

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ОЗЕРОВЕДЕНИЯ

АНТРОПОГЕННОЕ
ВЛИЯНИЕ
НА КРУПНЫЕ ОЗЕРА
СЕВЕРО-ЗАПАДА СССР

Часть II

Гидробиология и донные отложения
озера Белого



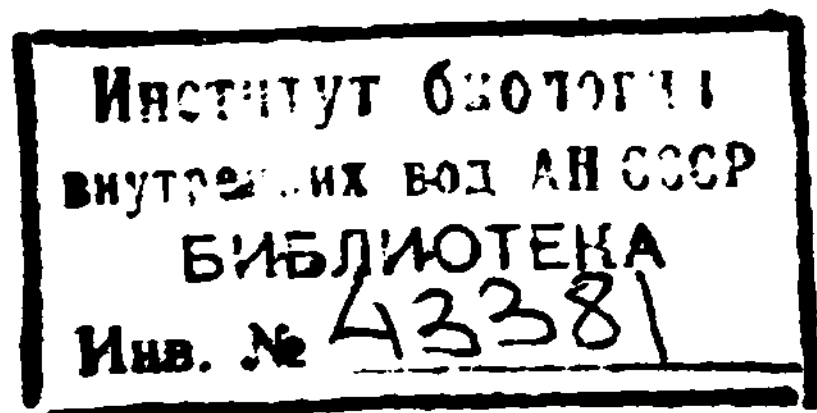
ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

УДК 577.472 (28); 285.23

Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Часть II:
Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л.: Наука, 1981. – 254 с.

В монографии обобщены результаты многолетних комплексных исследований по составу и продукции бактерио-, фито- и зоопланктонных сообществ, а также материалы по ихтиофауне и кормовой базе рыб оз. Белого. Особый раздел посвящен всестороннему изучению донных отложений озера (гранулометрический и химический состав осадков, палинологический и диатомовый анализы) и связанных с ними бентосных сообществ (бактериобентос, перифитон, макрофиты, зообентос). Большое внимание уделено проблеме антропогенного воздействия на экосистему озера в целом и отдельные ее звенья. Сделана попытка разграничить степень и характер воздействия на озерные сообщества природных и антропогенных факторов. Книга рассчитана на широкий круг специалистов-лимнологов, гидробиологов, ихтиологов, занимающихся вопросами рационального использования, антропогенного воздействия и охраны природных ресурсов озерных вод. Ил. – 43, табл. – 56, библи. – 189 назв.

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р Д. Н. АЛЕКСАНДРОВА



А 21008-541
055(02)-81 Е3-85-78-80 2001050100

© Издательство „Наука“, 1981 г.

Настоящая книга – вторая часть коллективной монографии „Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Озеро Белое“. В первой части дана гидрологическая и гидрохимическая характеристики озера, вторая посвящена изучению планктонных и бентических сообществ, а также донных отложений озера. Комплексные гидробиологические исследования проводились в 1973–1977 гг. коллективом сотрудников Института озероведения АН СССР, Института биологии внутренних вод АН СССР и Вологодского отделения ГосНИОРХ по согласованной сетке станций (рис. 1).

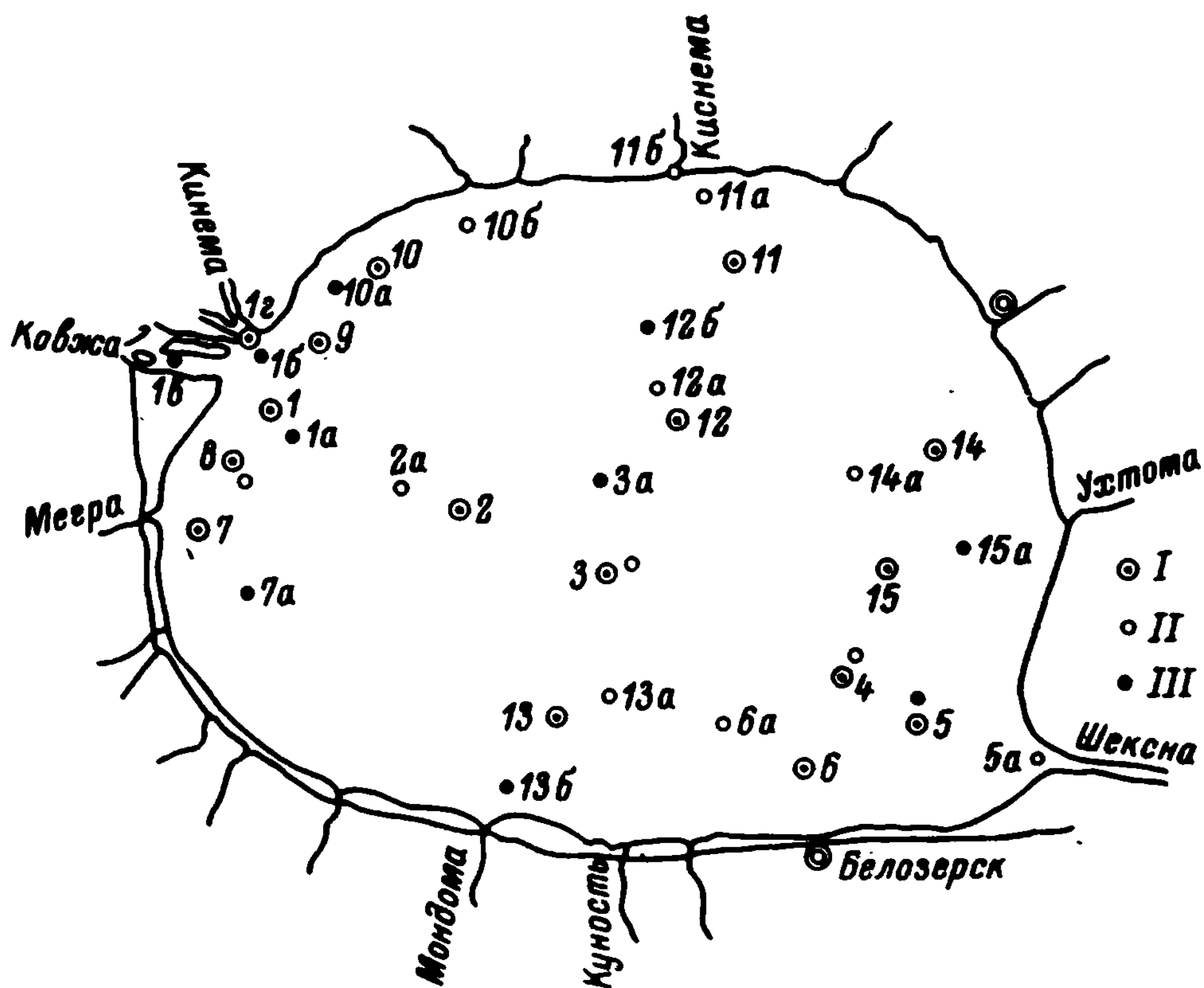


Рис. 1. Схема расположения станций в оз. Белом.

Станции: I – Института озероведения АН СССР, II – Института биологии внутренних вод АН СССР в 1973 г., III – то же в 1976–1978 гг.

Оз. Белое в настоящее время – часть Шекснинского водохранилища, образованного в 1963–1964 гг. Относится оно к классу озёр-водохранилищ с искусственным регулированием водного режима, который в прошлом веке претерпел неоднократные преобразования, связанные с созданием в 1810 г. Мариинской водной магистрали (ныне Волго-Балтийский водный путь) и последующими ее реконструкциями.

Основным изменением, связанным с превращением озера в водохранилище, является подъем его уровня на 1.9 м и увеличение площади зеркала. Большое влияние на природу озера оказывает также судоходная трасса Волго-Балта, пересекающая его с северо-запада на юго-восток.

Оз. Белое отличается простой конфигурацией берегов, плоским выровненным дном с глубинами, не превышающими 6 м, небольшим внешним водообменом, малой величиной удельного водосбора. Из других характерных свойств следует отметить повышенную мутность воды, в основном за счет минеральных взвесей, слабое развитие макрофитов и четко выраженную планктотрофную структуру в экологической системе водоема.

В задачу гидробиологических исследований входило изучение влияния факторов на водные сообщества планктона, бентоса, рыбные ресурсы и экосистему оз. Белого в целом. Большой раздел посвящен комплексным исследованиям донных отложений озера и отражению в них процессов, связанных с антропогенными воздействиями.

ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА БАКТЕРИОПЛАНКТОНА¹

Микробиологические исследования на оз. Белом начали проводиться с 1954 г. и носили чаще эпизодический характер, но тем не менее затронули три основных состояния озера: доплотинное (Крашенинникова, Новожилова, 1959; Марголина, 1965), в год построения плотины (Марголина, 1965) и спустя несколько лет после ее сооружения.

С. А. Крашенинникова и М. И. Новожилова проводили исследования по довольно подробной сетке станций, охватывающей все озеро, Г. Л. Марголина, Е. И. Никифорова и В. И. Романенко вели наблюдения на продольнике по судоходной трассе водоема.

Наши исследования были начаты зимой 1973 г., затем повторены в августе этого же года. В 1974–1975 гг. проводились разовые выезды в августе, а в 1976 г. работа велась с июня по сентябрь.

В озере были отмечены разные концентрации бактерий, что объясняется как сезонным фактором, так и местом отбора проб. Так, общая численность колебалась от 0.4 до 3.5 млн. кл./мл, количество сапрофитов, растущих на МПА, – от 8 до 1236 кл./мл, сапрофитов, растущих на МПА/10, – от 21 до 2512 кл./мл (табл. 1). Развитие бактерий в водоеме и распределение их по акватории определяются концентрацией и доступностью органического вещества, а также динамической обстановкой на озере.

Косвенные показатели содержания органического вещества в озере по данным 1976–1977 гг. следующие: перманганатная окисляемость от 5.2 до 27.6 мг О/л, биохроматная – от 21.4 до 43.1 мг О/л, цветность от 30 до 60°. Соотношение этих характеристик свидетельствует о преобладанииalloхтонного органического вещества в водной массе озера (см. ч. I, гл. 6). В водосборе озера большой процент болот и лесов (в среднем соответственно 13 и 55%), являющихся источником гуминовых веществ; последние трудноусвояемы для бактерий.

Содержание и состав органического вещества определяют сравнительно невысокий уровень развития бактериопланктона в озере, который в среднем составляет 1–1.5 млн. кл./мл и лишь в некоторые месяцы 2–2.4 млн. кл./мл (табл. 1). Наиболее низкая средняя концентрация общей численности бактерий отмечена зимой 1973 г. – 0.42 млн. кл./мл, сапрофитов – 323 кл./мл. Однако распределение бактерий в подледный период отличалось неоднородностью. На центральных стан-

¹ Автор главы Д. Н. Александрова.

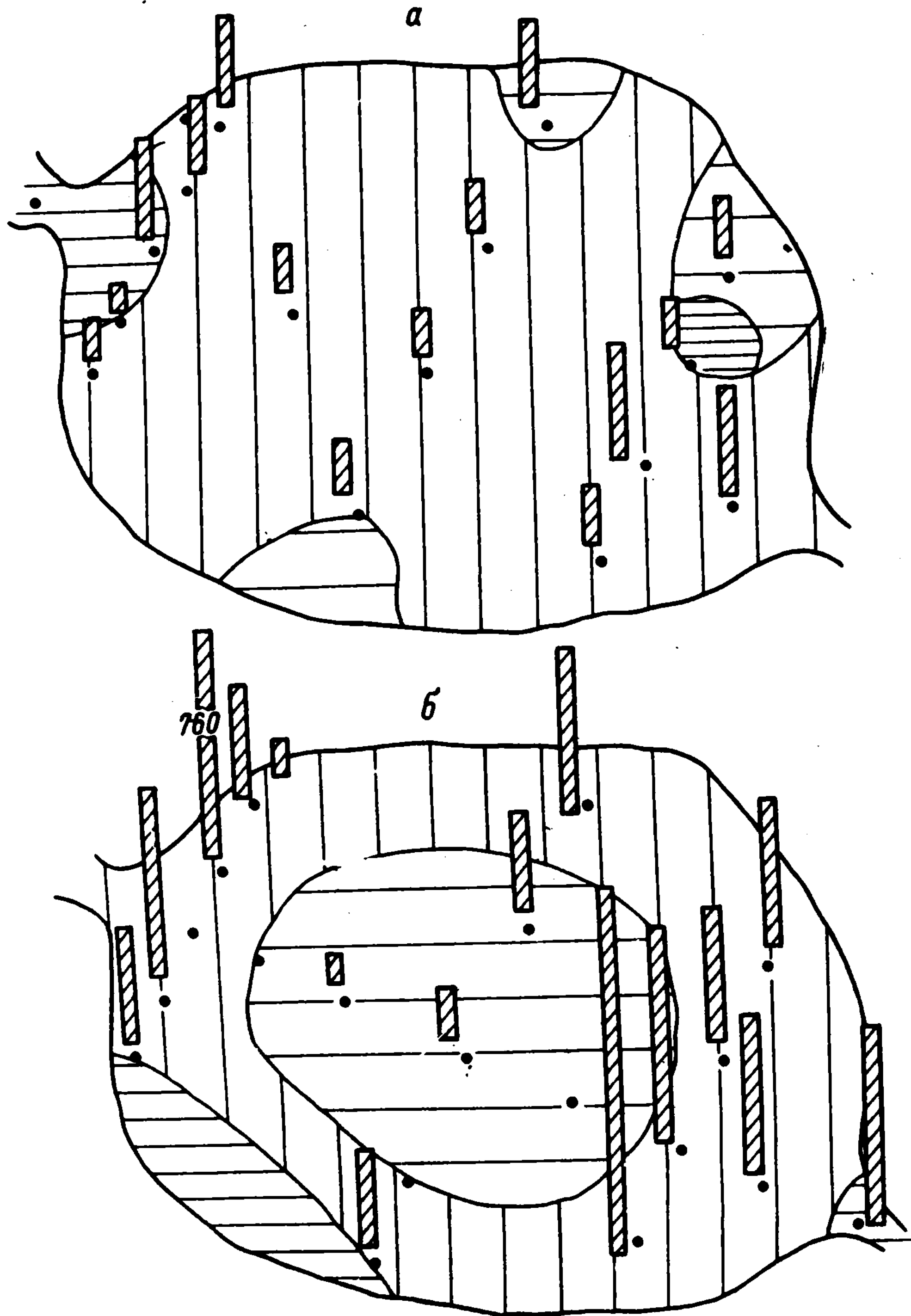


Рис.2. Схема распределения общей численности бактерий и сапрофитов, растущих на МПА/10.

а - 6-7 VI 1976, б - 13-14 VII 1976, в - 30-31 VII, 4 VIII 1974, г - 14-15 VIII 1976, д - 14-15 IX 1976. 1 - до 1 млн. кл./л, 2 - 1-1.5, 3 - 1.5-2, 4 - 2-2.5, 5 - 2.5-3, 6 - 3-4 млн.кл./л. Бактерии, растущие на МПА/10: 1 см - 100 кл./мл.

циях количество сапрофитов, растущих на МПА, составляло лишь 28 кл./мл, а в районе р.Ковжи - 1236 кл./мл. В период открытой воды на распределение бактерий по акватории озера большое влияние оказывают неоднородность водной массы и динамическая обстановка.

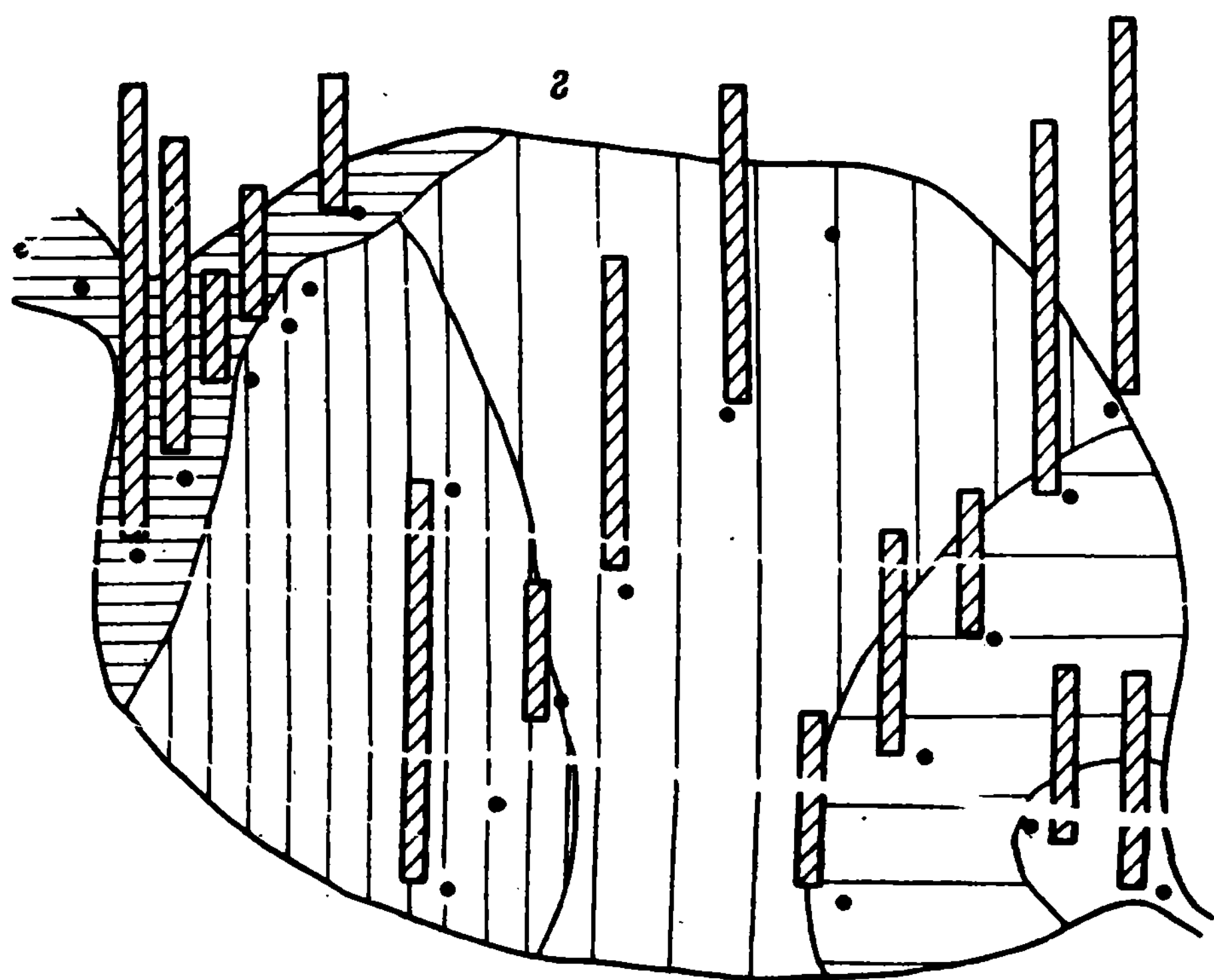
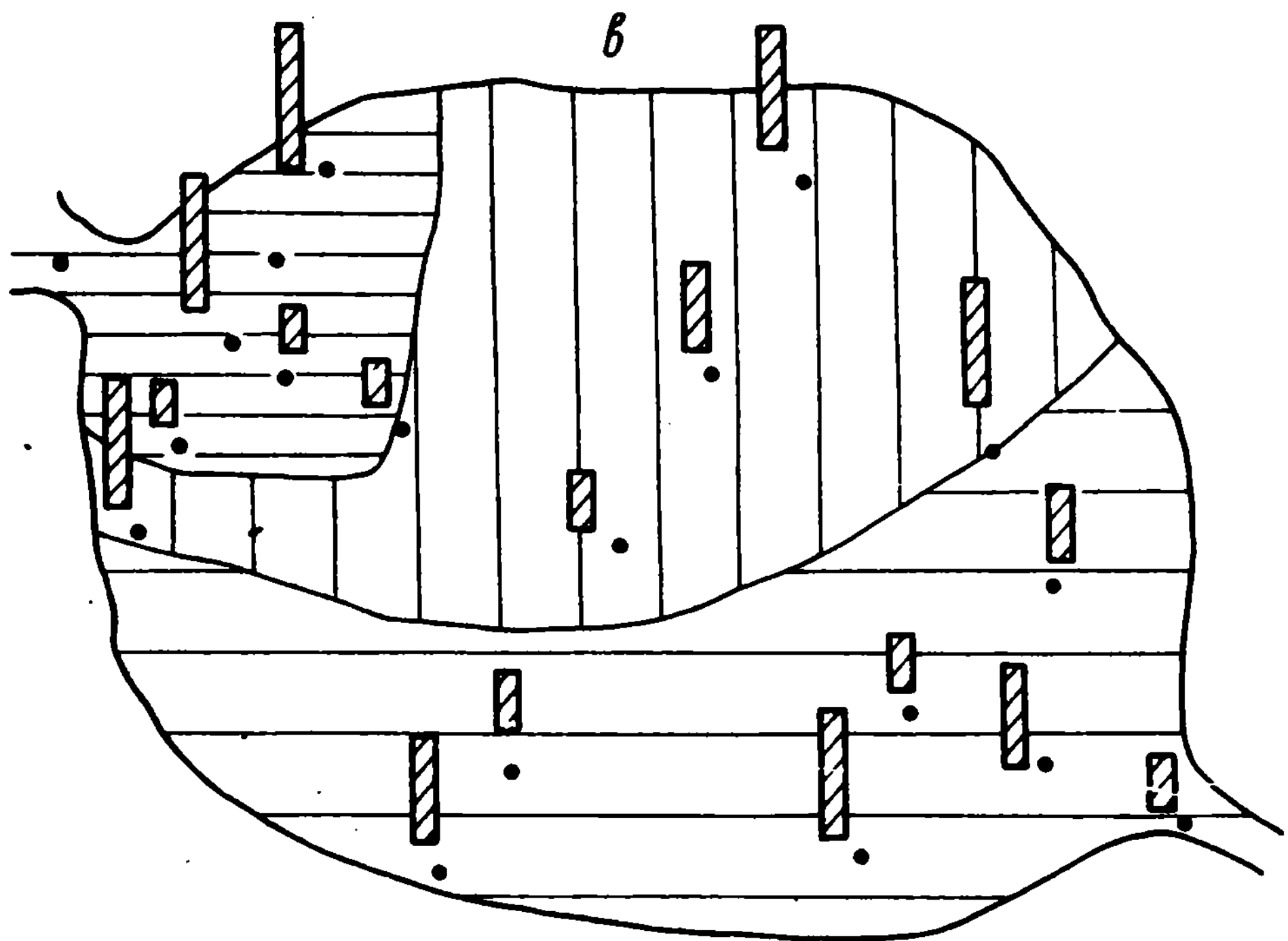


Рис. 2 (продолжение).

Самые ранние наблюдения в безледный период были проведены 6-7 У1 1976 при температуре 11-14° в штилевую погоду (рис.2, а). Бактерии по озеру распределены довольно равномерно. Основная концентрация их около 1.5 млн.кл./мл воды. Несколько повышенное количество бактерий отмечено на отдельных станциях в восточной половине озера и в районе р.Ковжи.

Концентрация сапрофитов, растущих на МПА, очень низкая - не превышает 81 кл./мл. Несколько выше количество сапрофитов, растущих на МПА/10, - примерно в 3 раза. Вторично пробы отбирались

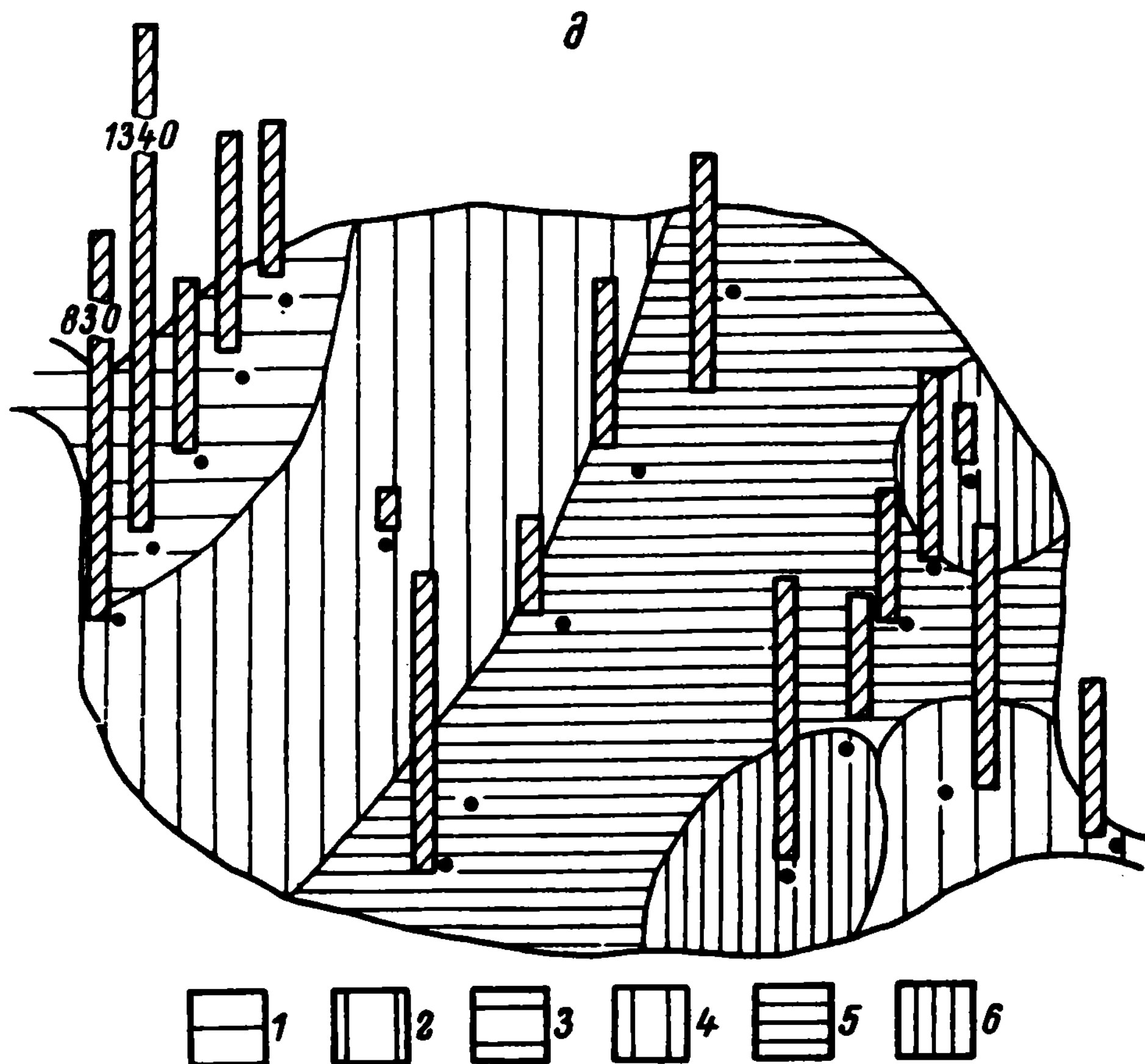


Рис. 2 (продолжение).

24 июня. Общая численность бактерий по-прежнему не превышала 1-1.5 млн.кл./мл. Однако численность сапрофитов, растущих на МПА/10, заметно повысилась - до 190-461 кл./мл. В составе фито- и зоопланктона в июне преобладали весенние формы (гл.2 и 4). Соответствуют весне и гидрофизические характеристики прозрачности, а также разделение вод на две водные массы (см. ч.1, гл.4.1). Однако прибрежная водная масса в это время проходит узкой полосой вдоль берега. С прогревом воды объем прибрежных вод становится больше, а центральная водная масса сокращается. Заметны изменения и в уровне развития бактериального населения. Так, наблюдения в середине июля 1976 г. показали, что в центральной части озера наметилось некоторое снижение концентрации бактерий - до 0.7-0.8 млн., в прибрежном районе она повысилась до 1.9 млн. Особенно резкие различия этих районов проявились по содержанию сапрофитов, растущих на МПА/10. Обилие их отмечено по всей акватории прибрежной водной массы (рис.2, б) и особенно в районах рек Ковжи и Шексны (до 1000 кл./мл).

Увеличение числа сапрофитов в районе р.Ковжи несомненно связано с выносом питательных веществ из реки. Повышение же их количества в восточной части озера, в районе р.Шексны, можно объяснить поступлением вод из обводного канала. Ветры западного направления, предшествовавшие нашим наблюдениям, способствовали этому (см. ч.1, гл.4.1).

• Т а б л и ц а 1

Пределы колебаний и средние значения общей численности бактерий и сапрофитов

Дата	Темпе- ратура, °C	Общее количество бактерий, млн.кл./мл		Численность сапрофитов, кл./мл				Литературный источник
		пределы колебаний	сред- нее	на МПА		на МПА/10		
				пределы колебаний	сред- нее	пределы колебаний	сред- нее	
VI 1954	-	0.98-2.5	1.5	81-8800	2400	-	-	Крашенинникова, Новожилова, 1959
1955	16-17	1.7-7.5	3.7	40-660	350	-	-	
	8-9	2.6-4.5	3.5	120-1160	350	-	-	
VIII 1961	14-15	0.5-1.3	0.9	150-260	210	-	-	Марголина, 1965
1963	15-16	1.1-3.4	2.5	80-550	206	-	-	
	18-19	2.9-3.0	3.0	220-570	395	-	-	
IX	14-15	-	-	549-1000	770	-	-	Никифорова, Рома- ненко, 1972
X	-	-	2.4	100-1230	590	-	-	
VII 1969	-	-	1.7	-	160	-	400	

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Дата	Темпе- ратура, °C	Общее количество бактерий, млн.кл./мл		Численность сапрофитов, кл./мл				Литературный источник
		пределы колебаний	сред- нее	на МПА		на МПА /10		
				пределы колебаний	сред- нее	пределы колебаний	сред- нее	
1973								
III	-	0.4-0.47	0.42	13-1236	323	-	-	Наши данные
VIII	20-21	0.7-1.5	1.0	240-1200	810	-	-	
VIII 1974	20-21	0.5-1.9	0.9	54-226	119	-	-	
VIII 1975	14-15	1.2-3.1	2.0	69-1136	310	170-2512	778	
1976								
VI	11-14	0.8-3.0	1.6	8-81	41	32-227	120	
VI	-	1.0-1.7	1.4	34-63	44	21-461	248	
VII	14-16	0.7-1.9	1.3	18-480	160	40-1000	306	
VIII	15-16	0.8-3.3	1.9	62-336	118	100-844	328	
IX	12-13	1.8-3.5	2.4	20-340	158	61-1340	338	

Уровень развития общей численности бактерий в августе 1973 и 1974 гг. был примерно одинаковым – около 1 млн.кл./мл. Тихая теплая погода, особенно в 1973 г., способствовала бурному развитию синезеленых. Возможно, столь невысокая концентрация бактерий связана с токсическим действием этих водорослей, а скорее всего с их физиологическим состоянием. Обычно обильное развитие бактерий наступает с отмиранием фитопланктона. Однако в отличие от общей численности содержание бактерий, растущих на МПА, в 1973 г. было в 6.5 раз выше, чем в 1974 (табл.1). Эти бактерии первые реагируют на поступление свежего органического вещества в воду, которое происходит, возможно, не только при отмирании, но и в виде прижизненных выделений фитоорганизмов (Кузнецов, 1970). По данным И.Л.Пыриной и др. (гл.2), содержание феопигментов (индикаторов отмирающего фитопланктона) в августе 1973 г. составляло лишь 13%. Следовательно, высокая концентрация сапрофитов скорее всего результат прижизненных выделений. Некоторым подтверждением тому может служить сравнительно высокое отношение каратиноидов к хлорофиллу α , равное в августе 1973 г. 0.82 (максимум 1.49 – см. гл.2). Как известно, увеличение данного отношения – показатель ухудшения физиологического состояния водорослей.

Плотность бактерий в августе 1975 и 1976 гг. была выше, чем в предыдущие годы. По озеру преобладала концентрация 2–2.5 млн. кл./мл и выше, реже 1.5 млн.кл./мл. Лишь в р.Ковже и в истоке р.Шексны она была менее 1.5 млн.кл./мл.

Распределение бактерий по акватории озера в августе показано на рис.2, в, г. Преобладал северо-восточный ветер. В результате концентрация бактерий в западной половине озера была выше, чем в восточной. Распределение бактерий при южном и юго-восточном ветрах мы наблюдали в сентябре 1976 г. (рис.2, д). В данном случае обильнее бактериопланктон был в восточной части озера (до 3–4 млн.кл./мл), в западной – до 2 млн.кл./мл. Средняя численность бактерий по озеру в сентябре составляла 2.4 млн.кл./мл.

Концентрация сапрофитов, растущих на МПА и МПА/10, постепенно увеличивается от июня к сентябрю. Для своего развития эти бактерии требуют легкодоступных органических веществ. Если проследить за изменением в развитии фитоорганизмов, то можно отметить, что с июня по сентябрь происходят постоянные изменения в соотношении доминирующих видов – диатомовых и синезеленых (табл. 5). Их отмирание несомненно влияет на численность этой группы бактерий.

Таким образом, общая численность бактерий, наблюдаемая в 1973–1976 гг. в оз.Белом, согласуется с исследованиями предыдущих лет (табл.2). Исключение составляет 1955 г. Анализ показал, что среднемесячная величина уровня режима в июне 1955 г. была выше, чем в 1954 г., примерно на 1 м, в июле – на 78 см (Основные гидрометеорол. характеристики, 1967). Затопление наземных площадей до 70 км² привнесло в озеро большое количество свежего органического вещества и биогенных элементов. Результатом яви-

Т а б л и ц а 2

Общая численность бактерий и количество сапрофитов
в р. Ковже

Дата	Общее количество бактерий, млн.кл./мл	Количество сапрофитов, кл./мл		Литературный источник
		на МПА	на МПА/10	
VII 1954	2.33	210	—	Крашенинникова, Новожилова, 1959
1955				
VII	1.68	500	—	Никифорова, Романенко, 1972
X	3.50	332	—	
VII 1969	2.40	90	1480	
VII 1974	0.93	106	—	Наши данные
VIII 1975	0.82	185	—	
1976				
VII	1.41	—	256	
VIII	6.01	—	412	
IX	1.75	—	570	

лось бурное развитие фитопланктона (Гусева, 1959) и бактерий (Крашенинникова, Новожилова, 1959). Аналогичная ситуация возникла в 1963 г. при строительстве плотины.

Общая численность бактерий составляет 3.0 млн.кл./мл, выше довольно редка. Как правило, она связана с перемешиванием водной толщи и взмучиванием. Этот фактор дает повышение концентрации бактерий в воде, но не более 3–4 млн. в прибрежных участках, в центре — до 2.5 млн. Обилие бактерий в центральных районах озера свыше 3–4 млн., а в прибрежье до 7.5 млн. можно ожидать лишь в случае поступления свежего органического вещества.

Сопоставление наших данных распределения общей численности бактерий и количества зоопланктона в оз.Белом показало четкую обратную зависимость между ними, подчеркивающую пищевые взаимоотношения. Как правило, обилие зоопланктона сопровождалось уменьшением концентрации бактерий.

На характер и уровень формирования бактериопланктона в воде большое влияние оказывают притоки. В оз.Белое впадает около 60 речек, наиболее значительные из них Ковжа, Кема и Шола, впадающие в Ковжинское расширение. Микробиологические сведения име-

ются лишь по р. Ковже с 1954 г. Концентрация бактерий в реке за период исследований была от 0.82 до 6.01 млн.кл./мл (табл. 2). Последняя величина обнаружена в августе 1976 г. при сравнительно невысокой численности сапрофитов – 412 кл./мл, выросших на МПА/10. В пробе было большое количество взвеси, преимущественно неорганической. В остальные сроки наблюдений общая численность бактерий не превышала 3.5 млн.кл./мл, число сапрофитов – 300 кл./мл (табл. 2). Более высокие величины получены при выращивании сапрофитов на МПА/10 – 256–1480 кл./мл. Проведенные совместно с гидрохимиками наблюдения по влиянию р. Ковжи на режим оз. Белого показали, что уровень развития речной микрофлоры в летнее время практически не отличается от озерной. Следовательно, аллохтонный приток микрофлоры не влияет на численность бактерий в озере. Концентрация их в р. Ковже и Ковжинском расширении 30 VII 1976 была в пределах 1.3–2.4 млн.кл./мл (в среднем 1.9), а количество сапрофитов, растущих на МПА/10, – 334 кл./мл. В озере в это время бактерий было соответственно 1.87 млн. и 327 кл./мл. воды. По данным Б.Л. Гусакова (см. ч. I, гл. 6), р. Ковжа характеризуется несколько повышенными величинами органического вещества, поэтому возможно ожидать повышения концентрации бактерий в зонах контакта с озерными водами за счет вспышки развития озерной микрофлоры при поступлении свежего органического вещества.

Как указывает Г.Л. Марголина (1965), зарегулирование р. Шексны привело к изменению микробиологического режима не только в оз. Белом, но и в самой Шексне – единственной реке, вытекающей из оз. Белого. Здесь отмечены те же закономерности формирования бактериопланктона, что и в озере, т.е. в целом в 1955 и 1963 гг. уровень развития общего бактериопланктона был выше, чем во все прочие годы.

Распределение бактерий по вертикали в озере весьма разнообразно, причем характер распределения сапрофитов не всегда соответствует общей численности бактерий (табл. 3). Часто в штилевую погоду при равномерном распределении общего количества бактерий максимум сапрофитов отмечен на поверхности, а при ветрах – либо у дна, либо бактерии распределены равномерно.

Объем бактериальных клеток в воде оз. Белого колеблется от 0.02 до 0.79 мкм³, в среднем составляя 0.48 мкм³. Исходя из этих объемов, была рассчитана биомасса бактерий (в сыром весе) за июнь–сентябрь 1976 г., которая составила 0.624–1.152 мг/л (табл. 4). При расчете был взят коэффициент деформации бактерий на фильтрах 1.6 (Локк, 1969). Если принять, что сухой вес бактерий равен 15% от сырого, а количество углерода 50% от сухого их веса, то в 1 м³ воды биомасса бактерий, выраженная в углероде, составит 0.066–0.088 г. Отсюда в целом объеме озера содержание бактериального углерода будет равно в летний период 249.7–444.2 т.

По данным О.К. Бордовского (1964), содержание азота в бактериальных клетках составляет 13%. Исходя из этого, рассчитан бактериальный азот в озере – 64.9–115.5 т. Величину бактериального

Т а б л и ц а 3

Распределение общей численности бактерий и бактерий, растущих на МПА, по вертикали в 1976 г.

Месяц	На МПА, %			Общее количество, %		
	максимум		равно- мерное	максимум		равно- мерное
	у поверх- ности	у дна		у поверх- ности	у дна	
VI	20	33	47	13	33	54
VII	64	27	9	8	31	61.
VIII	33	40	27	20	40	40
IX	72	20	0	46	31	23
Среднее за сезон:	48	30	22	22	34	44

Т а б л и ц а 4

Биомасса бактерий в 1976 г.

Характеристики	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее
Объем водной массы, км ³	5.456	5.337	5.311	5.158	5.318
Биомасса бактерий, мг/л	0.720	0.624	0.912	1.152	0.852
Содержание в бакте- риопланктоне C	294.6	249.7	363.3	444.2	338.0
N	76.6	64.9	94.5	115.5	87.9
P	45.9	39.0	56.7	69.3	52.7

фосфора мы рассчитывали по ДНК и РНК. В бактериях (сухой вес) содержится 10-20% РНК, а в ней 50% фосфора, ДНК - 3-4%, фосфора в ней 10% (Кузнецов, 1970). Расчет показал, что содержание бактериального фосфора в озере равно 39-69.3 т.

