степень его трансформации, о которой можно судить по отношению $N_{\text{орг}}/NH_4^+$. Как видно из рис. 3г, чем выше трофический статус, тем меньше это отношение. Однако для озер степей и, в какой-то мере, лесов, где содержание NH_4^+ может уменьшаться не только вследствие нитрификации, но и химическим путем как вследствие менее устойчивой степени окисления, так и возможных потерях N при нитрификации на стадии гидроксаламина в щелочной среде вследствие максимального

стандартного потенциала, что отражено на рис. 1а. Поэтому контролировать данные изменения можно с помощью отношения NH_4^+/NO_3^- , которое с ростом трофности повышается (рис. 3д).

КЛАССИФИКАЦИЯ ОЗЕР В РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНЫХ РЕГИОНАХ

Сделана попытка классификации озер по процентному распределению $C_{\text{орг}}$, форм N и P (их сумма – 100%), трофическому статусу и общности показателей, характеризующих происхождение ОВ, степени его трансформации, обогащения нитратами либо их лимитирования (табл. 5). В тундре и тайге, где большинство озер лимитированы по NO_3^- (табл. 4), выделяются группы (1, 7 – здесь и далее по тексту в круглых скобках указаны номера групп в табл. 5), где озера олиготрофные с аллохтонным ОВ, поступление нитратов больше, чем озера могут утилизировать (выделены по показателю $NH_4^+/NO_3^- > 1$). Для остальных олиготрофных озер можно выделить группы (2, 8) с низкой трансформацией ($N_{\text{орг}}/NH_4^+ > 9$) и низким относительным содержанием NH_4^+ ($<0.30\%$) и групп (3, 9) с высокой трансформацией ОВ ($N_{\text{орг}}/NH_4^+ < 9$) и низким относительным содержанием NH_4^+ ($>0.30\%$), причем, также разделяются группы (4, 10 и 5, 11 соответственно) мезотрофных озер, но у них значительно возрастает доля ОВ автохтонного происхождения (судя по $C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$), увеличивается как относительное содержание $P_{\text{орг}}$, так и доля накопленного фосфора (судя по $C_{\text{орг}}/P_{\text{общ}}$). В тайге отдельно выделена группа (12) кислых сульфатных озер, где на твердых и кислого состава породах формируются воды крайне низкой минерализации (7–14 мкСм/см), а поступление аллохтонной органики незначительно, озера замкнуты на внутренний круговорот и, по-видимому, с доминированием диатомового комплекса (судя по Si < 0.5 мг/л).

Среди гумифицированных озер есть две группы (13, 14) олиготрофных озер с крайне низкой трансформацией ОВ аллохтонного происхождения, сильно обедненного N и P при самым низким относительным содержанием их минеральных и органических форм из всех рассматриваемых групп. Однако также выделяются высокоцветные озера – как кислые мезотрофные (15), так и нейтральные мезотрофные и эвтрофные (16). Такие вариации высокоцветных озер по трофности, содержанию и остальным показателям могут быть связаны с их положением относительно болотного массива и соответственно с типом водного питания, что влияет на поступление качественного состава органики как трофического ресурса и количеств питательных элементов. Так, например, в работе [9] на террито-

