

ПРОГНОЗ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВООХРАНИЛИЩ НА РЕКАХ ЗЕЯ И БУРЕЯ

© 2011 г. В. В. Бульон*, С. Е. Сиротский**

* Зоологический институт Российской академии наук
199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

** Институт водных и экологических проблем Дальневосточного отделения
Российской академии наук
680000 Хабаровск, ул. Ким-Ю-Чена, 65

Поступила в редакцию 03.06.2010 г.

Для оценки скорости биотического потока энергии в экосистемах функционирующих Зейского и Бурейского водохранилищ и проектируемых Нижнее-Зейского и Нижне-Бурейского водохранилищ применена масс-балансовая модель. Дан прогноз среднегодовой биомассы и годовой продукции фитопланктона, макрофитов, эпифитов и фитобентоса (первичных продуцентов), бактериопланктона и бактериобентоса (редуцентов), “мирного” и хищного зоопланктона, зообентоса, планктоноядных, бентосоядных и хищных рыб (консументов).

Ключевые слова: водные экосистемы, моделирование потоков энергии, прогноз продуктивности водохранилищ.

Моделирование трофических связей и биотических потоков энергии при соблюдении балансового принципа – необходимый инструмент для прогнозирования продуктивности водных экосистем и их отклика на изменение внешних условий. Опыт имитации потоков энергии свидетельствует о том, что эффективны “сжатые” модели, состоящие из ключевых групп гидробионтов [22, 23]. Каждая группа объединяет функционально родственные организмы, которые с некоторой степенью условности можно подразделить на первичных продуцентов, редуцентов и консументов разного порядка.

Редуценты как гетеротрофные организмы используют для своего роста автохтонное и аллохтонное органическое вещество (ОВ). Продуцирование автохтонного ОВ фотосинтезирующими организмами зависит от многих абиотических факторов, среди которых следует выделить ключевые – биогенные элементы (в первую очередь, фосфор), световые условия (прозрачность воды) и длительность вегетационного сезона, обусловленная географической широтой. Поступление в водоем аллохтонного ОВ (в том числе гуминовых соединений, обеспечивающих цветность воды) тесно связано с площадью водосборного бассейна и морфологией котловины [17]. ОВ разного генезиса через систему соподчиненных связей между биотическими и абиотическими факторами определяет биомассу и продукцию консументов (включая рыб), относящихся к разным трофическим уровням.

Такой системный подход в сочетании с балансовым принципом применен в данной работе, цель которой – на основании количественных связей между ключевыми биотическими и абиотическими компонентами экосистемы, обобщенных в форме масс-балансовой модели [2, 22], составить прогноз биологической продуктивности функционирующих и проектируемых водохранилищ на реках Зее и Бурее. Настоящая работа – один из первых опытов решения практических вопросов, связанных с эксплуатацией биологических ресурсов водохранилищ Дальневосточного региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Зейское водохранилище. Заполнение водохранилища происходило с 1974 по 1985 г. В настоящее время площадь зеркала составляет 2419 км² НПУ и 1620 км² УМО при площади водосборного бассейна 83800 км². Средняя глубина – 37 м, максимальная – 99 м. Модуль стока – 8.2 л/(км² с) [13]. Из этих данных следует, что удельный водосбор относительно невелик (~35). Обмен воды замедлен – время пребывания воды ~ 4 года (табл. 1).

Бурейское водохранилище. После заполнения ложа в 2008 г. площадь водохранилища составляет 750 км², объем воды – 10.7 км³ [5, 14]. Средняя глубина – 14.5 м, максимальная – 58 м. Водосборный бассейн водохранилища ограничен водосборным бассейном р. Буреи, площадь которого близка к 70000 км² [20]. Из этих данных следует, что удель-

Таблица 1. Общая характеристика водохранилищ на реках Зее и Буре

Водохранилище	Площадь, км ²	Средняя глубина, м	Максимальная глубина, м	Удельный водосбор	Время обмена воды, годы	Pt, град.	ТР, мкг/л
Зейское	2419	37	99	35	4	70–110	8–18
Нижне-Зейское	292	10	30	646	0.060	80–120	10–20
Бурейское	750	14.5	58	94	0.38	80–120	10–20
Нижне-Бурейское	153.3	13	29	45	0.066	80–120	10–20

ный водосбор после достижения проектной площади зеркала составил ~94. Среднемноголетний расход р. Буреи равен 950 м³/с. С учетом площади водосборного бассейна модуль стока – 13.6 л/(км²с).

Нижне-Зейское водохранилище. Площадь водосбора р. Зеи до впадения р. Селемджа, где проектируется строительство плотины, составляет ~186980 км² [12]. Проектная площадь зеркала водохранилища – 292 км². Отсюда следует, что удельный водосбор (площадь водосбора Нижне-Зейского водохранилища включает площадь водосбора Зейского водохранилища) составит 640.

Модуль стока р. Зеи – 8.2 л/(км² с). Проектная средняя глубина водохранилища – 10 м. По этим данным скорость оборота воды в Нижне-Зейском водохранилище будет чрезвычайно высокой – 16.5 год⁻¹ (время пребывания воды составит 22 сут)

Нижне-Бурейское водохранилище. Проектная площадь зеркала – 153.3 [10], общая площадь водосбора – 70058 км² [15]. Из этого следует, что удельный водосбор проектируемого водохранилища составит 457. Модуль стока равен, как и для Бурейского водохранилища, 13.6 л/(км²с). Проектная средняя глубина – 13 м. По этим данным скорость оборота воды в Нижне-Бурейском водохранилище будет высокая – 15 год⁻¹ (время пребывания воды 24 сут).

Климат в районе всех водохранилищ характеризуется как умеренно прохладный с избыточной увлажненностью, типичной для гумидной зоны. Среднегодовая температура воздуха в пределах водосборов – отрицательная, от –3.0 до –4.2°C. Осадков выпадает в среднем 750 мм/год [13]. Индекс увлажнения Иванова $P_{ге}/E_{ва} > 1$, где $P_{ге}$ – годовая сумма осадков, $E_{ва}$ – потенциальное испарение.