Данный анализ показывает, что бактерии являются кладовой биогенных элементов, которые могут переходить либо в следующий трофический уровень при выедании, либо в водную массу и донные отложения при отмирании и далее при минерализации служить источником развития фитопланктона.

ФИТОПЛАНКТОН И ЕГО ПРОДУКЦИЯ¹

Фитопланктон оз. Белого подробно изучался за несколько лет до образования Шекснинского водохранилища и в первые годы его существования (Гусева, 1959; Кузьмин, 1966а, 1966б, 1971, 1976). Исследования по первичной продукции проводились в значительно меньшем масштабе, они относятся только к периоду наполнения водохранилища (Марголина, 1965, 1967). Данные по пигментам фитопланктона отсутствуют.

В настоящей главе рассматриваются данные по составу фитопланктона и основным показателям его продуктивности – численности, биомассе, содержанию пигментов и интенсивности фотосинтеза, полученные на оз. Белом в последнее время.

Материал собирался в августе 1973 г.,² в течение безледного периода 1976–1977 гг. и в марте 1977–1978 гг. на станциях (рис. 1), расположенных по всему озеру, а также в устье р. Ковжи и в истоке р. Шексны. В период открытой воды учитывались все показатели, зимой – только фитопланктон и пигменты. Все определения велись на одной пробе воды, взятой пластмассовым метровым батометром системы Элгморка интегрально в слое 0–2 м, в пределах которого лежит основная часть эвфотной зоны озера. В 1977 г. фитопланктон учитывался также в пробе, отобранной интегрально от поверхности до дна.

Для учета фитопланктона пробы сгущались из 0.5 л до 5 мл фильтрацией через мембранные фильтры № 6 и 5 (поочередно) или „Synpor” № 3. Консервирование производилось фиксатором, приготовленным на основе раствора Люголя (Кузьмин, 1975). Водоросли подсчитывались в счетной камере Нахотта объемом 0.007 мл. При этом для достижения необходимой точности счета (10%) насчитывали не менее 300 единиц (Вельдре, 1963), за которые у большинства видов принимались клетки, а у видов родов *Anabaena* *Aphanizomenon* и *Gomposphaeria* – нити или колонии. Биомасса подсчитывалась по индивидуальным объемам клеток, встреченных в пробе.

¹ Авторы главы И.Л. Пырина, Н.М. Минеева, Л.Г. Корнева, Г.И. Летанская.

² Пробы фитопланктона 1973 г. обработаны Е.Л. Башкатовой.

Пигменты определялись спектрофотометрически в пробах воды объемом 0.5–2 л, отфильтрованных через мембранный фильтр № 6 с подложкой из толченого стекла и углекислого кальция (Елизарова, 1978). Фильтры с планктоном, высушенные на воздухе в темноте, хранились в эксикаторе с селикагелем при температуре около 0°, как правило, не более 1–2 месяцев. Экстрагирование проводилось 90%-ным ацетоном из растертой (во льду в течение 3 мин при смазывании растворителем) массы фильтра с осадком. Экстракт в объеме 10–12 мл осветлялся двукратным центрифугированием при 8–9 тыс. оборотов в минуту. Вся процедура от растирания до спектрофотометрирования длилась около 3 ч. Фео пигменты определялись в том же экстракте, который после спектрофотометрирования в максимумах хлорофиллов и каротиноидов подкислялся 0.5 н. HCl (5 капель на 10 мл экстракта в кювете). Погрешность измерения оптической плотности в большинстве случаев (89% проб) составляла не более $\pm 12\%$.

Концентрация хлорофиллов вычислялась по формулам Джеффри и Хамфри (Jeffrey, Humphrey, 1975), фео пигментов – Лоренцена (Lorenzen, 1967), каротиноидов – Парсонса и Стриккланда (Parsons, Strickland, 1963). Поправка (деление результатов на 2.5), рекомендуемая при расчете каротиноидов фитопланктона из синезеленых и зеленых, не вводилась, поскольку эти водоросли составляли сравнительно небольшую часть общей биомассы. В связи с этим в пробах с синезелеными содержание каротиноидов может быть несколько завышено. От величин концентраций хлорофилла по измерениям 1973 г., вычислявшихся с помощью формул стандартного метода (SCOR-UNESCO, 1966), переходили к величинам, рассчитанным по Джеффри и Хамфри, умножением на переходные коэффициенты, выведенные эмпирически (Минеева, 1980) и равные 0.94, 2.55, 1.96 для хлорофиллов α , β , γ соответственно.

Интенсивность фотосинтеза определялась кислородным методом при экспонировании склянок с пробами в течение 24 ч в палубном инкубаторе с проточной заборной водой. В опытах стремились установить максимально возможную для данной пробы фитопланктона интенсивность фотосинтеза (A_{\max}). С этой целью склянки размещали на трех глубинах слоя воды толщиной 5–50 см, в пределах которого в водоемах типа оз. Белого находится максимум фотосинтетического вертикального профиля, и из полученных величин выбирали наибольшую. Глубина экспонирования проб составляла 1–5, 10–15, 25–30 см при прозрачности воды по диску Секки менее 1 м и интенсивности падающей суммарной солнечной радиации ниже 200 кал/см²·сутки или 10–15, 25–30, 50–55 см при более высоких значениях прозрачности и радиации (Пырина, 1979).

Если фотосинтез не измерялся (в июле и августе 1976 г. на всех станциях, в сентябре и октябре 1977 г. на некоторых), A_{\max} находили умножением концентраций хлорофилла α в пробах на ассимиляционные числа (интенсивность максимального фотосинтеза на единицу количества хлорофилла), полученные для фитопланктона оз. Белого на материалах других наблюдений (см. ниже). При этом брались средние для определенного отрезка времени значения ассимиляционного

числа: 0.2 мг O_2 на 1 мкг хлорофилла α за сутки в июле-августе и 0.1 в сентябре-октябре. Величина A_{max} принималась за исходную при расчете интенсивности фотосинтеза соответственно энергии проникающей солнечной радиации на исследуемых глубинах: 0.01, 0.10, 0.25, 0.50, 1.0, 2.0, 3.0, 4.0, 5.0 м (Пырина, 1979).

Интенсивность радиации на этих глубинах определялась по формуле Ф. Э. Арэ и Д. Н. Толстякова (1969), исходя из приходящей на поверхность озера суммарной солнечной радиации, альбедо и прозрачности воды по диску Секки. Интенсивность радиации, падающей на поверхность воды за время экспозиции, измерялась фотоинтегратором, укрепленным на верхней палубе судна. Фотоинтегратор позволяет установить суммированную во времени энергию облученности (прямого + рассеянного излучения) видимого диапазона длин волн ($\lambda = 380-800$ нм). При переходе к интегральной по спектру радиации использовался коэффициент $K = 0.51$ (показывающий долю радиации указанной области спектра от интегральной), который был выведен для потока прямого излучения с помощью актиометра и соответствующих светофильтров. Сравнение полученных таким путем величин суммарной солнечной радиации с непосредственно измеренными во время некоторых опытов по фотосинтезу (см. ч. I, гл. 5.1) показало, что в ясные дни они практически совпадают, а в облачные и пасмурные различаются не более чем на 15%.

Данные по альбедо взяты из работы Э. М. Гореловой (см. ч. I, гл. 5.1). В расчеты вводились осредненные для солнечных и пасмурных дней каждого месяца значения альбедо, варьировавшие в пределах 7-13.5%.

Общая продукция фотосинтеза под 1 м² находилась суммированием ее величин в слоях воды между исследуемыми глубинами. Она рассчитывалась для всего озера по средним (из относящихся к разным станциям) величинам фотосинтеза на каждой глубине. При этом принимались во внимание объемы указанных слоев и площадь озера при его уровне в момент наблюдений.

В 1976 г. было поставлено несколько опытов по определению фотосинтеза *in situ* при суточном экспонировании проб на тех же глубинах, где они брались.

Для сравнения с результатами первых определений первичной продукции в озере, проводившихся по радиоактивному углероду (Марголина, 1967), в 1977 г. были выполнены опыты, в которых интенсивность фотосинтеза учитывалась радиоуглеродным методом (Романенко, Кузнецов, 1974). Они ставились параллельно с опытами, основанными на кислородном методе, - в тех же пробах и при тех же условиях экспонирования. Радиоактивность углерода определялась с помощью жидкостного сцинтилляционного счетчика.

1. Состав и обилие

В планктоне оз. Белого установлено 170 видов, разновидностей и форм водорослей. Большинство из них относится к диатомовым (56 таксонов), зеленым (73) и синезеленым (13). Представителей других отделов водорослей обнаружено значительно меньше: золотистых – 7, пирифитовых – 7, эвгленовых – 8, золотистых – 6 таксонов.

Диатомовые водоросли создают основной фон фитопланктона озера. На их долю в течение значительного отрезка вегетационного периода приходится существенная часть общей численности (рис. 3), а по биомассе они преобладают постоянно (рис. 4, см. вкл.). Массовое их развитие отмечается уже во второй декаде мая, т.е. вскоре после исчезновения ледяного покрова. Их численность в этот период достигает 600 тыс. кл./л, биомасса – 6 мг/л. Доминирующее положение занимает *Melosira islandica*³ с численностью до 230 тыс. кл./л и биомассой до 1.7 мг/л – типичная форма с крупными клетками, толстостенным панцирем и грубой структурой загиба створки. Многочислен также *Stephanodiscus triporus* (до 320 тыс. кл./л), хотя и не играющий существенной роли в общей биомассе из-за своих небольших размеров. Повсеместно обращает на себя внимание донная форма *Gyrosigma acuminatum* (до 34 тыс. кл./л при биомассе до 1.1 мг/л). Из других донных диатомовых на некоторых станциях по численности выделяются виды родов *Nitzschia* и *Navicula*, а по биомассе – *Cymatopleura solea*, *C. elliptica* var. *nobilis*, *C. elliptica* var. *hibernica*. По всему озеру встречаются *Stephanodiscus astraea* обычно в количестве 3–10, но иногда 32–38 тыс. кл./л при биомассе соответственно 0.1–0.4 и до 1.5 мг/л. В районе устья р. Ковжи, как и в самой реке, отмечается *Melosira italica* subsp. *subarctica* (до 200 тыс. кл./л) и *Tabellaria fenestrata* (до 28 тыс. кл./л), но их вклад в общую биомассу фитопланктона невелик.

В июне плотность популяции *Melosira islandica* убывает и численность диатомовых на большей части акватории не превышает 100 тыс. кл./л, биомасса – 0.6 мг/л. По числу клеток они уже не занимают лидирующее положение в фитопланктоне, хотя по биомассе, как правило, все еще превалируют. Видовой состав диатомей в этот период довольно пестрый. Однако наиболее заметны летние формы: *Asterionella formosa*, виды *Cyclotella* *Stephanodiscus astraea*. При этом в присутствии *S. astraea*, отличающегося крупными клетками, общая биомасса диатомовых поднимается до верхнего предела величин, характерных для данного времени (0.5–0.6 мг/л), а при усиленном его развитии (в центре озера) значительно их превышает (3.4 мг/л).

³ Авторы видов указаны в общем списке водорослей.

В июле численность диатомовых остается на том же низком уровне, а их видовой состав таким же разнообразным, как и в июне. Отмечается только некоторое увеличение численности представителей родов *Cyclotella* (*C.compta* и других не идентифицированных видов этого рода) и *Stephanodiscus* (*S.astraea*, *S.astraea* var. *minutulus*, *S.dubius*). Общая биомасса диатомей в июле, как правило, низкая – не более 0.7 мг/л, но если в их составе преобладает *S.astraea* (стр. 5, 15а), она может достигать 1.6–2.0 мг/л.

В августе плотность популяции летних диатомовых заметно возрастает – до 200–800 тыс.кл./л с биомассой 1.1–5.5 мг/л. Особенно выделяется *Stephanodiscus astraea*, который обнаруживается на большей части акватории в количестве 46–270 тыс.кл./л при биомассе 0.9–4.0 мг/л. Более многочисленными становятся представители рода *Melosira*: *M. granulata*, *M. ambigua*, *M. distans* var. *alpigena*, *M. italica* var. *tenuissima*, *M. italica*, *M. islandica*. В колониях *M. islandica* наряду с крупными встречаются клетки меньшего размера и с более тонкой структурой панциря – по-видимому, молодые дочерние клетки, образующиеся при делении материнских особей. Наиболее обильна *M. granulata* – до 240 тыс.кл./л, а иногда (1973 г.) около 6 млн. кл./л с биомассой порядка 12 мг/л.

В сентябре все еще много летних диатомовых, но усиливается развитие и осенних. Общая их численность на большинстве станций увеличивается до 500 тыс.–1.8 млн.кл./л, биомасса – до 2.4–6.3 мг/л. Из летних форм наиболее многочисленна *Asterionella formosa* (180–880 тыс. кл./л), составлявшая на некоторых станциях около 50% от общего числа клеток диатомовых. По биомассе (0.5–2.0 мг/л) выделяется *Stephanodiscus astraea*. Из других летних диатомовых в заметном количестве встречается *Melosira granulata* (до 330 тыс.кл./л с биомассой 1.8 мг/л). Среди осенних форм наиболее обильна *M. italica*, численность которой на большей части акватории варьирует в пределах 40–380 тыс. кл./л, биомасса – 0.3–2.0 мг/л.

В октябре основной фон диатомового планктона создает *M. italica*, численность которой достигает 1.0–2.3 млн.кл./л, биомасса – 7–20 мг/л. Из других диатомовых можно отметить *Stephanodiscus astraea* (до 93 тыс. кл./л) и *Melosira islandica* (до 83 тыс.кл./л), хотя по сравнению с *M. italica* доля их в общей биомассе незначительна.

В подледный период (март 1977–1978 гг.) фитопланктон представлен главным образом *M. islandica* с численностью порядка нескольких тысяч клеток в 1 л.

Синезеленые водоросли в планктоне оз. Белого играют гораздо меньшую роль по сравнению с диатомовыми: вегетируют в течение более короткого отрезка времени и даже в период максимальной численности (рис.3) никогда не занимают ведущее место в общей биомассе фитопланктона (рис.4).

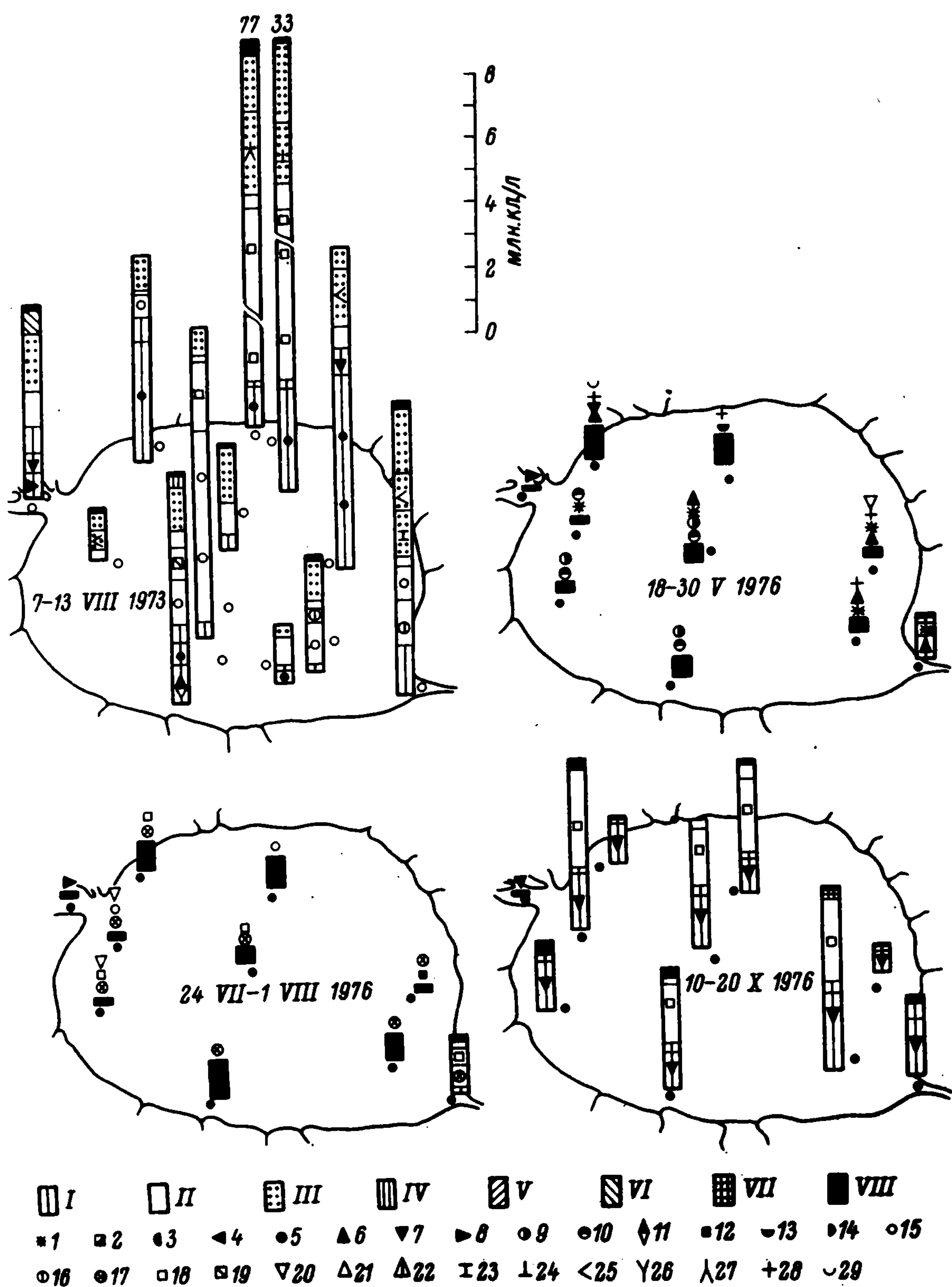


Рис.3. Численность фитопланктона.

Столбики слева – данные проб с 0–2 м, справа – интегральных; в остальных случаях – показатели 2-метрового слоя, за исключением данных ст.15а в мае 1977 г., относящихся к интегральной пробе. I – диатомовые, II – синезеленые, III – зеленые, IV – эвгленовые, V – пиррофитовые, VI – золотистые, VII – желтозеленые, VIII – водоросли разных отделов.

1 – *Asterionella formosa*, 2 – *Cyclotella* sp. sp., 3 – *Fragilaria capucina*, 4 – *Melosira distans* var. *alpigena*, 5 – *M. granulata*, 6 – *M. eslandica*, 7 – *M. italica*, 8 – *M. italica* subsp. *subarctica*, 9 – *Navicula cryptocephala*, 10 –

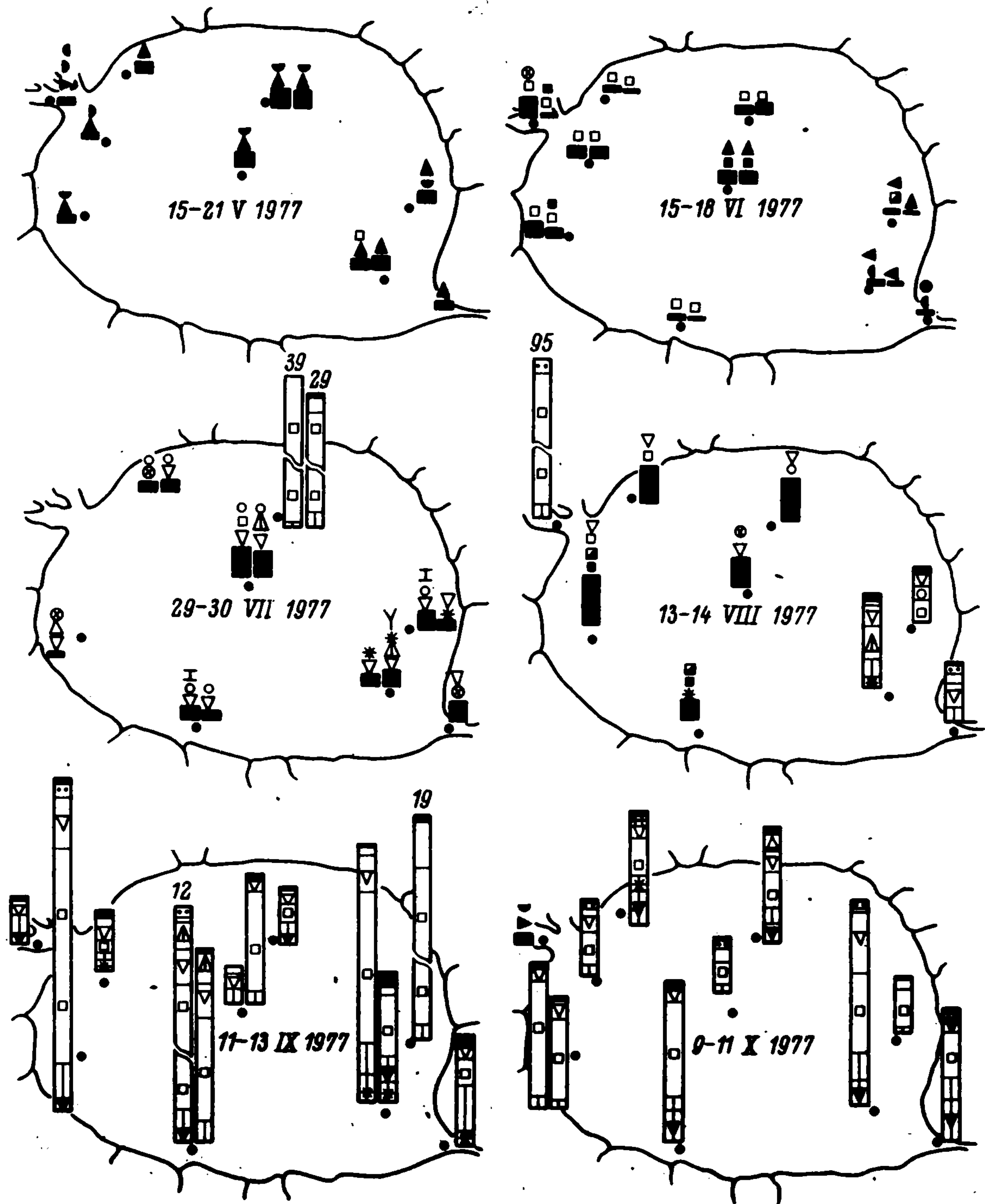


Рис. 3 (продолжение).

Nitzschia sp.sp., 11 - *Skeletonema subsalsum*, 12 - *Stephanodiscus astraea*, 13 - *S. triporus*, 14 - *Tabellaria fenestrata*, 15 - *Anabaena lemmermannii*, 16 - *A. spiroides*, 17 - *Anabaena* sp.sp., 18 - *Aphanizomenon flos-aquae*, 19 - *Gloeotrichia echinulata*, 20 - *Gomphosphaeria lacustris*, 21 - *Microcystis aeruginosa*, 22 - *M. pulverea*, 23 - *Binuclearia lauterbornii*, 24 - *Coelastrum sphaericum*, 25 - *Dictyosphaerium pulchellum*, 26 - *Pediastrum boryanum*, 27 - *P. duplex* f. *setigera*, 28 - *Trochiscia granulata*, 29 - *Chrysococcus biporus*. Численность *Gomphosphaeria lacustris*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *Woronichinia naegeliana* в 1973 г. рассчитывалась в колониях на литр.

Первые представители синезеленых обнаруживаются локально в конце мая в количестве до 60 тыс. кл./л. В июне они встречаются по всей периферии озера при численности до 340 тыс. кл./л. Преимущественно это *Aphanizomenon flos-aquae*, иногда (в июне) в сопровождении видов *Anabaena*. Их биомасса в это время еще ничтожно мала, хотя по числу клеток они явно опережают водоросли других отделов.

Ко второй половине июля синезеленые распространяются по всему озеру и становятся более многочисленными. Связано это главным образом с размножением видов *Anabaena* (особенно *A. lemmermannii* - до 800 тыс. кл./л) и *Gomphosphaeria lacustris* (20-260 тыс. кл./л). В единичных случаях (ст.126 - севернее центра озера) имеет место нарастание плотности популяции *Aphanizomenon flos-aquae*, причем очень интенсивное - до численности порядка 40 млн.кл./л и биомассы 4.6 мг/л.

В августе количество синезеленых всех видов, появившихся в озере ранее, увеличивается, их общая численность поднимается до 1.8 млн.кл./л, а в наиболее благоприятные для их развития годы (1973 г.) до 70 млн.кл./л. Однако даже при максимальных значениях численности по биомассе они, как правило, уступают диатомовым, вегетирующим в августе тоже весьма интенсивно. Среди синезеленых в это время повсеместно выделяются *Gomphosphaeria lacustris* (160-610 тыс.кл./л), реже *Anabaena lemmermannii* (до 790 тыс. кл./л), *Aphanizomenon flos-aquae* (до 710 тыс. кл./л) и *Microcystis pulverea* (до 1 млн.кл./л). В 1973 г. отмечалось массовое развитие *Woronichinia naegeliana* - 20-40 колоний/л с биомассой 1.2-4.2 мг/л.

В сентябре повышается количество *Aphanizomenon flos-aquae* (до 17 млн. кл./л), за счет которого численность синезеленых на большей части акватории озера, за исключением центрального района, возрастает до 6-18 млн.кл./л, биомасса - до 0,6-2.0 мг/л. По-прежнему много *Gomphosphaeria lacustris* (до 1.5 млн.кл./л), но теперь эта водоросль значительно уступает *Aphanizomenon flos-aquae*. Из других синезеленых обращают на себя внимание *Gloeocapsa limnetica*, *Microcystis pulverea* и различные виды рода *Anabaena*, хотя их значительно меньше по сравнению с двумя первыми видами. Общая биомасса синезеленых в сентябре выше, чем в августе, однако она невелика по сравнению с биомассой диатомовых, плотность популяции которых к этому времени тоже заметно возрастает.

В октябре клетки *Gomphosphaeria lacustris* и *Aphanizomenon flos-aquae* встречаются по всему озеру все еще в большом количестве - до 1.8 и 3.0 млн.кл./л соответственно. Однако создаваемая ими биомасса не превышает 0.4 мг/л. Другие синезеленые практически отсутствуют. *Aph.flos-aquae* обнаруживается вплоть до замерзания озера и уходит под лед при весьма высокой плотности популяции - 2-3 млн.кл./л. По числу клеток в этот период синезеленые несколько превосходят диатомей, но вклад их в общую биомассу фитопланктона уже не ощущается.

Зеленые водоросли встречаются в оз. Белом постоянно, но наиболее многочисленны и разнообразны в видовом отношении в летние месяцы. Их численность колеблется в пределах десятков-сотен тысяч клеток на 1 л, но иногда (август 1973 г.) может достигать нескольких миллионов (рис.3). Однако даже при максимальных значениях численности заметной роли в общей биомассе фитопланктона они не играют (рис. 4). Среди большого числа зеленых водорослей, присутствующих в планктоне, можно назвать лишь несколько, выделяющихся в тот или иной период своим обилием: ранней весной (май) *Trochiscia granulata*, осенью (октябрь) *Dispora crucigenioides*. Летом обращают на себя внимание *Dictyosphaerium pulchellum*, *D. pulchellum* var. *ovata*, *Coelastrum sphaericum*, *Binuclearia lauterbornii*, *Pediastrum duplex*, разные виды *Scenedesmus*.

Пиритовые водоросли характеризуются сравнительно невысокой численностью – не более 80 тыс. кл./л (рис. 3). Однако благодаря крупным размерам клеток некоторые из них могут играть заметную роль в общей биомассе фитопланктона (рис. 4). Чаше всего это имеет место весной во время развития видов *Peridinium* (с биомассой до 1.6 мг/л). Для летнего периода характерен *Ceratium hirundinella*, численность которого в отдельных случаях (1973 г.) может достигать 60 тыс. кл./л, биомасса – 6.8 мг/л.

Золотистые водоросли ощутимы в фитопланктоне озера только в весенний период, причем главным образом в районе устья р. Ковжи. Это преимущественно *Chrysococcus birorus*, который встречается в количестве до 148 тыс. кл./л (рис. 3) при биомассе около 0.02 мг/л (рис. 4). Другие представители золотистых, отмеченные в литературе по этому региону, – виды *Dinobryon* и *Mallomonas* (Балонов, 1980) – гораздо малочисленнее. Летом численность золотистых уменьшается до 0.2–6.6 тыс. кл./л, а осенью они весьма редки. Роль этих водорослей в общей биомассе фитопланктона незначительна. Даже при условии максимального развития они составляют не более 10–12% от общей биомассы фитопланктона.

Желтозеленые водоросли обнаруживаются по всему озеру в течение большей части безледного периода, но в сравнительно небольшом количестве – до 88 тыс. кл./л. Только в осенние месяцы их численность достигает 180–310 тыс. кл./л при биомассе 0.1–0.2 мг/л (рис. 3, 4). Представлены они в основном видами *Tribonema*.

Эвгленовые водоросли в планктоне оз. Белого самые малочисленные. Их численность в период наиболее высокого обилия, приуроченного, как правило, к маю, составляет не более 12–13 тыс. кл./л, биомасса – 0.02–0.03 мг/л. Основной фон при этом создает *Trachelomonas volvocina*.

Существенных различий в составе фитопланктона, собранного в верхнем 2-метровом слое озера и интегрально для столба воды,

не заметно (рис. 3, 4). Весной, в начале лета и глубокой осенью данные тех и других проб практически одинаковые. В конце лета и ранней осенью, когда усиленно развиваются синезеленые, отмечается повышенное количество водорослей в верхнем 2-метровом слое, но только при условии тихой погоды.

В распределении фитопланктона по акватории озера закономерных различий тоже не прослеживается. Иногда лишь удастся подметить своеобразие состава массовых видов водорослей в центре озера по сравнению с периферийными районами или в северной его половине по сравнению с южной. Связано это, по-видимому, с особенностью циркуляции водных масс озера – существованием в его северной и южной частях двух устойчивых вихревых образований, поддерживаемых под действием ветра всех направлений (см. ч. I, гл. 3.2). Непосредственное же влияние ветра на пространственное распределение фитопланктона не прослеживается. Несколько выделяется участок возле устья р. Ковжи, где встречаются *Melosira italica* subsp. subarctica и *Tabellaria fenestrata* – доминантные формы растительного планктона северных водоемов. В других районах озера эти виды не обнаруживаются.

В целом фитопланктон оз. Белого представляется достаточно однородным, что позволяет использовать для его общей характеристики осредненные показатели численности и биомассы.

Численность фитопланктона в среднем характеризуется более или менее стабильным уровнем в первой половине безледного периода, резким подъемом с августа до сентября, затем постепенным снижением к моменту ледостава. Основная часть его приходится на долю сравнительно небольшого числа видов синезеленых и диатомовых водорослей (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Comphosphaeria lacustris*, *Anabaena lemmermannii*, *Asterionella formosa*, *Melosira italica*, *M. islandica*), из которых только 2–3 вида вегетируют в массе в тот или иной отрезок времени (табл. 5).

Для динамики средней биомассы фитопланктона характерны два максимума: более отчетливый, проявляющийся в мае, и растянутый, начинающийся в августе и продолжающийся при плавном нарастании вплоть до ледостава. В первой половине лета (июнь–июль) имеет место явный минимум биомассы. Наибольшую биомассу создают диатомовые, главным образом *Melosira italica*, *M. islandica*, *Stephanodiscus astraea*, *S. dubius*, *Asterionella formosa*, *Cyclotella comta*. Биомасса синезеленых несравнимо меньше, и ощутима она в общем фитопланктоне только в конце летнего периода. Среди водорослей других отделов с точки зрения их вклада в общую биомассу иногда выделяются пиррофитовые (табл. 6).

Средняя за безледный период биомасса фитопланктона оз. Белого составляла в 1977 г. 2,07 мг/л. Это несколько ниже, чем в оз. Кубенском, ближайшем большом мелководном озере (Сенатская, 1977). Если же сравнить данные, полученные для того и другого озера од-

новременно (август 1973 г.), то они оказываются практически одинаковыми.

Биомасса фитопланктона в период наших наблюдений (табл.6) выше, чем в 1954–1955 гг., но примерно такого же порядка, как в 1964–1965 гг. (табл.7). Существенных изменений в соотношении водорослей разных систематических групп (диатомовые и синезеленые), составляющих основную часть биомассы, как и в составе их массовых видов, не прослеживается. На протяжении всего этого времени (1954–1977 гг.) явное первенство в образовании общей биомассы сохраняется за диатомовыми с превалированием *Melosira italica*, *M. islandica*, *Stephanodiscus astraea*. Можно отметить только некоторые различия в принадлежности преобладающих в тот или иной период времени видов к доминирующим или сопутствующим формам. Так, *Melosira italica* в 1954–1955 гг. и в меньшей степени в 1963 г. в массе обнаруживалась в июле (Гусева, 1959; Кузьмин, 1966а, б), а в 1976–1977 гг. преимущественно в октябре. В 1963 г. в качестве преобладающего вида диатомовых отмечалась *M. distans* var. *alpigena* (Кузьмин, 1971), а в 1973, 1976–1977 гг. ее можно было отнести только к сопутствующим формам. *M. granulata* летом 1963 и 1965 гг. (Кузьмин, 1971) упоминалась среди руководящих видов диатомового планктона, то же имело место и в 1973 г., но в 1976–1977 гг. ее было сравнительно мало. Что касается синезеленых, то при доминировании в их составе в годы всех исследований *Gomphosphaeria lacustris*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena lemmermannii* только в 1955 г. (Гусева, 1959) отмечена в массе *Aphanothece clathrata*.

2. Пигменты

Концентрация пигментов фитопланктона в оз. Белом варьирует весьма значительно: в период открытой воды она колеблется для хлорофилла *A* от 0.8 до 15.7 мкг/л, для *b* и *C* – от следовых значений до 1.2 и 2.6 мкг/л соответственно, для каротиноидов – от 0.6 до 10.8 мкг SPU/л (рис. 5).

Величины концентраций, близкие к максимальным, отмечаются уже в середине мая, сразу же после освобождения озера ото льда. В июне они резко падают и остаются на этом уровне до конца июля. В середине августа прослеживается новый значительный подъем концентраций пигментов с последующим постепенным нарастанием вплоть до первой половины октября. К концу месяца они несколько снижаются, однако остаются все еще достаточно высокими – такого же порядка, как в мае или августе. В подледный период (конец марта 1978 г.) концентрации пигментов очень низкие.

Численность фитопланктона (тыс.кл./л.) в эвфотной зоне

Дата	Общий фи- топланктон	Диадомо- вые	Синезеле- ные	Зеленые	Преобладающие водоросли (более 10% от общей численности)	
					Вид	численность
7-12 VIII 1973	16938±8084	2208±778	12511±7702	2093 ± 456	Aphanizomenon flos- aquae	10294±7760
					Melosira granulata	1713±704
1976						
18-21 V	569 ± 102	404 ± 64	9 ± 7	105 ± 38	Trochiscia granulata	89 ± 40
					Melosira islandica	63 ± 26
					Navicula cryptocephala	57 ± 16
25-27 VII	623 ± 135	54 ± 22	538±140	27 ± 6	Anabaena sp. sp.	280 ± 105
					A. lemmermannii	110 ± 98
					Aphanizomenon flos- aquae	96 ± 28
17-20 X	3364±606	1624±204	1552±455	116 ± 36	A. flos-aquae	1434 ± 427
					Melosira italica	1394 ± 180
1977						
16-21 V	332 ± 60	250 ± 48	12 ± 6	31 ± 13	M. islandica	132 ± 36
					Stephanodiscus triporus	47 ± 19

16-18 VI	227 ± 48	72 ± 33	134 ± 49	18 ± 7	Aphanizomenon flos-aquae	132 ± 49
29-30 VII	5948 ± 5533	103 ± 19	5796 ± 5532	54 ± 14	A. flos-aquae	5598 ± 5556
29-30 VII (без ст.126)	416 ± 99	95 ± 20	264 ± 80	62 ± 13	Gomphosphaeria lacustris	117 ± 36
					Anabaena lemmermannii	86 ± 23
					Aphanizomenon flos-aquae	43 ± 33
13-14 VIII	3092 ± 1678	460 ± 109	867 ± 234	75 ± 21	Gomphosphaeria lacustris	259 ± 70
					Aphanizomenon flos-aquae	218 ± 108
					Microcystis pulverea	159 ± 150
					Anabaena lemmermannii	159 ± 114
12-13 IX	7656 ± 2511	893 ± 191	6559 ± 2467	148 ± 58	Aphanizomenon flos-aquae	5433 ± 2301
					Gomphosphaeria lacustris	898 ± 194
9-11 X	3489 ± 560	822 ± 211	2414 ± 437	145 ± 33	Aphanizomenon flos-aquae	1723 ± 364
					Gomphosphaeria lacustris	572 ± 197
					Melosira italica	443 ± 148

П р и м е ч а н и е. Средние по озеру рассчитывались как среднеарифметические. Данные станций в устье р. Ковжи и истоке р. Шексны не учитывались, поэтому некоторые сроки наблюдений отличаются от указанных на рис. 2. То же относится и к другим показателям, рассматриваемым ниже.

Биомасса фитопланктона (мг/л) в эвфотной зоне

Дата	Общий фи-топланктон	Диадомо-вые	Синезе-леные	Преобладающие водоросли (более 10% от общей биомассы)	
				Вид	биомасса
7-12 VIII 1973	11.5 ± 2.3	5.6 ± 1.8	4.4 ± 0.9	Melosira granulata	4.4 ± 1.4
				Woronichinia naegeliana	1.5 ± 0.6
				Woronichinia naegeliana	
				Gomphosphaeria lacustris	1.5 ± 0.5
1976 г.					
18-21 V	3.5 ± 0.8	2.8 ± 0.6	0.00	Melosira islandica	0.49 ± 0.20
				Gyrosigma acuminatum	0.44 ± 0.11
				Stephanodiscus astraea	0.37 ± 0.16
				Peridinium sp. sp.	0.39 ± 0.22
25-27 VII	0.56 ± 0.28	0.49±0.29	0.6±0.02	Stephanodiscus astraea	0.35 ± 0.22
				Melosira italica	10.1 ± 1.6
17-20 X					
1977 г.					
16-21 V	1.6 ± 0.4	1.4 ± 0.3	0.00	M. islandica	0.88 ± 0.28
				Cymatopleura solea	0.23 ± 0.10
				Stephanodiscus astraea	0.18 ± 0.09

16-18 VI	0.66 ± 0.40	0.65 ± 0.40	0.02±0.01	S. astraea	0.38 ± 0.25
29-30 VII	1.1 ± 0.6	0.39 ± 0.07	0.67±0.64	Melosira islandica Aphanizomenon flos-aquae Stephanodiscus astraea	0.09 ± 0.05 0.66 ± 0.65 0.22 ± 0.06
29-30 VII (6ex cr.126)	0.47±0.09	0.41 ± 0.08	0.02±0.01	S. astraea	0.26 ± 0.07
13-14 VIII	2.8 ± 0.6	2.7 ± 0.5	0.05±0.02	S. astraea	1.6 ± 0.5
12-13 IX	4.3 ± 0.9	3.6 ± 0.8	0.68±0.27	Melosira italica	1.3 ± 0.3
				Stephanodiscus astraea	1.2 ± 0.2
				Melosira granulata	0.46 ± 0.23
				Aphanizomenon flos-aquae	0.64 ± 0.27
9-11 X	3.7 ± 0.9	3.4 ± 0.9	0.23±0.04	Melosira italica	2.3 ± 0.8
				Stephanodiscus astraea	0.72 ± 0.18

Т а б л и ц а 7

Биомасса фитопланктона

Дата	Глубина отбора проб, м	Биомасса, мг/л			Литературный источник
		диатомо- вые	синезе- леные	общая	
17-23 VII 1954	Поверх- ность	0.33	0.75	-	Гусева, 1959
1955					
4-10 VI		1.24	0.00	-	
24-29 VII		4.69	0.35	-	
10-15 X		5.89	0.04	-	
1963	0.2				Кузьмин, 1966а
23-27 VI		0.096	0.019	0.189	
21-24 VII		0.296	0.009	0.315	
8-11 VIII		0.344	0.003	0.380	
24-27 VIII		0.224	0.032	0.286	
17-20 IX	0.5	1.256	0.002	1.335	Кузьмин, 1971
19-22 X		2.950	0.008	2.983	
Весна 1964		-	-	12.8	
		-	-	10.1	
Осень 1964		-	8.0	-	
Лето 1965	.				