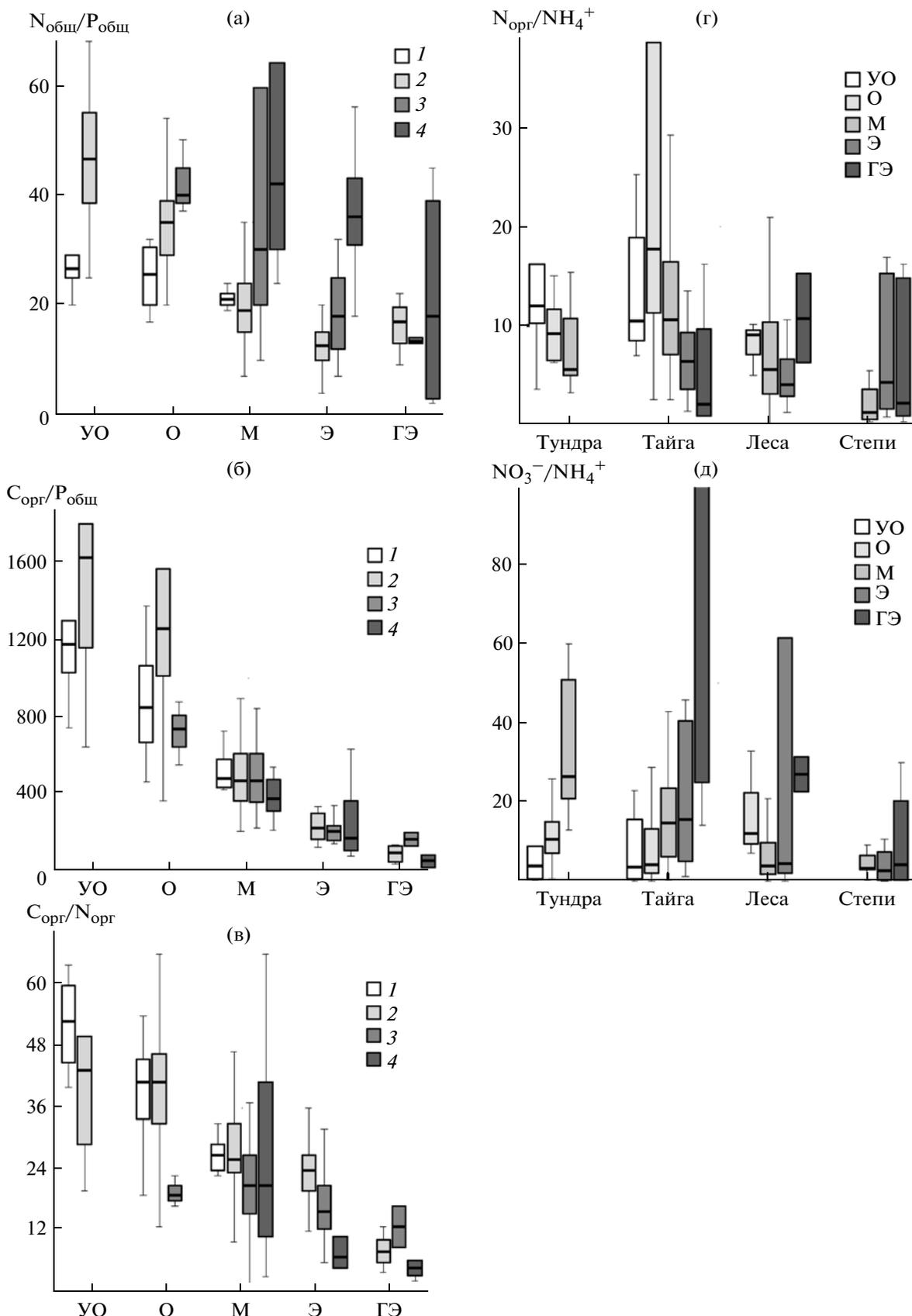


Рис. 3. Распределение показателей $N_{общ}/P_{общ}$ (а), $C_{орг}/P_{общ}$ (б), $C_{орг}/N_{орг}$ (в), $N_{орг}/NH_4^+$ (г), NO_3^-/NH_4^+ (д) в зависимости от трофического статуса озер в различных природных зонах. 1 – тундра, 2 – тайга, 3 – леса, 4 – степи.