Системы уравнений, на базе которых построена модель для прогнозирования биологической продуктивности водохранилищ, представлены в ранее опубликованных работах [3, 4]. Ниже перечислены компоненты модели (рис. 1).

Входные (движущиеся) абиотические параметры: географическая широта Lat , средняя D_{mean} и максимальная D_{max} глубины водохранилищ, содержание общего фосфора ТР и цветность воды Рт.

Целевые и промежуточные параметры

биомассы: макрофитов B_{mac} , эпифитов B_{epi} , фитобентоса B_{phb} и фитопланктона B_{php} , бактериобентоса B_{bcb} и бактериопланктона B_{bcp} , “мирного” B_{hzo} и хищного B_{pzo} зоопланктона и зообентоса B_{zbe} , планктоноядных B_{plf} , бентосоядных B_{bef} и хищных B_{psf} рыб;

продукция валовая: фитопланктона GP_{php} , чистая: макрофитов P_{mac} , эпифитов P_{epi} и фитобентоса P_{phb} ;

поток: продукции макрофитов в ДО Sed, энергии аллохтонного ОВ к бактериопланктону DOM;

потери: вылов человеком, животными, птицами и/или естественная смертность планктоноядных Y_{plf} и бентосоядных Y_{bef} рыб, продукция хищных рыб P_{psf} ;

потери энергии фитопланктоном R_{php} , бактериопланктоном R_{bcp} и бактериобентосом R_{bcb} при дыхании;

потери энергии “мирным” $(R + F)_{hzo}$ и хищным $(R + F)_{pzo}$ зоопланктоном, зообентосом $(R + F)_{zbe}$, планктоноядными $(R + F)_{plf}$, бентосоядными $(R + F)_{bef}$ и хищными $(R + F)_{psf}$ рыбами при дыхании и с неусвоенной пищей;

параметры: концентрация хлорофилла Chl , длительность вегетационного сезона GS , прозрачность воды Sec , площадь литоральной зоны Lit , фактор формы озерной котловины FF , площадь зарастания макрофитами M_{cov} .

Содержание ТР в реках Зее и Буреи варьирует от 10 до 20 мкг/л, Рт – от 80 до 100° [12, 14]. Расчет концентрации ТР и Рт в водохранилищах проводился с помощью масс-балансовой модели (рис. 2), учитывающей гидрологические и морфометрические особенности водоемов [22]. Зейское водохранилище отличается наибольшим временем удержания воды (~4 года), поэтому содержание ТР в нем понижается вследствие седиментации до 8–18 мкг/л, Рт – до 70–110°. В остальных водохранилищах из-за высокой проточности содержание ТР и Рт воды будет оставаться на том же уровне, что и в притоках (табл. 1).

Входные биотические параметры модели – скорость оборота биомассы ключевых групп гидробионтов (P/B -коэффициенты), эффективность использования потребленной энергии на рост орга-