П р и м е ч а н и е. Прочерк - отсутствие данных.

Станция	Хлорофилл,		мгк/л C	Феопигменты, мкг/л	Каротиноиды, мк SPU /л
	α	β			
5	0.24	0.26	0.38	0.23	0.94
15a	0.22	0.10	0.03	0.05	0.91
5a	0.23	0.17	0.18	0.68	0.91

В целом в течение вегетационного периода содержание пигментов изменяется соответственно биомассе фитопланктона, но менее резко: не так сильно снижается в минимуме (в июне-июле) и не столь заметно увеличивается в пиках (в мае, сентябре-октябре), как биомасса.

По акватории озера концентрации пигментов различаются сравнительно мало. Несколько выделяется только центральный район (ст. 3, 3а), обычно характеризующийся пониженным количеством пигментов, и участок, примыкающий к устью р. Ковжи (ст. 1, 1а, 8, 9, 10, 10а), где, как и в самой реке (ст. 1в), оно, как правило, выше, чем на остальных станциях (рис. 5).

Более заметны межгодовые различия содержания пигментов. Так, среднее для озера содержание хлорофилла α в 1977 г. как в отдельные сроки, так и за вегетационный сезон в целом было заметно выше, чем в 1976 г. В августе 1973 г. оно тоже было более высоким, чем в этот период 1976 г., хотя и ниже, чем в 1977 г. Среднее за безледный период содержание хлорофилла α в оз. Белом по данным 1976-1977 гг. составило 3.7-4.8 мкг/л (табл. 8). Это немного ниже, чем в оз. Кубенском (Сенатская, 1977) и в Рыбинском водохранилище в последние годы (Елизарова, 1978).

Общий уровень содержания зеленых пигментов определяется хлорофиллом α . Содержание хлорофилла C, которым из встречающихся в озере водорослей обладают только диатомовые, пирофитовые и золотистые, в 5-6 раз ниже по сравнению с хлорофиллом α . Отношение хлорофилла C к хлорофиллу α (C/α) обычно составляет около 0.20, хотя в отдельных случаях варьирует от нулевых значений до 0.59. Средние для озера величины C/α в разные сроки вегетационного периода колеблются незначительно.

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1973	-	-	-	0.14 \pm 0.02	-	-
1976	0.19 \pm 0.01	-	0.18 \pm 0.03	-	-	0.16 \pm 0.02
1977	0.21 \pm 0.02	0.20 \pm 0.04	0.19 \pm 0.02	0.19 \pm 0.02	0.18 \pm 0.01	0.20 \pm 0.01

Сезонная изменчивость этого показателя не прослеживается, что может быть признаком относительно постоянной доли водорослей, имеющих хлорофилл C, в общей биомассе фитопланктона. Содержание

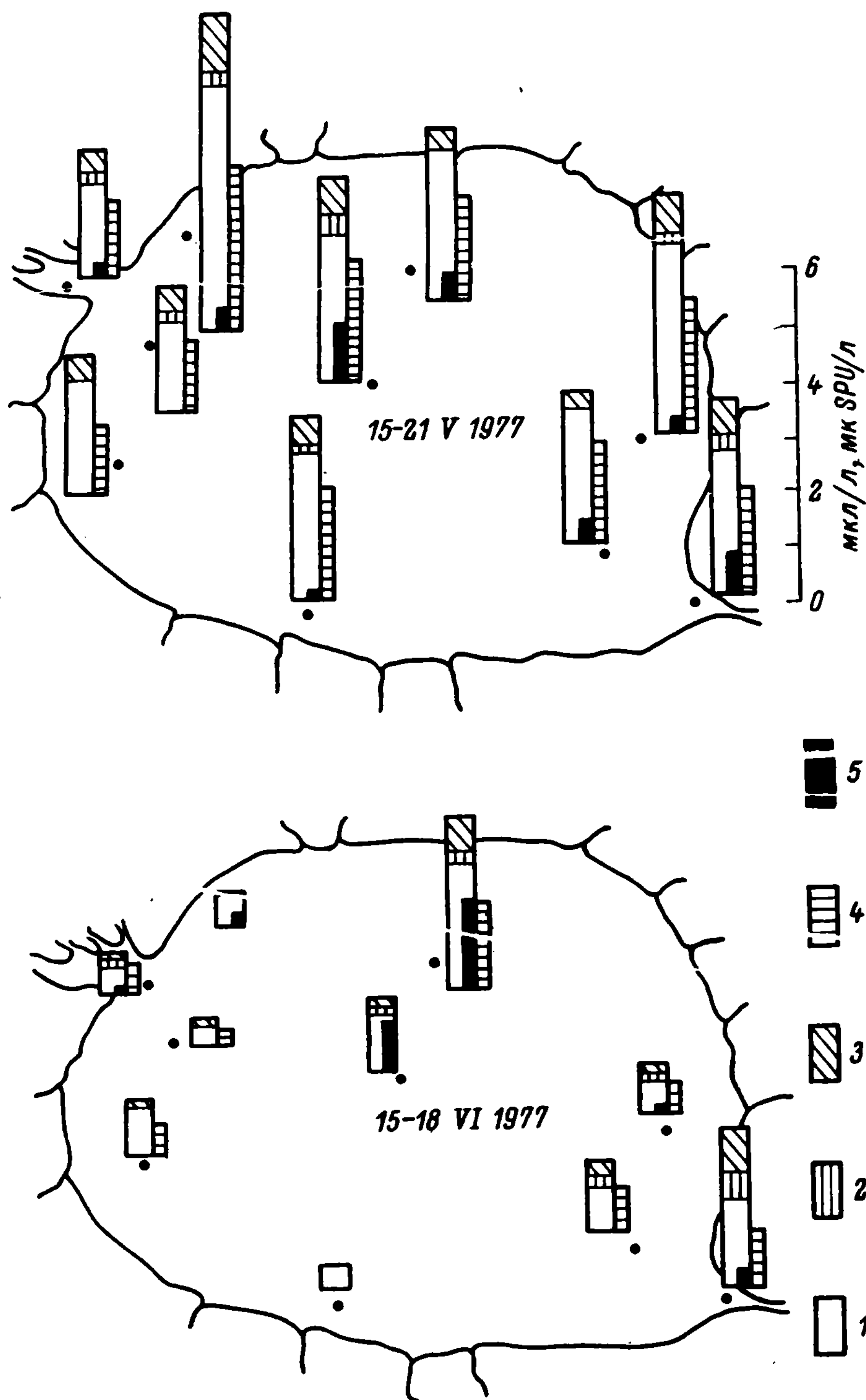


Рис.5. Концентрация пигментов фитопланктона в верхнем 2-метровом слое воды.

1-3 - хлорофиллы α , b , c (мкг/л), 4 - каротиноиды (мкг SPU/л), 5 - феопигменты (мкг/л).

хлорофилла b - специфического пигмента зеленых и эвгленовых водорослей - в 10-20 раз ниже, чем хлорофилла c . Величины отношения хлорофилла b к хлорофиллу α (b/α) колеблются в пределах 0-0.35, но в большинстве случаев не превышают 0.10. В среднем по озеру отношение b/α измеряется следующими величинами.

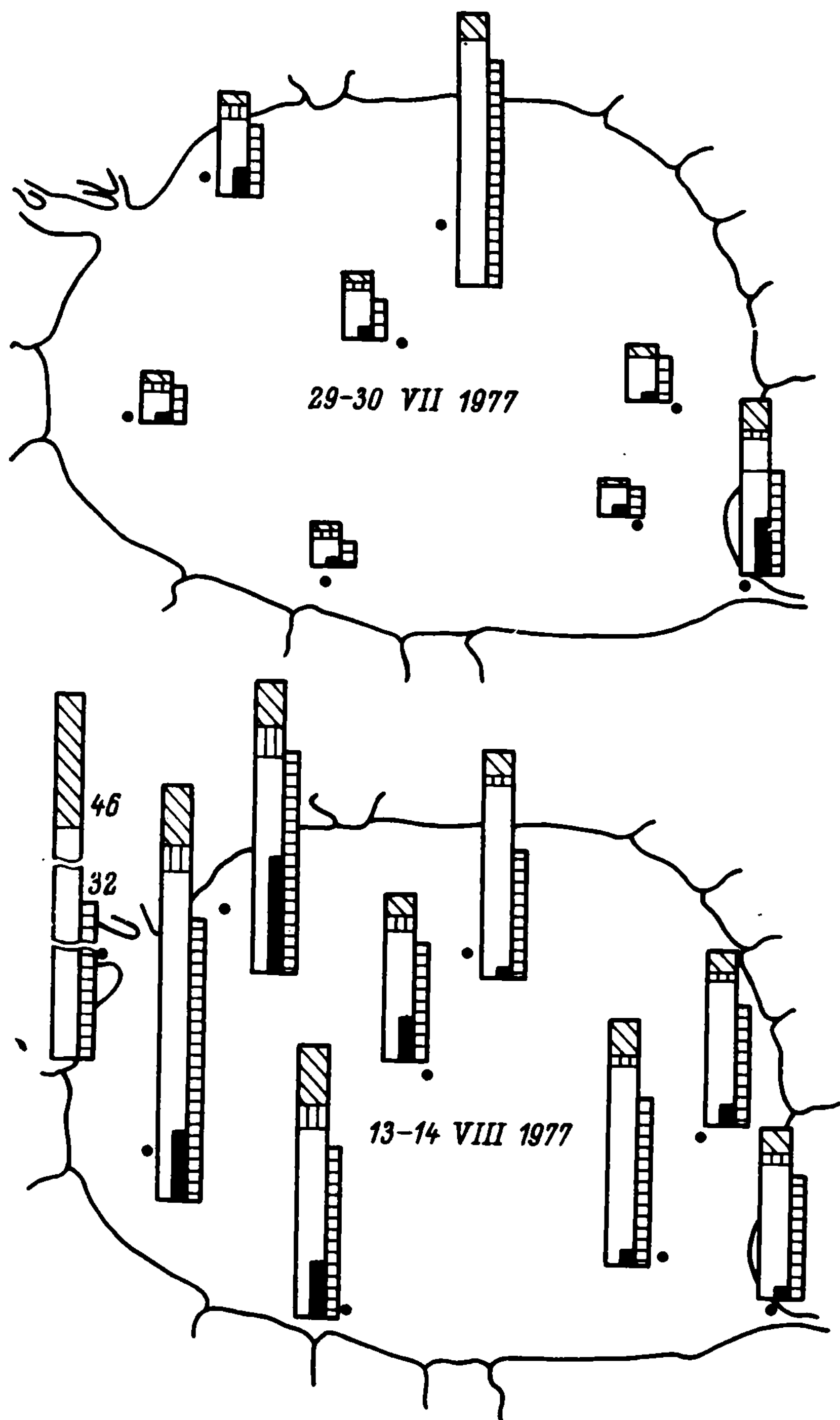


Рис. 5 (продолжение).

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1973	-	-	-	0.02 ± 0.00	-	-
1976	0.05 ± 0.01	-	0.08 ± 0.03	-	-	0.02 ± 0.01
1977	0.04 ± 0.02	0.08 ± 0.020	0.10 ± 0.02	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.12 ± 0.02

Закономерности в изменении этих величин по сезонам не прослеживается, что представляется связанным главным образом с низкой точностью определения хлорофилла δ в смеси с другими пигментами.

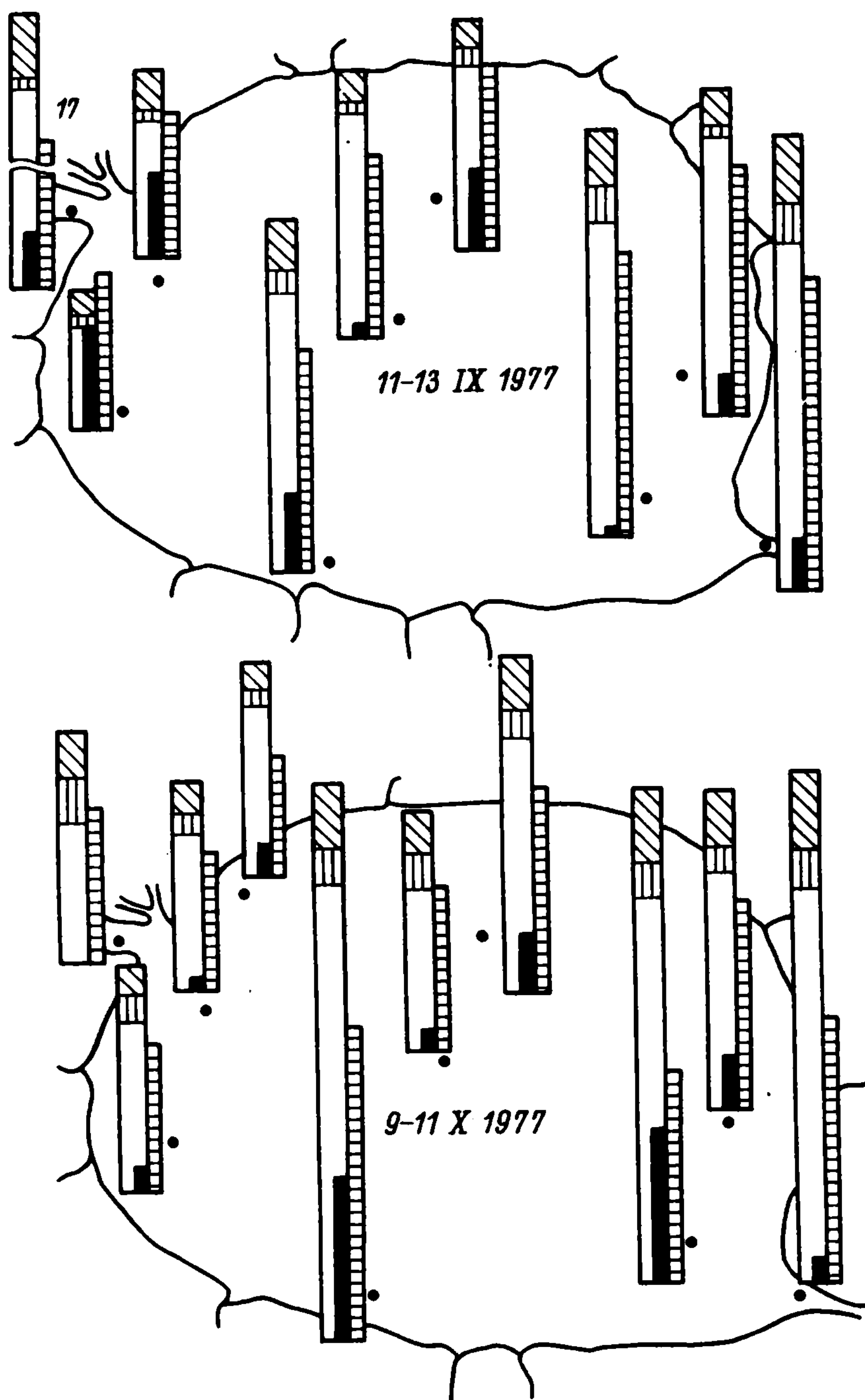


Рис.5. (продолжение).

Каротиноиды по уровню своего содержания сопоставимы с хлорофиллом α . Отношение концентраций этих пигментов (k/α) составляет 0.52–1.49 при наиболее часто встречаемых значениях 0.70–1.00. Средние по озеру величины k/α колеблются в следующих пределах.

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1973	-	-	-	0.82 ± 0.02	-	-
1976	0.77 ± 0.01	-	0.95 ± 0.04	-	-	0.76 ± 0.01
1977	0.72 ± 0.02	0.78 ± 0.02	0.95 ± 0.04	0.84 ± 0.03	0.93 ± 0.06	0.81 ± 0.04

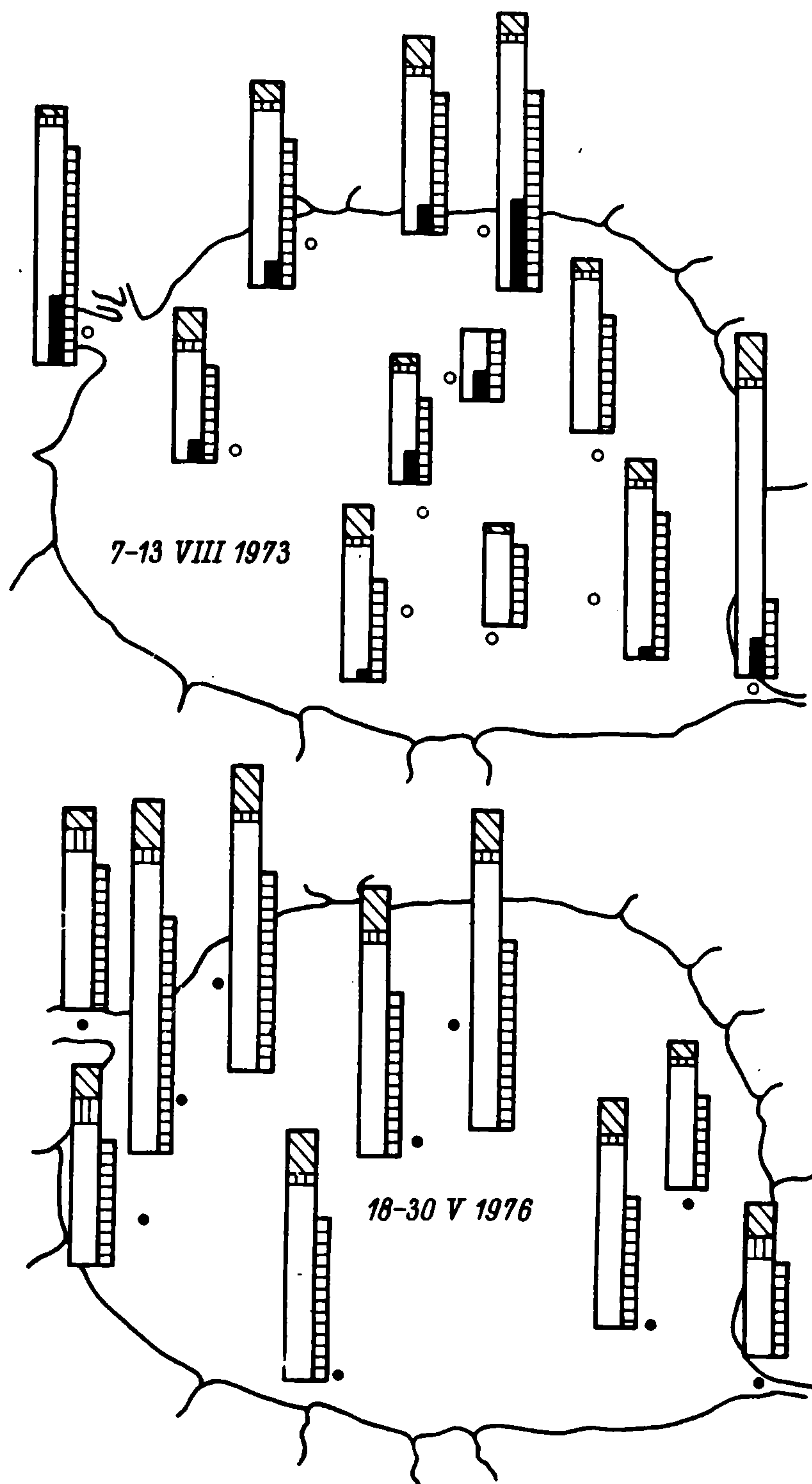


Рис. 5 (продолжение).

Прослеживается сезонная изменчивость отношения k/α . Минимальные его величины (0.58–0.87) наблюдаются в самом начале безледного периода, когда нарастает численность весенних диатомовых. Сравнительно невысокие значения (0.72–0.78) получены глубокой осенью 1976 г. в момент замерзания озера. Наибольшие величины k/α (0.69–1.22) относятся к концу июля – заключительному этапу раннелетнего минимума фитопланктона. С увеличением же плотности популяций летних форм водорослей в середине августа k/α снижается

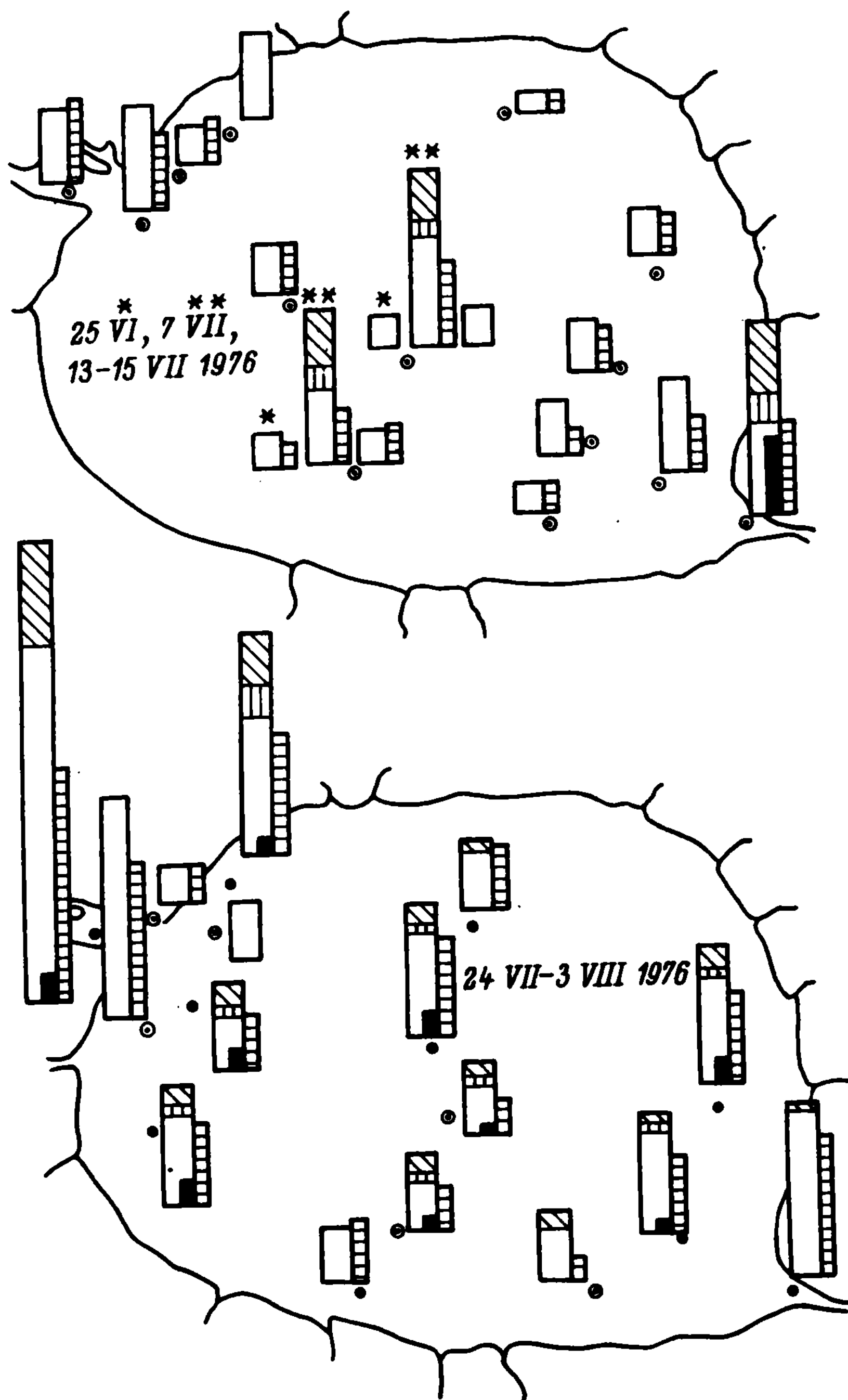


Рис.5 (продолжение).

до 0.61–0.98. Очень высоким по сравнению с хлорофиллом α содержанием каротиноидов выделяются зимние пробы (см. выше), для которых отношение k/α составляет около 4. Сходный характер изменчивости соотношения между каротиноидами и хлорофиллом в течение безледного периода прослеживается в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах (Елизарова, 1973, 1976, 1978). Сведений об отношении k/α в ледоставный период в литературе не приводится. Однако из зимних данных по хлорофиллу и каротиноидам для Рыбинского водохранилища видно, что последние, как правило, преобладают и только в случае подледного „цветения“ уступают хлорофиллу

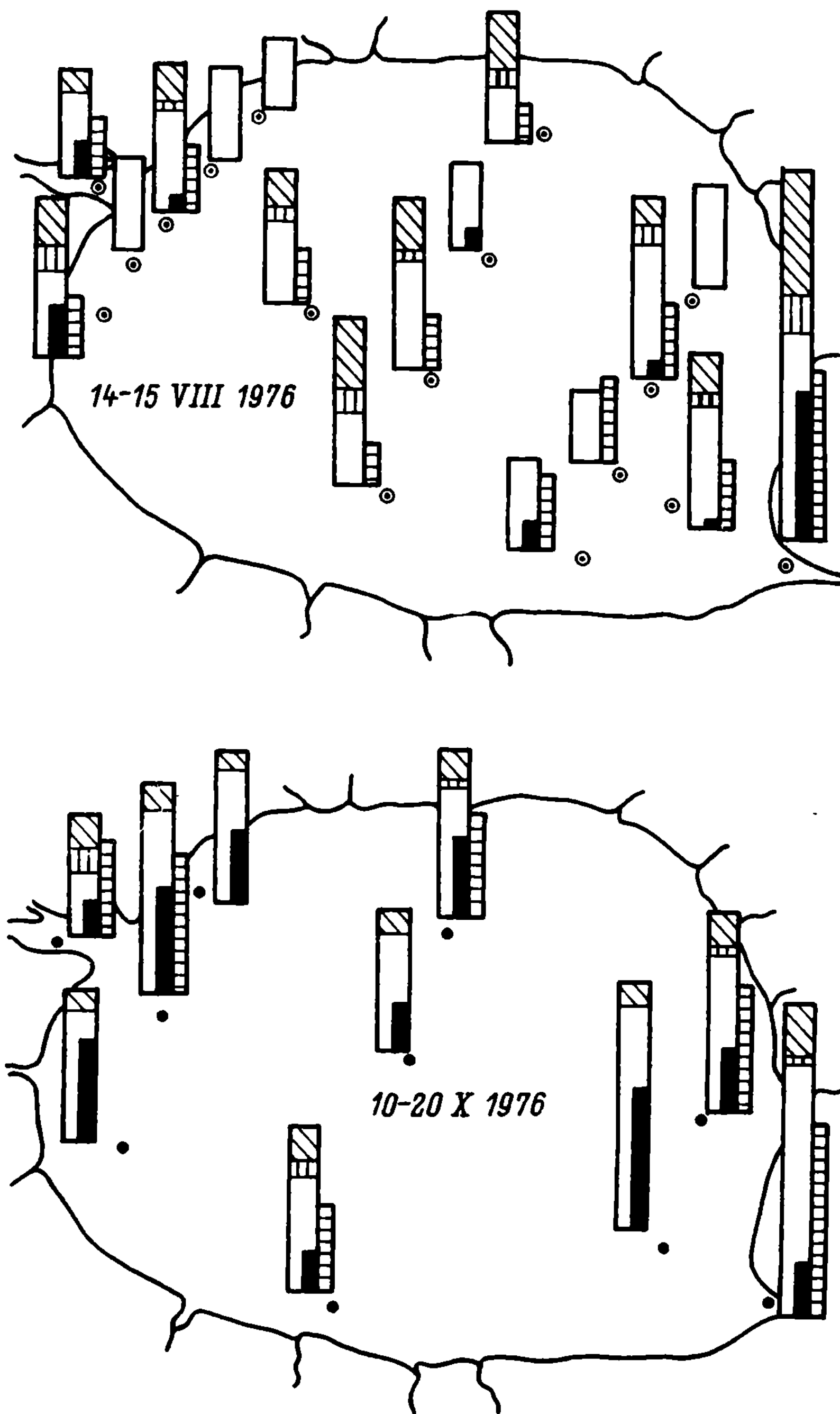


Рис.5 (продолжение).

(Елизарова, 1978). Кроме того, отмечено, что в холодных тундровых водоемах отношение k/α в целом выше, чем в водоемах умеренной зоны (Елизарова и др., 1976).

Отношение k/α , как известно, отражает физиологическое состояние растительного планктона: увеличение отношения служит признаком ухудшения этого состояния. При интенсивном делении клеток водорослей k/α обычно ниже, чем при вызванном какими-либо причинами замедлении их роста. Исходя из этих представлений, можно полагать, что в мае, когда зарегистрированы минимальные величины k/α , фитопланктон находится в состоянии интенсивного рос-

Т а б л и ц а 8

Среднее содержание хлорофилла α

Дата	Хлорофилл α , мкг/л
7-12 VIII 1973	4.85 ± 0.53
1976	
18-21 V	7.45 ± 0.73
25 VI	1.18 (по ст.3 и 13)
7 VII	3.22 (по ст.3 и 13)
13-15 VII	1.88 ± 0.25
25 VII-3 VIII	3.03 ± 0.47
14-15 VIII	3.10 ± 0.17
17-20 X	5.07 ± 0.44
18 V-20 X	3.78
16 V -3 XI (безледный период)	3.68
1977	
16-21 V	5.64 ± 0.61
16-18 VI	1.79 ± 0.44
29-30 VII	2.55 ± 1.05
13-14 VIII	7.05 ± 0.85
12-13 IX	7.56 ± 1.02
9-11 X	8.60 ± 1.36
16 V-11 X	4.99
10 V-30 XI (безледный период)	4.76

П р и м е ч а н и е. Средние за время работ и безледный период величины вычислены как средневзвешенные. Содержание хлорофилла в начале и конце безледного периода приравнялось к 0. Также осреднялись во времени и другие показатели.

та. Такое состояние характерно для фитопланктона начальной стадии весенней вегетации, в период которой он получает достаточное количество питательных веществ (Fogg, 1975). Действительно, судя по концентрации фосфора (5-29 мкг/л $P-PO_4$ и 27-96 мкг/л $P_{общ}$), условия обеспеченности фитопланктона элементами минераль-

ного питания в озере в это время самые благоприятные. То же, по-видимому, наблюдается и в первой половине августа, когда под действием ветрового перемешивания происходит взмучивание донных отложений, высвобождающих биогенные элементы, в частности соединения фосфора (см. ч.1, гл.6), и усиливается развитие летних форм фитопланктона. Полученные тогда величины k/α следует считать небольшими, особенно если учесть, что по упомянутым методическим причинам в присутствии синезеленых они могут быть несколько завышены. Высокие значения k/α в конце раннелетнего минимума фитопланктона свидетельствуют о том, что водоросли находятся в угнетенном состоянии, одной из причин которого может быть недостаток биогенных веществ, характеризующихся в этот период наиболее низким содержанием (см. ч.1, гл.6).

Относительное содержание феопигментов в среднем по озеру составляет 11-44% от суммы с чистым хлорофиллом α :

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1973	-	-	-	13 \pm 3	-	-
1976	-	-	12 \pm 4	-	-	44 \pm 3
1977	11 \pm 3	28 \pm 9	15 \pm 3	21 \pm 4	24 \pm 7	19 \pm 3

Данные для отдельных проб колеблются гораздо больше. Почти во все месяцы, за исключением октября, можно наблюдать нулевые величины (данные лаборатории гидрологии и гидрохимии ИБВВ АН СССР) содержания феопигментов, а в июне, в период раннелетнего минимума фитопланктона, и в сентябре (рис.5) наряду с ними величины порядка 70-80%. Наиболее низкие величины (12-20% при колебании отдельных значений в пределах 0-48%) относятся ко второй половине лета. Такие же данные приводятся для этого периода по Рыбинскому и Иваньковскому водохранилищам (Елизарова, 1971, 1973, 1976, 1978). Замечен и позднеосенний подъем содержания феопигментов (до 44% в среднем по озеру с колебаниями по станциям от 28 до 58%), отмечаемый на других водоемах средней полосы, но в отличие от последних в оз.Белом он наблюдается в условиях слабого перемешивания вод - в момент образования ледяного покрова. С другой стороны высокое содержание феопигментов в это время согласуется с данными по некоторым тундровым озерам, где в конце вегетационного сезона может иметь место почти полная феофитинизация хлорофилла (Бульон, 1975). Данные анализа единичных проб планктона оз.Белого, собранных зимой (см. выше), также свидетельствуют о том, что в подледный период значительная часть хлорофилла переходит в неактивную форму.

Зависимость относительного содержания феопигментов от степени перемешивания водных масс и взмучивания донных отложений в оз.Белом по сравнению с другими водоемами (Елизарова, 1971

1973, 1976, 1978) прослеживалась плохо. Так, в мае 1977 г. относительное содержание феопигментов было минимальным (в среднем 11% при варьировании от 0 до 38%), несмотря на то, что озеро находилось в состоянии гомотермии и, кроме того, накануне, а также во время работ на отдельных станциях наблюдался сильный ветер. То же относится и к данным за август 1977 г., которые характеризуются сравнительно невысокими значениями феопигментов (21% в среднем с колебаниями в пределах 0–50%), хотя материал собран в штормовых условиях.

Зависимость между содержанием хлорофилла α и биомассой водорослей достаточно четко проявляется в мае и с августа до середины октября, т.е. в периоды активного роста фитопланктона, но с трудом прослеживается во время его минимума в июне–июле. Содержание хлорофилла на единицу биомассы водорослей, высчитанное для отдельных проб, в мае, августе, сентябре и в первой половине октября в большинстве случаев измеряется величинами 2–3 мкг/мг биомассы, а в июне–июле оно составляет 4–10 мкг/мг, иногда и более (при типичных для каждого месяца величинах биомассы). Очень низкое содержание хлорофилла в клетках водорослей (порядка 0.4–0.6 мкг на 1 мг биомассы) отмечено в момент замерзания озера в октябре 1976 г., а также в августе 1973 г., причем в эти периоды биомасса фитопланктона достигала предельно высоких значений. Эти данные в целом аналогичны полученным для фитопланктона Рыбинского водохранилища (Елизарова, 1974), озер Кубенского (Сенатская, 1977) и Красного (Трифенова, 1976), хотя величины, соответствующие максимальным и минимальным из установленных нами, в литературе не приводятся.

3. Фотосинтез

Интенсивность фотосинтеза в оз. Белом относительно невысокая. В поверхностном 25–30-сантиметровом слое воды ее величины (наибольшие из измеренных на двух–трех горизонтах этого слоя) колеблются в пределах 0.23–1.85 мг O_2 /л·сутки в весенние и летние месяцы и 0.03–0.58 мг O_2 /л·сутки поздней осенью (табл.9). В годы наших наблюдений уровень фотосинтеза в озере был значительно выше установленного исследованиями Г.Л. Марголиной 13 лет назад (табл. 10).

Размах колебаний интенсивности фотосинтеза связан главным образом с сезонными явлениями. Однако это далеко не всегда согласуется с сезонной динамикой фитопланктона, оцениваемого как по биомассе, так и по содержанию хлорофилла. В весенние и осенние месяцы (май, сентябрь, октябрь), когда зарегистрированы наибольшие величины биомассы фитопланктона (рис. 4) и содержания хлорофилла (рис. 8), интенсивность фотосинтеза сравнительно невысокая (табл. 9), что, по-видимому, обусловлено лимитирующим влиянием низкой температуры (3–13°), а осенью, кроме того, недостаточным поступлением солнечной энергии (30–220 кал/см² в сутки интегральной по спектру радиации). В период летнего минимума фитопланктона

Т а б л и ц а 9

Наибольшие величины фотосинтеза фитопланктона (мг O₂/л·сутки) в слое 0–30 см

Дата	Станции							
	1а	3а	5	7	10а	12б	13б	15а
1976								
18–21 V	0.66	0.38	0.66	0.69	0.69	0.59	0.43	0.40
25–37 VII	0.92	1.14	1.02	0.55	0.70	0.44	0.84	0.95
17–20 X	0.21	0.08	0.42	0.20	0.29	0.09	0.21	0.27
1977								
16–21 V	1.02	0.58	1.21	1.03	0.90	0.81	1.31	1.31
16–18 VI	0.58	0.86	1.20	0.62	0.72	0.76	0.32	0.68
29–30 VII	–	0.23	–	–	–	1.27	–	–
13–14 VIII	–	0.67	1.85	1.16	–	–	–	–
12–13 IX	–	0.57	0.70	0.64	–	0.39	–	0.86
9–11 X	–	0.42	0.16	0.27	–	0.58	0.41	–

Т а б л и ц а 10

Интенсивность фотосинтеза (мг С/л.сутки)
в поверхностном 10-сантиметровом слое воды

Год	Метод	Май-июнь	Июль-август	Литературный источник
1964	C ¹⁴	0.082-0.090	0.004-0.064	Марголина, 1967
1977	C ¹⁴	0.100-0.240	0.050-0.300	Наши данные
	O ₂	0.075-0.322	0.116-0.694	

П р и м е ч а н и е. Данные кислородного метода при пересчете на углерод умножались на коэффициент 0.375.

(конец июня-июль) фотосинтез на некоторых станциях может измеряться величинами, близкими к максимальным для озера. Аналогичное несоответствие показателей обилия планктонных водорослей и интенсивности фотосинтеза в отдельные периоды прослеживается и по данным для других водоемов средней полосы. В частности, везде обращают на себя внимание сравнительно высокие величины фотосинтеза в периоды минимального развития фитопланктона в июне-июле (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972; Трифонова, 1976; Сенатская, 1977).

Различия интенсивности фотосинтеза по акватории озера выражены еще меньше, чем для содержания пигментов и биомассы фитопланктона. Только иногда несколько повышенным уровнем фотосинтеза выделяются станции (1а, 7а, 10а, 13, 15а), расположенные по периферии озера, в частности вблизи устья р.Ковжи, которые в этих случаях обычно отличаются и более обильным фитопланктоном (рис. 3-5).