Таблица 5. Процентное распределение $C_{орг}$, форм N и P (их сумма – 100%) для группы озер в различных природно-климатических регионах, выделенных по совокупной общности трофического статуса, показателей ОБ, его трансформации (жирный шрифт – связанные параметры; УО – ультраолиготрофные, О – олиготрофные, М – мезотрофные, Э – эвтрофные, ГЭ – гипертрофные озера; Ал – аллохтонное, Авт – автохтонное; ОН – очень низкая, Н – низкая, В – высокая, ОБ – очень высокая)

n, % групп-пы	№ групп-пы	$C_{орг}$	NH_4^+	NO_3^-	$N_{орг}$	PO_4^{3-}	$P_{орг}$	$\frac{C_{орг}}{N_{орг}}$	$\frac{N_{орг}}{NH_4^+}$	$\frac{NH_4^+}{NO_3^-}$	$\frac{C_{орг}}{P_{общ}}$	Трофический статус	Характеристики ОБ	Степень трансформации ОБ	Особые замечания
Тундра															
Все		92–98	0.05–1.78	0.01–0.46	1.5–5.6	0–0.06	0.05–0.62	19–64	2.5–4.5	0.4–6.0	421–2043	УО и О	Ал	Н	Нет лимитирования по NO_3
15.7	1	97–98	0.05–0.24	>0.10	1.5–2.4	0	0.05–0.15	>40	>9	<1	>600	УО и О	Ал	Н	
27.6	2	97–98	<0.30	0.01–0.03	1.8–2.6	0–0.03	0.06–0.18	>35	>9	>6	>600	УО и О	Ал	Н	
27.6	3	97–98	0.30–0.65	0.01–0.05	1.6–2.8	0–0.06	0.05–0.12	>35	<9	>7	>700	О	Ал	В	
12.9	4	95–97	0.22–0.38	0.01–0.02	>3.0	0–0.02	0.13–0.20	23–33	>9	>13	477–725	М		Н	
12.9	5	94–96	>0.65	0.01–0.01	>3.0	0–0.02	0.20–0.23	19–27	<9	>26	421–462	М		В	$F_o < 0.1 \text{ км}^2$, $Si < 0.86 \text{ мг/л}$
3.2	6	92	1.78	0.03	5.6	0	0.62	16	3.2	60	148	М	Авт	ОБ	$F_o < 0.1 \text{ км}^2$, $Si < 0.2 \text{ мг/л}$
Тайга															
Все		66–99	0.01–16.5	0.01–1.31	0.8–15.8	0–0.74	0–1.27	4–129	0.8–184	0.1–547	34–3755	УО и О	Ал	Н	Нет лимитирования по NO_3
7.3	7	96–98	<0.30	>0.10	1.3–3.0	0–0.15	0–0.16	>33	>9	<1	>600	УО и О	Ал	Н	
20.5	8	95–98	<0.35	<0.08	1.8–4.4	0–0.06	0–0.08	>33	>9	1–20	>700	УО и О	Ал	Н	
7.9	9	95–99	0.35–0.75	<0.02	0.8–4.7	0–0.04	0.05–0.13	>33	<9	>22	>600	О	Ал	В	
17.9	10	94–97	<0.35	0.01–0.05	2.2–5.4	0–0.13	0.09–0.34	17–44	>9	3–34	280–1080	М		Н	
7.9	11	94–98	0.35–1.00	0.01–0.05	1.6–5.3	0–0.07	0.09–0.31	18–62	<9	7–52	245–872	М		В	
7.3	12	90–97	0.08–1.39	0.01–0.09	2.6–8.8	0–0.08	0–0.42	10–29	4–71	3–79	206–1188	О и М	Авт		Сульфатные, кислые, $Si < 0.5 \text{ мг/л}$
5.3	13	97–98	<0.11	<0.05	1.7–2.6	0–0.02	0.04–0.08	>38	>20	0.2–4	>1267	О	Ал	ОН	Цв 60–100°Pt–Co, рН > 6
4.6	14	98–99	<0.04	<0.04	1.2–1.6	0–0.01	0.02–0.06	>60	>36	1–2	>1507	О	Ал	ОН	Цв > 100°Pt–Co, кислые, Н > 150 м абс.
2.0	15	97–98	0.04–0.30	0.01–0.02	2.0–2.3	0.01	0.05–0.16	>43	7–56	3–17	>600	М	Ал	Н	Цв > 100°Pt–Co, кислые, $F_o < 0.1 \text{ км}^2$, $Si < 0.5 \text{ мг/л}$, Н > 150 м абс.
6.0	16	95–97	0.18–0.68	0.01–0.39	2.2–3.9	0.01–0.23	0.09–0.39	24–44	<20	1–41	164–898	М и Э		Н	Цв > 100°Pt–Co, рН > 6, Н < 150 м абс.
6.6	17	84–95	0.58–7.85	0.11–0.83	3.6–6.5	0.01–0.34	0.25–1.27	13–26	<9	3–16	52–359	Э	Авт	В	Нет лимитирования по NO_3
4.6	18	92–96	0.60–2.81	0.01–0.03	3.3–6.0	0.01–0.33	0.14–0.56	15–28	<9	>23	148–334	Э	Авт	В	
2.0	19	66–88	0.66–16.5	0.01–0.03	>10.0	0.04–0.74	0.45–1.20	<8	1–16	>36	34–130	ГЭ	Авт	В	