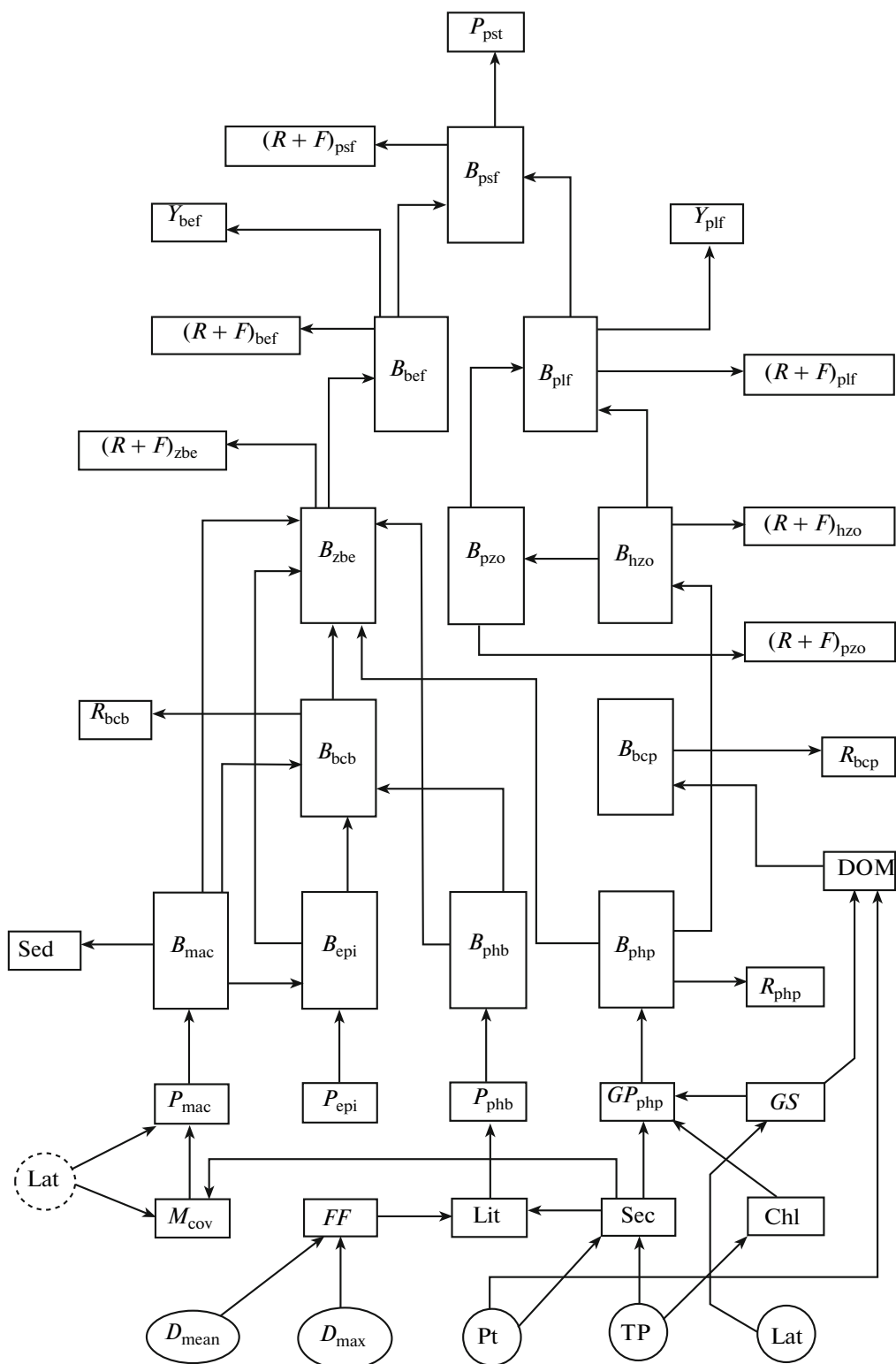


Рис. 1. Схема модели для прогнозирования биомассы и потоков энергии для ключевых групп автотрофных и гетеротрофных организмов.

низмов (коэффициенты K_1) и коэффициенты распределения потоков энергии между трофическими звеньями (DC) (табл. 2, 3). При выборе значе-

ний P/B и K_1 ориентировались на литературные источники [1, 7–9, 18, 22]. Из-за скудности сведений о распределении продукции ключевых групп орга-

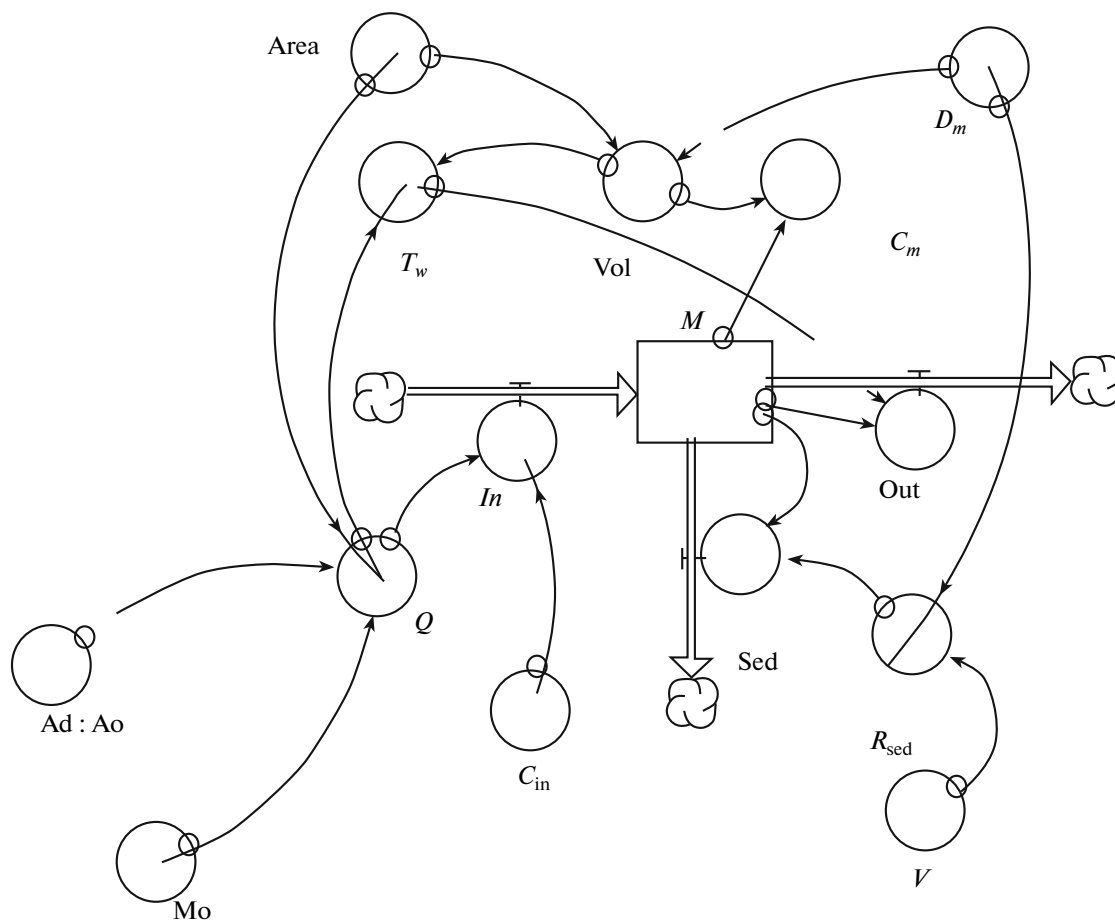


Рис. 2. Масс-балансовая модель для прогнозирования концентрации P и P_t как показателя содержания гуминовых веществ. M – содержание вещества в объеме воды, In – приток вещества, Q – приток воды, Sed – седиментация вещества, Out – сток вещества, R_{sed} – скорость седиментации, T_w – время водообмена, Vol – объем воды, C_m – концентрация вещества в воде, C_{in} – концентрация вещества в притоке, Ad – площадь водосбора, Mo – модуль стока, V – линейная скорость седиментации вещества, D_m – средняя глубина водоема, $Area$ – площадь зеркала водоема.

низмов между их потребителями коэффициенты DC подбирались путем калибровки модели по данным биотических балансов ранее исследованных озер [3, 7]. Значения абиотических и биотических параметров задавались как случайные величины в выбранных диапазонах (метод Монте-Карло).