Максимум фотосинтетического вертикального профиля наблюдается, как показывают расчеты, в пределах верхних 10-15 см, далее интенсивность фотосинтеза быстро убывает (рис.6, см.вкл). На глубине 1 м его величины в среднем по озеру весной и летом при интенсивной солнечной радиации составляют 27-65% от максимальных; осенью, когда поступление радиации незначительно, - 10-20%. В следующем метровом слое интенсивность фотосинтеза в весенний и летний периоды снижается в среднем до 11-41%, а осенью до нескольких процентов. При ограниченном поступлении солнечной радиации и низкой прозрачности воды на глубине 3 м фотосинтез уже не ощущается. В условиях же благоприятного подводного светового режима (при падающей радиации порядка 500-800 кал/см² в сутки, прозрачности около 2 м) на глубине 3 м фотосинтез составляет до 25% от макси-

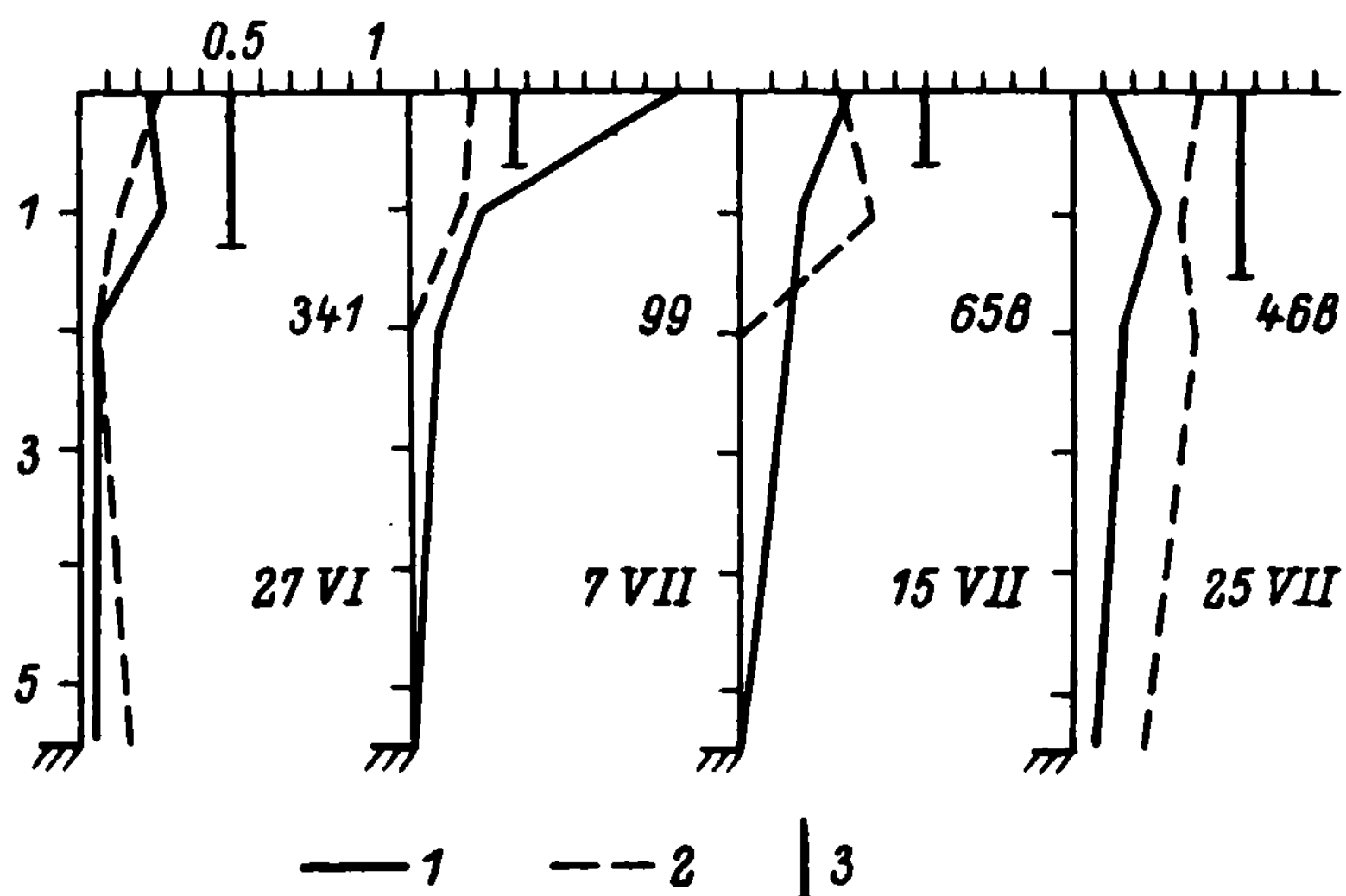


Рис.7. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона по данным опытов *in situ*.

1 – фотосинтез, 2 – деструкция, 3 – прозрачность по диску Секки. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – интенсивность фотосинтеза и деструкции, мг O_2 /л · сутки.

мального, на глубине 4 м – до 15% и может прослеживаться даже до 5-метровой глубины, т.е. до дна. Аналогичные величины фотосинтеза на разных глубинах озера установлены при непосредственном его измерении в опытах, выполненных в 1976 г. на центральной ст.3 (рис.7).

Эвфотная зона, которую принято ограничивать глубиной проникновения 1% энергии радиации от падающей на поверхность водоема, меняется в зависимости от прозрачности воды от 1 до 5 м. Однако чаще всего при прозрачности по диску Секки около 1 м она лежит в пределах верхних 2–3 м (рис.6). В среднем по озеру глубина, которую достигает 1% энергии падающей радиации, в разные сезоны составляет 2–4 м. Оцениваемая таким путем нижняя граница эвфотной зоны далеко не всегда совпадает с глубиной, где процесс фотосинтеза прекращается полностью или составляет не более нескольких процентов от максимального. На глубине, до которой доходит 1% энергии падающей радиации, интенсивность фотосинтеза в течение большей части вегетационного периода измеряется достаточно высокими величинами и только в осеннее время близка к нулю (рис.7).

Компенсационная точка, как следует из сопоставления данных по интенсивности фотосинтеза и деструкции (рис.6), находится обычно между 2 и 3 м, но иногда опускается до 4–5 м (в мае, июне) или же поднимается в верхний метровый слой (во второй половине лета и осенью). Иногда отмечается превышение деструкции над фотосинтезом в поверхностном горизонте. Средняя для озера глубина расположения компенсационной точки лежит в пределах 1–3 м. Это несколько глубже, чем в оз.Кубенском (Сенатская, 1977).

Суммарная продукция фотосинтеза под 1 м^2 составляет в среднем по озеру $0.14\text{--}1.63 \text{ г О}_2/\text{м}^2\cdot\text{сутки}$ (табл.11). Наибольшие ее величины приурочены к концу июля. Как упоминалось, в это время фитопланктон находится в минимуме своего развития, но усиленно фотосинтезирует, и интенсивность фотосинтеза в единице объема воды измеряется значительными величинами. Помимо этого, создаются благоприятные условия подводного светового режима, обеспечивающие активную фотосинтезирующую деятельность фитопланктона в нижних слоях воды (ниже 2 м), за счет чего существенно повышается общая продукция фотосинтеза под 1 м^2 (табл.11). Прослеживается и весенний подъем продукции фотосинтеза, совпадающий с массовым развитием диатомовых водорослей, но выражен он слабее летнего. Во время нарастания плотности, популяции позднелетнего фитопланктона в августе интенсивность фотосинтеза в расчетах на 1 м^2 сравнительно невысокая, что связано главным образом с лимитирующим влиянием недостаточной облученности на нижних горизонтах. Продукция фотосинтеза убывает и в дальнейшем, несмотря на то, что развитие фитопланктона в осенние месяцы усиливается. В момент замерзания озера в 1976 г. ее величина равнялась всего $0.14 \text{ г О}_2/\text{м}^2\cdot\text{сутки}$. В среднем за безледный период продукция фотосинтеза фитопланктона составляла $0.56\text{--}0.82 \text{ г О}_2/\text{м}^2\cdot\text{сутки}$. Более высокое значение относится к 1977 г., для которого получена и наибольшая величина среднего по озеру содержания хлорофилла α (табл.8).

Продукция фотосинтеза в водной толще озера в течение большей части вегетационного периода и в среднем за этот отрезок времени (табл.11) меньше, чем деструкция органического вещества (табл.12).

Эффективность утилизации солнечной энергии в процессе фотосинтеза фитопланктона в среднем по озеру составляет в разные годы $0.04\text{--}0.14\%$ от интегральной по спектру радиации (табл.13). При сравнительно небольших колебаниях ее величин в течение безледного периода обоих лет максимальные значения ($0.9\text{--}0.14\%$) относятся к концу июля–середине августа, минимальные ($0.03\text{--}0.07$) – к первой половине лета (июнь–июль). Последними цифрами подтверждается ограниченное развитие фитопланктона ранним летом и подчеркивается, что сравнительно высокий уровень продукции фотосинтеза под 1 м^2 в это время в значительной степени определяется благоприятным световым режимом. В 1977 г. утилизация солнечной энергии была выше, чем в 1976 г., что согласуется с отмеченной тогда более высокой степенью развития фитопланктона (содержанием хлорофилла α). В целом по уровню этого показателя оз. Белое несколько уступает соседним большим водоемам: Рыбинскому водохранилищу (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972) и оз. Кубенскому (Сенатская, 1977).

Зависимость интенсивности максимального фотосинтеза (A_{max}) от биомассы фитопланктона достаточно четко выявляется только по данным конца летнего периода, т.е. в августе–середине сентября. Высчитанные по ним величины фотосинтеза на единицу биомассы (коэффициент активности биомассы) колеблются в пределах $0.1\text{--}0.8 \text{ мг}$

O_2 /мг биомассы за сутки. Аналогичные значения этого коэффициента приводятся в литературе для летнего фитопланктона целого ряда водоемов умеренной зоны (Пырина, 1967; Михеева, 1970; Михеева, Бусько, 1975; Трифонова, 1976; Сенатская, 1977). Интенсивность фотосинтеза на единицу биомассы, рассчитанная по данным весенних, раннелетних и позднеосенних наблюдений, варьирует больше. Однако можно отметить, что в мае эти величины того же порядка, как в августе-сентябре, т.е. 0.1–1.0 мг O_2 /мг биомассы за сутки, в июне-июле они колеблются в основном в пределах 1–10 мг O_2 /мг биомассы, а в конце октября снижаются до 0.01–0.08.

Зависимость между интенсивностью максимального фотосинтеза (A_{max}) и содержанием хлорофилла обнаруживается в течение всего безледного периода, но наиболее тесной она оказалась тоже во второй половине лета. Величина фотосинтеза на единицу количества хлорофилла α (ассимиляционные числа, вычисленные по данным определенного срока наблюдений) варьируют меньше, чем коэффициент активности биомассы. Прослеживается их сезонная изменчивость: 0.05–0.14 мг O_2 /мкг хлорофилла α за сутки в мае сразу после таяния льда при температуре воды 3–6°, 0.10–0.30 – в мае, но при температуре до 13°; 0.20–0.90 – в июне; 0.15–0.50 – в конце июля; 0.12–0.30 – в августе; 0.04–0.16 – в сентябре-начале октября; 0.02–0.08 – в конце октября перед ледоставом. Значения ассимиляционных чисел, приуроченных к минимуму фитопланктона в июне-июле, отличаются наибольшим разбросом, но в целом они выше остальных, т.е. подтверждают высокую фотосинтетическую активность водорослей в этот период. Пониженный уровень ассимиляционных чисел в самом начале и конце безледного периода связан, по-видимому, с низкими температурами воды. Ассимиляционные числа, относящиеся к поздне-летнему периоду, близки к полученным в это же время и на других водоемах умеренной зоны (Пырина, 1967; Ковалевская, 1970; Ковалевская, Карабанович, 1975; Трифонова, 1976; Сенатская, 1977).

4. Общая характеристика экологических и продукционных особенностей

Фитопланктон оз. Белого характеризуется преобладанием диатомовых водорослей на протяжении всего вегетационного периода. Синезеленые, хотя и превалируют по численности во второй половине лета-начале осени, в общей биомассе большой роли не играют. Даже при „цветении” синезелеными, визуально отмечаемом иногда в поверхностном слое воды некоторых районов озера, их биомасса в пределах всей эвфотной зоны (0–2 м), как правило, ниже, чем у диатомовых. Из водорослей других отделов обращают на себя внимание зеленые (обычно летом), пирофитовые и золотистые (весной), но их доля от биомассы всего фитопланктона незначительна.

Массовые представители диатомовых (*Melosira islandica*, *M. italica*, *M. granulata*, *Stephanodiscus astraea*,

Т а б л и ц а 11

Продукция фотосинтеза фитопланктона

Дата	Фотосинтез (мг O_2 /л·сутки) на глубинах, м				
	0.01	0.10	0.25	0.50	1.0
1976					
18-21 V	0.60±0.06	0.57±0.05	0.51±0.04	0.43±0.04	0.30±0.04
13-15 VII	0.37±0.05	0.30±0.03	0.27±0.03	0.19±0.02	0.11±0.01
25-27 VII	0.89±0.11	0.86±0.10	0.78±0.08	0.67±0.07	0.50±0.05
14-15 VIII	0.68±0.04	0.66±0.04	0.58±0.04	0.47±0.03	0.31±0.03
17-20 X	0.24±0.05	0.18±0.04	0.14±0.03	0.09±0.02	0.04±0.01
18 V-20 X	-	-	-	-	-
16 V-3 IX (безлед- ный пери- од)	-	-	-	-	-
1977					
16-21 V	1.09±0.12	1.06±0.09	0.96±0.07	0.81±0.06	0.58±0.05
16-18 VI	0.70±0.08	0.70±0.08	0.66±0.08	0.58±0.07	0.44±0.06
29-30 VII	0.92±0.29	0.90±0.29	0.84±0.27	0.74±0.23	0.58±0.18
13-14 VIII	1.25±0.20	1.05±0.18	0.86±0.17	0.63±0.16	0.38±0.13
12-13 IX	0.63±0.07	0.52±0.06	0.40±0.06	0.29±0.06	0.15±0.04
9-11 X	0.49±0.04	0.34±0.02	0.23±0.02	0.14±0.02	0.06±0.02
16 V-11 X	-	-	-	-	-
10 V-30 XI (безледный период)	-	-	-	-	-

П р и м е ч а н и е . Уровень озера, учитываемый при вычислении объема слоев воды между исследуемыми глубинами, в 1976 г. превышал НПГ на 0.33, 0.15, 0.14, 0.23, 0.02 м соответственно указанным срокам наблюдений, в 1977 г. —

					Суммарная продукция фотосинтеза, г O ₂ /м ² .сутки
	2.0	3.0	4.0	5.0	
	0.16±0.04	0.09±0.02	0.05±0.01	0.02±0.01	0.82
	0.04±0.00	0.02±0.00	0.01±0.00	0.00	0.31*
	0.27±0.03	0.14±0.03	0.08±0.02	0.05±0.01	1.31
	0.14±0.03	0.07±0.02	0.03±0.01	0.02±0.01	0.81*
	0.01±0.00	0.00	-	-	0.14
	-	-	-	-	0.61
	-	-	-	-	0.56
	0.31±0.05	0.16±0.03	0.09±0.02	0.05±0.01	1.57
	0.25±0.03	0.13±0.02	0.07±0.01	0.04±0.01	1.17
	0.37±0.11	0.22±0.06	0.13±0.04	0.08±0.02	1.63
	0.15±0.08	0.07±0.04	0.04±0.02	0.02±0.01	1.07
	0.05±0.02	0.02±0.01	0.01±0.00	0.00	0.46
	0.02±0.01	0.01±0.00	0.00	-	0.23
	-	-	-	-	1.05
	-	-	-	-	0.82

на 0.27, 0.11, 0.07, 0.06 м соответственно в мае-августе, был ниже НПГ на 0.05 м в сентябре и равен НПГ в октябре. Звездочкой отмечены величины, рассчитанные по хлорофиллу.

Т а б л и ц а 12

Деструкция органического вещества

Дата	мг O_2 /г·сутки	г O_2 /м ² · сутки
1976		
18-21 V	0.17 ± 0.05	0.73
25-27 VII	0.54 ± 0.09	2.20
17-20 X	0.07 ± 0.03	0.28
1977		
16-21 V	0.52 ± 0.07	2.19
16-18 VI	0.27 ± 0.09	1.10
29-30 VII	0.16 ± 0.03	0.67
13-14 VIII	0.45 ± 0.13	1.83
12-13 IX	0.42 ± 0.07	1.66
9-11 X	0.00	0.00
16 V-11 IX	0.31	1.03
10 V-30 XI (безледный период)	0.23	0.78

Asterionella foemosa) и синезеленых (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena lemmermannii*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Microcystis pulverea*) типичны для водоемов умеренной зоны. Наряду с ними здесь отмечаются, хотя локально или эпизодически, виды, доминирующие в планктоне более северных карельских озер (Петрова, 1967, 1971; Трифонова, 1976): *Woronichinia naegeliana*, *Melosira distans* var. *alpigena*, *M. italica* subsp. *subarctica*, *Tabellaria fenestrata*. В то же время основной доминант холодноводных планктонных комплексов *Melosira islandica* subsp. *helvetica* в водах оз. Белого не обнаружен. Своеобразной особенностью фитопланктона озера является также наличие в его составе значительного количества бентосных форм.

Для динамики развития фитопланктона характерен обширный минимум в июне-июле, прослеживаемый, хотя и в разной степени, по всем основным показателям: наиболее резко по биомассе, несколько слабее по содержанию хлорофилла α , еще меньше по интенсивности фотосинтеза. В период минимума происходит замена весенних популяций водорослей летними, что типично для большинства водоемов. Однако в оз. Белом летние формы, появляющиеся в июне,

Т а б л и ц а 13

Эффективность утилизации энергии суммарной
солнечной радиации при фотосинтезе фитопланктона

Дата	Первичная продукция, г/м ² .сутки	Падающая ра- диация, кал/см ² .сутки	% утилизации
1976 г.			
18-21 V	0.82	517	0.06
13-15 VII	0.31	339	0.03
25-27 VII	1.31	501	0.09
14-15 VIII	0.81	558	0.05
17-20 X	0.14	127	0.04
1977 г.			
16-21 V	1.57	583	0.09
16-18 VI	1.17	612	0.07
29-30 VII	1.63	470	0.12
13-14 VIII	1.07	276	0.14
12-13 IX	0.46	197	0.08
9-11 X	0.23	92	0.09

не обнаруживают интенсивного развития до конца июля—середины августа.

Одной из причин слабого роста фитопланктона в этот период может быть дефицит биогенных элементов, что подтверждается гидрохимическими данными, а также повышенными величинами отношения каротиноидов к хлорофиллу *a*. Подтверждением служит и тот факт, что августовской вспышке фитопланктона обычно предшествует штормовая погода, при которой водная толща обогащается, по-видимому, биогенными веществами, высвобождающимися из взмученных донных отложений. Косвенным показателем быстрой регенерации продуктов биологического круговорота, попадающих в донные отложения, является низкое содержание в них феофитментов — дериватов хлорофилла, которые, очевидно, там не успевают накапливаться из-за усиленного перемешивания всей водной толщи.

Систематический список водорослей планктона (составлен Л.Г. Корневой)

Вид	Максимальная численность, тыс.кл./л	Стан- ция	Дата	Галоб- ность	Био- топ	Рас- прост- ране- ние
-----	---	--------------	------	-----------------	-------------	--------------------------------

СYANOPHYTA

C h r o o c o c a l e s

Microcystis aeruginosa Kütz. emend. Elenk.	15 000	3	VIII 1973	Гл	П	К
M. veridis (A.BR.) Elenk.	480	12a	VIII 1973	И	П	К
M. pulverea (Wood) Forti emend Elenk.	123 000	2a	VIII 1973	И	П	К
Gloeocapsa linnetica (Lemm) Hollerb.	160	14a	VIII 1973	И	П	К
Gomphosphaeria lacustris Chod.	159 000	11 a	VIII 1973	И	П	К
Woronichinia naegeliana úUng.) Elenk.	90 000	14 a	VIII 1973	И	П	Б

N o s t o c a l e s

Anabaena spiroides Kleb.	360	4	VIII 1973	И	П	К
A. scheremetievi Elenk.	440	14a	VIII 1973	И	П	К
A. augstumalis Scmidle	66	3a	VII 1976	И	Л	К
A. lemmermannii P. Richt.	6000	3	VIII 1973	И	П	Б

Anabaena sp. sp.	928	136	VII 1976	-	-	-
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs	70 000	116	VIII 1973	Гл	П	К
Gleotrichia echinulata (J.S. Smith) P. Richt	1000	13a	VIII 1973	И	П	К

CHRYSOPHYTA

C h r o m u l i n a l e s

Chrysococcus rufescens Klebs	40	116	VIII 1973	Гб	П	К
Ch. biporus Skuja	148	10a	V 1976	Гб	П	К
Ch. criporus Matv.	4	1a	V 1976	Гб	П	-
Mallomonas caudata Iwan.	1.8	7a	VII 1977	И	П	К
M. tonsurata Teil.	10	126	VII 1977	И	П	К
Mallomonas sp. sp.	16	2a	VIII 1973	-	-	-

O c h r o m o n a d a l e s

Dinobryon divergens Imhof	5	5	VII 1976	И	П	К
---------------------------	---	---	----------	---	---	---

BACILLARIOPHYTA

D i s c i n a l e s

Melosira varians Ag.	2	7a	V 1977	Гл	П	К
M. islandica O. Müll.	230	126	V 1977	И	П	Б
M. distans var. alpigena Grun.	99	136	X 1977	И	П	Б
M. granulata (Ehr.) Ralfs var. granulata	6000	14a	VIII 1973	И	П	К

Т а б л и ц а 14 (продолжение)

Вид	Максимальная численность, тыс.кл./л	Станция	Дата	Габ-лоб-ность	Био-топ	Рас-прост-ране-ние
<i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O. Müll.) Hust.	1	15а	VIII 1977	И	П	К
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>italica</i>	2320	5	X 1976	И	П	К
<i>M. italica</i> var. <i>tenuissima</i> (Grun.) O. Müll.	26	7а	VIII 1977	И	П	К
<i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> O. Müll.	18	10а	X 1977	И	П	С-А
<i>M. ambigua</i> (Grun.) O. Müll.	8	10а	У 1977	И	П	Б
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.	80	3	VIII 1973	Гл	П	К
<i>C. comta</i> (Ehr.) Kütz.	38	126	VII 1977	И	П	К
<i>Stephanodiscus dubius</i> (Fricke) Hust	92	7а	IX 1977	И	Л	К
<i>S. astraea</i> (Ehr.) Grun.	273	7а	VIII 1977	И	П	К
<i>S. triporus</i> Gencal et Kuzmin	324	126	У 1976	И	П	К
<i>S. binderanus</i> (Kütz.) Krieg.	49	126	X 1976	Гл	П	К
<i>Biddulphia</i>						
<i>Attheya zachariasii</i> Brun.	2	7а	VIII 1977	И	П	К

A r a p h i n a l e s

Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz. var. fenestrata	28	1a	У 1977	И	П	К
T. fenestrata var. asterionelloides Grun.	1	136	VII 1976	И	П	К
Diatoma vulgare Bory	0.7	7a	У 1977	И	Л	К
D. elongatum (Lyngb.) Ag.	42	136	У 1976	Гл	П	К
Fragilaria crotonensis Kitt.	120	106	VIII 1973	Гл	П	К
F. capucina Desm.	57	15a	X 1976	И	П	К
F. virescens var. capitata Ostr.	1	3a	VI 1977	И	Л	А
F. construens (Ehr.) Grun.	64	3a	X 1976	И	Л	К
Fragilaria sp. sp.	7	5	У 1977	-	-	-
Synedra ulna (Nitzsch.) Ehr.	1	126	У 1976	И	Л	К
S. acus Kütz. var. acus.	1.6	15a	У 1977	И	П	К
S. acus var. radians Kütz.	2	10a	VIII 1977	И	П	К
Asterionella formosa Hass.	885	7a, 136	У 1976	И	П	К
		5	VIII 1976			
		5	IX 1977	И	П	К

R a p h i n a l e s

Navicula cryptocephala Kütz.	126	136	У 1976	Гл	П	К
------------------------------	-----	-----	--------	----	---	---

Т а б л и ц а 14 (продолжение)

Вид	Максимальная численность, тыс.кл./л	Стан- ция	Дата	Глоб- ность	Био- топ	Рас- прост- ране- ние
<i>Navicula</i> sp. sp.	4	5	X 1976	-	-	-
<i>Caloneis</i> sp. sp.	3	10a	У 1976	-	-	-
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh.	34	3a	У 1976	И	Б	К
<i>Amphiprora paludosa</i> W. Sm.	0.2	126	У1 1977	Мл	П	К
<i>A. ornata</i> Bail	8	2a	УIII 1973	И	П	К
<i>Cambella</i> sp. sp.	16	3a	У1 1976	-	-	-
<i>Epithemia</i> sp. sp.	0.7	3a	УIII 1977	-	-	-
<i>Nitzschia tryblionella</i> var. <i>levidensis</i> (W. Sm.) Grun.	2	1a	1X 1977	И	Б	Б
<i>N. tryblionella</i> var. <i>maxima</i> Grun.	0.6	7a	У1 1977	И	Б	Б
<i>N. angularis</i> W. Sm.	5	1a	1X 1977	Гл	Б	Б
<i>N. recta</i> Hantzsch	8	3a	УIII 1977	И	Б	Б
<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Sm.	6	3a	УIII 1977	И	Л	К
<i>N. holsatica</i> Hust.	272	5	X 1976	И	П	К
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Grun.	57	7a	1X 1977	И	П	К

N. acicularis W. Sm.	185	136	У 1976	И	П	К
Nitzschia sp. sp.	123	136	У 1976	-	-	-
Cymatopleura solea (Breb.) W. Sm	9	3a	У 1976	И	П	К
C. elliptica (Breb.) W. Sm. var. elliptica	2	126	VIII 1977	И	П	К
C. elliptica var. nobilis (Hantsch) Hust.	0.2	126	У1 1977	И	П	Б
C. elliptica var. hibernica (W. Sm.) Hust.	6	10a	У 1976	И	П	К
Surinella biseriata Breb.	6	3	VIII 1973	И	П	К
S. ovata Kütz.	20	5a, 13a	VIII 1973	И	Б	К
Surirella sp. sp.	12	10a	У 1976	-	-	-

XANTHOPHYTA

Heteroscales						
Goniochloris fallax Fott	6	136	IX 1977	Гл	П	К
G. smithii (Bcurr.) Fott	2	5	VII 1977	Гб	Л	К
G. triradiata Pasch.	0.5	5	У1 1977	-	П	-
Goniochloris sp. sp.	0.6	15a	У1 1977	-	-	-
Tribonematales						
Tribonema affine G. West.	440	116	VIII 1973	Гб	П	Б
Tribonema sp. sp.	307	5	X 1976	-	-	-

Вид	Максимальная численность, тыс.кл./л	Стан- ция	Дата	Галоб- ность	Био- топ	Рас- прост- ране- ние
<u>PYRROPHYTA</u>						
C r y p t o m o n a d a l e s						
Chroomonas sp. sp.	21	126	V 1977	-	-	-
Cryptomonas sp. sp.	60	126	V 1976	-	-	-
P e r i d i n i a l e s						
Glenodinium pulvisculus (Ehr.) Stein	10	15a	V 1977	И	Л	К
G. penardiforme (Lind) Schiller	0.4	10a	VII 1977	И	П	К
Peridinium sp. sp.	46	10a	VII 1976	-	-	-
Ceratium hirundinella (O.F.M.) Bergh	60	12a	VIII 1973	И	П	К
<u>EUGLENOPHYTA</u>						
E u g l e n a l e s						
Trachelomonas volvocina Ehr.	19	126	V 1977	И	П	К
T. hispida (Perty) Stein emend. Defl.	0.3	136	VII 1977	И	П	К
Trachelomonas sp. sp.	40	11a	VIII 1973	-	-	-
Euglena sp. sp.	340	13a	VIII 1973	-	-	-
Lepocinlis ovum (Ehr.) Mink.	0.7	15a	VIII 1977	И	Л	К

Lepicinclis sp. sp.	0.1	1a	VI 1977	-	-	-
Phacus sp. sp.	1	126	V 1977	-	-	-
Colacium vesiculosum Ehr.	10	12a	VIII 1973	И	Э	К

CHLOROPHYTA

Chlamidomonadales						
Chlamidomonas sp. sp.	80	4	VIII 1973	-	-	-
Volvocales						
Pandorina morum (Müll.) Bory.	11	3a	VIII 1977	И	П	К
Eudorina elegans Ehr.	42	136	X 1977	И	П	К
Chlorococcales						
Golenkinia radiata Chod.	10	4	VIII 1973	И	П	К
Trpchiscia aciculifera (Lagerh.) Hansg.	3	126	V 1977	Г6	П	К
T. granulata (Reinsch) Hansg.	331	126	V 1976	0	П	=
Schroederia setigera (Schroed) Lemm.	7	126	VIII 1977	И	П	К
Sch. spiralis (Printz) Korsch.	3	10a	X 1976	И	П	К
Sch. robusta Korch.	21	15a	IX 1977	И	П	К
Lambertia lanceolata Korsch.	0.8	10a	VII 1977	И	П	=
Pediastrum tetras (Ehr.) Ralfs var.tetras	1	136	VIII 1977	И	П	К
		7a	VI 1977			

Вид	Максимальная численность, тыс.кл./л	Стан- ция	Дата	Галоб- ность	Био- топ	Рас- прост- ране- ние
<i>P. tetras</i> var. <i>tetraodon</i> (Corda) Robenh.	80	12а	VIII 1973	И	П	К
<i>P. boryanum</i> (Turp.) Mengh.	155	7а	X 1976	Гл	П	К
<i>P. duplex</i> Meyen var. <i>duplex</i>	65	13б	X 1976	И	П	К
<i>P. duplex</i> var. <i>cornutum</i> Racid.	160	12а	VIII 1973	О	П	К
<i>P. duplex</i> f. <i>setigera</i> Korsch.	2560	11б	VIII 1973	И	П	К
<i>Tetraedron triangulare</i> Korsch.	1	5	VII 1977	И	П	К
<i>T. minimum</i> (A. Br.) Hangs.	0.2	7а	VII 1977	И	П	К
<i>T. incus</i> (Teling) G.M. Smith	5	5	IX 1977	И	П	К
<i>Francea elongata</i> Korsch.	20	3	VIII 1973	И	П	C-A
<i>F. tenuispina</i> Korsch.	160	11а	VIII 1973	О	П	=
<i>Lagerheimia citriformis</i> (Snow.) G.M. Smith.	10	4а,12а	VIII 1973	И	П	К
<i>L. longiseta</i> (Lemm.) Printz.	0.2	1а,7а	VII 1976	И	П	К
<i>Golenkiniopsis longispina</i> Korsch.	10	12б	V 1977	И	П	К

Oocystis borgei Snom	80	11a	VIII 1973	И	П	К
O. submarina Lagerh.	480	11a	VIII 1973	Гл	П	К
O. elliptica W. West.	3	7a	VII 1976	О	П	=
O. navae-semilae Wille	3	136	VII 1977	И	П	К
O. crassa Wittr.	0.5	15a	VII 1977	Гл	П	К
O. lacustris Chod	18	5	X 1977	Гл	П	К
O. parva W. et G. G. West.	2	15a	VII 1977	И	П	К
Fusola viridis Snom	80	13a	VIII 1973	О	Л	=
Ankistrodesmus mucosus Korsch.	3	10a	X 1976	О	Л	=
A. acicularis (A.Br.) Korsch.	60	12a	VIII 1973	И	П	К
A. arcuatus Korsch.	1	126	VII 1976	И	П	К
A. pseudomirabilis Korsch.	22	5	X 1977	И	П	К
A. angustus Bern.	3	126	V 1977	И	П	К
		5	VII 1976			
A. fusiformis Corda	6	3a	1X 1977	И	П	К
Hyaloraphidium contortum Pasch. et Korsch.	4	1a	VIII 1976	И	Л	К
		126	VII 1976			
Kirchneriella obesa (W.West) Schmidie	4	3a	1X 1977	И	П	К
K. lunaris (Kirchn.) Moeb.	5	1a	X 1976	И	П	К
K. contorta var. gracillima (Bohl) Chod.	400	11a	VIII 1973	-	П	-

Дата	Максимальная численность, тыс.кл./л	Стан- ция	Дата	Галоб- ность	Био- топ	Рас- прост- ране- ние
Coenococcus planktonicus Korsch.	800	116	VIII 1973	И	П	К
Coenochloris pyrenoidosa Korsch.	8	7а	VII 1976	Гл	П	К
Coenocystis planctonica Korsch.	210	3а	X 1977	И	П	К
C. subcylindrica Korsch.	3	10а	VIII 1977	И	П	Б
Dispora crucigenioides Printz	132	5	X 1977	-	П	-
Dictyosphaerium pulchellum Wood var. pulchellum	1840	14а	VIII 1973	Гл	П	К
D. pulchellum var. ovatum Korsch.	800	12а	VIII 1973	И	П	К
D. ehrenbergianum Naeg.	120	4	VIII 1973	И	П	К
Coelastrum sphaericum Naeg.	1020	11а	VIII 1973	И	П	К
C. microporum Naeg.	25	5	VIII 1977	И	П	К
Crucigenia apiculata Schmidle	22	3а	VII 1977	И	П	К
C.tetrapedia (Kirchn.) W.et G. West	9	3а	VIII 1977	И	П	К
C. rectangularis (A.Br.) Gay	320	13а	VIII 1973	И	П	К
C. irregularis Wille	0.6	7а	VII 1977	И	П	К

Tetrachlorella alternans Korsch.	62	7a	X 1976	И	П	К
Tetrastrum staurogeniaeforme (Schroed.) Lemm..	80	3	VIII 1973	И	П	К
Actinastrum hantzschii Lagerh.	23	136	IX 1977	И	П	К
Scenedesmus acutus f. tetradesmiformis (Wolosz.) Uherkov.	5	1a, 7a	X 1977	И	П	К
S. acutus var. alternans Hortob.	4	7a	Y 1977	И	П	К
S. acuminatus (Lagerh.) Chod.	26	10a	X 1977	И	П	К
S. ecornis (Ralfs) Chod	16	136	X 1976	И	П	К
S. arcuatus Lemm.	80	3	VIII 1973	И	П	К
S. curvatus Bohl.	2	7a	VII 1977	О	П	=
S. serratus (Corda) Bohl.	22	136	IX 1977	О	П	=
S. quadricauda (Turp.) Breb. var. quadricauda	280	4	VIII 1973	Гл	П	К
S. quadricauda var. quadrispina f. granulatus (Hortob.) Unerkov.	160	11a	VIII 1973	О	П	=
S. dispar Breb.	1	136	VI 1977	И	П	К
S. spinosus Chod.	70	5	X 1977	И	П	К
S. armatus var. boglariensis Hortob.	15	5	VIII 1977	И	П	К
		136, 15a	VI, 1977			

Т а б л и ц а 14 (продолжение)

Вид	Максимальная численность, тыс.кл./л	Стан- ция	Дата	Галоб- ность	Био- топ	Рас- прост- ране- ние
<i>Didymocystis tuberculata</i> Korsch.	1	5	V 1977	И	П	=
<i>D. lineata</i> Korsch.	0.5	10а	VII 1977	И	П	=
<i>Dimorphococcus lunatus</i> A. Br.	260	4	VIII 1973	И	П	=
<i>Elakatothrix subacuta</i> Korsch.	9	10а	VII 1977	О	П	=
<i>E. lacustris</i> Korsch.	60	13а	VIII 1973	О	П	К
<i>Raphidonema longiseta</i> Vischer	56	126	V 1977	И	П	К
<i>Ulotrichales</i>						
<i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Pr.- Lavr.	320	116	VIII 1973	Гл	П	К
<i>Oedogoniales</i>						
<i>Oedogonium</i> sp. sp.	4	126	VI 1977	О	Б	-
<i>Zygnematales</i>						
<i>Mougeotia</i> sp. sp.	240	11а	VIII 1973	-	-	-

Desmidiaceae

<i>Closterium pronum</i> Breb.	3	5	IX 1977	И	П	К
<i>Closterium</i> sp. sp.	0.8	10a	VIII 1977	-	-	-
		5	VII 1977	-	-	-
<i>Cosmarium</i> sp. sp.	5	7a	X 1976	-	-	-
<i>Staurostrum gracile</i> Ralfs	1	136	VII 1977	И	П	К
<i>Staurostrum</i> sp. sp.	1	3a,136	VII 1977	-	-	-
		126	IX 1977			

Примечание. О - олигогалоб, Мл - мезогалоб, Гб - галофоб, И - индифферент, Гл - галофил, П - планктонный вид, Б - бентосный, Л - литоральный вид, Э - эпибионт планктонных организмов, К - космополит, С-А - североальпийский вид, Б - бореальный, (=) - вид, малоизученный в фитогеографическом отношении, прочерк - отсутствие данных.

Фитопланктону раннелетнего минимума свойственна повышенная фотосинтетическая активность на единицу биомассы и количества хлорофилла, сочетающаяся с высоким содержанием хлорофилла в клетках водорослей. Благодаря этому в озере наблюдается достаточно интенсивный фотосинтез в течение всех летних месяцев.

В стадии активного роста фитопланктон оз.Белого по своей продукционной способности – содержанию хлорофилла и интенсивности фотосинтеза на единицу биомассы – сходен с фитопланктоном других водоемов умеренной зоны.

В целом по составу (табл. 14) и основным показателям продуктивности фитопланктон оз.Белого типичен для мезотрофных водоемов с нижним уровнем трофии.

МИКРОЗООПЛАНКТОН¹1. Изученность, материалы, методика

Первое специальное исследование микрозоопланктона оз. Белого было выполнено в августе 1973 г. С.И. Мажейкайте, Н. В. Мамаевой (Protozoa) и И.И. Николаевым (Rotatoria) во время лимнологического рейса э/с „Борок” Института биологии внутренних вод по водоемам Волго-Балтийской магистрали от Рыбинского водохранилища до Ладожского озера. По результатам этих исследований опубликована работа Н. В. Мамаевой и С.И. Мажейкайте (1975), в которой дана характеристика состава и численности Protozoa Рыбинского и Шекснинского водохранилищ и оз. Белого. Данные о Rotatoria вошли в настоящую главу.

В последующие четыре года (1974–1977 гг.) было продолжено изучение микрозоопланктона оз. Белого на э/с Института биологии внутренних вод (июль 1974, май 1976 гг.) и Института озераведения (август 1975, июль–август 1976, июль 1977 гг.). Основные исследования выполнены в составе комплексной экспедиции Института озераведения 1976–1977 гг. по проблеме „Антропогенные факторы лимнологических процессов в больших водоемах Северо-Запада”.

В состав микрозоопланктона мы включаем два таксона сообщества зоопланктона: простейшие (Protozoa) и коловратки (Rotatoria), не выделяя из них даже самые крупные виды (Asplanchna, Bipalpus, Synchaeta grandis и др. из Rotatoria и Amphileptus, Stentor, Theutophrys и др. из Protozoa). Опыт предшествующих исследований микрозоопланктона на оз. Кубенском (Николаев, 1977) убедил нас в том, что методом фильтрации проб через микрофильтр № 6, отобранных батометром, и подсчетом живого материала под биноклем (в камере Богорова) наиболее достоверно учитываются не только простейшие, но и коловратки. Традиционные исследования методом сетного отбора проб и подсчетом организмов в фиксированных формалином пробах не только резко занижают численность мелких коловраток, но в результате фиксации проб не позволяют точно определить таксономическую принадлежность значительного числа видов, в том числе всех беспанцирных представителей, которые при фиксации съеживаются до полной неузнаваемости, а некоторые особи и совсем разрушаются. Следствием этого и являются крайне ограниченные списки видов коловраток и весьма скромные величины их численности в публикациях по сетному зо-

¹ Автор главы И.И. Николаев.