Таблица 5. Окончание

n, % группы	№ группы	С _{орг}	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	N _{орг}	PO ₄ ³⁻	P _{орг}		C _{орг} / N _{орг}	N _{орг} / NH ₄ ⁺	NH ₄ ⁺ / NO ₃ ⁻	C _{орг} / P _{общ}	Про-фический статус	Характеристика ОБ	Степень трансформации ОБ	Особые замечания
							PO ₄ ³⁻	%								
Леса																
все		67-97	0.01-6.22	0.01-4.03	0.4-28.0	0-0.80	0.05-0.67	2-243	0.1-480	0-230	82-1609					
10.4	20	95-96	0.20-0.48	<0.07	3.2-4.9	0.01	0.09-0.13	19-30	>9	>7	>600		О и М		Н	Лимитированы по NO ₃ и PO ₄
8.2	21	94-96	0.45-1.24	<0.07	3.1-4.6	0.02-0.06	0.15-0.22	21-31	<9	>9	343-523		М		В	Лимитированы только по NO ₃ , Цв > 60°Pt-Co
8.2	22	91-93	0.81-1.94	<0.07	6.4-8.9	0.01	0.15-0.29	13-17	<9	>15	305-548		М	Авт	В	лимитированы по NO ₃ , PO ₄ и Si, Цв < 30°Pt-Co
6.7	23	94-97	0.01-0.28	0.32-0.90	2.6-4.6	0.02-0.04	0.14-0.28	20-37	>17	<0.5	302-516		М		Н	
15.5	24	85-95	0.44-5.03	0.13-1.58	3.3-8.7	0.01-0.10	0.05-0.26	10-28	<9	2-6	290-1609		М		В	
4.5	25	91-94	2.76-6.22	1.84-2.49	<1.1	0.02-0.07	0.07-0.12	> 80	< 0.5	1-3	>600		М		ОВ	SO ₄ > 10%-экв, К < 0.3 мг/л
13.4	26	67-86	2.19-4.63	0.63-2.21	> 10.0	0.01-0.20	0.09-0.31	< 8	<9	1-5	218-460		М	Авт	В	
13.6	27	91-94	0.71-2.59	0.01-0.03	3.8-6.9	0-0.22	0.25-0.46	13-25	<9	>30	172-340		Э и ГЭ		В	Лимитированы по NO ₃ , Цв > 60°Pt-Co
9.7	28	90-92	0.82-1.58	0.11-0.66	5.1-8.0	0.01-0.17	0.42-0.55	11-18	<9	1-5	136-213		Э и ГЭ		В	χ > 150 мкСм/см
9.7	29	85-95	0.01-0.97	0.82-4.03	2.9-9.1	0.07-0.80	0.19-0.38	9-32	>9	< 0.5	82-239		Э		Н?	
Степи																
все		69-96	0.14-18.1	0.20-8.68	0.8-25.0	0.01-1.65	0.03-0.69	2-115	0.2-136	0.1-45	40-631					
16.9	30	88-94	3.43-7.89	0.86-1.59	< 2.6	0.03-0.14	0.12-0.23	>33	< 0.5	3-9	256-541		М		ОВ	pH < 8, F _o < 0.5 км ²
16.9	31	83-91	1.26-6.85	0.20-1.37	3.9-11.9	0.01-0.13	0.10-0.33	7-23	0.6-5.4	3-7	266-474		М		В	pH 8-9
10.2	32	73-87	1.20-2.36	1.20-3.38	7.2-22.4	0.10-0.22	0.04-0.20	<12	>9	<1	208-477		М	Авт	Н	pH 8-9, сульфатные, К < 1.5 мг/л
16.4	33	69-81	10.1-18.1	0.31-1.00	7.1-25.0	0.07-0.77	0.13-0.69	<11	<2	>10	65-169		Э и ГЭ		ОВ	pH < 8, F _o < 0.5 км ²
13.2	34	89-96	0.98-2.38	0.25-0.69	2.4-8.0	0.02-0.15	0.03-0.15	11-40	1.7-4.3	3-4	463-631		Э		В	pH > 9
13.2	35	77-82	0.14-1.14	0.34- 4.94	>10.0	0.13-0.48	0.13-0.18	<8	>9	<1	116-270		Э и ГЭ		Н?	pH 8-9, SO ₄ > 10%-экв
13.2	36	70-79	0.32-1.24	2.60-8.68	>10.0	0.35-1.65	0.17-0.38	<8	>9	< 0.5	40-109		ГЭ		Н?	pH < 8