Для верификации модели использовались опубликованные для Зейского водохранилища данные по содержанию Chl в планктоне, биомассам фитопланктона, зоопланктона и зообентоса и вылову рыб [6, 10, 11, 19, 21], а также неопубликованные отчетные материалы Института водных и экологических проблем (ИВЭП) ДВО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Первыми реагируют на изменение внешних условий первичные продуценты (планктонные водоросли) в силу быстрого оборота их биомассы. Консументы разного порядка (от “мирного” зоопланктона до хищных рыб) откликаются на измене-

ния первичной продукции с задержкой, продолжительность которой определяется их положением в трофической цепи. Развитие фитопланктона лимитируется биогенными элементами, в первую очередь – фосфором. Следовательно, в целях прогноза биологической продуктивности водохранилища необходимо знать содержание в воде ТР.

Исходя из концентраций ТР содержание Chl на протяжении вегетационного сезона прогнозируется в Зейском водохранилище от 1.3 до 3.8, в остальных – от 1.8 до 4.3 мкг/л. Границы варьирования перекрываются, поэтому во всех четырех водохранилищах концентрация Chl ожидается от 1.3 до 4.3 мкг/л.

P_t и содержание ТР определяют прозрачность воды, которая согласно модели будет составлять 1.5–2.3 м для Зейского и 1.4–2.0 м – для остальных водохранилищ (табл. 4). Из-за перекрывания границ Sec во всех четырех водохранилищах будет в пределах 1.4–2.3 м.

Таблица 2. Входные биотические параметры модели (x -переменные), использованные для оценки потока энергии в экосистемах водохранилищ (прочерк – отсутствие данных; здесь и в табл. 3, 4 в скобках – пределы колебаний)

Трофическое звено	P/B , сут ⁻¹	K_1
Фитопланктон	0.30 (0.24–0.36)	0.80 (0.65–0.95)
Макрофиты	0.014 (0.011–0.017)	–
Эпифиты	0.15 (0.13–0.17)	–
Фитобентос	0.075 (0.06–0.09)	–
Бактериопланктон	0.40 (0.32–0.48)	0.33 (0.26–0.40)
Бактериобентос	0.40 (0.32–0.48)	0.33 (0.26–0.40)
Зоопланктон		
“мирный”	0.08 (0.065–0.95)	0.16 (0.13–0.19)
хищный	0.06 (0.048–0.72)	0.32 (0.26–0.38)
Зообентос	0.015 (0.12–0.18)	0.16 (0.12–0.20)
Рыбы		
планктоноядные	0.0025 (0.002–0.003)	0.08 (0.065–0.95)
бентосоядные	0.0020 (0.0016–0.0024)	0.08 (0.065–0.95)
хищные	0.0016 (0.0013–0.0019)	0.16 (0.013–0.19)

Таблица 3. Коэффициенты распределения DC продукции макрофитов, эпифитов, фитобентоса, “мирного” зоопланктона, планктоноядных и бентосоядных рыб между трофическими звеньями (величины DC заданы как x -переменные)

Трофические цепи	Коэффициенты распределения	
Макрофиты		
бактериобентос	DC_{mac_bcb}	0.3 (0.25–0.35)
зообентос	DC_{mac_zbe}	0.5 (0.4–0.6)
ДО	$1 - DC_{mac_bcb} - DC_{mac_zbe}$	0.2
Эпифиты		
бактериобентос	DC_{epi_bcb}	0.4 (0.32–0.48)
зообентос	$1 - DC_{epi_bcb}$	0.6
Фитобентос		
бактериобентос	DC_{phb_bcb}	0.4 (0.32–0.48)
зообентос	$1 - DC_{phb_bcb}$	0.6
“Мирный” зоопланктон		
хищный зоопланктон	DC_{hzo_pzo}	0.6 (0.48–0.72)
планктоноядные рыбы	$1 - DC_{hzo_pzo}$	0.4
Планктоноядные рыбы		
хищные	DC_{plf_psf}	0.5 (0.4–0.6)
вылов	$1 - DC_{plf_psf}$	0.5
Бентосоядные рыбы		
хищные	DC_{bef_psf}	0.5 (0.4–0.6)
вылов	$1 - DC_{bef_psf}$	0.5

Валовая продукция фитопланктона GP_{php} рассчитывалась как произведение Chl , Sec , суточного ассимиляционного числа (САЧ) – от 30 до 50 мкг С/(мкг Chl) – и длительности вегетационного сезона ($GS = 176$ сут). Чистая продукция фитопланктона ($P_{php} = 0.8 GP_{php}$) во всех водохранилищах

будет практически одинаковой и, согласно прогнозу, составит в среднем 250–280 (с вариацией от 180 до 340) ккал/(м² год) (рис. 3а).

Относительная площадь зарастания макрофитами M_{cov} зависит от средней глубины и прозрачности воды. Наименьшая ее величина (2.3–4.5%) – в Зей-

Таблица 4. Прогнозируемые значения Chl, Sec, M_{cov} и литоральной зоны Lit

Водохранилище	Chl, мкг/л	Sec, м	M_{cov} , %	Lit, %
Зейское	2.5 (1.3–3.8)	1.8 (1.5–2.3)	2.7 (2.3–3.5)	10 (9.0–12)
Нижне-Зейское	3.0 (1.8–4.3)	1.6 (1.4–2.0)	9.3 (7.9–11.5)	30 (27–34)
Бурейское	3.0 (1.8–4.3)	1.6 (1.4–2.0)	6.4 (5.4–7.9)	30 (26–34)
Нижне-Бурейское	3.0 (1.8–4.3)	1.6 (1.4–2.0)	7.1 (6.1–8.8)	17 (15–21)

ском водохранилище, достоверно выше она ожидается в Нижне-Зейском водохранилище (7.9–11.5%). Среднее положение будут занимать Бурейское и Нижне-Бурейское водохранилища (табл. 4).

В соответствии с величинами M_{cov} наименьшая продукция макрофитов прогнозируется в Зейском (13 ± 4), наибольшая – в Нижне-Зейском (48 ± 12 ккал/(м² год)) водохранилищах. В Бурейском и Нижне-Бурейском водохранилищах продукция макрофитов составит 34 ± 9 ккал/(м² год) (рис. 3б).