опланктону водоемов. Это обстоятельство чрезвычайно ограничивает сопоставление видового состава и количественных характеристик коловраток оз. Белого по нашим исследованиям с таковыми в опубликованных по этому водоему работах (Луферова, 1968; Пидгайко, 1969).

Сетка станций, на которых отбирался микрозоопланктон, представлена на рис. 1. Отбор проб производился по горизонтам через 1 м или методом интегрирования: отбор по горизонтам, затем смешение пробы и из нее фильтрация определенного объема. Обычно удавалось профильтровать (для коловраток с применением насоса Камовского) не более 1–2 л, а, как правило, 0.5 л.

Основные работы по микрозоопланктону проводились во все годы в июле и августе (табл. 15). В другие сезоны исследования были ограничены весенней фазой и велись лишь в 1976 г. (18–20 V). Отсутствие сведений по другим сезонам и ограниченность их за весенний сезон не позволяют характеризовать микрозоопланктон данного водоема в годовом цикле. Но исследования в сезон наибольшего прогресса водоема, проведенные в течение пяти лет подряд, дают достаточно полное представление о составе и обилии данного сообщества в фазу его наибольшего видового разнообразия и относительно высокой продуктивности основных популяций.

2. Видовой состав

Общий список микрозоопланктона оз. Белого составляет 88 видов, в том числе 39 видов и разновидностей простейших и 49 видов и разновидностей коловраток. Численность и состав видов этого сообщества в данном водоеме сопоставимы с таковыми по оз. Кубенскому, микрозоопланктон которого изучался в 1972–1973 гг. (Николаев, 1977). Небольшое расхождение в составе не дает основания говорить о специфике сравниваемых водоемов по микрозоопланктону, поскольку последний еще не может считаться достаточно изученным в том и другом водоеме. Микрозоопланктон озер Белого и Кубенского изучен значительно полнее, чем во всех других крупных мелководных озерах Северо-Запада. Так, наблюдается значительное сходство по составу видов, а также с микрозоопланктоном Рыбинского водохранилища, который специально изучался Э. Д. Мордухай-Болтовской (1965) и Н. В. Мамаевой (1973) – простейшие, А. В. Монаковым и Л. М. Семеновой (1966), Т. М. Владимировой (1971) и др. – коловратки (в составе сетного зоопланктона).

В процессе изучения численности и распределения микрозоопланктона у некоторых видов были отмечены отклонения в морфологии от типа, что может отражать некоторые специфические свойства лимнологии данного водоема. Остановимся на видах с наиболее значительными отклонениями в морфологии.

Tintinnopsis cratera. Отличается от типа более крупными размерами и нарушенной пропорцией домика за счет удлинения верхней его части или горловины. Характерно, что эта аномалия во все годы исследований наиболее резко была выражена в районе устья

Т а б л и ц а 15

Численность (тыс.экз./м³) и биомасса (мг/м³) коловраток в летнем планктоне

Дата	Polyarthra		Synchaeta		Trichocerca		Keratella		Kellcottia		Conochilus (экз. зооидов)		Asplanchna		Varia		Всего		Число станций
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
7-8 VIII 1973	55.3	16.6	23.2	9.3	33.7	10.1	14.1	3.5	2.3	0.6	60	24	1.0	5.0	1.0	0.3	199.6	69.4	10
23-31 VII 1974	8.8	2.1	1.2	0.5	1.3	0.4	2.1	0.5	1.4	0.3	20	8	0.1	0.5	1.1	0.3	33.8	12.6	12
14, 17-19 VIII 1975	18.7	5.6	27.0	10.8	67.7	19.1	11.0	2.7	4.8	1.2	15	6	0.5	2.5	0.9	0.3	141.6	48.2	7
14-16 VIII 1976	14.6	4.4	18.3	7.3	61.8	18.5	2.8	0.7	8.3	2.1	180	72	0.1	0.5	2.0	0.6	285.9	106.1	18
17-20 VII 1977	5.4	1.6	0.9	0.3	2.2	0.7	1.2	0.3	3.6	0.9	30	12	0.1	0.5	2.4	0.7	43.8	17.0	13

П р и м е ч а н и е. 1 - численность, 2 - биомасса.

р. Ковжи. Здесь *T. cratera* по форме весьма напоминала *T. tubulosa* – вид, характерный для планктона Балтийского моря, особенно его больших заливов – Рижского, Финского и Ботнического, а также распространенный в некоторых других солоноватых водах. По данным С.И. Мажейкайте (1972) и по нашим исследованиям, *T. tubulosa* встречается также в Петрозаводской губе Онежского озера и в южной части Ладожского озера. Спорадически этот вид наблюдается и в других районах Онежского и Ладожского озер, причем во всех случаях около крупных пристаней или на трассах большого движения судов, т.е. в условиях повышенной турбулентности вод и некоторого их загрязнения. Указанные факторы среды хорошо выражены и в оз. Белом (особенно в отношении турбулентного перемешивания), однако идентифицировать белозерскую форму *T. cratera* с *T. tubulosa* мы воздерживаемся.

Tintinnidium pusillum. В составе популяции этого вида наряду с нормальными особями нередко встречались экземпляры, значительно более крупные как по длине, так и в ширину. Характерно, что крупные особи, как и у *T. cratera*, чаще встречались в северо-западной части водоема, особенно в районе устья р. Ковжи.

В составе *Rotatoria* явный гигантизм наблюдался у *Conochilus hippocrepis*, особенно в размере колоний. Во всех определителях для этого вида указывается численность зооидов в колонии в пределах 60–100, у белозерской популяции в периоды наибольшей продуктивности вида колонии состояли из 120–140 особей, предельно до 160.

Морфологические отклонения отмечены и у некоторых видов планктонных ракообразных, обитающих в оз. Белом; своеобразны они, в частности, у *Bosmina coregoni* и *Bythotrephes* (Ривьер, 1977).

3. Численность и распределение

Весенний сезон. В период исследований (18–20 V 1976) термические условия были весьма неоднородны. В центральной и северо-западной частях озера сохранялась зимняя водная масса с температурой 3–4°, на периферии прогрев воды достигал 7–9°. В соответствии с критериями биологических (лимнологических) сезонов для водоемов умеренных широт первая зона по термическим условиям соответствовала ранневесенней фазе, вторая – поздневесенней, точнее разгару весеннего сезона (Николаев, 1971). Это нашло отражение как в составе, так и в обилии и распределении микророзопланктона.

В составе инфузорий в зоне холодной воды наряду с типично холодноводными видами значительную роль играли эвритермные с температурным оптимумом выше 10°. Первую группу составляли *Stokesia vernalis*, *Amphileptus trachelipides*, *Cyclotrichium limneticum*, *Holophrya nigricans*, *Urotrichia pelagica*. Основными видами второй группы были *Codonella cratera*, *Tintinnidium pusillum*, *T. fluviatile*, *Strombidium viride*, *Mesodinium* sp.

Численность популяций в первой экологической зоне не превышала нескольких десятков особей в 1 л даже у самых массовых видов. Во второй зоне (прогретой воды) плотность протозойного планктона была в 5–7 раз выше и достигала 150–200 экз./л. Примерно 80% всей численности здесь составляли популяции эвритермных видов.

В составе коловраток в весеннем планктоне обнаружено 11 видов. Наибольшим разнообразием были представлены синхеты (*Synchaeta kitina*, *S. grandis*, *S. pectinata*, *S. stylata*), несколько видов керателлы (*Keratella cochlearis*, *K. cochlearis* f. *maracantha*, *K. hiemalis*) и по одному-два вида из других систематических групп (*Polyarthra dolichoptera*, *Polyarthra* sp., *Kellicottia longispina*, *Postclausa*). Популяции всех перечисленных видов были весьма разреженными: по 1–10 экз./л в холодной и до 20–35 экз./л в прогретой зоне.

Из холодноводных коловраток, распространенных в весеннем планктоне водоемов умеренных широт, были представлены *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella hiemalis*, *K. cochlearis* f. *macracantha*. Но самые характерные для этого комплекса – представители рода *Notholca* – обнаружены не были. Если отсутствие этого таксона в весеннем планктоне оз. Белого будет подтверждено будущими исследованиями, то оно окажется одной из характернейших особенностей планктона данного водоема, которую можно объяснить только спецификой режима этого водоема. Заметим, что несколько видов этого рода в весеннем планктоне нами обнаружено не только в больших глубоководных озерах Северо-Запада (Онежское, Ладожское), но и в таком мелководном озере, как Кубенское.

Л е т н и й с е з о н. Основную характеристику состава, численности и распределения микрозоопланктона в летний сезон мы даем по материалам 1976 г. как наиболее детальным.

И н ф у з о р и и. Основные виды планктонных инфузорий в летний сезон (в июле–августе) во все годы исследований: *Codonella cratera*, *Tintinnidium pusillum*, *T. fluviatile*, *Vorticella anabaena*, *Strombidium viride*, *S. viride* f. *pelagica*, *Strobilidium velox*, *Urotricha* sp., *Mesodinium* sp. Самый массовый вид – *Codonella cratera*, средняя плотность популяции в августе 1976 г. составляла 146 экз./л, наибольшая – 432 экз./л. По данным Н.В. Мамаевой и С.И. Мажейкайте (1975), средняя плотность этого вида в августе 1973 г. в слое воды 0–4 м достигала 213 экз./л, максимальная (из 9 станций) – 616 экз./л. Во все другие годы средняя плотность популяции *C. cratera* в июле–августе была выше 100 экз./л, а на отдельных станциях даже 400–600 экз./л. Высокая плотность популяции и укрупненные размеры особей свидетельствуют о весьма благоприятных условиях для данного вида в оз. Белом.

К группе основных видов следует отнести также *Vorticella anabaena*, которой свойственны значительно более резкие колебания численности, чем большинству других видов протозойного план-

ктона данного водоема. На фоне небольшой численности весной и в штормовую погоду летом *V. anabaena* как эпибионт на синезеленой водоросли (в основном на видах *Anabaena*) в периоды спокойной (безветренной) погоды и хорошего прогрева воды, когда наблюдается хорошо выраженное „цветение воды“, в сравнительно короткий срок (за 10–15 дней) образует популяции высокой плотности – сотни, а иногда тысячи экземпляров в 1 л. Заметим, что явление „цветения воды“ синезелеными летом и (или) в начале осени в условиях устойчивой безветренной и солнечной погоды для этого водоема характерно не только при современном его водном режиме, но, судя по литературным данным, и в отдаленном прошлом (Кучин, 1902; Арнольд, 1925; Морозова, 1955).

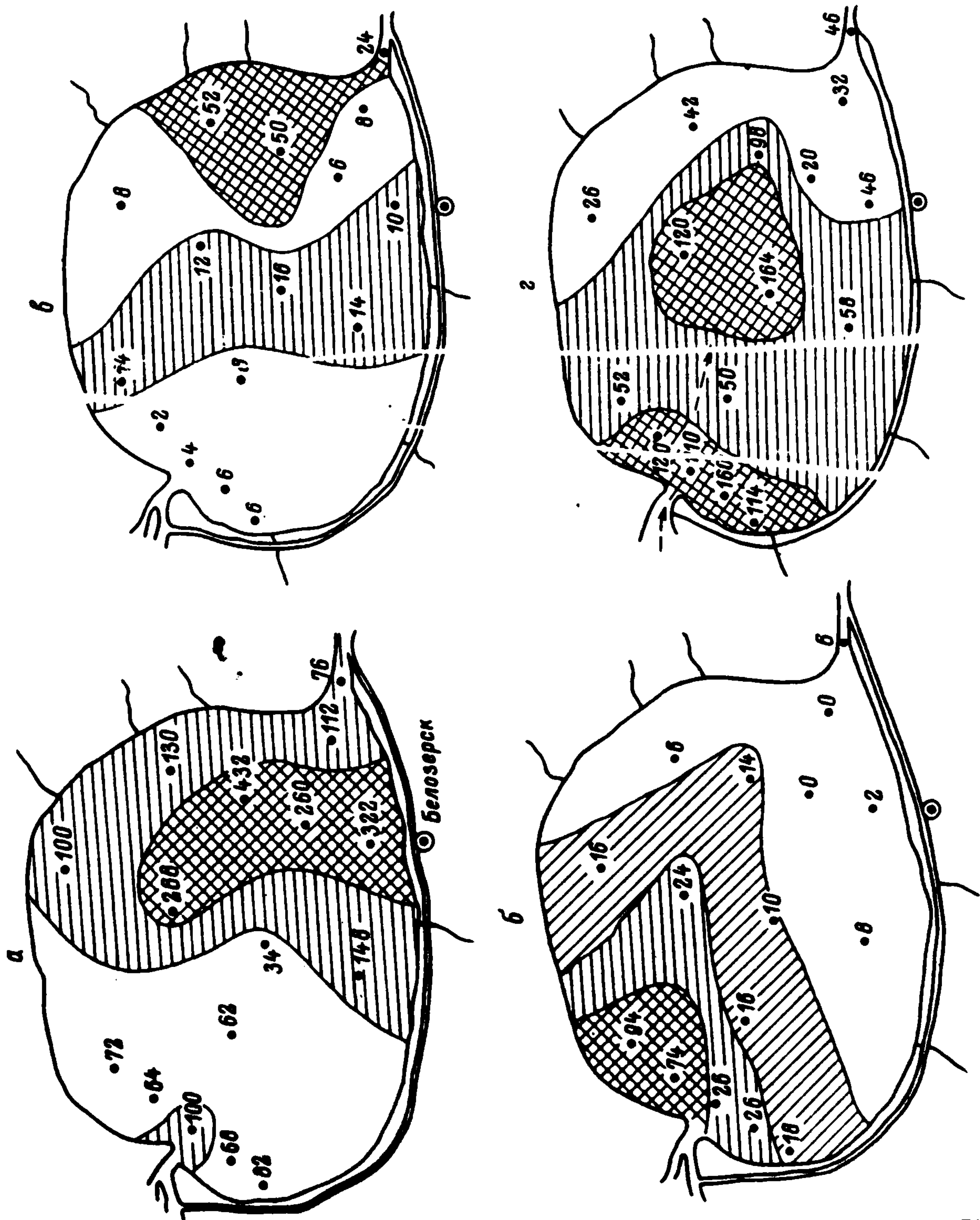
Из других эпибионтных инфузорий на водорослях фитопланктона регулярно, но в большой численности встречаются *Vorticella sphaerica*, *V. similis*, *Vorticella* sp. Из эпибионтов на планктонных ракообразных отмечены *Epistylis diaptomi* (на *Diaptomus*) и характерный представитель сукторий – *Asineta* sp. (на *Heteroscope*).

В распределении плотности видовых популяций во все годы исследований отмечалась значительная неоднородность. При этом выделялись два основных типа распределения – азональное и зональное. Азональное распределение представляется для микропланктона вполне закономерным, поскольку мелкие организмы пассивно разносятся по водоему под воздействием разного рода течений и турбулентного перемешивания вод. Но по тем же причинам представляется неожиданным явление хорошо выраженного зонального распределения, наблюдавшееся у нескольких видов основного состава микропланктона оз. Белого. На зональном, а точнее зонально-очаговом распределении остановимся более подробно на примере самых массовых популяций инфузорий и коловраток.

Codonella cratera. Общий разброс показателей плотности по 13 станциям, расположенным по всей акватории водоема, весьма значительный: 15 VIII 1976 в диапазоне от 34 до 432 экз./л, 19 VIII 1977 – от 200 до 1100 экз./л. Зона высокой плотности популяции *C. cratera* 15 VIII 1976 и 7–8 VIII 1973 находилась в восточной части озера, исключая район перед бывшим истоком р. Шексны (рис. 8, а). Такая зона 19–20 VII 1977 была в северо-восточной части водоема, но большая часть ее накладывалась на соответствующую зону 1973 и 1976 гг. Зона пониженной плотности популяции в 1976 и 1973 гг. отмечалась в западной части озера, а в 1977 г. она распространялась почти на всю южную часть водоема. Характерно, что во все три года на крайней восточной станции (в истоке р. Шексны) наблюдалась резко пониженная плотность популяции, а на крайней западной станции (перед устьем р. Ковжи), наоборот, повышенная. Все сказанное свидетельствует о значительной устойчивости зон повышенной и пониженной плотности *C. cratera* в летний сезон, что, по-видимому, связано с гидрологической и (или) гидрохимической неоднородностью водоема.

Рис.8. Распределение
Микрозоопланктона
(экз./л) по акватории
озера 15 VIII 1976.

а - *Codonella*
cratera, б - *Syn-*
chaeta kitina, в -
Polyarthra longi-
remis, г - *Tricho-*
cerca rouseletti.



Tintinnidium pusillum. По численности и распространенности в пределах водоема этот вид во все годы занимал второе место в протозойном планктоне. Распределение по акватории озера весьма неравномерно, однако зоны высокой и низкой численности выражены не так четко, как у предыдущего вида. В августе 1976 г. разброс плотности по станциям был в пределах от 32 до 224 экз./л (в среднем 99). Зона наименьшей плотности была в северо-западной части озера (на ст.9-11), а также в крайней юго-восточной части – в районе бывшего истока р.Шексны. В пределах водной толщи наибольшая плотность популяции наблюдалась на средней глубине – от 1.5 до 2.5 м. Например, 1 VIII 1976 на ст.6 распределение по вертикали имело следующий вид: 0-0.5 м – 40 экз./л, 2.5 м – 330, 4.5 м – 6 экз./л. В Ладожском и Онежском озерах *T. pusillum* является одним из очень немногих видов инфузорий, распространенных не только в пределах всего эпилимниона, но регулярно встречающихся в мета- и даже гиполимнионе. Резкое снижение численности этого вида в оз. Белом уже на глубине 4-4.5 м можно объяснить повышенной мутностью в придонном слое воды этого водоема.

Strombidium viride f. pelagica. Во все годы исследований этот вид летом встречался по всему озеру, но высокая численность наблюдалась лишь в 1973 г. По данным Н.В.Мамаевой и С.И.Мажейкайте (1975), средняя плотность популяции в августе 1973 г. была 107 экз./л, наибольшая (из 9 станций) – 490 экз./л. Последняя цифра относится к приповерхностному горизонту (0-0.5 м).²

К о л о в р а т к и. В составе коловраток в летний сезон преобладали четыре рода: *Polyarthra* (*P. longiremis*, *P. vulgaris*, *Polyarthra* sp.), *Synchaeta* (*S. kitina*, *S. stylata*, *S. oblonga*), *Trichocerca* (*T. rouseletti*, *Trichocerca* sp.), *Keratella* (*K. kochlearis*). Всего же в зоопланктоне этого водоема обнаружено 46 видов коловраток. Распределение численности основных видов в пределах водоема, как и инфузорий, весьма неравномерно, но не хаотично. При каждой съемке планктона зоны повышенной и пониженной численности выделялись довольно четко, причем у четырех самых массовых представителей зоны дислокации были специфичны. Рассмотрим это по материалам 1976 г.

Synchaeta kitina. Зона высокой плотности популяции была четко выражена в северо-западной части водоема (рис.8, б). На ст. 9 и 10 плотность составляла 74 и 94 экз./л соответственно. Далее на восток и юг наблюдалось резкое обеднение: в самой юго-восточной части до менее 10 экз./л, на некоторых станциях до 0.

Polyarthra longiremis. Дислокация этого вида (рис.8, в) в тот же период (при тех же общих для водоема условиях) была почти противоположна таковой *Synchaeta*: зона наибольшей численности в крайней восточной части водоема, наименьшей – в западной. Однако перепады численности от максимума к минимуму были

² Эта величина приводится из отчета С.И.Мажейкайте по данному рейсу, находящемуся в фондах Института озераведения АН СССР.

не столь регулярны, как у предыдущего вида: за пределами очага высокой плотности популяции (ст. 14, 15, А) 50, 52 и 24 экз./л соответственно, плотность – от 2 до 10 экз./л, причем прослеживалась срединная зона слегка повышенной плотности – от 12 до 16 экз./л.

Trichocerca rouseletti. В распределении (рис. 8, г) наблюдалось нечто среднее между *Synchaeta* и *Polyarthra*. По зоне максимума в западной части и минимума в восточной оно напоминало распределение *Synchaeta*, а по зоне повышенной концентрации в центральной части водоема – *Polyarthra*.

Conochilus hippocrepis. Популяция по числу колоний во все годы исследований была немногочисленной – в пределах 0.1–10 кал/л. Но колонии отличались большими размерами (до 120–160 зооидов), что значительно превышало максимальные значения для этого вида, отмечаемые в определителях (до 100 экз. по: Кутикова, 1972). Зоны резко повышенной плотности, в которых плотность популяции достигала десятков и сотен колоний в 1 л, наблюдались в литорали, где отмечены и суточные изменения плотности популяции. Подобное явление особенно рельефно было выражено 30 VII–4 VIII 1976 около г.Белозерска: до 600 колоний в литре, что соответствовало биомассе 16.8 г/м³ (Николаев, Ривьер, 1979).

Рассмотренные выше картосхемы распределения массовых видов позволяют сделать следующие выводы.

1. На фоне большой неравномерности распределения выделяются зоны повышенной и пониженной плотности популяций.

2. Зоны повышенной плотности занимают значительно меньшую акваторию и выделяются как очаги более интенсивного воспроизводства соответствующих популяций. Эти зоны (очаги) у всех видов примыкают к какому-либо участку побережья.

3. Дислокация зон высокой и низкой плотности (зоны воспроизводства и рассеяния) в ограниченный период времени, т.е. при конкретных гидрологических условиях (до времени конкретных планктонных съемок), у каждого вида специфична. У некоторых пар видов (например, у *Synchaeta* и *Polyarthra*) намечались системы контрастного распределения зон, что, возможно, отражает существенную экологическую сопряженность соответствующих видов.

4. Зонально-очаговый тип распределения основных видов в той или иной степени был выражен летом во все годы исследований, но характер дислокации зон у одних и тех же видов по годам несколько различался. Это, по-видимому, объясняется спецификой гидрологических условий по годам как фактора продуктивности и распределения популяций.

4. Общая численность и биомасса

Приведенные средние величины численности и биомассы коловраток за все годы исследований (июль или август), а также численность основных видов инфузорий за август 1973 г. в сопоставлении

Т а б л и ц а 16

Средняя численность (экз./л) основных видов простейших в четырех водоемах в августе 1973 г.
(по: Мамаева, Мажейкайте, 1975)

Вид	Оз. Белое	Рыбин- ское во- дохрани- лище	Оз. Кубен- ское	Онеж- ское озеро
<i>Tintinnidium fluviatile</i>	89	235	120	5
<i>Coleps hirtus</i>	9	16	100	0
<i>Codonella cratera</i>	213	46	207	24
<i>Strobilidium velox</i>	0	28	27	0
<i>Vorticella anabaena</i>	67	0	27	42
<i>Strombidium viride</i> f. <i>pelagica</i>	107	0	0	31
<i>Mesodinium pulex</i>	33	4	0	9
<i>Tintinnopsis cylindrica</i>	54	40	13	0
<i>Tintinnidium fluviatile</i> f. <i>cylindrica</i>	56	0	0	6
Всего:	628	369	494	108

с данными (за тот же период) по другим водоемам (табл. 15, 16) отражают преобладающую роль видов в планктоне оз. Белого по плотности популяций и по биомассе.

Наблюдаются огромные колебания численности и биомассы отдельных видов по годам (табл. 15). Наибольшими они были у *Trichocerca* (в основном у *T. rousseleti*) – от 1.3 до 63.7 экз./л, наименьшие у *Kellicottia* – от 1.4 до 8.3 экз./л. Более значительные колебания плотности популяций по отдельным станциям отмечались во время одной съемки (рис. 8).

Наибольшее обилие коловраток по численности и биомассе отмечено в 1976 и 1973 гг., наименьшее – в 1974 и 1977 гг., в 1975 г. соответствующие показатели были средними.

Для количественной характеристики простейших приводим данные Н. В. Мамаевой и С. И. Мажейкайте (1975) за 1973 г. в сопоставлении с соответствующими сведениями тех же авторов по Рыбинскому водохранилищу, оз. Кубенскому и Онежскому озеру (табл. 16). Плотность инфузорного планктона в оз. Белом в августе 1973 г. была выше, чем в трех других водоемах. Но данных за один год недостаточно, чтобы говорить о сравнительной плотности протозойного планктона по четырем водоемам.

Список видов планктонных простейших
и коловраток

Protozoa

Amphileptus trachelioides Zach.
Ascenasia sp.
Coleps hirtus Faure-Fr.
Colpidium sp.
Cyclotrichium limneticum Kahl
C. viride Gajew.
Cyclotrichium sp.
Didinium nasutum O.F.Müller
Holophrya nigricans Lauterb.
Lembadion lucens Maskell
Mesodinium acarus Stein.
Mesodinium sp.
Nasula sp.
Spathidium spatula Kahl
Stokesia vernalis Wenrich
Urotricha pelagica Kahl
Burgaridium pseudobursaria
Dujardin
Codonella cratera Hada
Spirostomum sp.
Stentor roeseli Ehr.
Strobilidium velox Faure-Fr.
Strombidium mirabile Penard
S. viride f. *pelagica* Kahl
Strongylidium lanceolatum
Kowal.
Tintinnidium fluviatile Stein
T. fluviatile f. *cylindrica* Ga-
jew.
T. pusillum Entz.
Carchesium pectinatum Zach.
Epistylis anastatica Linne
E. diaptomi Faure-Fr.
E. rotans Svee

Vaginicola cristallina
Vorticella anabaena Still.
V. conochili Stokes
V. sphaerica d'Udekem
Vorticella sp. sp.
Tokophrya cyclopus Cl. et
Lachm.
Acineta sp.
Diffugia limnetica Levander

Rotatoria

Brachionus angularis angula-
ris (Gosse)
B. calyciflorus spinosus (Wi-
erzejski)
Keratella cochlearis (Gosse)
K. cochlearis f. *macracantha*
(Lauterb.)
K. cochlearis v. *tecta* (Gosse)
K. quadrata (O.F.Müll.)
K. hiemalis Carlin
Kellicottia longispina (Kellic.)
Anureopsis fissa (Gosse)
Euchlanis dilatata Ehrb.
Eu. dilatata lucksiana (Hauer)
Mytilina mucronata (O.F.Müll.)
Trichocerca tennior (Gosse)
T. porcellus (Gosse)
T. musculus (Hauer)
T. similis (Wierz.)
T. rousseleti (Voigt)
T. capucina (Wierz. et Zach.)
T. elongata (Gosse)
T. cylindrica (Imhof)

Asplancha pridonta Gosse	Bipalpus hudsoni (Imhof)
A. herricki de Guerne	Ploeosoma truncata (Lev.)
Ascomorpha ecaudis Perty	Polyarthra dolichoptera Idels
A. saltans Bartsch	P. remata Skor.
A. minima Hofsten	P. luminosa Kutikova
Chromogaster ovalis (Bergendal)	P. euryptera Wierz.
Postclausa minor (Rouss.)	P. longiremis Carlin
Gastropus stylifer Imhof	P. major (Burckhardt)
Pompholix sulcata Hudson	Filinia longiseta (Ehrb.)
Synchaeta tremula (O. F. Müll.)	F. terminalis (Plate)
S. grandis Zach.	Conochilis hippocrepis (Schränk)
S. oblonga Ehrb.	C. unicornis Rouss.
S. stylata Wierz.	Collotheca pelagica (Rouss.)
S. kitina Rousselet	C. mutabilis (Hudson)
S. pectinata Ehrb.	

ЗООПЛАНКТОН¹

В программу комплексных исследований оз.Белого, проводимых совместно Институтом озероведения АН СССР, Институтом биологии внутренних вод АН СССР и Вологодским отделением ГосНИОРХ, включены работы по зоопланктону, который является важным звеном экосистемы озера, представляя собой кормовую базу рыб-планктофагов, а также молоди хищных рыб. Исследование зоопланктона проводилось в различных аспектах. Изучались видовой состав, уровень численности отдельных видов и зоопланктона в целом, изменения этих характеристик по сезонам и в различные годы, горизонтальное и вертикальное распределение. Особое внимание уделено изучению продукции зоопланктона.

1. История изучения

В первой работе по зоопланктону оз.Белого А. К. Линко (1903) представлен список видового состава кладоцер (более 40 видов и вариететов), встреченных в озере и соседних с ним водоемах летом 1901 г. В примечании к статье автор дает характеристику видового состава ветвистоусых ракообразных разных участков озера и отмечает отсутствие примесей прибрежных форм уже в 10 саженях от его берега. Исходя из приведенных данных, можно выделить 20 видов и вариететов, встреченных именно в оз.Белом. Это *Sida crystallina* O.F. Müller, *Limnosida frontosa* G.O.Sars, *Diaphanosoma brandtianum* (S.Fisch) (= *D.brachyurum* (Liévin) , *Hyalodaphnia jardinei* (Baird), *H. incerca* Richard (= *Daphnia cucullata* Sars), *H. cristata* (G.O. Sars), *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller), *C. affinis* Lilljeborg, *Bosmina longirostris* (Hellich), *B. obtusirostris* Sars (= *B. longispina* Leydig), *B. mixta* (Lilljeb.) (= *B. coregoni* Baird), *B. coregoni gibbera* Baird, *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller), *Camptocercus rectirostris* Schoedler, *Alonopsis elongata* G.O.Sars, *Alona rostrata* (Koch) [= *Rhynchotalona rostrata* (Koch)], *Pleuroxus uncinatus*

¹ Авторы главы Т.С. Смирнова, И.К. Ривьер, Т.С. Пихтова.

Baird, *Chydorus sphaericus* (O.F.Müller), *Polyphemus pediculus* Linne, *Leptodora kindtii* (Focke).

В более поздней работе И.Н. Арнольда (1925) фаунистический список пополняется за счет коловраток: *Anuraea cochlearis* (Gosse) (= *Kellicottia cochlearis*), *Notholca longispina* (Kellicott) (= *Kellicottia longispina*), *Polyarthra platyptera* (Ehrenberg).

В рукописной работе Е.Н. Киселевой в систематический список включен еще ряд видов: *Bythotrephes longimanus* Leydig, *Acroperus* sp. и коловратка *Anuraea aculeata*. Автором впервые приводятся данные по биомассе зоопланктона, для расчета которой были взяты индивидуальные веса из работ Б.С. Грезе (1948) и С.Н. Уломского (1951). В конце июля 1950 г. биомасса равнялась в среднем 2.8 г/м^3 . Е.И. Киселева указывает на неоднородность распределения зоопланктона по водоему. По данным автора, наиболее продуктивными участками озера были северный и пришекснинский (6.7 и 2.08 г/м^3), наименее продуктивным – северо-западный, при этом копеподы по численности и биомассе преобладали над кладоцерами, а коловратки имели слабое развитие.

Л.А. Луферова (1966), проводившая исследования зоопланктона оз. Белого в течение двух вегетационных сезонов в период наполнения Шекснинского водохранилища (1963–1964), впервые для озера приводит в списке видов коловраток *Asplanchna herricki* Guerne, *Conochilus unicornis* Rousselet. Автор отмечает значительное развитие коловраток, особенно во второй год существования водохранилища, и угнетение рачкового комплекса, что выразилось в значительном снижении биомассы зоопланктона – до 0.16 – 0.22 г/м^3 .

В статье М.Л. Пидгайко (1969) впервые для оз. Белого отмечен *Arctodiaptomus laticeps* C.O. Sars, который был встречен в наиболее глубоких центральных участках. Автор также обращает внимание на неравномерность распределения зоопланктона, причиной которой в значительной степени является ветровая деятельность. Так, во время майской съемки 1962 г. господствовал умеренный юго-западный ветер, в связи с чем наиболее продуктивными были западные участки озера – 1.2 – 4 г/м^3 . В августе этого же года под влиянием сильного ветра с юга накануне взятия пробы отмечено значительное снижение биомассы зоопланктона в юго-восточном участке с соответствующим повышением ее в северо-восточной части озера. Средняя биомасса зоопланктона для всего водоема составила в мае 1.68 г/м^3 , в августе – 2.3 г/м^3 . Используя Р/В-коэффициенты, полученные для различных групп зоопланктона оз. Нарочь (Петрович и др., 1961), М.Л. Пидгайко приводит ориентировочную величину продукции рачкового планктона озера за вегетационный период 1962 г., которая равнялась 58.3 г/м^3 . Для всего объема водной массы водоема продукция ракообразных составила около 218 тыс. т.

2. Материал и методика

Материалом служили пробы зоопланктона, собранные экспедициями Института озероведения АН СССР (март 1973, август 1975 и 1977, июнь-сентябрь 1976 гг.), Института биологии внутренних вод АН СССР в рейсах на оз. Белое (март 1977, август 1973-1975, май-октябрь 1976 и 1977 гг.) и Вологодского отделения ГосНИОРХ (май-сентябрь 1976 и 1977 гг.).

Пробы отбирались тотально малой сетью Джеди (диаметр верхнего кольца 12 см, газ № 48 и 55) или 10-литровым планктобатором (с горизонтов 0.2, 5 м) с последующей фильтрацией через сеть Апштейна (газ № 71). Пробы фиксировались 4%-ным формалином. Обработка проб проводилась по общепринятой методике под биноклем (МБС-1) в камере Богорова. Биомасса определялась по сырым индивидуальным весам, рассчитанным Т.С. Пихтовой для зоопланктонов оз. Белого по формулам связи линейных размеров животных и их веса.

3. Видовой состав

Оз. Белое по площади относится к крупнейшим озерам Европы, но вследствие своей мелководности обладает рядом специфических экологических особенностей, оказывающих прямое воздействие на зоопланктон. Благодаря спрямленной береговой линии, отсутствию заливов в озере слабо развита прибрежная водная растительность - зарастаемость менее 1% (гл. 12). Литоральные сообщества развиты слабо, зарослевые и мелководные прибрежные формы практически не встречаются за пределами зоны более 3 м глубины, которая составляет всего 11% площади озера.

Мелководность озера, его хорошая ветровая перемешиваемость, вызывающая большое взмучивание, благоприятный кислородный режим создают условия для быстрой минерализации органического вещества в толще воды, в результате чего грунты оказываются обедненными органическим веществом: 5-7% по сравнению с 30-60% в Рыбинском водохранилище (Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959). Вероятно, вследствие этого придонные хидориды в озере малочисленны и даже в периоды сильного волнения редко встречаются в пробах, взятых у дна. Практически все озеро заселено пелагическим планктонным комплексом, свойственным озерам Северо-Запада.

В оз. Белом отмечено 88 видов зоопланктона, из них 46 видов коловраток (см. гл. 3), 25 - ветвистоусых, 18 - веслоногих ракообразных (см. с. 81). Доминирующими видами являются *Kellicottia longispina* (Kellicott), *Conochilus hippocrepis* (Schränk), *Asplanchna priodonta* Gosse, *Daphnia longiremis* Sars, *D. longispina* O. F. Müller, *D. cucullata* Sars, *Bosmina coregoni gibbera* (Schoedler), *B. longi-*

spina Leydig, *Mesocyclops leuckarti* Claus, *Eudiaptomus gracilis* Sars.

В весеннем планктоне большая роль принадлежит *Cyclops kolensis*. В мае яйценосные самки имеют размеры от 1.15 до 1.35 мм. Яйцевые мешки голубого цвета, количество яиц зависит от размера самки и изменяется, по нашим наблюдениям, от 43 до 67. Самцы мельче самок, половозрелый самец имеет длину 1.1 мм. В летнем планктоне среди Cyclopidae преобладает *Mesocyclops leuckarti*. Особенно многочислен этот вид с середины июня по сентябрь; интенсивное размножение происходит летом. *M. crassus* встречен единично, *M. oithonoides* более распространен, однако численность его в 3–7 раз меньше, чем *M. leuckarti*.

Сведения по биологии одного из массовых видов кладоцер оз. Белого – *Daphnia longiremis* – в водоемах европейской части практически отсутствуют. Этот вид, широко распространенный в озерах Камчатки, изучен там значительно лучше (Куренков, 1975). В оз. Белом *D. longiremis* в период максимального развития дафний составляет по численности до 20% (в первой–второй декаде июня 1977 г.), средняя численность всех дафний по озеру составляла 11.6 тыс. экз./м³, *D. longiremis* – 2.3 тыс. экз./м³. Чаше всего наибольшей численности *D. longiremis* достигает на тех же станциях, где преобладает *D. cristata*. Возможно, эти виды более сходны между собой в экологических характеристиках по сравнению с другими видами дафний. Максимальной численности эти два вида достигают в июне, тогда как *D. longispina* и *D. cucullata* наиболее многочисленны в июле–начале августа. *D. longiremis* встречается и размножается в озере и в подледный период, исключая прибрежную зону с глубинами менее 3.5 м, при температуре в придонных слоях 3.7–4.0°.

Другая, обычная в планктоне оз. Белого кладоцера *Bosmina coregoni ssp. gibbera* характеризуется высокой утолщенной выводковой камерой в виде горба. Разрастание „горба” происходит постепенно по мере роста самки и увеличения количества вынашиваемых эмбрионов. Самец этого подвида не отличается от *B. coregoni ssp. coregoni*, практически одинаковы и молодые неполовозрелые особи (рис. 9). Белозерские босмины значительно более плодовиты. В стоке оз. Белого по мере продвижения водных масс к Рыбинскому водохранилищу *B. coregoni ssp. gibbera* становится все малочисленнее. Встречающиеся особи имеют небольшой „горб”, и уже в Рыбинском водохранилище от Шекснинского до Волжского отрогов „белозерские” босмины не наблюдаются. В районе ст. Молога (Волжский плес) вся популяция босмин представлена одним видом *B. coregoni coregoni* (табл. 17).