рии Дарвинского заповедника выделены болотные озера: вблизи вершины болотного массива с высокой долей в питании поступающих на зеркало атмосферных осадков — ацидные олиготрофные; питающиеся поверхностными водами верхового болота — ацидные мезотрофные; на краю болотного массива, питающиеся стоком переходного болота и грунтовыми водами торфяника — нейтральные эвтрофные. Косвенно о данных различиях можно судить по высоте озер над уровнем моря, так, для кислых олиготрофных и мезотрофных озер она >150 м абс., тогда как для нейтральных мезо- и эвтрофных — <150 м абс. Для групп (17, 18, 19) эвтрофных и гипертрофных озер характерно значительное увеличение доли автохтонного ОВ, его высокая трансформация и соответственно достаточно высокие относительные содержания NH_4^+ , однако в группе 17 не наблюдается полная исчерпанность нитратов, что может быть связано с превышением нитрификации над потребностями и/или с высоким поступлением с водосбора. Отдельно выделяется озеро (6) в тундре, у которого трофический статус более соответствует эвтрофному типу, судя по совокупности всех рассматриваемых параметров. В общем, в тундре и тайге прослеживается закономерность изменения рассматриваемых параметров от низких трофических уровней до высоких: увеличение относительного содержания NH_4^+ , трансформации ОВ ($N_{\text{орг}}/\text{NH}_4^+$), доли автохтонного ОВ ($C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$), количества накопленного фосфора ($C_{\text{орг}}/P_{\text{общ}}$).

Регион лесов — переходный по лимитированию NO_3^- на критическом уровне (табл. 4) — 39% озер. В данных условиях находятся группы озер 20, 21, 22 (табл. 5), причем, группу с низкой трансформацией ОВ ($N_{\text{орг}}/\text{NH}_4^+ > 9$) и по всем остальным показателям (низкому относительному содержанию NH_4^+ , отношению $C_{\text{орг}}/P_{\text{общ}} > 600$) можно отнести к озерам олиготрофного типа. Группы 21 и 22 с высокой трансформацией ОВ различаются по Цв и χ . У первой Цв > 60°Pt-Co, $\chi > 100$ мкСм/см, у второй Цв < 30°Pt-Co, $\chi < 100$ мкСм/см, и по характеру лимитирования и рассматриваемым показателям последняя больше замкнута на внутренний круговорот. Среди мезотрофных озер, не лимитированных по NO_3^- , отдельно выделяется группа 23, у которой, по-видимому, нитрификация обеспечивает нитратами больше (судя по крайне низким относительным концентрациям NH_4^+), чем потребность экосистемы. Также выделяется группа 25, у которой столь велика степень трансформации ОВ, что при крайне низком содержании $N_{\text{орг}}$ велики как NH_4^+ , так и NO_3^- , и ОВ представлено остатками трудноразлагаемой органики. В противоположность группе 25, у