Относительная площадь литоральной зоны Lit рассчитывалась с учетом Sec и фактора формы котловин FF, который определяется соотношением средней и максимальной глубины. Наименьшая величина Lit прогнозируется в Зейском и Нижне-Бурейском водохранилищах (в среднем 10 и 17%), наибольшая – в Бурейском и Нижне-Зейском (в среднем 30%) (табл. 4).

Продукция фитобентоса P_{phb} , заселяющего литоральную зону, будет достоверно различаться в Зей-

ском и Нижне-Бурейском водохранилищах (8 ± 1 и 15 ± 2 ккал/(м² год) соответственно). Достоверно выше она ожидается в Бурейском и Нижне-Зейском водохранилищах – 26 ± 4 ккал/(м² год) (рис. 3в).

Суммарная чистая первичная продукция (фитопланктона, макрофитов, эпифитов и фитобентоса) во всех водохранилищах прогнозируется в пределах 210–420 ккал/(м² год), имеющие место различия статистически недостоверны (рис. 3г).

Продукция бактериопланктона P_{bcp} предсказывается моделью на уровне 190 ± 16 ккал/(м² год) без сколько-нибудь заметного различия между водохранилищами (рис. 4а). Продукция “первопищи” (сумма продукций фитопланктона и бактериопланктона за счет ассимиляции аллохтонного ОВ), составляющая пищевую базу для “мирного” зоопланктона, оценивается в границах 310–480 (по средним для каждого водохранилища данным – 380–410 ккал/(м² год)) (рис. 4б).

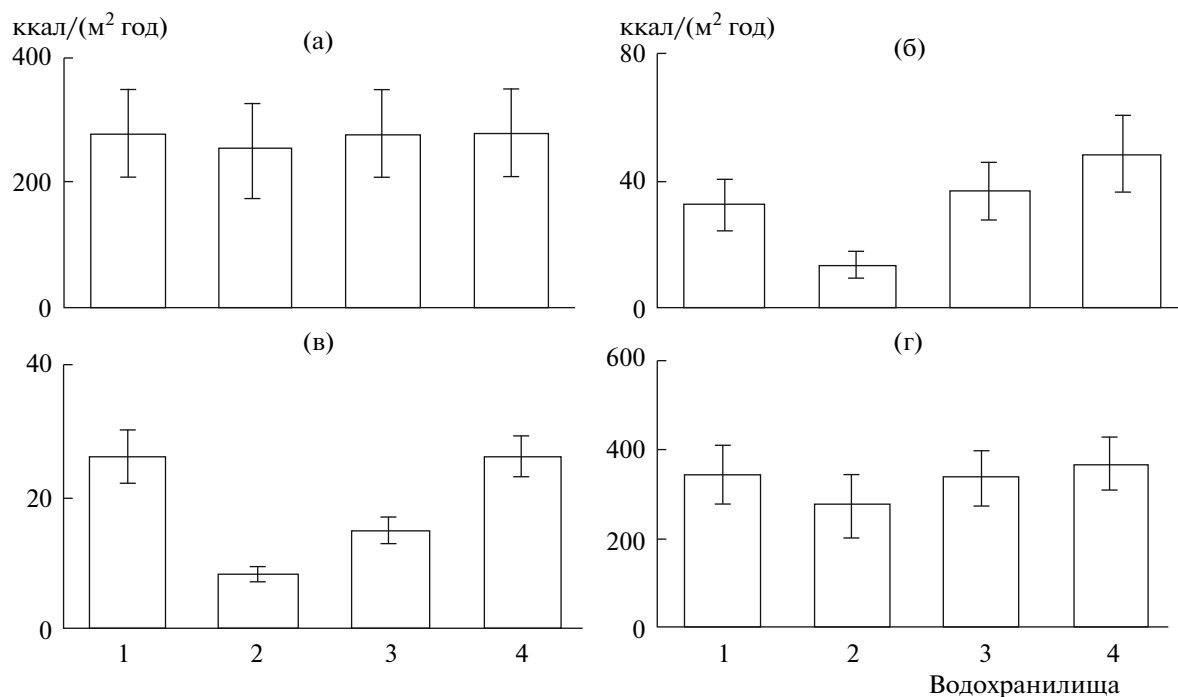


Рис. 3. Прогноз продукции фитопланктона (а), макрофитов (б), фитобентоса (в) и суммарной первичной продукции (г). (Здесь и на рис. 4–6 1 – Бурейское, 2 – Зейское, 3 – Нижне-Бурейское, 4 – Нижне-Зейское водохранилища).

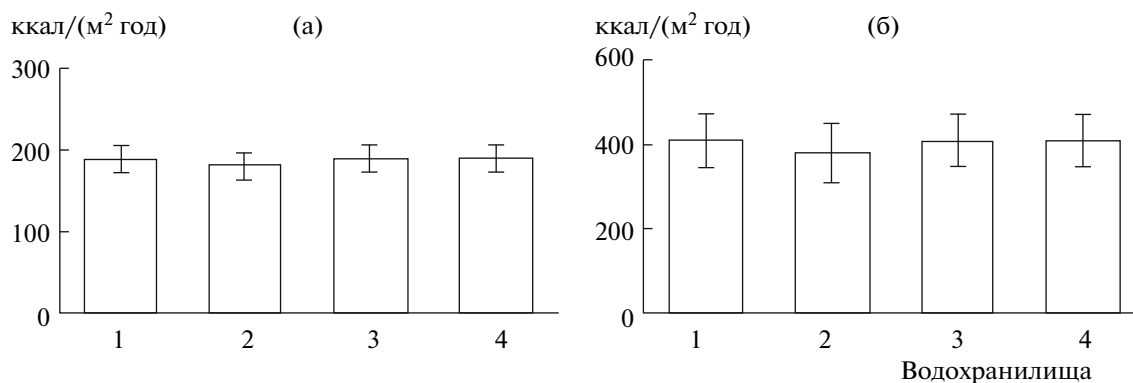


Рис. 4. Прогноз продукции бактериопланктона (а) и “первопищи” (б).