С П И С О К В И Д О В П Л А Н К Т О Н Н Ы Х
р а к о о б р а з н ы х

Класс CRUSTACEA

Отр. Copepoda

С е м. T e m o r i d a e

Heterocope appendiculata
G.O.Sars

С е м. D i a p t o m i d a e

Arctodiaptomus laticeps G.O.
Sars
Eudiaptomus gracilis (Sars)
Eu. graciloides (Lilljeborg),

С е м. C y c l o p i d a e

Macrocylops albidus (Jurine)
Eucyclops macrurus (G.O.Sars)
Paracyclops affinis (G.O.Sars)
P. fimbriatus (Fischer)
Cyclops kolensis Lilljeborg
C. strenuus Fischer
C. vicinus Uljanin
Acanthocyclops vernalis (Fischer)
A. viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus (Claus)
D. bisetosus (Rehberg)
Mesocyclops crassus (Fiech.)
M. leuckarti Claus
M. oithonoides Sars

Отр. Cladocera

С е м. S i d i d a e

Sida crystallina (O.F.Müller)
Limnosida frontosa Sars
Diaphanosoma brachyurum Liévin

С е м. D a p h n i d a e

Daphnia cristata Sars
D. cucullata Sars
D. longiremis Sars
D. longispina O.F. Müller
Ceriodaphnia affinis Lilljeborg
C. quadrangula (O.F. Müller)

С е м. B o s m i n i d a e

Bosmina coregoni gibbera
(Schoedler)
B. kessleri Uljanin
B. longirostris (O.F.Müller)
B. longispina Leydig

С е м. C h y d o r i d a e

Chydorus sphaericus (O.F.
Müller)
Aiona affinis Leydig
A. quadrangularis (O.F.Müller)
Euricercus lamellatus (O.F.
Müller)
Camptocercus rectirostris
Schoedler
Peracantha truncata (O. F.
Müller)
Alonopsis elongata Sars
Rhynchotalona rostrata (Koch)
Pleuroxus trigonellus O.F.
Müller
P. uncinatus Baird

С е м. L e p t o d o r i d a e

Leptodora kindtii (Focke)

С е м. P o l y p h e m i d a e

Bythotrephes longimanus

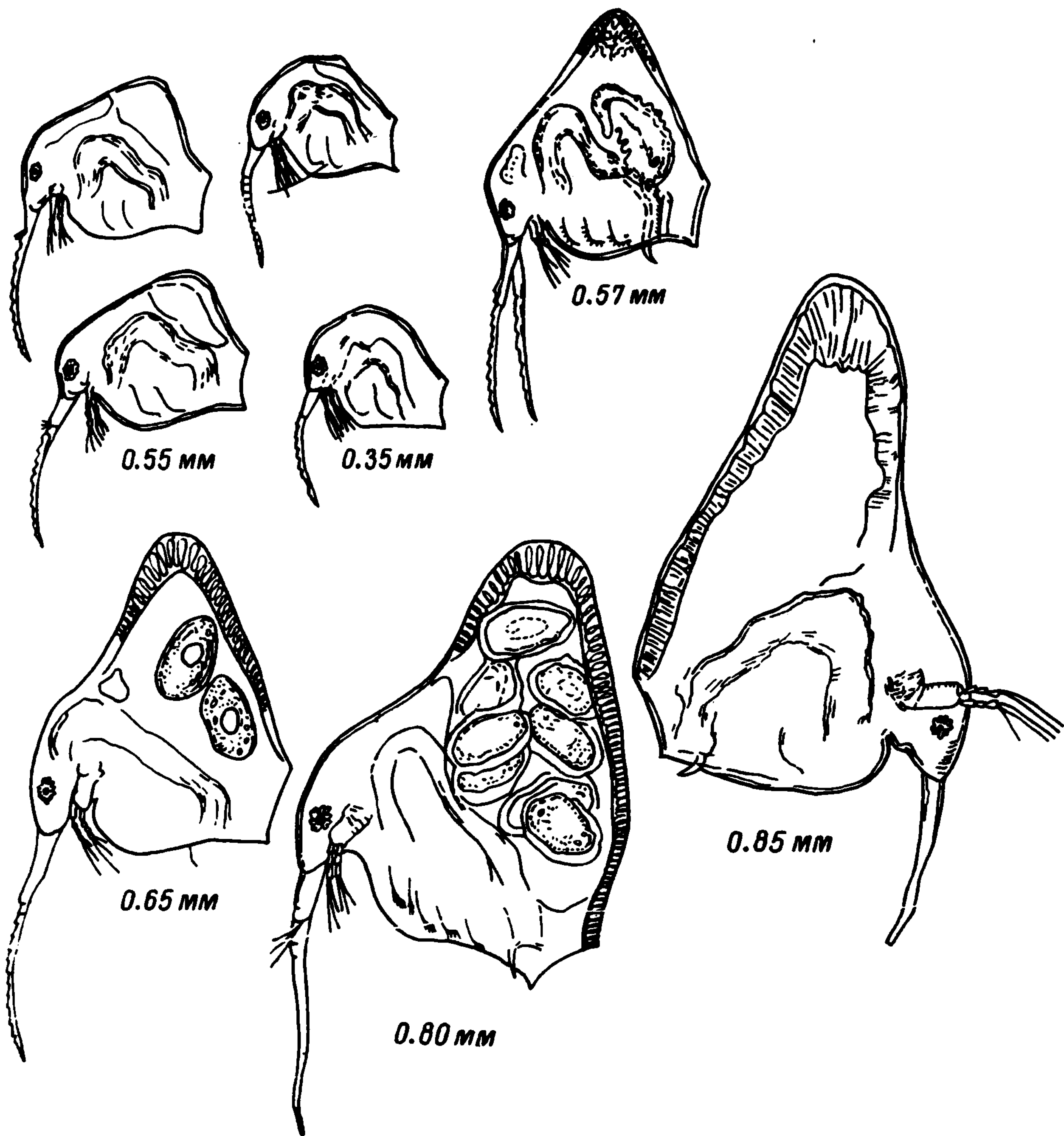


Рис.9. Возрастная изменчивость *Bosmina coregoni ssp. gibbera* от новорожденного рачка (0.35 мм) до старой самки (0.85 мм).

4. Уровень развития и продукция

По уровню развития зоопланктона в летний период оз. Белое можно отнести к мезотрофным водоемам, тяготеющим к нижней границе этой группы. Численность зоопланктона пелагиали озера в июне-августе 1976 г. (по данным сетных сборов) была 27.9–393.5 тыс.экз./м³. Средняя биомасса зоопланктона в июле 1976 г. составила 0.60 г/м³, в августе – 0.70, в сентябре – 0.68 г/м³, т.е. мало менялась в течение этих месяцев, колеблясь в пределах 0.24–1.55 г/м³. В 1976 г. лето было очень холодным, поэтому и уровень развития зоопланктона в этом году был сравнительно низок. В другие годы

Т а б л и ц а 17

Соотношение подвидов *Bosmina coregoni* (%)
на участке оз. Белое-Рыбинское водохранилище

Подвид	Шекснинское водохранилище			Рыбинское водохранилище	
	оз. Белое	Гори- цы	Черная гряда	Шекснин- ский от- рог	Волж- ский отрог
<i>Bosmina coregoni</i> <i>ssp. gibbera</i>	100	40	4	0	0
<i>Bosmina coregoni ssp.</i> <i>gibbera</i> (с уменьшен- ным горбом)	0	40	60	24	0
<i>Bosmina coregoni</i> <i>ssp. coregoni</i>	0	20	36	76	100

биомасса зоопланктона в летние месяцы была значительно выше и достигала летом 1977 г. 1.7–2.4 г/м³. Величины биомассы зоопланктона оз. Белого в летний период имеют большое сходство с такими озерами Воже и Лача, расположенными в непосредственной близости (табл.18). Еще большее сходство обнаруживается при сравнении этих величин по оз. Белому, мелководному мезотрофному району Онежского озера (Кижские шхеры) и верхнему 10-метровому слою пелагиали Ладожского озера (по материалам синхронных съемок в августе 1976 г.).

Регулярные наблюдения на ст.3 и 13 в июне-сентябре 1976 г. и сборы зоопланктона в том же районе в мае и октябре того же года позволили рассчитать продукцию зоопланктона за вегетационный сезон с мая по октябрь 1976 г. Использован физиологический способ расчета (Методы определения продукции..., 1968). Зависимость дыхания от индивидуального веса определялась для копепод и кладоцер по уравнениям, предложенным Л.М. Сущеней (1972), дыхание коловраток – по их биомассе (Крылова, 1971). К рассчитанной соматической продукции науплиальных и копеподитных стадий копепод прибавлялась продукция за счет размножения (Андроникова, 1976). Значение K_2 для коловраток принято равным 0.4 (за исключением аспланхны, у которой $K_2 = 0.3$). Для копепод и кладоцер были приняты следующие значения K_2 : *Eudiaptomus gracilis* – 0.2, *Heteroscope appendiculata* – 0.2, *Mesocyclops leuckarti* – 0.13, *Cyclops vicinus* – 0.11, *Daphnia cucullata* – 0.385, *D. longispina* – 0.35, *Chydorus sphaericus* – 0.28, *Bosmina coregoni* – 0.31, *B. longispina* – 0.30, другие Cladocera – 0.34.

Сравнение летней (VII, VIII) биомассы зоопланктона пелигиали некоторых озер Северо-Запада

Озеро	Биомасса зоопланктона, г/м ³	Год	Литературный источник
Белое	0.6 (0.3-1.2)	1976	Смирнова
	0.7 (0.2-1.6)	1976	
	0.9 (0.4-1.4)	1977	Пихтова
Онежское основной плес (0-10 м)	0.4 (0.2-1.0)	1976	Смирнова
Кижские шхеры	0.6	1976	
Ладожское открытое озеро (0-10 м)	0.7 (0.4-1.2)	1976	
Якимварский залив	1.2	1976	
Лача	1.1 (0.5-1.6)	1972	Смирнова, 1978
	1.2 (0.8-1.9)	1973	
Воже	1.2 (0.3-2.2)	1972	
	1.5 (0.2-2.6)	1973	
	1.0 (0.05-2.15)	1974	
Кубенское	3.4 (1.0-11.5)	1972	Николаев, 1977
	1.7 (1.0-2.3)		
Ильмень	1.8	1953	Эггерт, 1961
	10.8	1954	
	2.1	1955	
	1.6	1956	

Было принято, что биомасса простейших в среднем за вегетационный период составляет 0.1 от биомассы всего зоопланктона, а Р/В-коэффициент простейших равен среднему коэффициенту для мирных коловраток данного озера (Щербаков, 1967; Печень и др., 1970).

Наибольшая часть продукции зоопланктона в 1976 г. создавалась рачками рода *Mesocyclops* (преимущественно *M. leuckarti*), составляя 508 кал/м³ (табл. 19). Два других вида колопед - *Heteroscore appendiculata* и *Eudiaptomus gracilis* - также обнаруживали высокую продукцию (382 и 328 кал/м³ соответственно), уступая лишь коловраткам рода *Conochilus* (454 кал/м³).

Существенную часть продукции создавали клadoцеры *Limnoscida frontosa* (312 ккал/м³), *Daphnia longispina* (234 ккал/м³), *Bosmina longispina* (132 ккал/м³) и *B. coregoni* (119 ккал/м³), а также коловратка *Asplanchna priodonta* (123 ккал/м³).

Суточные Р/В-коэффициенты колеблются у копепоd от 0.01 до 0.11, у клadoцер – от 0.01 до 0.14, у коловраток – от 0.03 до 0.60. Месячные Р/В-коэффициенты колеблются у ракообразных от 0.4 до 2.5, у коловраток – от 1.4 до 14.4. Максимальные Р/В-коэффициенты отмечаются для большинства видов в июле (табл.19). Продукция всего зоопланктона за сезон (май–октябрь) 1976 г. составила в оз. Белом для мирного зоопланктона 3.8 ккал/м³, для хищного – 0.6 ккал/м³ или в пересчете под 1 м² 15.6 и 2.5 ккал/м² соответственно.

Следует отметить, что 1976 год отличался очень холодным летом (температура воды во время съемок не превышала 21°, колеблясь от 12 до 18°). Это отразилось и на планктоне, определив невысокие показатели общей численности и биомассы его в данный год, сравнительно невысокую численность клadoцер и многих коловраток, преобладание в планктоне холодноводного пелагического комплекса, характерного для больших и глубоких северных озер. Все это нашло свое отражение и в продукции отдельных видов и планктона в целом.

По расчетам Т.С.Пихтовой продукция зоопланктона в оз.Белом за май–сентябрь 1977 г. составляла 5.6 ккал/м³ для мирного зоопланктона и 1.07 ккал/м³ для хищного, т.е. была в 1.5 раза выше по сравнению с более длинным периодом 1976 г. В тепловодном 1977г. особенно сильно (почти в 5 раз) возросла продукция *Bosmina coregoni gibbera* и *Asplanchna priodonta*, примерно вдвое увеличилась продукция других клadoцер и коловраток (*Limnoscida frontosa*, *Bosmina longispina*, *Daphnia longispina*, *Conochilus hippocrepis*).

5. Сезонная динамика

Среди многих факторов, определяющих сезонные изменения зоопланктона озера, важнейшим является термический режим, который подчиняется общим закономерностям, характерным для крупных мелководных озер умеренной зоны (см. ч. I, гл.5. 3). В среднем начало периода весеннего нагревания на оз.Белом можно отнести к концу марта–первой декаде апреля. Дата очищения озера ото льда совпадает с переходом температуры воды через 4° и приходится в среднем на 9–10 мая. Через 8–9 дней наблюдается переход температуры воды через 10°. Максимальный прогрев озера отмечается в середине–конце второй декады июля, когда средняя декадная температура воды составляет 19.3°. Среднесуточная температура поверхности воды при максимальном прогреве может достигать 27–30° (1972 г.). Период охлаждения начинается с момента достижения озером максимального прогрева и кончается в среднем 21 октября, когда температура воды достигает 4°.

Продукция и Р/В-коэффициенты зоопланктонов в 1976 г.

Вид	Суточные Р/В-коэффициенты					
	У	У1	VII	VIII	IX	X
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0.03-0.05	0.05	0.07-0.13	0.05-0.11	0.07	0.02
<i>Heteroscope appendiculata</i>	-	0.03	0.05-0.11	0.03-0.05	0.03	0.01
<i>Mesocyclops leuckarti</i> + <i>M. oithonoides</i>	0.01-0.04	0.03-0.05	0.04-0.11	0.03-0.11	0.03-0.05	0.02
<i>Daphnia cucullata</i>	0.03-0.07	0.07	0.07-0.14	0.05-0.10	0.07	0.02
<i>D. longispina</i>	-	-	0.05-0.11	0.06-0.08	0.05	0.03
<i>Bosmina coregoni gibbera</i>	0.04	0.04	0.06-0.09	0.05-0.08	0.09	0.02
<i>B. longispina</i>	0.03-0.05	0.04	0.05-0.07	0.04-0.07	0.05	0.02
<i>Limnospida frontosa</i>	0.04	0.04	0.05-0.10	0.04-0.07	0.04	0.02
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.04	0.04	0.05-0.09	0.04	-	0.01
<i>Bythotrephes longimanus</i>	-	-	0.06	0.04	-	-
<i>Leptodora kindtii</i>	0.06	0.05	0.03-0.04	0.02-0.03	-	-
<i>Asplanchna pridonta</i>	0.03-0.07	0.07	-	-	0.08	-
<i>Kellicottia longispina</i>	0.06-0.23	0.25	0.34-0.59	0.25-0.45	0.28	0.08
<i>Conochilus hippocrepis</i> + <i>C. unicornis</i>	-	-	0.35-0.60	0.38-0.48	0.28	0.08
<i>Bipalpus hudsoni</i>	-	0.25	0.35-0.59	0.55	-	-
<i>Synchaeta</i> sp.	0.10-0.25	0.25	-	-	-	-
<i>Polyarthra</i> sp.	0.12-0.25	-	0.34	-	-	0.27
<i>Keratella cochlearis</i>	0.08-0.25	-	-	-	0.01	0.045
<i>K. quadrata</i>	0.08-0.25	-	-	-	-	0.08
<i>Filinia longiseta</i>	0.08	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а 19 (продолжение)

Вид	Месячные Р/В-коэффициенты						Р, кал/м ³ (У-XI)	Р/В за сезон
	У	УI	УII	УIII	IX	X		
Eudiaptomus gracilis	1.03	1.31	1.60	1.82	1.00	0.72	327.8	9.02
Heteroscope appendiculata	-	1.02	2.03	1.6	0.9	0.4	381.7	9.23
Mesocyclops leuckarti + M. oithonoides	1.20	1.49	2.15	2.16	1.10	0.40	507.92	7.09
Daphnia cucullata	1.50	1.98	3.18	1.83	1.97	0.69	234.50	11.80
D. longispina	-	-	1.75	2.2	1.60	0.80	118.30	10.40
Bosmina coregoni gibbera	0.48	1.2	2.5	2.2	1.5	0.5	132.0	7.40
B. longispina	0.52	1.2	2.0	1.9	1.5	0.5	216.0	9.31
Limnospida frontosa	0.45	1.4	2.1	2.0	1.1	0.6	311.5	11.81
Chydorus sphaericus	0.38	1.2	2.2	1.2	-	0.4	7.68	7.02
Bythotrephes longimanus	-	-	1.9	1.2	-	-	13.6	7.40
Leptodora kindtii	0.2	1.4	1.0	0.7	-	-	39.9	6.00
Asplanchna priodonta	3.6	2.1	-	-	0.4	-	123.0	3.40
Kellicottia longispina	4.9	12.5	12.6	10.1	1.40	3.1	13.26	27.20
Conochilus hippocrepis + C.unicornis	-	-	13.1	14.4	4.4	3.1	454.0	80.67
Bipalpus hudsoni	-	7.58	10.5	7.03	-	-	76.3	62.76
Synchaeta sp.	7.9	7.6	-	-	-	-	1.9	33.96
Polyarthra sp.	6.5	-	6.3	-	1.2	2.4	0.485	13.47
Keratella cochlearis	5.5	-	-	-	-	3.5	0.15	41.67
K. quadrata	6.0	-	-	-	-	2.3	0.093	19.38
Filinia longiseta	2.4	-	-	-	-	-	0.05	16.00

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют охарактеризовать состояние зоопланктона на протяжении периодов летнего нагревания и осеннего охлаждения водоема, а также к концу зимнего периода, в самом начале весеннего нагревания. Зоопланктон к концу зимнего периода характеризуют сборы в последней декаде марта 1973 г. В это время планктон был представлен преимущественно ракообразными (60–70% по численности и 99–100% по биомассе). Коловратки играли меньшую роль, составляя по численности 30–40%, а по биомассе не более 1%. Среди ракообразных наиболее многочислен *Eudiptomus gracilis* (1.93–3.33 тыс. экз./м³). Встречались яйценосные самки (30–80 экз./м³), науплиальные и копеподитные стадии этого вида. В незначительных количествах отмечены копеподитные стадии циклопов *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops vicinus*, *C. kolensis*.

Из клadoцер наибольшей численности достигала *Daphnia longiremis* (750–1100 экз./м³), несколько уступала ей *D. cristata* (250–600 экз./м³), отмечены единичные экземпляры *D. longispina*. В небольших количествах (50–100 экз./м³) встречалась *Bosmina coregoni*, единично – *Chydorus sphaericus*. Из коловраток наибольшей была численность *Kellicottia longispina* (1550–1900 экз./м³), остальные менее многочисленны: *Filinia longiseta* – 300 экз./м³, *Keratella cochlearis*, *K. hiemalis*, *Polyarthra major*, *Synchaeta* sp. – до 100 экз./м³, *Asplanchna priodonta* и *Notholca caudata* встречались единично.

Общая численность зоопланктона в марте 1973 г. равнялась 5.39–7.35 тыс. экз./м³, биомасса – 0.166–0.288 г/м³. Такое высокое обилие зоопланктона в конце зимы 1972/1973 г. объясняется, очевидно, хорошими условиями в предшествующий период. Теплое лето 1972 г., несомненно, было благоприятным для развития планктона. После холодного лета 1976 г. в марте 1977 г. численность зоопланктона составляла всего 1.16 тыс. экз./м³ при биомассе 0.008 г/м³.

При таянии льдов и повышении поверхностных температур до 2–3° начинается размножение *Cyclops kolensis*. В это же время появляются первые особи *Bosmina longispina*.

К середине мая на более прогретых станциях (6–7°) появляются *Limnosida frontosa*, возрастает численность *Bosmina longispina* (250 экз./м³) и *Daphnia longispina* (100 экз./м³). Наблюдается резкое увеличение численности коловраток – *Kellicottia longispina* и *Synchaeta* sp. sp. В частности, в середине мая 1977 г. синхеты доминировали в планктоне, превосходя по численности науплиев. В конце мая при прогревании воды до 10–13° состав планктона становится значительно разнообразнее, появляются клadoцеры *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Sida crystallina*, среди копепод – взрослые *Mesocyclops leuckarti* и *M. oithonoides*. В это время в планктоне отмечается большое количество науплиальных стадий циклопов (1.29–5.68 тыс. экз./м³) и диаптомусов (1.75–5.38 тыс. экз./м³).

Общая численность зоопланктона возрастает до 31–49 тыс.экз./м³, биомасса – до 0.6–1.1 г/м³.

Сроки сезонного развития и обилие планктона могут в значительной степени различаться по годам. В мае 1975 г. при высокой температуре воды (12.9°) численность зоопланктона достигала 466 тыс. экз./м³ при биомассе 2.6 г/м³ (1.9–4.0 г/м³). В другие годы при более постепенном прогревании водоема подъем численности зоопланктона приходится на более поздние сроки, и максимум его достигается к июню.

В первой декаде июня (по материалам 1976 г.) происходило резкое увеличение численности всех видов, а следовательно, общей численности и биомассы зоопланктона. В это время отмечалось массовое размножение рачков рода *Mesocyclops*: в планктоне зарегистрированы в большом количестве яйценосные самки *M. leuckarti* (1200 экз./м³) и *M. oithonoides* (200 экз./м³), а также науплиальные стадии циклопид (2600 экз./м³). Продолжалось размножение *Eudiaptomus gracilis*, появились науплиальные стадии рачков *Heteroscope appendiculata*. Увеличилась численность клadoцер, особенно *Bosmina longispina* (3400 экз./м³) и *B. coregoni* (1800 экз./м³). Очень велико было количество *Asplanchna priodonta* (6800 экз./м³), возросла численность *Kellicottia longispina* и синхет. Общая численность и биомасса зоопланктона в первой декаде июня 1976 г. составили 33.2 тыс.экз./м³ и 1.12 г/м³, биомасса достигла своего сезонного максимума. В это время в планктоне преобладали копеподы, составляя более 50% по численности и биомассе. На долю клadoцер приходилось 19% по численности и 18% по биомассе, коловраток – соответственно 23 и 24% (благодаря массовому развитию аспланхны).

К началу июля происходило нарастание численности тепловодных видов клadoцер, интенсивно размножалась *Limnosedalia frontosa*, но преобладали по-прежнему босмины. *Asplanchna priodonta* практически исчезла из планктона, большое развитие получили *Conochilus hippocrepis* и *C. unicornis*. Уменьшилось количество яйценосных самок *Mesocyclops* и появились уже в значительном количестве копеподитные стадии *Heteroscope appendiculata* и единично – взрослые особи этого вида. Продолжалось интенсивное размножение *Eudiaptomus gracilis* (число яйценосных самок 200 экз./м³).

Количество зоопланктона в центре озера снизилось по сравнению с июнем – составляло 27.9 тыс.экз./м³ и 0.81 г/м³. Доля копепод в планктоне по-прежнему осталась высокой (75% по численности и 64% по биомассе), но одновременно возросла доля клadoцер. Они составляли 10% по численности и 34% по биомассе, коловратки соответственно 15 и 2%.

Обычно в конце июля–августе из планктона озера почти исчезают коловратки (кроме *Conochilus*), снижается интенсивность размножения копепод (почти исчезают науплиусы), уменьшается численность босмин; вместо выпавшей из планктона *Daphnia longi-*

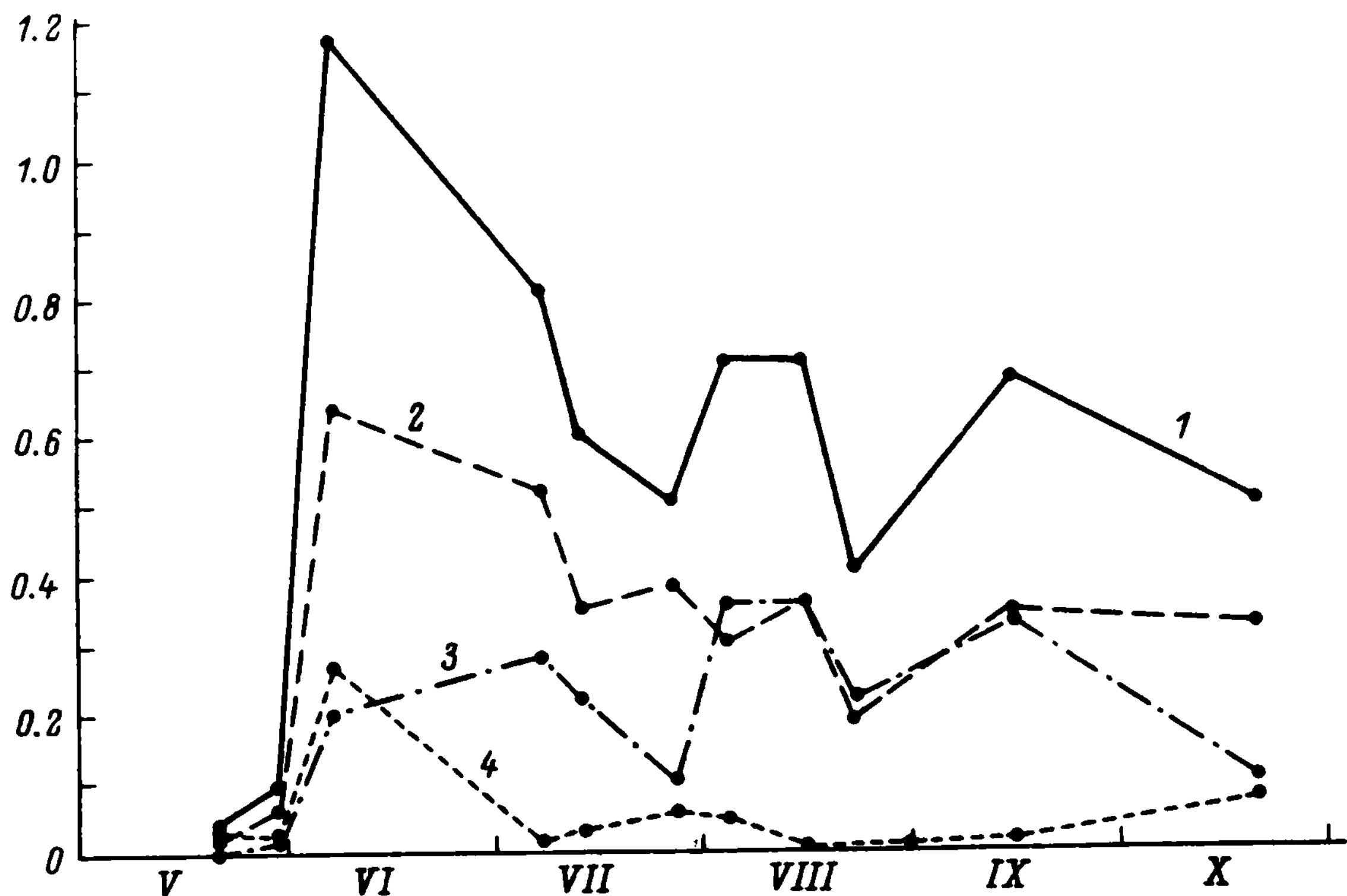


Рис.10. Сезонные изменения биомассы зоопланктона (г/м^3) в мае-октябре 1976 г.

1 - зоопланктон, 2 - Copepoda, 3 - Cladocera, 4 - Rotatoria.

remis часто интенсивно размножается *D.cucullata*, возрастает роль крупных ракообразных - *Heteroscope appendiculata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Limnoscidea frontosa* (табл. 20).

Далее до середины сентября биомасса зоопланктона остается на невысоком уровне (от 0.4 до 0.8 г/м^3). В октябре 1976 г. при резком понижении температуры до 1° биомасса зоопланктона оставалась еще высокой - 0.50 г/м^3 , причем зоопланктон был так же разнообразен, как и в июле-августе.

Средняя биомасса зоопланктона с мая по октябрь 1976 г. составила 0.6 г/м^3 , причем 52% приходилось на долю копепод, 37 - клadoцер и только 11% биомассы давали коловратки.

Доминирование копепод в планктоне на протяжении всего сезона, особенно в раннелетний и позднесенний периоды, иллюстрирует график сезонного изменения биомассы зоопланктона в оз. Белом в мае-октябре 1976 г. (рис.10). При рассмотрении сезонной динамики численности этих групп преобладание копепод в планктоне выступает еще нагляднее (рис.11). Хорошо видна последовательная смена в планктоне отдельных форм коловраток (рис.11, А) и клadoцер (рис. 11, В).

В более теплые годы роль коловраток и клadoцер возрастает, в отдельные периоды они доминируют в планктоне.

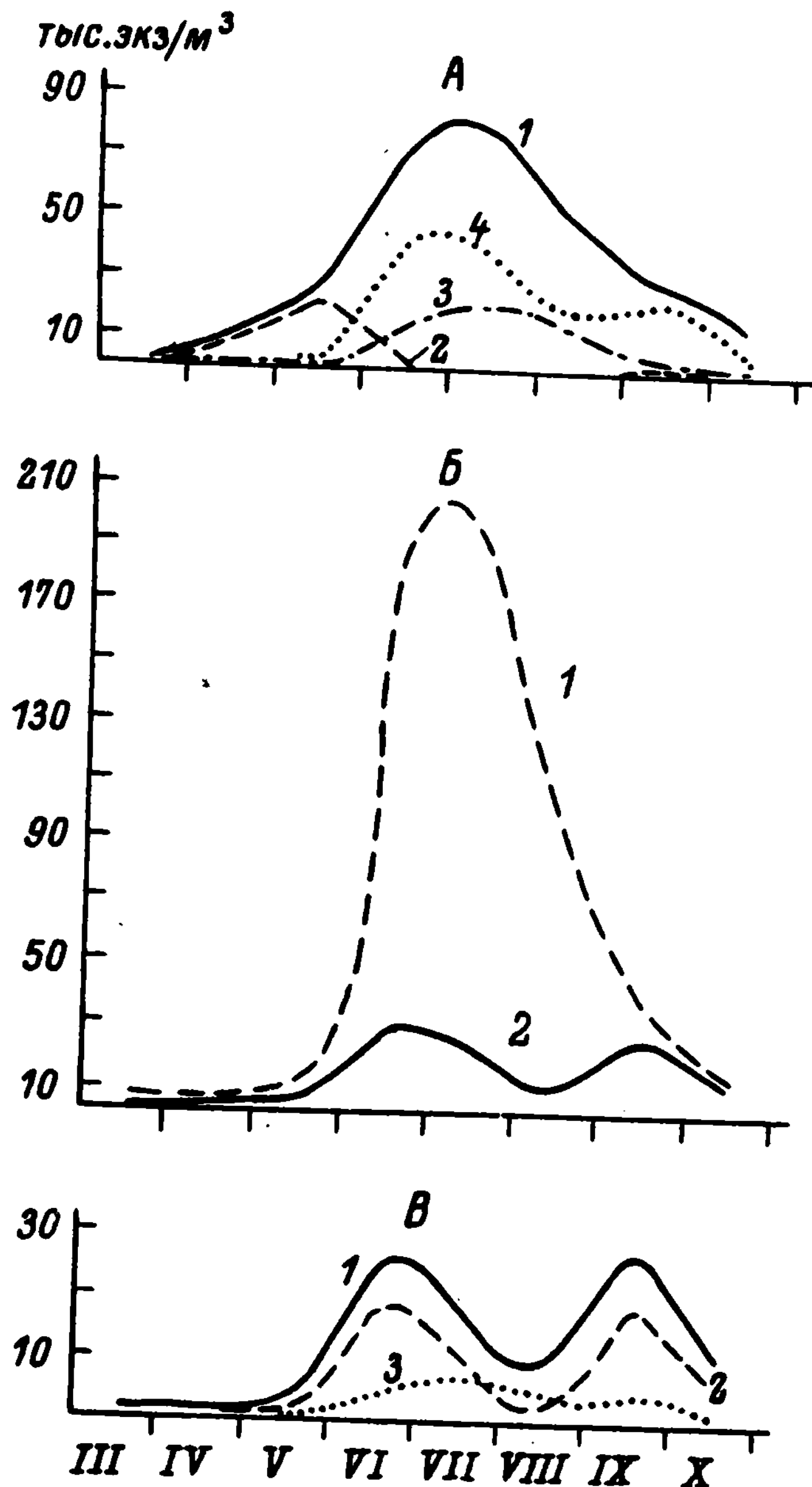


Рис. 11. Сезонная динамика численности основных групп и отдельных видов зоопланктона в юго-восточной части оз. Белого.

А – коловратки: 1 – общая численность, 2 – *Synchaeta*, 3 – *Kellicottia longispina*, 4 – *Conochilus*; Б – ракообразные: 1 – веслоногие, 2 – ветвистоусые; В – ветвистоусые: 1 – общая численность, 2 – босмины, 3 – дафнии.

6. Горизонтальное распределение

Сравнительная однородность биотопов и экологических условий оз. Белого определяет относительную равномерность распределения зоопланктона. Тем не менее можно обнаружить взаимосвязь встречаемости зоопланктеров с гидрологическими условиями, наличие зависимости между расселением отдельных видов и водными массами озера. В связи с этим определенные величины обилия зоопланктона характеризуют различные водные массы.

Состав рачкового планктона (% от общей численности ракообразных)

Вид	VIII 1973 1-я де- када	VIII 1974 1-я де- када	VII 1975 3-я де- када	VII 1976 3-я де- када	VII 1977 3-я декада
<i>Eudiaptomus</i> spp. (взрослые и копе- подиты)	17.0	51.8	54.4	61.0	31.2
<i>Heterocope appendiculata</i>	1.6	0.6	2.8	14.7	2.5
<i>Cyclopidae</i> (взрослые и копе- подиты)	33.3	37.6	30.2	5.4	50.0
<i>Limnosida fron- tosa</i>	8.5	2.2	8.4	13.3	3.4
<i>Daphnia longis- pina</i>	4.6	-	0.9	0	0.5
<i>D. cucullata</i>	10.1	0.2	0.7	0.8	4.4
<i>D. cristata</i>	0.1	-	0.1	0.1	3.6
<i>D. longiremis</i>	0	5.7	0.1	0.3	0.1
<i>Bosmina core- goni</i>	7.1	1.4	0.6	2.3	4.0
<i>Chydorus sphae- ricus</i>	16.5	-	0.5	0	0.3
<i>Leptodora kindtii</i>	0.2	0.2	0.1	0.3	0.1

Прежде всего можно отметить существование постоянных различий биомассы зоопланктона в озерной воде и прибрежных водах. Биомасса зоопланктона в озерной воде с высокой прозрачностью и низкой цветностью, занимающей в июле 1976 г. всю центральную часть озера (см. ч. I, гл. 4.1), колеблется от 2.5 до 3.2 г/м² (рис. 12, а). В августе 1976 г. обилие зоопланктона в центральной водной массе очень близко, хотя и немного снижается, находясь в пределах от 2.0 до 3 г/м² (рис. 12, б). В водах, поступающих из Ковжинского расширения, и в районе, подверженном их влиянию, биомасса низка (0.3-0.7 г/м² в устье р. Ковжи). Наибольшее количество зоопланктона в летние месяцы отмечалось в периферийных районах, в местах смешения вод различного происхождения (речных и озер-

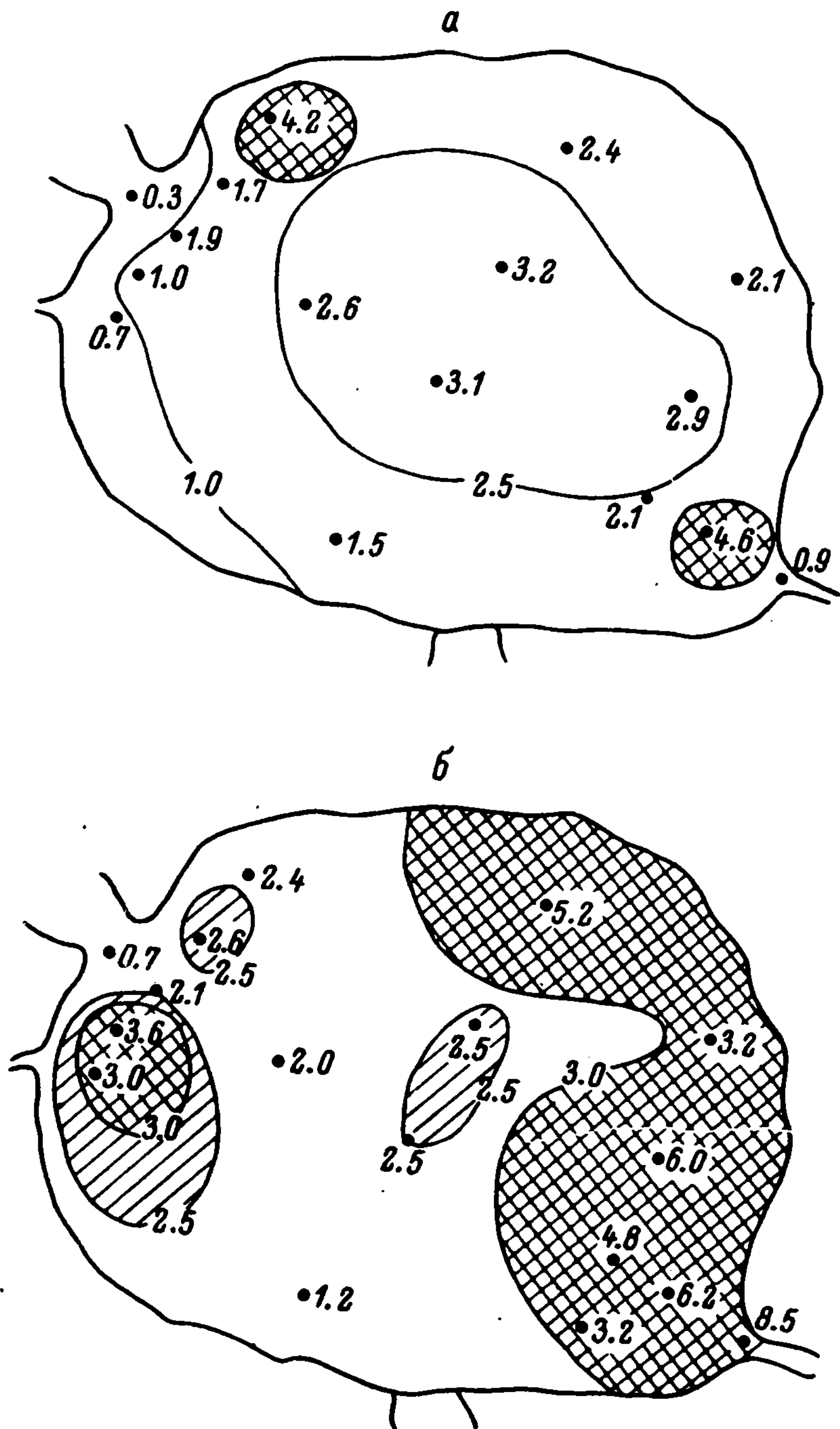


Рис.12. Биомасса зоопланктона, г/м².

а - 13-14 VII 1976, б - 14-15 VIII 1976.

ных), аналогично тому что наблюдалось в Онежском озере и оз. Воже (Смирнова, 1970, 1972, 1978). На оз. Белом в июле 1976 г. это были ст.5 и 10, в августе - восточная часть озера и ст.7, 8. По данным исследователей, работавших ранее на оз. Белом, минимальные биомассы зоопланктона отмечены в устье р.Ковжи, максимальные - в истоке р.Шексны, а также на севере и северо-востоке озера (Грезе, 1932). По данным А.Ф. Изотовой (см. ч.1, гл.2.2), преобладающими в районе озера являются юго-западные ветры, сгоняющие в период летнего нагревания более прогретые (и соответственно более богатые зоопланктоном) слои воды

к северо-восточному берегу; этим и объясняется повышенное обилие зоопланктона в северо-восточном районе.