группы 26 столь велико относительное содержание $N_{\text{орг}}$, что, вероятно, столь обогащенное азотом ОВ, включает в значительных количествах как бактериальное, так и антропогенное ОВ. Среди эвтрофных и гипертрофных озер выделяется группа 27 (подобно 21) с лимитированием по NO_3^- и повышенной цветностью, что, с одной стороны, указывает на поставку гуминовых веществ как питательного субстрата, но с другой стороны вероятно замедляет оборот азота. Также выделяется группа 29, у которой велико поступление питательных веществ (судя по максимальной χ), высокая минерализация органики (судя по максимальным относительным концентрациям фосфатов), по-видимому, высокие как поступление нитратов с водосбора, так степень нитрификации (при снижении относительного содержания аммонийного азота). Последнее обстоятельство приводит к тому, что показатель $N_{\text{орг}}/\text{NH}_4^+$ перестает работать, соотношение $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^- < 1$ указывает на перераспределение NH_4^+ и NO_3^- вследствие нитрификации на фоне, вероятно, большого поступления нитратов с водосбора.

В степях переходные черты изменений структуры распределения таких параметров как NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} , $N_{\text{орг}}/\text{NH}_4^+$ по трофическим уровням, отмеченных в озерах лесов, еще более усиливаются вследствие неизбежных для данного региона агрохимических преобразований на водосборах. Минерализация органики повышена в озерах при $\text{pH} < 8$, если для мезотрофных озер (30) она выражается в увеличении минеральных форм N (особенно NH_4^+) при резком снижении $N_{\text{орг}}$ подобно группе 25 в лесах, то для эвтрофных и гипертрофных озер (33, 36) — $P_{\text{мин}}$, однако у группы 33 невероятно высокие содержания аммонийного N могут быть связаны ни с чем иным как с высокой нагрузкой на водоем. Отдельно выделяется группа 34 эвтрофных озер с щелочной реакцией среды ($\text{pH} > 9$) самыми низкими относительными содержаниями нитратов и фосфатов, и по $C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$ и $C_{\text{орг}}/P_{\text{общ}}$ больше соответствует мезотрофному типу. Низкие содержания форм фосфора характерны для сульфатных озер (32), где это, вероятно, предопределяется низким возвратом питательных веществ с водосбора судя по самым низким концентрациям K^+ в воде, подобный характер проявился и в группе лесов (25). В резко щелочной среде (группа 34) не наблюдается перераспределения NH_4^+ в NO_3^- , наверное, вследствие прерывания нитрификации на стадии гидроксилamina, тогда как для групп (32, 35, 36) характерно превышение NO_3^- над NH_4^+ , поэтому значения $N_{\text{орг}}/\text{NH}_4^+ > 9$ при условии $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^- < 1$

говорит не о низкой трансформации OB , а о перераспределении минеральных форм N вследствие нитрификации.

ВЫВОДЫ

Природные циклы биогенных элементов претерпели существенные изменения вследствие человеческой деятельности, как в локальном, так и глобальном масштабах. Исследования миграционных потоков и превращений биогенных элементов в водоемах в современный период дают понимание развития процессов их евтрофирования. Почва — важное звено на пути миграции BV , регулирующая функция которой зависит от интенсивности биологических процессов, состава и емкости поглощения почв, температурных условий и увлажненности территории. Гуминовые вещества в почвах выполняют аккумулятивную функцию — содержат важнейшие элементы питания для живых организмов (до 90% всего N , половины и более P и S , а также K , Ca , Mg , Fe и практически все необходимые микроорганизмам микроэлементы). Влияние водосборной площади на поступление биогенных элементов проявляется в двух направлениях: задержки всех основных биогенных элементов (за исключением Si) при заболачивании территории водосборов и, наоборот, интенсификации их поступления с увеличением гумификации почв.