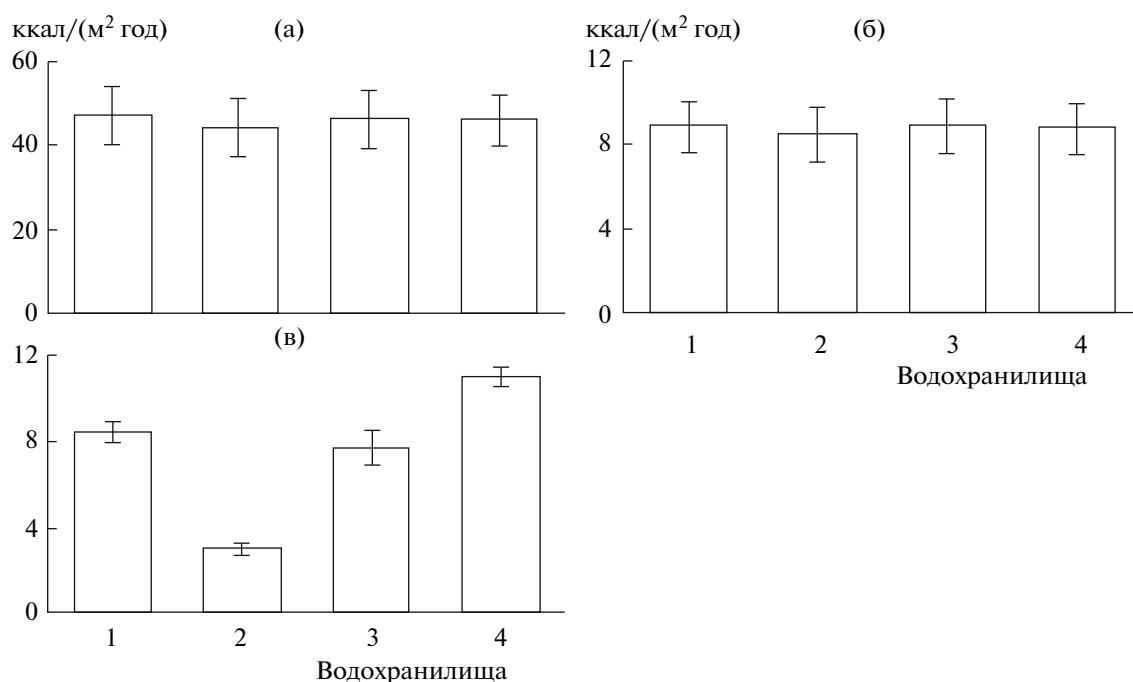


Рис. 5. Прогноз продукции “мирного” (а), хищного (б) зоопланктона и зообентоса (в).

Модель предсказывает, что продукция “мирного” P_{hzo} и хищного P_{pzo} зоопланктона в четырех водохранилищах практически не будет различаться и составит соответственно 45 ± 7 и 8.8 ± 1.3 ккал/(m^2 год) (рис. 5а, б). Однако существенное различие будет наблюдаться в продукции зообентоса P_{zbe} . Наименьшее значение P_{zbe} прогнозируется в Зейском водохранилище (3.0 ± 0.3), наибольшее – в Нижне-Зейском (11 ± 0.4 ккал/(m^2 год)). Границы варьирования средних величин не перекрываются. Величины P_{zbe} практически одинаковы в Бурейском и Нижне-Бурейском водохранилищах (8.0 ± 0.6 ккал/(m^2 год)), достоверно отличаясь от P_{zbe} в двух других водохранилищах (рис. 5в).

Так как продукция зоопланктона во всех водохранилищах ожидается практически одинаковой, то и продукция планктоноядных рыб P_{plf} различаться не будет. По осторожной оценке она составит 2.2 ± 0.3 ккал/(m^2 год) (рис. 6а). Однако продукция бентосоядных рыб P_{bef} будет достоверно разная. Наименьшее значение P_{bef} предсказывается в Зейском водохранилище (0.24 ± 0.02), наибольшее – в Нижне-Зейском (0.86 ± 0.05 ккал/(m^2 год)). Промежуточное положение по значению P_{bef} будут занимать Бурейское и Нижне-Бурейское водохранилища – 0.65 ± 0.04 ккал/(m^2 год) (рис. 6б). Продукция хищных рыб также будет несколько ниже в Зейском водохранилище (0.19 ± 0.03 ккал/(m^2 год)), но данный прогноз нельзя считать достоверным. В осталь-