Район, примыкающий к г.Белозерску, характеризуется также богатым зоопланктоном даже весной, когда температура воды здесь бывает ниже, чем в других участках озера. Летом в этом районе относительно больше *Cladocera*. Вблизи порта Белозерска, в обводном канале и у его выхода распространены формы, не встречающиеся в открытом озере: *Brachionus angularis*, *B.calyciflorus*, *Rotaria rotatoria*, *Bosmina longirostris*, много *Keratella cochlearis*. Все названные виды коловраток характерны для α - и β -мезосапробной зоны. В обводном канале вблизи г.Белозерска особенно многочислен *Conochilus hippocrepis* в период его массового размножения в озере. Так, в июле-августе 1976 г. количество колоний этого вида достигало 520-600 в 1 л, а биомасса - 14.5-16.8 г/м³ (Николаев, Ривьер, 1979). В это же время в озере численность и биомасса конохилюса не превышала 375 тыс.экз./м³ (приблизительно 5 колоний на 1 л) и 0.15 г/м³.

7. Вертикальное распределение

Оз.Белое как мелководный водоем, легко доступный ветровому перемешиванию, обычно лишен температурной стратификации. При штилевой погоде и гомотермии наибольшая разница в вертикальном распределении наблюдается у науплиев и *Chydorus sphaericus*. Численность организмов у дна и поверхности бывает почти одинакова. Биомассы у дна чаще несколько выше вследствие скопления в придонных слоях крупных особей *Cladocera*. Такая картина наблюдалась в открытых участках озера (табл.21). В поверхностных слоях в период интенсивного размножения *Cladocera* обычно значительно больше их молоди, что характерно для дафний (табл.22).

Большая неравномерность часто наблюдается в распределении *Conochilus hippocrepis*. При штилевой погоде в начале интенсивного летнего прогрева (июнь 1976 г.), когда разница придонной и поверхностной температуры составляла в среднем 4.5°, в пелагиали озера наблюдалась большая разница в вертикальном распределении зоопланктона: у поверхности были сосредоточены главным образом колонии *Conochilus* и молодь копепод (табл.23); численность *Conochilus* составляла 4-5 колоний в 1 л, биомасса - 0.2 г/м³. При усилении волнения *Conochilus* оказывается сосредоточенным в придонных слоях. Такая картина была прослежена в августе 1973 г. севернее г.Белозерска и в открытых частях озера. Средняя численность у поверхности при 4-5 баллах составляла 0.6 тыс.экз./м³, у дна - 15.5 тыс. экз./м³.

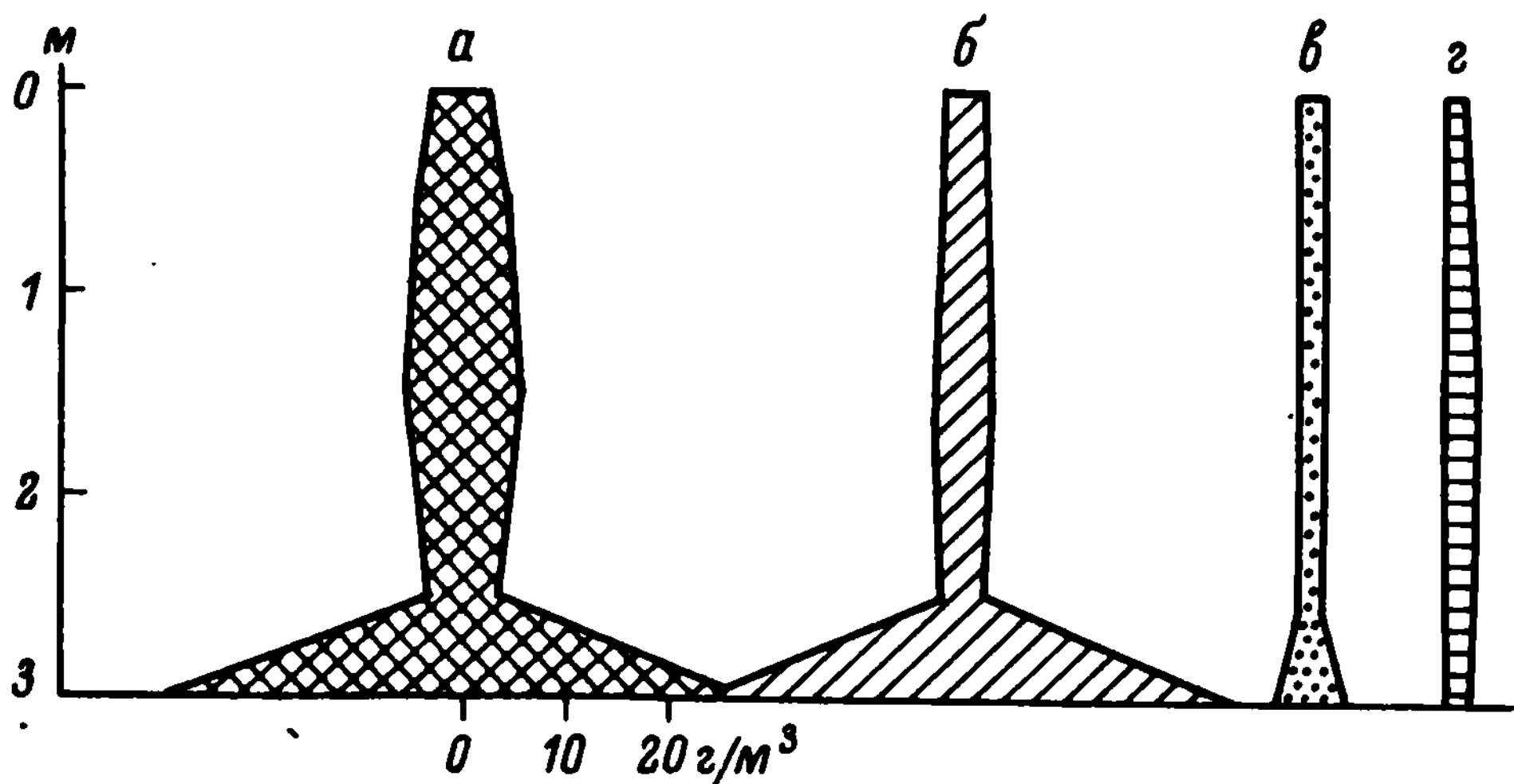


Рис.13. Образование придонных скоплений *Daphnia longispina*.

а – вертикальное распределение всего зоопланктона, б – *Daphnia longispina*, в – *Conochilus*, г – *Copepoda*.

При специальных работах² по изучению особенностей вертикального распределения зоопланктона после шторма, когда обловы производились от поверхности до дна, в самом придонном слое над поверхностью грунта были обнаружены большие скопления зоопланктона (рис.13). Они состояли в основном из крупных особей *Daphnia longispina*. Образование скоплений *D. longispina* в придонном, 0.5 м от поверхности грунта, слое в светлое время суток наблюдалось в различных частях озера в августе 1975 г. Количество дафний у самого дна было в 3–5 раз больше, чем в толще воды. Циклопы, диаптомусы, лимносида были распределены по вертикали равномерно.

У *D. longiremis* интенсивных вертикальных суточных миграций не было обнаружено. Рачки от 16 до 4 ч более или менее равномерно распределены от дна до поверхности. При увеличении освещенности, с 7 до 13 ч, они передвигаются ближе ко дну и в полдень концентрируются над самой поверхностью грунта (рис.14).

Среди *Copepoda* *Heteroscope appendiculata* летом в светлое время суток сосредоточена в придонных слоях, где численность ее на порядок и более выше, чем у поверхности. Так, в августе 1973 г. средняя численность по 12 станциям гетерокопы составляла у поверхности 20 экз./м³, а на глубине 4.5–5 м – 220 экз./м³. Взрослые особи этого вида обнаружены в бентосных пробах (сборы Т.Д. Слепухиной) в количестве 260 экз./м².

² Работы производились новой специализированной моделью планктобатометра Дьяченко-Кожевникова ($V = 10$ л), захлопывающейся от соприкосновения с грунтом.

Т а б л и ц а 21

Вертикальное распределение зоопланктона
(тыс.экз./м³) в августе 1973 г.

	Тем- пера- тура, °C	Copepoda		Chydo- rus spha- ericus	Прочие Clado- cera	Общая числен- ность	Общая био- масса, г/м ³
		науп- лии	взрослые и копе- подиты				
Поверх- ность	18.5	6.6	10.2	7.1	3.7	27.6	0.47
Дно	18.1	2.1	10.5	3.4	11.6	26.6	0.60

Т а б л и ц а 22

Вертикальное распределение дафний (тыс.экз./м³) в летний период

Вид	У поверхности		У дна	
	молодь	взрослые	молодь	взрослые
Daphnia cucullata	0.7	0.7	0.1	0.85
D. cristata	0.1	0.2	0	0.2
D. longispina	0.1	0.3	0	0.3

Т а б л и ц а 23

Вертикальное распределение зоопланктона (тыс.экз./м³)
в июне 1976 г.

Вид	У поверхности	У дна
Conochilus hippocrepis	132.0	23.0
Rotatoria (прочие)	1.3	0.5
Copepoda	6.3	3.4
Cladocera	1.3	1.35
Общая численность	140.9	28.25
Температура, °C	20.1	15.4

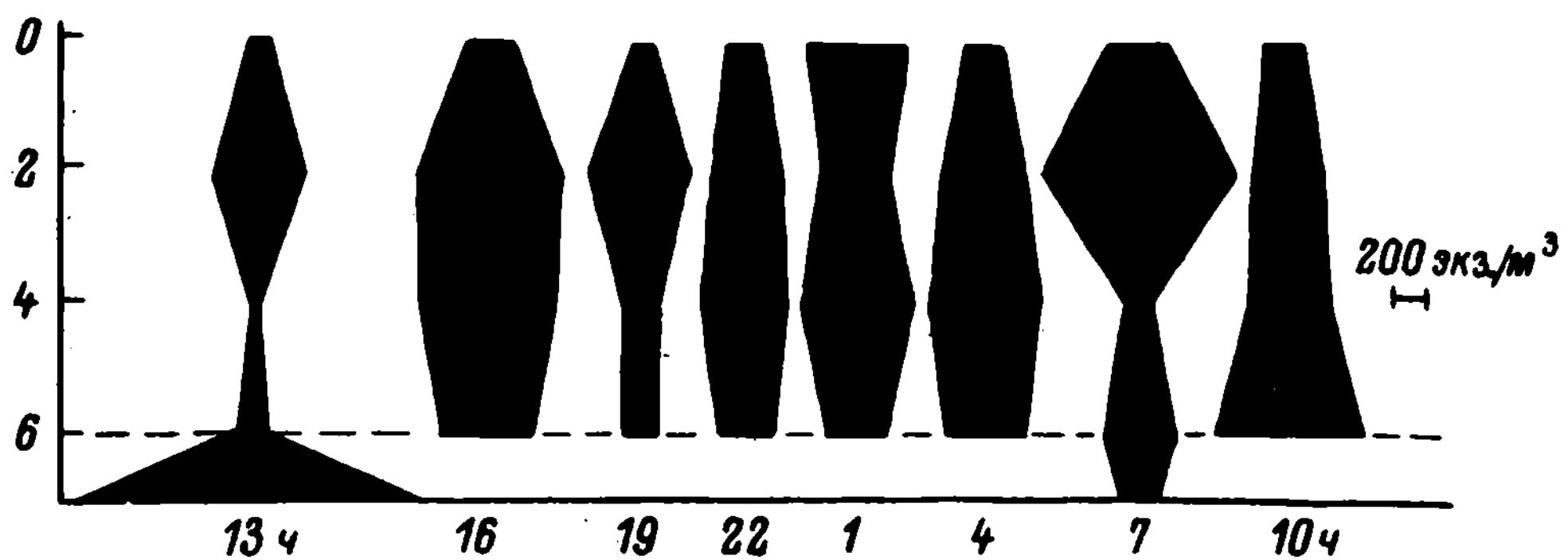


Рис. 14. Вертикальное распределение *Daphnia longiremis* в течение суток в центре озера 19-20 VII 1975 г.

Пунктирной линией отделен полуметровый придонный слой, где в 13 и 7 ч взяты пробы придонным батометром.

8. Межгодовые различия в развитии

В определении уровня развития и характера зоопланктона в разные годы большое значение имеют температурные условия года, количество тепла, полученного водоемом, что отмечалось ранее многими авторами (Поливанная, 1956; Покровский, 1961; Николаев, 1968; Андроникова, 1971; Смирнова, 1972, и др.). Рассмотрение материалов по зоопланктону оз.Белого за ряд лет (1973-1977) подтверждает это положение.

Наблюдения над летним зоопланктоном в течение 1973-1977 гг. позволяют выделить группы видов и отдельные формы, развивающиеся в массе или доминирующие в зоопланктоне озера в зависимости от характера года. Первая группа - холодноводные виды характерного для водоемов Северо-Запада озерного комплекса: *Heteroscope appendiculata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia cristata*, *D. longiremis*, *Bosmina longispina*; вторая - теплолюбивые виды, распространенные в более южных эвтрофных водоемах, развивающиеся там в массовом количестве в период максимального прогрева водоема: *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia cucullata*, *Mesocyclops leuckarti*, *Diaphanosoma brachyurum*.³

1973 и 1976 годы были показательными в отношении преобладания в зоопланктоне той или другой группы видов. В 1973 г., мало-водном и жарком, исследованиям на озере предшествовала штилевая погода. В августе в озере наблюдалась гомотермия, температура поверхностных и придонных слоев воды различалась максимум на 0.7°. Состав зоопланктона был своеобразным, значительно отличался от

³ Первая группа соответствует летнему эвритермному комплексу, вторая - тепловодно-стенотермному, выделенным И.И. Николаевым (1977) в зоопланктоне оз. Кубенского.

Численность и биомасса зоопланктона (по сетке станций Вологодского отделения ГэсНИОРХ)

Дата	Численность, тыс. экз./м ³				Биомасса, г/м ³				температура поверхности воды, °С
	мин.	макс.	средняя	средняя за 3 месяца	мин.	макс.	сред- няя	средняя за 3 ме- сяца	
1975									
У	167.0	1068.0	466.1	178.9	1.88	4.01	2.63	1.30	12.9
VII	16.8	24.0	33.2		0.24	0.84	0.53		18.6
IX	22.2	55.5	37.5		0.30	1.40	0.75		12.8
1976									
У	11.7	107.6	31.1	86.3	0.22	2.00	0.65	0.73	5.3
VII	6.4	765.7	189.2		0.18	1.16	0.84		17.2
IX	19.9	61.4	38.6		0.43	1.40	0.71		11.0
1977									
У	16.8	132.0	49.3	49.6	0.33	2.35	1.14	1.06	8.0
VII	3.4	122.6	48.6		0.39	1.45	0.98		19.4
IX	7.6	285.8	51.0		0.15	1.92	1.07		10.3

картины, которая наблюдалась в последующий период. Количество *Cladocera* – 48.1% от общей численности зоопланктона – в 3–4 раза превышало показатели, характерные для последующих лет. По всему озеру расселился *Chydorus sphaericus*, его абсолютная численность в первой половине августа 1973 г. составляла от 5 до 18 тыс. экз./м³. Среди дафний преобладала *Daphnia cucullata*, почти отсутствовала *D. cristata*. Всюду по озеру интенсивно размножался *Mesocyclops leuckarti*.

1976 год характеризовался длительной холодной весной и холодным началом лета. После потепления в конце июля наблюдался интенсивный прогрев озера, сопровождавшийся установлением отчетливо выраженной температурной стратификации. Образовался обширный район, сдвинутый в юго-западную часть озера, с температурами от 2 м до дна 15.5–16.0°, тогда как поверхностные температуры достигали уже 20–23°. В зоопланктоне юго-западных районов озера отчетливо преобладала первая группа видов – диапомусы, *Heteroscore*, *Cladocera* и *Mesocyclops* встречались единичными экземплярами. В северо-восточной прогретой до дна части озера уже доминировали дафнии и *Mesocyclops* (летние теплолюбивые формы) – представители второй группы видов. Эта прогретая область озера занимала лишь небольшую его часть, поэтому в среднем по водоему среди ракообразных преобладали диапомиды. *Heteroscore* имела в этом году максимальную численность, количество *Cladocera* и *Mesocyclops* было небольшим. *Chydorus sphaericus* практически отсутствовали, дафнии почти не встречались. Среди *Cladocera* наиболее распространена была *Limnoscira frontosa* (табл. 20).

В 1974, 1975 и 1977 гг. – средних по температурным условиям – летний зоопланктон озера характеризовался относительно устойчивыми показателями: преобладанием *Copepoda* (90.0, 87.4, 83.7% соответственно), интенсивным развитием характерного для лета *Mesocyclops leuckarti* и небольшим количеством *Cladocera* (8.7, 12.6, 16.3%). 1976 и 1977 годы значительно различались по количественным показателям зоопланктона. В холодном 1976 г. в течение всего лета биомасса в озере была очень низкой. 1977 год, видимо, более благоприятный по температурным условиям, характеризовался богатым зоопланктоном, обычным для этого мезотрофного водоема (табл. 24).

Сопоставление обилия зоопланктона с температурой воды в 1975–1977 гг. показывает, что, кроме абсолютных значений температуры, большую роль играет ее сезонный ход, т.е. распределение тепла в течение вегетационного периода (табл. 24). Раннее прогревание воды в 1975 г., сравнительно высокие температуры в мае создали благоприятные условия для развития планктона, вследствие чего в этот срок отмечены максимальные величины его численности и биомассы.

ЗНАЧЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ПИТАНИИ
РЫБ-ПЛАНКТОФАГОВ¹

Оз. Белое имеет большое рыбохозяйственное значение. В годовых уловах доля рыб-планктофагов составляет в среднем по весу около 50%. В связи с этим при проведении комплексных исследований в 1976-1977 гг. большое внимание уделялось питанию рыб-планктофагов.

Первые сведения по питанию этих рыб в оз. Белом содержатся в работе И. Н. Арнольда (1925). В частности, он приводит некоторые данные по анализу содержимого кишечника снетка, ряпушки и чехони. К более позднему времени относятся исследования питания снетка, ряпушки, чехони Т. И. Бурмакиной (по: Морозова, 1955). В работе В. М. Володина, М. Н. Ивановой, С. И. Половковой и И. Е. Пермитина (1974) большое внимание уделяется питанию белозерского снетка. И. М. Изюмовой, Л. П. Тихомировой, З. С. Подаруевой (1977) приводятся данные по питанию снетка и чехони.

Материал по питанию рыб-планктофагов (синец, чехонь, снеток, ряпушка) был собран из траловых уловов в июле 1976 и 1977 гг. Траление проводилось в часы питания планктофагов по всей акватории озера. Исследуемые рыбы подвергались полному биологическому анализу: снимались размерные и весовые характеристики, определялась степень зрелости половых продуктов, жирность. Кишечники рыб фиксировались 10%-ным формалином. Всего исследовано 580 желудков рыб, из них синца - 138, чехони - 143, ряпушки - 127, снетка - 172. Обработка кишечника велась весовым методом (Методическое пособие..., 1974). Пищевые организмы определялись до вида. Анализ состава пищи проводился по возрастам. Коэффициенты пищевого сходства, индексы наполнения определялись по методу А. А. Шорыгина (1952), индекс элективности - по методу В. С. Ивлева (1955).

Для вычисления индекса элективности параллельно с тралением проводился сбор зоопланктона. Так, в июле 1976 г. (рис. 15) биомасса зоопланктона составляла 0.84 г/м³. На рачковый комплекс приходилось 90% всей биомассы зоопланктона, из них 78% составляли веслоногие и 22% ветвистоусые ракообразные. Среди копепод доминировали *Eudiaptomus gracilis* (41%), *Mesocyclops leuckarti* (19%), *Heteroscope appendiculata* (11.5%). Среди клadoцер ведущее место по биомассе занимали *Limnoscira frontosa* (12.5%) и *Daphnia longispina* (3.5%). Из коловраток массового развития

¹ Автор главы Т. С. Пихтова.

достигла колониальная форма *Conochilus hippocrepis*, численность которой в июле 1976 г. достигала 149.9 тыс.экз./м³, биомасса – 0.06 г/м³, что составило 9% биомассы всего зоопланктона. В июле 1977 г. (табл. 25) биомасса зоопланктона равнялась 0.72 г/м³. На рачковый комплекс падало 99% биомассы, из них 66% составляли веслоногие. Колониальная коловратка *Conochilus hippocrepis* в июльском зоопланктоне 1977 г. отсутствовала. Среди ракообразных доминировали те же виды, что и в июле 1976 г., хотя доля их по весу от всей биомассы зоопланктона изменилась: *Eudiaptomus gracilis* – 35% , *Heteroscope appendiculata* – 4, *Limnoscida frontosa* – 25, *Bosmina longispina* – 6, *Daphnia longispina* – 2.5%.

Главными объектами питания снетка (2+, 3+) в июле 1976 г. были веслоногие ракообразные, представленные почти целиком *Heteroscope appendiculata* (~8%); единично встречались *Eudiaptomus gracilis* и *Mesocyclops leuckarti*. Из ветвистых доминировала *Limnoscida frontosa* (17%); в небольших количествах наблюдались *Bythotrephes longimanus* и *Leptodora kindti* (2%). В июле 1977 г. ведущим организмом в пище снетка (1+–3+), как и в 1976 г., была *Heteroscope appendiculata* (22.5%), хотя доля ее по весу в пищевом комке сократилась; повысилось значение *Bythotrephes longimanus* (11.8%), *Daphnia longispina* (6.6%) и *Leptodora kindti* (4.4%) (табл. 25).

У 40% трехлетних особей в желудках были найдены личинки снетка. Рыбой питались преимущественно экземпляры, длина которых превышала 10 см: рыбная пища составляла более половины пищевого комка. 23% трехлеток единично использовали в пищу личинок и куколок хирономид. На использование старшими возрастными группами снетка собственной молоди и личинок хирономид указывает Т.И. Бурмакина (по: Морозова, 1955). Интенсивность питания снетка в июле 1976 г. составляла 127%, в июле 1977 г. – 149.8%; упитанность – 0.75%. Такой характер питания является обычным для этого вида, что подтверждается данными ряда авторов (Володин и др., 1974; Изюмова и др., 1977).

Качественный состав пищи синца (8+–10+) представлен 13 видами зоопланктеров. Основными компонентами являлись клadoцеры – 62% веса пищевого комка в 1976 г. и 58.4% в 1977 г., копеподы – соответственно 21 и 22%, *Conochilus hippocrepis* составлял 17% веса пищи в 1976 г., в 1977 г. отсутствовал. В июле 1977 г. в значительном количестве потреблялись личинки хирономид, которые в 1976 г. в пище синца встречались редко. Из клadoцер доминирующими видами были *Daphnia longispina* (5% в 1976 г., 24.5% в 1977 г.) и *Bosmina coregoni* (15 и 16.8% соответственно), *Limnoscida frontosa*, занимавшая в пищевом комке синца 25% по весу в 1976 г., совсем исчезла из рациона в 1977 г. Из копепод доминировали *Eudiaptomus gracilis* (10%), *Heteroscope appendiculata* (7.5% в 1977 г. и 5% в 1976 г.), *Mesocyc-*

Вид	Состав зоопланктона, % по весу	Синец			Чехонь			Ряпушка			Снежок		
		% по весу	встречаемость	индекс элективности	% по весу	встречаемость	индекс элективности	% по весу	встречаемость	индекс элективности	% по весу	встречаемость	индекс элективности
<i>Limnospida frontosa</i>	25	-	-	-	22.8	76.3	-0.05	33.5	92.3	0.15	10	23.5	-0.43
<i>Daphnia cucullata</i>	6	11.8	81.8	0.32	2.8	66.7	-0.36	1.3	46.2	-0.64	1.3	72.3	-0.56
<i>D. longispina</i>	2.5	24.5	100	0.82	7.5	66.7	0.5	5.0	15.4	0.33	6.6	82.5	0.45
<i>Bosmina longispina</i>	6	5.4	90.9	-0.05	0.9	53.3	-0.74	1.1	53.9	-0.69	1.7	70.6	-0.56
<i>B. coregoni</i>	1.2	16.8	90.9	0.87	1.7	60.0	0.17	0.9	69.2	-0.14	3.9	82.4	0.53
<i>Bythotrephes longimanus</i>	0.1	0.5	0.1	0.67	1.97	33.3	0.81	4.0	38.5	0.95	11.8	88.2	0.98
<i>Leptodora kindti</i>	0.1	1.0	18.2	0.82	1.8	53.3	0.9	-	-	-	4.4	52.9	0.96
<i>Heteroscope appendiculata</i>	4	7.5	72.0	0.3	-	-	-	40.0	100.0	0.82	25.5	41.2	0.73
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	35.7	10.0	74.0	-0.57	0.43	13.3	-0.98	9.7	7.7	-0.57	-	-	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	16.6	4.3	100	-0.59	0.1	26.7	-0.99	0.1	53.9	-0.99	-	-	-
<i>Ostracoda</i>	-	0.6	18.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chironomidae larve</i>	-	16.6	36.4	-	-	-	-	-	-	-	1.6	5.9	-
Прочие насекомые	-	-	-	-	7.8	20.0	-	4.0	38.5	-	-	-	-
<i>Fisces</i>	-	-	-	-	53.8	40.0	-	-	-	-	33.2	17.7	-
Средний индекс наполнения, %		34.4			40			52			108		
Коэффициент упитанности		1.55			0.88			1.3			0.75		
Средний размер, см		23.1			23			17			8.8		
Средний вес, г		193.3			115.8			66.2			5.7		
Количество исследованных рыб, экз.		76			69			81			98		

pops leuckarti (5%). В небольших количествах были встречены *Bosmina longispina*, *Bythotrephes longimanus*, ракушковые рачки остракоды и семена растений. Сходный спектр питания отмечает А. В. Коган (1965) для синца Цимлянского водохранилища. Индекс наполнения пищеварительного тракта синца в 1976 г. был высок – 102%, в 1977 г. – 34.4%; упитанность синца в этом году составляла 1.55 (табл. 25).

Пищевой спектр чехони (3+–7+) представлен 12 видами зоопланктона. Основными компонентами пищи являлись клadoцеры, рыбы (сеголетки и годовики ерша, окуня, единично судака) и воздушные насекомые. Руководящими формами среди клadoцер были *Limnoscida frontosa* (14% в 1976 г. и 22% в 1977 г.), *Daphnia longispina* (40 и 7.5% соответственно), *Leptodora kindtii* (17 и 1.8%), *Daphnia cucullata* (12 и 3%). В июле 1977 г. 53.8% пищи чехони длиной 23–31 см составляла рыба, 7.8% – воздушные насекомые. Рыбная пища, представленная молодью ерша, окуня и судака, встречается у 40% исследованных рыб. По данным И. З. Егеревой (1958), начиная с размера 14 см, у чехони из Куйбышевского водохранилища в пище встречались мальки рыб, а с 20–25 см чехонь уже в значительной мере становится хищником. Таким образом, молодь рыб занимает существенное место в пищевом рационе взрослой чехони как в оз. Белом, так и в других водоемах.

По данным Т. Н. Бурмакиной (по: Морозова, 1955), рыбы длиной до 30 см питались преимущественно босминой. По нашим данным, роль босмин в питании чехони в июле 1976 и 1977 гг. была невелика: редко превышала 7% веса пищевого комка. Интенсивность питания чехони в июле 1976 г. равнялась в среднем 125%, но 10% всех исследованных пищеварительных трактов были пустыми. В июле 1977 г. она составляла всего лишь 40%; упитанность рыб равнялась 0.88. Сходные данные по чехони получены Л. П. Тихомировой (Изюмова и др., 1977) для оз. Белого и Н. Я. Концевой (1972) – для оз. Ильмень.

Качественный состав пищи ряпушки (1+–4+) наиболее разнообразен и представлен 15 видами зоопланктеров. Основу питания составили ветвистоусые ракообразные (53% в 1976 г. и 40% в 1977 г.) и веслоногие (27 и 49% соответственно). *Conochilus hippocrepis*, занимающий значительную долю в питании ряпушки (20%) в 1976 г., в 1977 г. совершенно отсутствовал. Руководящие формы рачкового планктона: из клadoцер *Limnoscida frontosa* (22% в 1976 г. и 33.5% в 1977 г.), *Daphnia longispina* (6.5 и 5% соответственно); из копепод *HeterosCOPE appendiculata* (1.5 и 40%), *Eudiaptomus gracilis* (23 и 9%). Единично в желудках были встречены *Bythotrephes longimanus*, *Bosmina longispina*, *Leptodora kindtii*.

В июле 1977 г. в пище ряпушки отмечены воздушные насекомые (4%). Индекс наполнения желудка в июле 1976 г. составлял 114%, в 1977 г. – всего 52%; упитанность – 1.3. Аналогичный характер питания отмечен для ряпушки Чудского (Гальцова, 1974), Ладожского (Сальдау, 1953; Покровский, 1963) и Онежского озер (Мальцева, 1989).

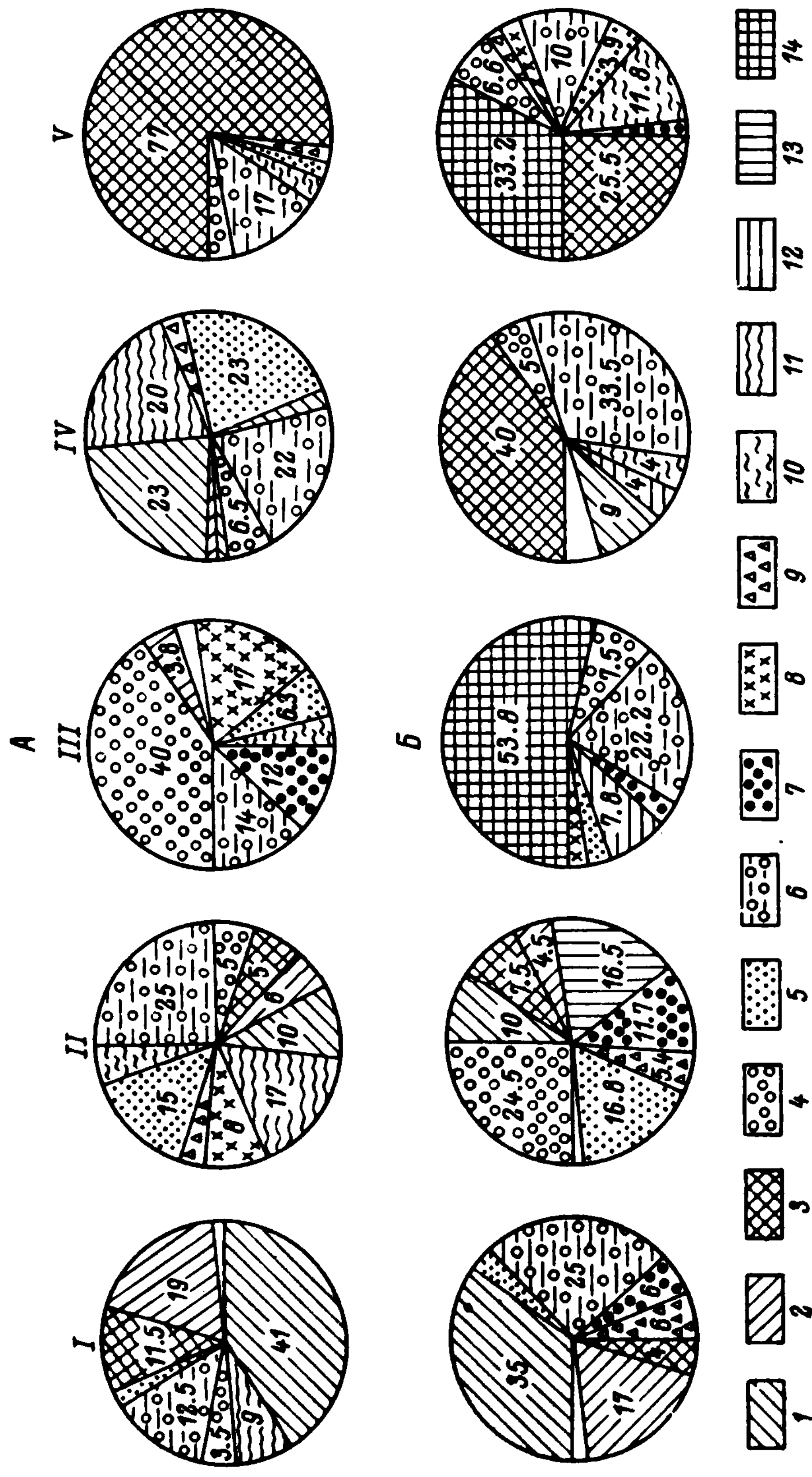


Рис. 15. Состав пищи рыб-планктофагов (% от веса тела).

А - июль 1976 г., Б - июль 1977 г. I - состав зоопланктона, II - синец, III - чехонь, IV - ряпушка, V - снеток.

1 - *Eudiaptomus gracilis*, 2 - *Mesocyclops leuckarti*, 3 - *Heterocopa appendiculata*, 4 - *Daphnia longispina*, 5 - *Bosmina coregoni*, 6 - *Limnosa frontosa*, 7 - *Daphnia cucullata*, 8 - *Leptodora kindtii*, 9 - *Bosmina longispina*, 10 - *Bythotrephes longimanus*, 11 - *Conochilus hippocrepis*, 12 - прочие зоопланктоны, 13 - Chironomidae larvae, 14 - Pisces.

Т а б л и ц а 26

Суточный баланс энергии рыб-планктофагов

Воз- раст	Средний сырой вес (U)		Среднесуточные весовые прирос- ты (P)		Трата энергии на обмен (R)		Траты энергии на генеративные процессы (P _г)		Среднесуточные рационы (C)		$K_1 = \frac{P}{C}$	$K_2 = \frac{P}{R+P}$	$V = \frac{K_2}{1-K_2}$	$\frac{R}{R+P}$
	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%				
Ч е х о н ь														
0+	2.5		0.084	2.225	0.334	5.731	-	-	0.597	9.945	0.224	0.280	0.388	0.720
1+	12.5		0.101	0.435	0.554	2.769	-	-	0.801	4.004	0.109	0.136	0.157	0.864
2+	31.5		0.134	0.312	1.037	2.412	-	-	1.484	3.405	0.092	1.114	0.129	0.886
3+	61.5		0.212	0.265	1.726	2.157	-	-	2.422	3.028	0.088	1.109	0.123	0.891
4+	102.5		0.255	0.203	2.488	1.991	0.024	0.019	3.459	2.767	0.074	0.093	0.103	0.907
5+	155		0.339	0.183	3.432	1.855	0.044	0.024	4.768	2.577	0.071	0.090	0.099	0.910
6+	222.5		0.422	0.162	4.537	1.745	0.054	0.021	6.265	2.411	0.067	0.085	0.093	0.915
7+	300		0.448	0.132	5.653	1.683	0.069	0.020	7.711	2.268	0.059	0.074	0.080	0.926
8+	390		0.559	0.128	6.984	1.587	0.087	0.020	9.597	2.167	0.058	0.073	0.079	0.927
С н е т о к														
0+	0.5		0.006	0.547	0.031	3.085	-	-	0.045	4.539	0.120	0.151	0.177	0.850
1+	2.4		0.009	0.231	0.051	1.343	-	-	0.075	1.968	0.117	0.147	0.172	0.853
2+	5.5		0.010	0.137	0.083	1.152	0.003	0.042	0.120	1.663	0.082	0.106	0.118	0.894
3+	8.4		0.012	0.107	0.119	1.028	0.004	0.038	0.170	1.465	0.073	0.094	0.104	0.906
С и н е ц														
0+	1		0.038	1.921	0.140	6.984	-	-	0.233	11.131	0.173	0.216	0.275	0.784
1+	5.2		0.042	0.494	0.272	3.237	-	-	0.392	4.663	0.106	0.132	0.153	0.868

Т а б л и ц а 26 (продолжение)

Воз- раст	Средний сырой вес (U)	Среднесуточные весовые прирос- ты (P)		Трата энергии на обмен (R)		Траты энергии на генеративные процессы (P _g)		Среднесуточные рационы (C)		$K_1 = \frac{P}{C}$	$K_2 = \frac{P}{R+P}$	$V = \frac{K_2}{1-K_2}$	$\frac{R}{R+P}$
	г	г	%	г	%	г	%	г	%				
С и н е ц													
2+	14.2	0.068	0.342	0.054	2.769	-	-	0.778	3.889	0.088	0.110	0.124	0.890
3+	27.5	0.086	0.244	0.876	2.503	-	-	1.202	3.435	0.071	0.089	0.098	0.911
4+	44	0.101	0.191	1.231	2.323	-	-	1.666	3.143	0.061	0.076	0.082	0.824
5+	63	0.112	0.154	1.601	2.193	-	-	2.141	2.933	0.052	0.069	0.074	0.931
6+	86.5	0.152	0.152	2.072	2.0720	0.025	0.025	2.811	2.811	0.054	0.068	0.073	0.932
7+	117.5	0.196	0.145	2.651	1.963	0.038	0.028	3.606	2.671	0.054	0.065	0.070	0.935
8+	155	0.224	0.128	3.279	1.874	0.044	0.025	4.433	2.533	0.051	0.064	0.068	0.936
9+	198.5	0.263	0.118	3.985	1.795	0.052	0.023	5.375	2.421	0.049	0.062	0.066	0.938
10+	248	0.290	0.106	4.736	1.728	0.071	0.026	6.372	2.323	0.046	0.058	0.061	0.942
11+	302.5	0.329	0.099	5.530	1.671	0.088	0.027	7.433	2.246	0.044	0.056	0.060	0.944
12+	361.5	0.340	0.087	6.353	1.621	0.104	0.027	8.496	2.167	0.040	0.051	0.054	0.949
13+	425	0.379	0.082	7.243	1.575	0.115	0.025	9.671	2.102	0.039	0.050	0.052	0.950
Р я н у ш к а													
0+	4.5	0.104	1.153	0.164	1.820	-	-	0.335	3.716	0.310	0.388	0.633	0.612
1+	27	0.119	0.265	0.334	0.742	-	-	0.566	1.259	0.210	0.263	0.356	0.737
2+	67.5	0.132	0.146	0.566	0.629	0.039	0.043	0.920	1.022	0.143	0.189	0.232	0.811
3+	115	0.140	0.100	0.791	0.565	0.060	0.043	1.240	0.886	0.113	0.151	0.178	0.849
4+	170	0.167	0.083	1.038	0.519	0.076	0.038	1.600	0.800	0.104	0.139	0.161	0.862

Для выявления отношения рыб к пищевым организмам нами был сосчитан индекс элективности. Излюбленной пищей для синца являются *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *Leptodora kindti*, *Bythotrephes longimanus*; для чехони - *Daphnia longispina*, *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindti*; для ряпушки - *Bythotrephes longimanus*, *Heteroscope appendiculata*, *Daphnia longispina*; для снетка - *Heteroscope appendiculata*.