Регулирующий фактор также — удельный водосбор, увеличение доли водосбора снижает снабжение вод питательными элементами. Рост продуктивности озер зависит от их обеспеченности биогенными элементами. Если в тундре и тайге между наземной и водной экосистемами идет конкуренция за них, то в лесах и степях она снижается вследствие как усиления круговорота, так антропогенной нагрузки, которая вне зависимости от природно-климатической зоны стимулирует рост продуктивности озер. Индикаторами возврата зольных элементов для гумидной территории могут служить содержание Fe , а для территорий достаточного и особенно — недостаточного увлажнения — Mn .

Граничные концентрации элементов, как показатели лимитирования развития гидробионтов, служат хорошей территориальной характеристикой и отражают зональную специфику. Показано, что в тундре и тайге продуктивность озер лимитирована как по P , так и по N , но на критическом уровне — больше по N ; в лесах и степях лимитирование уже происходит на нижней границе оптимальных условий для развития водорослей, причем, — больше по P , чем по N . На низких трофических ступенях больше проявляется дефицитность $P_{мин}$, тогда как на высоких — N , соответственно накопление $P_{общ}$ в эвтрофных и гипертрофных экосистемах больше, чем в олиготрофных и мезотрофных. Биологическую активность больше характеризуют параметры проис-

хождения ($C_{орг}/N_{орг}$) и трансформации ($N_{орг}/NH_4$) OB , а степень трофии — не $N_{общ}/P_{общ}$, а $C_{орг}/P_{общ}$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
2. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Наука, 2008. 381 с.
3. Войткевич Г.В., Кокин А.В., Мирошников А.Е., Прохоров В.Г. Справочник по геохимии. М.: Недра, 1990, 480 с.
4. Глазовская М.А. Геохимия природных и техногенных ландшафтов СССР. М.: Высш. шк., 1998. 276 с.
5. Гуминовые вещества в биосфере. М.: Наука, 1993. 237 с.
6. Ильин Н.П., Орлов Д.С. Фотохимическая деструкция гумусовых кислот // Почвоведение. 1973. № 1. С. 73–78.
7. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
8. Китаев С.П. Коэффициенты изменения концентрации веществ в воде атмосферных осадков и ихтиомассы озер разных природных зон Европы и Северной Америки (оперативно-информационные материалы). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. 38 с.
9. Лазарева В.И., Степанова И.К., Комов В.Т. Органическое вещество и особенности распределения биогенных элементов в болотных озерах, подверженных антропогенному закислению: органическое вещество // Биология внутренних вод. 1999. № 1–3. С. 101–107.
10. Лозовик П.А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивость к антропогенному воздействию. Дис. ... докт. хим. наук. Петрозаводск, ИВПС РАН, 2004. 481 с.
11. Михеева Т.М. Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. Минск: Изд-во БГУ, 1983. 72 с.
12. Моделирование режима фосфора в долинном водохранилище. М.: Изд-во МГУ, 1995. 80 с.
13. Моисеенко Т.И., Гашкина Н.А., Кудрявцева Л.П. и др. Зональные особенности формирования химического состава вод малых озер на территории Европейской части России // Вод. рес. 2006. Т. 33. № 2. С. 163–180.
14. Мусатов А.П. Оценка параметров экосистем внутренних водоемов. М.: Науч. мир, 2001. 192 с.
15. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. I. 328 с.
16. Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Суханова Н.И. Органическое вещество почв Российской Федерации. М.: Наука, 1996. 256 с.
17. Пристова Т.А. Биологический круговорот веществ во вторичном лиственно-хвойном насаждении средней тайги // Экология. 2008. № 3. С. 189–195.
18. Россолимо Л.Л. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука, 1977, 205 с.