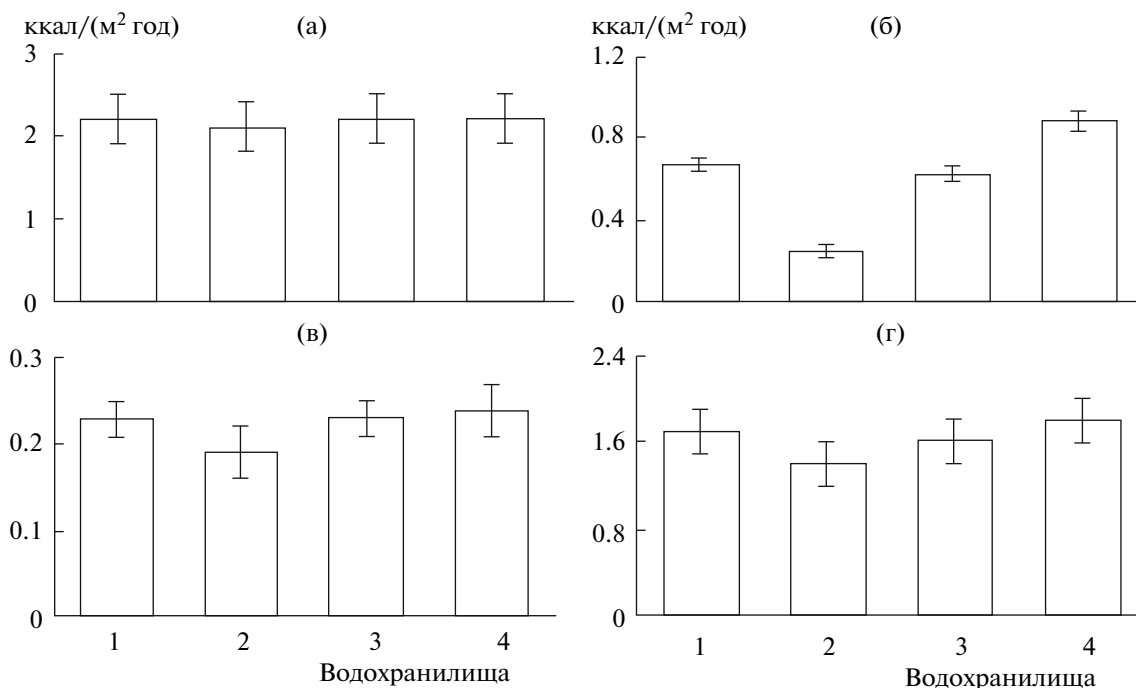


Рис. 6. Прогноз продукции планктоноядных (а), бентосоядных (б), хищных (в) рыб и рыбного сообщества (г).

ных трех водохранилищах P_{psf} будет на уровне 0.23 ± 0.03 ккал/(м² год) (рис. 6в).

Продукция рыбного сообщества FP рассчитывалась как сумма продукций планктоноядных, бентосоядных и хищных рыб за вычетом рациона хищных рыб. Анализ модели показывает, что ожидаемая величина FP в Зейском водохранилище — 1.2–1.6 ккал/(м² год), в остальных водохранилищах она будет несколько выше — 1.4–2.0 ккал/(м² год) (рис. 6г). Однако это различие статистически не достоверно. Исходя из продукции рыбного сообщества можно заключить, что вылов рыбы ($FY \approx FP/3$ согласно [2, 4]) в Зейском водохранилище составит 4–5, в Бурейском, Нижне-Бурейском и Нижне-Зейском — 5–7 кг/га.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Верификация результатов модели проводилась по эмпирическим данным для Зейского водохранилища. Анализ модели показал, что в среднем за вегетационный сезон концентрация Chl в этом водохранилище равна 2.5 мкг/л. Эта величина достаточно близка к данным, полученным в 1994 и 2004 гг., — от 1.2 до 4.6 мкг/л [19].

Соотношение между TP и Chl оценивалось авторами по уравнению, разработанному по материалам для водоемов разных регионов [2]. Тем не менее, было бы целесообразно установить связь между TP и Chl конкретно для вод бассейнов рек Зеи и Буреи,

так как возможно влияние на данную связь климатических особенностей региона.

По результатам прогноза средняя за сезон биомасса фитопланктона в Зейском водохранилище равна 4.8 ккал/м², или 0.13 мг сырой массы/л. По данным [11] биомасса фитопланктона в разных точках водохранилища летом 2004 г. варьировала от 0.03 до 0.47 мг/л. Прогнозируемая биомасса находится в границах варьирования эмпирических данных.

По [6] и отчетным материалам ИВЭП ДВО РАН биомасса зоопланктона на протяжении 1985–2003 гг. изменялась от 0.0072 до 0.26 г/м³, или с учетом средней глубины — от 0.26 до 9.6 г/м². По результатам расчетов по модели средняя суммарная биомасса “мирного” и хищного зоопланктона в Зейском водохранилище близка к 3.9 ккал/м², или 7.8 г сырой массы/м², т.е. располагается в пределах межгодовых колебаний, установленных при гидробиологических наблюдениях.

Согласно полевым материалам [16] биомасса зообентоса в прибрежной зоне Зейского водохранилища в 2004–2007 гг. составляла 3–5 г/м². По данным модели в расчете на всю площадь водохранилища биомасса донных беспозвоночных составляла ~1 ккал/м², или 1 г/м². Сравнивая эмпирические и предсказанные моделью значения, можно заключить, что литоральная зона, где обитает зообентос, занимает ~25% площади водохранилища. По [16] практически такую площадь (21%) занимает литораль с глубинами до 10 м.

Модель предсказывает, что литоральная зона, ограниченная глубиной обитания бентосных фотосинтезирующих организмов (глубиной удвоенной прозрачности воды), составляет 9–12% площади водоема, что очень близко к размерам прибрежной зоны с глубинами до 5 м (~11%) [16].

По данным за 2006 г. вылов рыбы в Зейском водохранилище составил всего 15 т [16]. Учитывая площадь водохранилища, получаем крайне низкий улов — 0.06 кг/га. Модель же предсказывает, что в соответствии с кормовой базой продукция рыб близка к 1.4 ккал/м², или 14 кг/га. Это означает, что вылов рыбы может быть существенно увеличен — до 4–5 кг/га.

От 75 (в Нижне-Зейском) до 91% (в Зейском водохранилище) первичной продукции будет создаваться фитопланктоном. Остальные 10–25% суммарной первичной продукции — в основном, макрофитами и частично эпифитами и фитобентосом. Валовая продукция фитопланктона во всех водохранилищах ~310–350 ккал/(м² за сезон).

Ассимиляция ОВ бактериопланктоном составит ориентировочно 550–570 ккал/м² за вегетационный сезон. При этом ~70% энергии будет поступать в бактериальное звено из аллохтонного ОВ и только 30% из ОВ, синтезируемого фитопланктоном.

Из-за больших удельных водосборов (от 35 до 646) водохранилищам свойственна высокая Р_t (80–120°). В связи с некоторой неопределенностью в оценке Р_t, было проанализировано, как влияют разные значения Р_t на суммарную первичную продукцию, продукцию бактериопланктона и рыб.

С возрастанием Р_t суммарная первичная продукция, представленная в основном продукцией фитопланктона, станет снижаться из-за уменьшения глубины фотической зоны. В то же время увеличится продукция бактериопланктона, так как увеличение Р_t означает возрастание концентрации аллохтонного ОВ. В итоге сумма продукций фитопланктона и бактерий, ассимилирующих аллохтонное РОВ, практически не изменится. Поскольку фитопланктон и бактериопланктон служат источником энергии для зоопланктона, а последний — кормовой базой для рыб, представленных в основном планктоноядными видами, продукция всего рыбного сообщества будет слабо откликаться на изменение Р_t.

Анализ масс-балансовой модели, разработанной для прогноза биологической продуктивности водных экосистем [3, 4], позволяет предположить, что продукция рыбного населения после установления динамического равновесия в водохранилищах составит 1.2–2.0 ккал/(м² год), а вылов рыбы ~4–7 кг/га.

ВЫВОДЫ

Прогнозируемая продукция фитопланктона, бактериопланктона, зоопланктона и планктоноядных рыб в четырех водохранилищах не имеет достоверных различий. Некоторая тенденция к понижению продуктивности пелагиали наблюдается в Зейском водохранилище.

Достоверно ниже продукция макрофитов, фитобентоса, зообентоса и бентосоядных рыб в Зейском водохранилище, достоверно выше она будет в проектируемом Нижне-Зейском водохранилище.

При анализе модели водохранилищ обнаруживается существенная роль гетеротрофных бактерий как первоисточника энергии для организмов верхних трофических уровней. Бактериопланктон, утилизируя аллохтонную фракцию ОВ, служит наравне с фитопланктоном источником энергии (“первопищей”) для “мирного” зоопланктона, который, в свою очередь, — пищевой объект для планктоноядных рыб. Следовательно, для прогнозирования общей биологической продуктивности и продукции рыбного сообщества следует учитывать продукцию не только автотрофного планктона, но и той части гетеротрофного бактериопланктона, которая специализируется на утилизации ОВ, поступающего в водохранилище с притоками.

Важные факторы, определяющие продуктивность литоральных сообществ (продукцию макрофитов, эпифитов, фитобентоса, зообентоса и бентосоядных рыб) — форма котловины водоемов, т.е. соотношение средней и максимальной глубин, и глубина фотической зоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР (обзор) // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18. № 2. С. 7–18.
2. Бульон В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука, 1994. 222 с.
3. Бульон В.В. Моделирование потоков энергии в озерных экосистемах как инструмент гидробиологических исследований // Вод. ресурсы. 2005. Т. 32. № 3. С. 361–370.
4. Бульон В.В. Первичная продукция и рыбопродуктивность: моделирование и прогноз // Биология внутренних вод. 2006. № 1. С. 48–56.
5. Бордусова И.Г. Ландшафт в зоне влияния водохранилища Бурейской ГЭС // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск: ДВО РАН, 2005. С. 153–156.
6. Бородинская Г.В., Иванова Е.Г. Краткие выводы по наблюдениям за качеством воды по зоопланктону Зейского и Бурейского водохранилищ // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск: ДВО РАН, 2005. С. 115–117.

7. *Винберг Г.Г.* Общие особенности продукционного процесса в Нарочанских озерах // Экологическая система Нарочанских озер. Минск: Университетское, 1985. С. 269–284.
8. *Иванова М.Б.* Продукция планктонных ракообразных. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. 222 с.
9. *Инкина Г.А.* Скорость потребления кислорода бактериопланктоном // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: ЗИН АН СССР, 1979. С. 103–120.
10. *Лопатко А.С., Карандашов А.И., Юдина И.М., Пискунов Ю.Г.* Состав воды Зейского водохранилища спустя 30 лет с начала его заполнения // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск: ДВО РАН, 2005. С. 69–71.
11. *Медведева Л.А.* Результаты первого обследования фитопланктона Зейского водохранилища // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск: ДВО РАН, 2005. С. 92–94.
12. *Мордовин А.М.* Годовой и сезонный сток рек бассейна Амура. Хабаровск: ИВЭП ХНЦ ДВО РАН, 1996. 72 с.
13. *Мордовин А.М., Петров Е.С., Шестеркин В.П.* Гидроклиматология и гидрохимия Зейского водохранилища. Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 1997. 138 с.
14. *Мордовин А.М., Шестеркин В.П., Антонов А.Л.* Река Буря: гидрология, гидрохимия, ихтиофауна. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2008. 149 с.
15. Нижнее-Бурейский гидроузел. <http://www.lhp.ru/lowbur.html>
16. Оценка состояния водной среды в зоне возможного влияния Нижне-Зейской ГЭС для разработки прогноза качества воды Нижне-Зейского водохранилища на р. Зeya. Этап I (промежуточный). Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2007. 167 с.
17. *Россолимо Л.Л.* Основы типизации озер и лимнологического районирования // Накопление веществ в озерах. М.: Наука, 1964. С. 5–46.
18. *Руденко Г.П.* Методы определения ихтиомассы, прироста рыб и рыбопродукции // Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 111–138.
19. *Сиротский С.Е.* Трофический статус водотоков бассейна рек Буряя, Зeya, Бурейского и Зейского водохранилищ // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск: ДВО РАН, 2005. С. 95–99.
20. *Соколов А.А.* Гидрография СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1952. 472 с.
21. *Эдельштейн К.К.* Структурная гидрология суши. М.: ГЕОС, 2005. 315 с.
22. *Häkanson L., Boulion V.V.* The lake foodweb – modeling predation and abiotic/biotic interactions. Leiden: Backhuys Publ., 2002. 344 p.
23. *Pace L.P.* Prediction and the aquatic sciences // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. V. 58. № 1. P. 63–72.