19. *Савенко В.С., Савенко А.В.* Геохимия фосфора в глобальном гидрологическом цикле. М.: ГЕОС, 2007. 248 с.
20. *Хатчинсон Д.* Лимнология. Географические, физические и химический характеристики озер. М.: Прогресс, 1969. 591 с.
21. *Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Б.* Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 278 с.
22. *Bushaw K.I., Zepp R.G., Tarr M.A. et al.* Photochemical release of biologically labile nitrogen from dissolved organic matter // *Nature*. 1996. V. 381. № 6581. P. 404–407.
23. *Gaedke U., Schweizer A.* The first decade of oligotrophication in Lake Constance. I. The response of phytoplankton biomass and cell size // *Oecologia*. 1993. V. 93. P. 268–275.
24. *Hakanson L., Boulion V.V.* Regularities in primary production, Secchi depth and fish yield and a new system to define trophic and humic state indices for lake ecosystems // *Internat. Rev. Hydrobiol.* 2001. V. 86. № 1. P. 23–62.
25. *Henriksen A., Kamari I., Posch M., Wilander A.* Critical Loads of Acidity: Nordic Surface Waters // *AMBIO*. 1992. V. 21. № 7. P. 356–363.
26. *Hutchinson G.F.* A Treatise of Limnology. N.Y.: Wiley, 1967. V. 2. 115 p.
27. *Jeppesen E., Sondergaard M., Jensen J.P. et al.* Cascading trophic interactions from fish to bacteria and nutrients after reduced sewage loading: an 18-year study of a shallow hypertrophic lake // *Ecosystems*. 1998. V. 1. P. 250–267.
28. *Klapper H.* Control of eutrophication in inland water. Chichester: Ellis Horwood, 1991. 299 p.
29. *Lerman A., Mackenzie F.T., May Ver L.* Coupling of the perturbed C-N-P cycles in industrial time // *Aquatic Geochemistry*. 2004. V. 10. P. 3–32.
30. *Marinho M. M., Azevedo S. M. F. O.* Influence of N / P ratio on competitive abilities for nitrogen and phosphorus by *Microcystis aeruginosa* and *Aulacoseira distans* // *Aquat. Ecol.* 2007. V. 41. P. 525–533.
31. *Nürnberg G.K., Shaw M.* Productivity of clear and humic lake: nutrient, phytoplankton, bacteria // *Hydrobiologia* 1999. V. 382. P. 97–112.
32. *OECD: Eutrophication of Waters. Monitoring, Assessment and Control.* Paris: OECD, 1982. 154 p.
33. *Phillips G., Pietiläinen O.-P., Carvalho L. et al.* Chlorophyll–nutrient relationships of different lake types using a large European dataset // *Aquat. Ecol.* 2008. V. 42. P. 213–226.
34. *Reynolds C.S.* Non-determinism to probability, or N:P in the community ecology of phytoplankton // *Arch. Hydrobiol.* 1999. V. 146. № 1. P. 23–35
35. *Smith V.H.* The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis // *Limnol. Oceanogr.* 1982. V. 27. № 6. P. 1101–1112.
36. *Smith V.H.* Low nitrogen to phosphorus ratios favour dominance by blue-green algae in lake phytoplankton // *Science*. 1983. V. 221. № 4612. P. 669–671.
37. *Standart method for examination for water and wastewater.* 14th edition, ALHA-AWWA-WPCF. Washington: American Publ. Health Association, 1975. 1195 p.
38. *Tilman D., Kilham S.S., Kilham P.* Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1982. V. 13. P. 349–372.
39. *Vollenweider R.A.* Advances in defining critical loading levels for phosphorous in lake eutrophication // *Met. Ins. Ital. Jdrobion.* 1979. V. 33. Ch. 8, 9. P. 53–83.
40. *Wang W., Tarr M.A., Bianchi T.S., Engelhaupt E.* Ammonium photoproduction from aquatic humic and colloidal matter // *Aquatic Geochemistry*. 2000. V. 6. P. 275–292.
41. *Wilander A., Persson G.* Recovery from eutrophication: experiences of reduced phosphorus input to the four largest lakes of Sweden // *AMBIO*. 2001. V. 30. № 1. P. 475–485.