На основании процентного состава содержимого пищеварительных трактов рыб можно судить, хотя и предварительно, о пищевых взаимоотношениях, существующих между разными видами рыб-планктофагов в оз.Белом. По методу А.А. Шорыгина (1952) были вычислены индексы пищевого сходства. В июле 1976 г. наибольшее пищевое сходство наблюдалось между ряпушкой и синцом (СП-коэффициент 73.6) в результате питания преимущественно *Limnosedalia frontosa* и *Bosmina coregoni*. В июле 1977 г. напряженность пищевых отношений между данными видами значительно ослабляется, СП-коэффициент не превышал 26%. Общими объектами питания для них в этот период были *Eidiaptomus gracilis* и *Heteroscope appendiculata*. Менее напряженные пищевые отношения сложились между чехонью и синцом (СП-коэффициент в 1976 г. 44%, в 1977 г. - 15.0%) в основном за счет *Daphnia longispina* и *Leptodora kindti*. Сходство пищевых спектров ряпушки и чехони в 1976 г. 31.4%, в 1977 г. 36% за счет потребления *Limnosedalia frontosa* и *Daphnia longispina*. В связи с тем что снеток питался преимущественно *Heteroscope appendiculata*, степень сходства состава пищи с другими планктофагами невелика. Индекс пищевого сходства с синцом составлял в 1976 г. 28%, в 1977 г. - 22.5%, с ряпушкой в 1976 г. - 23%, в 1977 г. - 38.8%, чехонью в 1976 г. - 19%, в 1977 г. - 22.5% в основном за счет *Heteroscope appendiculata*, *Limnosedalia frontosa* и *Daphnia longispina*.

Для решения вопроса об использовании рыбами-планктофагами кормовой базы водоема для ряпушки, чехони, синца и снетка нами были определены величины их пищевых рационов, рассчитанные методом баланса энергии (Винберг, 1956). При этом коэффициенты α и K принимались равными для синца 0.426 и 0.82 (Мельничук, 1975), для ряпушки и снетка - 0.549 и 0.76 (Рыжков, 1972), для чехони - те же, что и для синца. Максимальный вес гонад определялся для каждого возраста рыб в период, непосредственно предшествующий нересту. Продолжительность питания чехони и синца составляла 5 месяцев, ряпушки и снетка - 12 месяцев.

Помимо пищевых рационов, нами были вычислены коэффициенты K_1 и K_2 , характеризующие эффективность использования валовой и ассимилированной энергии пищи на рост, и коэффициент V , указывающий на взаимосвязь между дыханием и ростом особи (табл.26).

Как видно из приведенных данных, основная часть энергии, поступающей в организм рыбы с потребленной пищей, тратится на

энергетический обмен. Максимальные величины суточного рациона (в % от веса тела) отмечены на первом году жизни рыб. В июле 1977 г. у исследованных видов рыб он составлял 3.716–11.131%. У половозрелых особей величина относительных суточных рационов у синца снижается до 2.102, у чехони – 2.167, у снетка – 1.465, у ряпушки – 0.80. Аналогичную закономерность проявляют показатели степени использования энергии пищи на рост. Наибольшие величины K_1 и K_2 были у рыб на первом году жизни – 0.120–0.310 и 0.151–0.388. С увеличением возраста значения коэффициентов K_1 и K_2 снижаются, в частности, у ряпушки с 0.310–0.388 у сеголеток до 0.102–0.139 у пятилетних особей. Коэффициент V во всех случаях значительно меньше единицы, достигая максимальных размеров на первом году жизни. Подобную картину отмечает ряд авторов (Коган, 1971; Рыжков, 1972; Мельничук, 1975; Тихомирова, Изюмова и др., 1977).

Используя данные о промысловых запасах исследуемых рыб (гл. 6), их среднем весе и численности, мы рассчитали их годовые рационы по методу П.В.Тюрина (1972). Они составили для ряпушки 1.56 г/м², для синца – 3.7, для чехони – 2.08, для снетка – 2.43 г/м². Зная, какую долю занимает зоопланктон в рационе данных видов и принимая калорийность последнего в 0.6 ккал, мы определили степень использования ими продукции кормового зоопланктона. В 1977 г. чистая годовая продукция кормового зоопланктона была равна 12 ккал/м², из них ряпушка потребляла 12.68% (1.5 ккал/м²), синец – 25.6 (3.07), чехонь – 8.65 (1.04), снеток – 17.6% (2.12 ккал/м²).

РЫБНЫЕ РЕСУРСЫ¹1. Состав ихтиофауны

Первое рыбохозяйственное описание оз. Белого дано в работе Н. Я. Данилевского (1875). К сожалению, автор приводит далеко не полный список рыб, поскольку его внимание занимали рыбы, имевшие в то время промысловое значение. В первоисточнике этот ряд выглядит следующим образом: снеток, судак, лещ, стерлядь, язь, щука, сорога (плотва), ряпушка, чехонь, сопа (белоглазка). Указания о численности относятся только к ряпушке (очень мало), налиму (в небольшом количестве), белуге (иногда заходит), карасю (в озере очень мало, года 3–4 назад вовсе не было), линю и сазану (в очень небольшом количестве). Автор упоминает о наличии в озере окуня, ерша и уклей. Таким образом, согласно Н. Я. Данилевскому, в конце XIX в. в оз. Белом водилось не менее 18 видов рыб.

Состав ихтиофауны и относительная численность рыб в водоеме по материалам последующих исследований приведены в табл. 27. Отчленение оз. Белого от бассейна Верхней Волги Крохинской плотинной (1896 г.) привело к выпадению из состава рыбного населения проходных и полупроходных видов: белуги, осетра, стерляди, сазана. И. В. Кучин (1902) для оз. Белого указывает 29 видов, Л. А. Кучин (1929) – 29, П. Н. Морозова (1955) – 20 видов. Нами установлено наличие в озере 29 видов рыб, обитающих в нем постоянно или изредка заходящих (табл. 27). Численность отдельных рыб подтверждена кратко- и долгосрочным колебаниям.

2. Динамика промысла. Орудия лова

Промысел рыбы на оз. Белом издавна являлся традиционным занятием местного населения. Уровень рыбодобычи и видовой состав уловов отражены в сведениях промысловой статистики, которая ведется с 1931 г. (Тюрин, 1967).

Орудия лова, использовавшиеся местными рыбаками, отличались большим многообразием и самобытностью. Достаточно упомянуть уникальный способ артельного лова околоткой. Применение на лову как пассивных (рюси, вентеря, ризцы, сети, переметы), так и активных (различные виды неводов, мутники и тралы с парусных судов) орудий лова позволяло наиболее полно осваивать сырьевые

¹ Авторы главы Ю. С. Водоватов, В. А. Серенко.

Изменения состава ихтиофауны оз. Белого

Вид рыбы	Кучин, 1902	Кучин, 1929	Морозо- ва, 1955	Наши данные, 1978
Русский осетр <i>Acipenser guldentadti</i> Brandt, 1833	1			
Стерлядь <i>A. ruthenus</i> (L., 1758)	1			1
Белуга <i>Huso huso</i> (L., 1758)	1			1
Пелядь <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1788)				
Белозерская ряпушка <i>C. sardinella vesicus</i> Drjagin, 1933	++	++	++	++
Снежок <i>Osmerus eperlanus eperlanus m. spirinchus</i> Pallas, 1811	+++	+++	+++	+++
Щука <i>Esox lucius</i> L., 1758	+++	+++	+++	+++
Синец <i>Abramis balleus</i> (L., 1758)	+++	+	1	+++
Лещ <i>A. brama</i> (L., 1758)	+++	+++	+++	+++
Белоглазка <i>A. sapa</i> (Pallas, 1811)	+	+		+
Уклейка <i>Alburnus alburnus</i> (L., 1758)	++	+	+++	++
Жерех <i>Aspius aspius</i> (L., 1758)	+	+	+	+
Густера <i>Bliscea bjorkna</i> (L., 1758)	+	+	+	+
Карась <i>Carassius carassius</i> (L., 1758)	+	+		1
Сазан <i>Cyprinus carpio</i> L., 1758	1	1		
Пескарь <i>Gobio gobio</i> (L., 1758)	+	+	1	1
Верховка <i>Leucaspius delineatus</i> (Heckel, 1843)				

Голавль *L. cephalus* (L., 1758)
 Язь *L. idus* (L., 1758)
 Елец *L. leuciscus* (L., 1978)
 Чехомъ *Pelecus cultratus* (L., 1758)
 Голец *Phoxinus phoxinus* (L., 1758)
 Плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758)
 Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758)
 Линь *Tinca Tinca* (L., 1758)
 Щиповка *Cobitis taenia* L., 1758
 Голец *Nemacheilus barbatulus* (L., 1758)
 Угорь *Anguilla anguilla* (L., 1758)
 Налим *Lota lota* (L., 1758)
 Ерш *Acerina cernua* (L., 1758)
 Судак *Lucioperca lucioperca* (L., 1758)
 Берш *L. volgensis* (Gmelin, 1788)
 Окунь *Perca fluviatilis* L., 1758
 Подкаменщик *Cottus gobio* L., 1758

+	+	+	1	1	1
++	++	++	+	+	+
+	+	+	1	1	1
+++	+++	+++	+++	+++	+++
	+	+			
+++	++	++	++	++	++
+	+	+		+	+
					1
1	+	+	1	1	1
1	+	+			1
+	++	++	++	+	+
+++	+++	+++	+++	+++	+++
+++	+++	+++	+++	+++	+++
++	+	+	++	++	++
++	++	++	++	++	++
+	+	+			.

У с л о в н ы е о б о з н а ч е н и я: +++ - вид многочисленный, ++ - средней численности, + - малой численности, 1 - встречается единично.

ресурсы водоема. Вылов рыбы до середине 30-х годов составлял 7-14 тыс.ц (Данилевский, 1875; Кучин, 1929; Васильев, 1955).

Модернизация флота, появление тралов в 30-х годах, замена снастей из растительных материалов на капроновые в конце 40-х годов привели к еще большему усилению эксплуатации рыбных запасов водоема. Годовые уловы в этот период возросли до 10-14 ц (табл.28). В то же время вылов тралами большого числа молодежи ценных видов рыб, а также чрезмерная интенсивность промысла вызвали истощение рыбных запасов. В 1956 г. годовой вылов резко сократился, и в 1957 г. траловый лов был запрещен. Однако пагубные последствия применения тралов на оз.Белом прослеживаются вплоть до установления на водоеме режима водохранилища (1963-1964 гг.). Среднегодовые уловы за этот период составляли около 5 тыс.ц. После запрещения тралового лова промысловая база на озере подверглась коренной перестройке. Основное внимание было уделено добыче ценных видов рыб. Для этого использовались крупноячейные (60-70 мм) ставные и плавные сети, отлавливавшие в основном судака, леща и щуку. Весной, в период сетковой путины, выставлялись мелкоячейные ризцы и курляндки. По мнению И.Т.Негоновской (1975, 1977), структуру промысловой базы и практику промысла, установившихся на оз. Белом после ликвидации тралового лова, следует признать весьма прогрессивными. Именно это наряду с другими охранными мероприятиями позволило в короткий срок восстановить запасы ценных промысловых рыб. В период с 1967 по 1972 гг. уловы вновь возросли и составляли в среднем 11.8 тыс.ц в год (табл.28). Но поскольку в условиях вновь созданной промысловой базы основу уловов составляли сеток и крупный частик, отлов мелкочастиковых видов (плотва, чехонь, ерш, окунь, уклея) резко сократился. Если в 1939-1954 гг. уловы мелкого частика составляли в среднем 4.7 тыс.ц, то в 1967-1972 гг. - лишь 1.4 тыс.ц. В последующее пятилетие (1973-1977 гг.) на озере вновь наблюдается снижение уловов до крайне низкого уровня - в среднем до 5.8 тыс.ц. Причиной столь низких уловов явилось снижение численности сетка: его доля в общих уловах по озеру составляет обычно 30-35%, поднимаясь в отдельные годы (1971) до 57%. Падение численности сетка, а следовательно, и вылова в течение 1973-1977 гг. существенно сказались на общем объеме рыбодобычи.

В настоящее время промысел на водоеме ведется рыбаками рыболовческих колхозов „Советский рыбак“ и „Советская Россия“ и рыботороварной фермы колхоза „Путь Ленина“ с максимальной численностью рыбаков 104 человека. В 1954 г. насчитывалось 448 рыбаков. Характер использования орудий лова свидетельствует о четко выраженной сезонности промысла на оз.Белом. Зимой выставляются под лед крупноячейные (50-60 мм) ставные сети (около 6 тыс. шт.), после распаления льда в период весенней путины (май) - сетковые ризцы (до 300 шт.), мелкоячейные (крылья 12-14 мм, бочка 7-8 мм) и крупноячейные (крылья 30-36 мм, бочка 24-26 мм) курляндки (до 150 шт.), ставные сети (в среднем 1.2 тыс.шт.).

Вылов рыбы в оз.Белом с 1950 по 1977 г.

Вид рыбы	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963
Снеток	2552	4580	3020	3368	3646	2807	109	69	265	123	4753	568	169	34
Судак	2340	2614	2367	2523	3752	2132	1172	753	1439	2631	3673	1608	1816	1563
Берш*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	641	462
Лещ	500	918	712	954	1146	392	209	330	753	1023	1404	1082	2014	1170
Щука	87	120	462	138	195	207	224	142	170	209	373	178	280	252
Чехонь	869	1090	1379	795	1736	1934	412	299	591	583	369	178	107	75
Ерш	405	253	789	944	1912	1110	170	340	78	208	35	-	14	7
Уклея	439	394	694	349	834	428	252	-	-	98	31	-	29	3
Окунь	65	71	78	49	-	80	40	17	19	26	26	30	92	46
Плотва	119	108	116	96	-	119	160	18	12	-	43	57	17	15
Жерех	4	-	11	33	43	29	12	6	5	8	7	3	9	5
Налим	18	11	15	53	38	40	33	2	74	19	11	2	6	9
Язь	23	11	14	47	21	27	10	-	-	8	2	6	2	3
Ряпушка	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	50
Синец	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Мелочь	618	867	1120	920	952	303	300	96	384	9	1150	40	-	-
II группы														
Всего:	8039	11037	10777	10267	14276	9608	3103	2120	3772	6053	10812	3762	5229	3693

* До 1962 г. уловы берша входили в состав уловов судака.

Т а б л и ц а 28 (продолжение)

Вид рыбы	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
Снеток	186	1806	3313	4438	590	4192	3697	8429	4321	194	331	8	276	240
Судак	996	992	1773	2694	3990	2353	4587	2286	2455	1984	685	638	342	410
Берш*	179	383	549	340	460	430	421	308	250	153	85	72	28	43
Лещ	221	331	802	1079	725	673	1229	987	1476	1512	1045	1048	736	873
Щука	317	602	589	1072	1709	1390	1632	1171	1202	1095	819	1012	769	828
Чехонь	137	948	828	1189	1634	515	193	180	130	200	227	200	284	694
Ерш	1	-	-	-	1.4	-	217	200	885	900	1700	1200	-	-
Уклея	2	16	9	-	-	-	-	150	-	120	100	-	-	-
Окунь	23	74	104	147	195	115	408	210	111	151	56	55	37	46
Плотва	4	92	1.5	-	-	5.2	156	113	511	288	450	156	126	118
Жерех	11	9	1	12	94	33	31	9	10	16	7	3	1	1
Налим	14	36	13	20	29	142	63	41	46	47	53	53	24	15
Язь	14	33	18	17	9	6	146	31	12	13	40	23	12	17
Ряпушка	19	-	-	-	-	-	19	1	-	-	-	-	2	22
Синец	-	-	-	-	-	-	-	-	269	471	660	572	1041	1589
Мелочь III группы	92	54	78	131	391	-	-	-	-	535	310	278	410	727
Всего:	2222	6036	8372	11362	10090	10333	13314	14619	11679	7685	6649	5324	4092	5641

В летнее время лов практически отсутствует, эпизодически представляется ограниченное число курляндок и сетей. Осенью (сентябрь–октябрь) на лову используются плавные сети, буксируемые судами с мощностью двигателя 20–55 л.с. (в настоящее время около 15 сетей). Годовой вылов распределяется по сезонам следующим образом: зимний подледный лов (4 месяца) – дает 31%, весенняя путина (май) – 44, летний лов (3 месяца) – 6, осенняя путина (2 месяца) – 19% рыбодобычи. Указанное соотношение в течение последних пяти лет остается почти неизменным.

3. Краткая промыслово-биологическая характеристика рыб

С н е т о к. Белозерский снеток – ценный и самый массовый промысловый вид. Его уловы с 1939 по 1977 г. колебались от 8 до 8000 ц. Обычно средние уловы снетка составляют 2.0–2.5 тыс. ц в год. Резкие колебания численности этой рыбы – явление обычное для большинства крупных водоемов Северо-Запада, где он обитает (озера Ильмень, Псковско-Чудское, Селигер и др.). Продолжительность снетковой депрессии составляет обычно 4–5 лет, затем численность его восстанавливается. Причины данного явления до конца не изучены, хотя поиски решения этой проблемы ведутся давно. Понимание их окажет неоценимую помощь при долгосрочном прогнозировании. Ряд авторов указывают на существование связи колебаний численности снетка с гидрометеорологическими факторами (Тюрин, 1967; Негоновская и др., 1977) и солнечной активностью (Бессонов, 1977).

В настоящее время промысел снетка в оз. Белом ведется парными ризцами и мелкочейными курляндками весной в период нерестового хода. Существовавший ранее лов нагульного снетка неводами зимой и тралами и неводами осенью (Кучин, 1902; Васильев, 1955) сейчас упразднен.

Основные нерестилища снетка расположены в нижнем течении рек Ковжи и Кемы, где в период снетковой путины сосредоточивается основная часть рыбаков и орудий лова. Сроки и продолжительность нерестового хода снетка различны и зависят от гидрометеороусловий года (водность, скорость прогрева воды, ледовая обстановка и т. п.). Так, в 1950 г. (Морозова, 1955) ход снетка на нерестилища продолжался с 24 IV по 10 V при температуре воды в реке от 5.8 до 10.2°, в 1976 – с 13 по 20 V при 5–9°, в 1977 – с 8 по 14 V при 7–11°, в 1978 г. – с 9 по 19 V при температуре воды 5.3–14°. В 1978 г. максимальный улов снетка за сутки (343 ц) наблюдался 13 V при температуре воды 7.6°.

Основным фактором, способствующим образованию нерестовых скоплений снетка, является, по-видимому, приток весенних вод, имеющих более высокую температуру, чем озерные водные массы. Этот приток организует и ориентирует рыбу, указывая направление нерестовой миграции. Подтверждением этому служат наблюдения

за особенностью нерестового хода снетка в 1977 г. Как известно, весной 1977 г. в оз. Белом наблюдался повышенный уровень воды на фоне уменьшения проточности, так как плотина Шекснинского гидроузла пропускала объемы, рассчитанные для среднего по водности паводка. В результате подход нерестового снетка в дельте р. Ковжи был незначительным. В то же время его нерестовые скопления отмечены в устьях большинства мелких рек (Куность, Мегра, Куй, Боровка, Ухтома), впадающих в озеро, чего ранее не наблюдалось.

Снеток относится к видам с коротким жизненным циклом: к 4-му году жизни большая часть его погибает. Основная масса особей созревает к 2 годам, однако часть рыб, преимущественно самцов, становится половозрелой на 1-м году жизни. Обращает на себя внимание значительное увеличение числа трехгодовиков, особенно в 1978 г. Размеры нерестового снетка колеблются в пределах 5.6–14.3 см. Средние размеры снетка составили в 1976 г. 7.7 см, в 1977 – 7.5, в 1978 г. – 9.1 см. Соотношение самцов и самок в период нереста близко к 2 : 1. Средняя плодовитость белозерского снетка составляет 2350 икринок (Морозова, 1955).

В настоящее время численность снетка восстанавливается. В путину 1978 г. было поймано 1300 ц снетка. Есть все основания надеяться, что в ближайшие 2–3 года уловы снетка достигнут 2.0–3.0 тыс. ц.

С у д а к. На протяжении многих десятилетий этот самый ценный (в середине XIX в. – второй по ценности после стерляди) и в то же время наиболее характерный представитель ихтиофауны оз. Белого. Во второй половине XIX в. в связи с направленностью местного рыболовства на вылов снетка промысел судака был недостаточно напряженным (Данилевский, 1875). В последующие два десятилетия в результате резкого уменьшения численности стерляди судак становится самым ценным промысловым видом. К этому времени относится значительное усиление его промысла. Так, И. В. Кучин (1902; с. 29) указывает, что „судак составляет наиболее крупную и преобладающую породу, которая ловится в течение всего года всевозможными способами и тем не менее – неимоверно быстро размножается“. Кроме усиления сетного лова, направленного на добычу крупного частика вообще, в это время развивается специализированный лов судака переметами. В летний период 1901 г. переметами было выловлено 533 ц судака (Кучин, 1902). Этот вид лова давал в основном крупного судака. Так, в 1950 г. его доля в уловах составила 92.5% (Васильев, 1955). К середине 50-х годов лов переметами практически прекратился. С 1912 г. также до середины 50-х годов на озере применялся трудоемкий, но выгодный зимний лов околоткой. Судак в уловах околоткой составлял 54–70% по весу, что обеспечивало до 40% его годовых уловов.

Плавные сети в настоящее время – основные орудия лова судака в осенний период – появились на водоеме в 1931 г. Однако в предвоенный период этот вид лова развития не получил, так как не смог конкурировать с траловым ловом, появление которого относится к

1934 г. В траловых уловах судак составлял 13–46%. В начале 50-х годов тралями вылавливалось до половины годовых уловов судака. В это же время на лову появляются негниющие сети из капроновой нитки. Поэтому сетной лов начинает проводиться практически круглогодично (Васильев, 1955).

В середине XX в. судак становится основной промысловой рыбой в озере. Его уловы с 1939 по 1954 г. составили в среднем 24.1% всех уловов по водоему. Это позволило П.Н. Морозовой (1955) охарактеризовать оз. Белое как типичный судачий водоем. В настоящее время промысел судака осуществляется ставными сетями (преимущественно зимой) и плавными сетями (в основном осенью).

Белозерский судак в течение всего года практически не покидает пределов озера. Только в мае, преследуя нерестового снетка, он заходит на небольшое расстояние и в незначительных количествах на мелководья Ковжинского разлива. В это время он сталкивается в северо-западной части озера, на путях нерестовой миграции снетка. В конце второй декады мая половозрелый судак в массе появляется в прибрежной части озера в районах Киснемских гряд, на каменистых участках дна у деревень Кустово и Ухтома. В середине лета повышенные концентрации судака наблюдаются также в северо-западной, юго-западной и юго-восточной частях озера. С началом осеннего похолодания судак начинает отходить от берегов. Его скопления в целом смещаются в северо-восточном направлении. Глубокой осенью (в середине октября) он создает высокие концентрации в северо-восточной части озера, на расстоянии порядка 10 км от берега. В этом районе и ведется основной лов судака плавными сетями.

Следует отметить, что судоходство уже отразилось на распределении судака. В навигационный период, согласно проводимым с 1976 г. траловым съемкам, в районе фарватера, пересекающего озеро с северо-запада на юго-восток, плотность скоплений судака значительно меньше, или же он вовсе здесь отсутствует. В зимний период наиболее удачный промысел судака разворачивается в северной части озера, на участке от с. Киснема до фарватера Волго-Балта, и в юго-западной части. Максимальные размеры судака в уловах, наблюдаемые в различные годы, значительно меняются. Они определяются в первую очередь интенсивностью промысла и набором применяемых орудий лова в последний, предшествующий вылову, примерно десятилетний период.

В конце XIX в. судак изредка достигал веса 30 фунтов (12 кг). Несколько ранее (Кучин, 1902) в уловах нередко встречались пудовые (16 кг) судаки. Развитие к началу XX в. сетного лова и лова судака переметами быстро сказалось на максимальных размерах вылавливаемых рыб. В 1925 г. судак уже в редких случаях достигал веса 4 кг, в 1931 г. его максимальный размер составил 59.7 см (около 3.5 кг). В послевоенный период в связи с реконструкцией промысловой базы и тактики промысла на водоеме размеры наиболее крупных экземпляров судака увеличились. В 1950 г. был пойман судак длиной 87 см и весом 9.5 кг (Морозова, 1955), в 1972 г. – 82 см

и 7.0 кг. В 1977–1978 гг. нам неоднократно встречались экземпляры длиной 76–83 см и весом 8.1–10.0 кг. Достоверно известно, что зимой 1977 г. в оз. Белом был пойман судак весом 12 кг.

Для судака характерен половой диморфизм в размерах. Из нескольких тысяч исследованных нами экземпляров наиболее крупный самец имел длину 69 см и вес 6.12 кг. В то же время, согласно нашим материалам, средний вес самцов всех размеров во все сезоны года незначительно превышает средний вес самок той же длины, и только в редких случаях самцы оказались легче их. Наиболее варьируют размеры рыб в первых шести годовых классах. В этой связи следует упомянуть, что основой питания судака в этих возрастах служит снеток – рыба, запасом которой свойственны резкие колебания. Кроме того, темп роста судака зависит и от численности других хищников, питающихся снетком (в первую очередь берша), так как она наряду с урожайностью поколений самого судака определяет обеспеченность молоди судака пищей.

П. Н. Морозова (1955) указывает, что судак независимо от водоема обитания обычно кормится той рыбой, которая преобладает в водоеме. Оз. Белое – общепризнанный пример снетково–судачьего водоема. И действительно в питании судака снеток занимает первое место. Однако очевидно, что потребление столь мелкой рыбы, как снеток, несмотря на его исключительную массовость в озере, при достижении судаком определенных размеров становится энергетически невыгодным. Уменьшение роли снетка в питании происходит закономерно, но в зависимости от численности популяции судака при больших или меньших его размерах. Снеток служит основной пищей молоди судака и существенным добавочным компонентом в рационе взрослых рыб длиной 55–60 см. При длине рыб свыше 60 см снеток в их пище не встречается. Судаки в 61–75 см питаются чехонью, плотвой и ряпушкой.

Начало хищного питания судака совпадает с достижением длины 6.0–7.7 см, что случается осенью 1-го года жизни или весной 2-го. В целом рост сеголетков сильно замедлен из-за высокой численности планктофагов, потребляющих тот же рачковый планктон: снеток, чехонь, синец. Годовалые судаки длиной 6.0–9.2 см в мае питаются исключительно снетком (Морозова, 1955, 1956). Рацион судака, перешедшего на хищное питание, в различные годы насчитывает 5–10 компонентов, причем в число рыб, поедаемых судаком, входят только виды, имеющие достаточно высокую численность в водоеме: кроме снетка и ерша, в разные годы в желудках судака отмечены чехонь, судак, берш, укля, ряпушка, лещ, щука, синец, плотва. Сам судак как пищевой объект в настоящее время скорее случайный компонент, чем постоянный. Так, в 1976–1977 гг. он был отмечен в пище только 6 судаков из 807.

В годы с малым потреблением снетка судак переходит на питание ершом. Так, в 1950 г. частота встречаемости снетка и ерша составила соответственно 29.6 и 9.6% (Морозова, 1955), в 1969 – 63.0 и 21.2, в 1971 – 28.0 и 52.6, в 1972 – 6.0 и 51.5%, в 1976 г.,

согласно нашим данным, в 42.5 и 3% наполненных желудков. Как уже отмечалось, высокие летние температуры в 1972 г. были губительными для снетка, поэтому осенью он встречался в пище судака в незначительных количествах. Удачный нерест 1976 г. восстановил запасы снетка. Как следствие они отмечались в 28.7% наполненных желудков судака.

По данным 1976–1977 гг., для белозерского судака характерны слабое наполнение желудков и в то же время довольно высокая степень ожирения внутренностей. Зимой судак продолжает питаться. Понижение жирности в летнее время по сравнению с весной связано с энергетическими потерями в организме взрослых рыб во время нереста. В целом в 1977 г. судак имел более высокую накормленность и жирность, что мы связываем с увеличением численности снетка.

Для судака в течение почти целого года характерна значительная зараженность жаберными паразитами, различными видами микроспоридий и веслоногих рачков. В жаркое летнее время судак очищается от микроспоридий. Широко распространенное в конце 40-х–начале 50-х годов заболевание – фибросаркома – в последние годы практически не отмечается. По данным Г.К.Петрушевского (Кудрявцева, 1960), фибросаркома встречалась у 30.5% судаков весной и у 77% осенью. В 1976–1978 гг. судак, пораженный этим заболеванием, встречался в количестве 1 экз. на тысячу исследованных.

Половое созревание самцов и самок происходит в разном возрасте. Самцы белозерского судака созревают на 4–6-м году жизни при длине от 22–24 см. Самый мелкий половозрелый экземпляр, отмеченный нами в 1977 г., имел длину 18 см, вес 75 г и возраст 3 года. Наиболее крупный незрелый самец в 7-годовом возрасте имел длину 42 см и вес 1025 г.

В последние годы в нересте обычно впервые участвуют 6-годовалые самки длиной не ниже 32 см. За 1976–1977 гг. нам встретилась единственная зрелая 5-годовалая самка длиной 30 см и весом 385 г. Массовое созревание самок происходит в 6–7-годовом возрасте при длине 35–40 см; выше 43 см все самки половозрелые. Малые размеры впервые созревающих рыб в последние годы связаны с длительной (начиная с 1972 г.) депрессией запасов снетка. В начале 50-х годов, когда запасы снетка в водоеме были на довольно высоком уровне, самки созревали в том же возрасте, но при длине более 35 см (Морозова, 1955).

Белозерский судак в сравнении с судаком из других водоемов не отличается высокой плодовитостью. В наших сборах среди 107 самок минимальная абсолютная плодовитость (21.7 тыс.икринок) была отмечена у 6-годовалой самки длиной 34.5 см и весом 555 г. Наибольшую плодовитость (1677 тыс.икринок) имела 16-годовалая самка длиной 74.5 см и весом 7240 г. Средняя плодовитость самки облавливаемой части стада составила в 1977 г. 361.7 тыс.икринок при средней расчетной длине 51.2 см и в возрасте полных 9 лет. Относительная плодовитость при этом равнялась 145.8 икринок на 1 г веса тела.

Корреляция абсолютной плодовитости белозерского судака с длиной, возрастом и весом очень тесная ($r = 0.87-0.89$). Даже самые старые самки в стаде физиологически полноценны: как абсолютная плодовитость, так и диаметр выметываемой ими икры выше, чем у более молодых. Корреляция диаметра икры с возрастом более слабая, но тем не менее достоверная ($r = 0.32$).

Нерест судака в зависимости от температуры происходит в первой половине мая—в середине июня. Максимальная продолжительность нерестового периода составляет около месяца. Температура воды на нерестилищах колеблется от 9.8 до 16.1° (Морозова, 1955; Чиркова, 1959). В 1977–1978 гг. нерест судака прошел в третьей декаде мая. После нереста гонады судака довольно быстро восстанавливаются и в середине июля начинают переходить на 3-ю стадию зрелости, а в середине сентября — на 4-ю. Зимует судак с гонадами в 4-й стадии зрелости. Примерно за неделю до нереста яичники начинают переходить на 4–5-ю стадию.

До зарегулирования водоема нерестилища судака располагались на песчаных и каменисто-галечниковых грунтах в прибрежье северной, юго-восточной и юго-западной частей озера. Судя по нахождению личинок и молоди на ранних стадиях развития, а также поимкам отнерестившихся самок во время тралений в мае 1977 г., расположение нерестилищ осталось прежним. Однако уровень воспроизводства судака к настоящему времени заметно снизился в результате сокращения годовых уловов судака (табл. 28) и уменьшения численности младших возрастных групп в промысловом стаде (табл. 29).

Для иллюстрации приведем расчетные величины промыслового запаса судака за ряд лет: 1971 г. — 10.0 тыс. ц, 1972 — 8.0, 1973 — 6.5, 1974 — 3.5 (Негоновская, 1975), 1975 — 3.0, 1976 — 2.1, 1977 г. — 2.3 тыс.ц. При этом, если численность 4–6-летних особей в уловах 1962 г. составляла 48%, то в 1969–1971 гг. — 35–50%, в 1972–1974 — 15–50, в 1976–1977 гг. — 5.2–6.1%.

Причины снижения численности вновь нарождающихся поколений и в целом сокращение запасов судака до сих пор однозначно не определены. Не лишено веских оснований предположение о заилении его нерестилищ. Другой причиной рассматривается затяжная депрессия запасов снетка — наиболее полноценного корма молоди судака.

В ближайшие годы намечается некоторое увеличение уловов судака за счет вступления в промысел единственного урожайного поколения 1972 г. Этот год — самый теплый и маловодный из числа последних лет — дал начало целому ряду бесснетковых лет. В то же время он оказался благоприятным для нереста судака, берша и некоторых других видов. Росшее в период снетковой депрессии и острой пищевой конкуренции поколение судака 1972 г. представлено маломерными особями. Так, если в 1976 г. пятилетки (4+) имели среднюю длину 26.8 см и вес 260 г., то в 1977 г. длина шестилеток (5+) составила в среднем 30 см, вес — 350 г, в 1978 г. (по предварительным данным) длина семилеток (6+) была около 33 см и вес примерно 480 г. Таким образом, годичный прирост рыб этого

поколения составляет 3 см вместо обычных 5–6 см. Поэтому, учитывая сохранение темпов естественной смертности, нельзя рассчитывать на значительное увеличение уловов судака. Общий вылов в 1980–1982 гг. предполагается на уровне 700–800 ц против современных 400–450 ц.

Процесс заиления нерестилищ имеет необратимый характер. В настоящее время рассматривается вопрос об искусственном воспроизводстве запасов этого вида. Эксперимент постановки 300 судачьих нерестилищ, проведенный в 1978 г. на местах естественного нереста судака, показал наряду с высокой трудоемкостью данного метода его полную бесперспективность в условиях оз. Белого. Все искусственные нерестилища вследствие ветрового перемешивания воды, обычно сильного в конце мая–начале июня, оказались покрытыми толстым слоем ила. Нам представляется более перспективным специализированное нерестово-выростное хозяйство. Хозяйство мощностью около 6 млн. сеголетков в год (его площадь составит всего 60 га) обеспечит промвозврат на уровне 3–3.5 тыс. ц ежегодно, т.е. на уровне уловов судака в доводохранилищный период.

Щ у к а. Среди рыб оз. Белого щука как промысловый вид занимает важное место. После судака это наиболее ценный биологический мелиоратор водоема.

В доводохранилищный период щука в озере была малочисленным видом, ее уловы поддерживались на уровне 100–400 ц в год. После зарегулирования озера численность щуки резко возросла, ее уловы в 1967–1977 гг. в среднем составили 1154 ц (табл. 28). Подобные вспышки численности щуки на первом этапе существования водохранилища – явление обычное. Однако в условиях водохранилища с зимней сработкой уровня вслед за первыми урожайными поколениями следуют средне- и малочисленные, вследствие чего уловы щуки снижаются. Такая картина наблюдалась на большинстве волжских водохранилищ (Лалицкий, 1965; Кожевников, 1972; Ильина, Небольсина, 1976, и др.). На оз. Белом такого, к счастью, не произошло. Как свидетельствует возрастной состав уловов (табл. 29), в настоящее время пополнение промыслового стада щуки весьма стабильное. Это говорит о том, что в новых условиях щука размножается достаточно эффективно и запасы ее растут. Более того, поскольку в настоящее время основу промышленных уловов (82%) составляет щука в возрасте 5+–7+, вылов ее должен быть увеличен.

Для нереста щука использует обширные мелководья западного побережья, а также предустьевые участки мелких рек, впадающих в озеро. Икра откладывается на затопленный кустарник и остатки высшей водной растительности. Температура воды на нерестилищах 6–12°.

Вопрос о роли щуки в ихтиоценозе оз. Белого в настоящее время достаточно спорный. Существует мнение (Негоновская, 1975; Негоновская и др., 1977), что высокая численность этого вида в водоеме нежелательна, так как щука конкурирует в питании с судаком, а также в значительных количествах потребляет его молодь. Резуль-

Возрастной состав промысловых уловов рыбы (%) оз.Белого

Год	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
С у д а к								
1962	—	—	12.0	36.0	13.0	15.0	12.0	10.0
1969	0.25	1.5	4.0	38.0	25.0	7.0	15.5	5.0
1971	—	2.0	14.0	34.0	15.0	22.0	5.0	3.3
1972	—	—	1.6	13.6	44.2	18.1	15.0	4.6
1973	—	1.2	6.5	14.8	46.6	20.5	5.1	3.0
1974	19	19.5	18.0	13.0	10.0	18.0	11.6	5.6
1976(весна)			1.9	4.2	14.4	27.0	10.6	8.8
1977(загод)		0.1	0.6	4.5	19.7	27.4	15.4	7.8
Л е щ								
1969	—	2	28	54	15	1	—	—
1971	—	—	—	0.2	21	64	8.7	5.7
1972	—	—	—	1.3	6.2	28.0	52.0	9.8
1973	—	—	—	1.7	7.9	28.8	50.1	11.2
1974	—	—	—	0.6	2.5	7.6	17.3	17.0
1975	1.5	6.7	7.9	5.7	3.4	5.9	23.4	18.2
1976	—	0.2	11.3	1.9	1.5	3.1	9.4	23.2
1977	—	0.4	1.1	35.5	5.4	1.8	1.6	4.1
Щ у к а								
1971	0.2	0.8	7	37	28	19	6	1.5
1972	—	0.2	0.3	3.0	17.0	40.0	32.0	6.0
1973	0.8	3.7	11.7	22.0	32.6	20.0	7.1	1.0
1974	13	21.5	25	23	12	3	1.2	1.0
1975	7.3	23.2	18.6	23.8	22.2	1.4	3.2	0.3
1976	—	5.9	51.1	20.2	9.6	3.2	3.2	2.1
1977	2.0	4.1	7.3	24.1	42.0	16.0	2.0	0.6

10+	11+	12+	13+	14+	15+	Количе- ство, экз.	Литературный источник
(осень)							
1.4	0.6	-	-	-	-	5178	Тихомирова
3.0	0.75	-	-	-	-	950	Негоновская
2.0	1.4	0.5	0.3	0.4	0.1	1283	
1.1	1.2	0.6	-	-	-	988	
1.1	-	-	-	-	-	1020	
2.5	1.3	0.5	0.3	-	-	633	
11.6	7.9	4.7	4.2	0.9	1.9	715	Наши данные
1.8	5.2	7.5	4.6	1.9	3.6	827	
(осень)							
-	-	-	-	-	-	730	Негоновская и др., 1977
0.3	0.1	-	-	-	-	1170	
1.5	0.9	0.2	-	-	-	1425	
0.3	-	-	-	-	-	1104	
24.4	15.0	10.0	5.5	-	-	814	
15.7	10.3	0.8	0.6	0.8	-	610	Наши данные
24.2	19.0	5.4	0.6	0.2	-	524	
10.3	19.3	13.6	5.5	1.4	-	695	
(осень)							
0.5	-	-	-	-	-	1000	Негоновская и др., 1977
2.0	-	-	-	-	-	910	
0.2	-	-	-	-	-	617	
-	-	-	-	-	-	390	
-	-	-	-	-	-	344	Наши данные
2.6	2.1	-	-	-	-	615	
1.3	0.6	-	-	-	-	470	

таты наших наблюдений показали, что в настоящее время судак является скорее случайным компонентом в пищевом рационе щуки. Если в 1972 г. он составлял более 20% встречаемости, то в 1976–1978 гг. не более 4% содержимого желудков щуки.

Спектр питания щуки шире, чем у судака, поскольку она использует для нагула в основном побережье. Судак же большей частью придерживается открытой части. Поэтому опасения, что в современных условиях в озере может произойти замещение судака щукой, на наш взгляд, несколько преувеличены, и проведение специализированного отлова щуки в нерестовый период с целью подрыва ее запасов нецелесообразно. Уменьшение стада хищников в водоеме неизбежно вызовет пропорциональное увеличение численности малоценных видов рыб, в первую очередь плотвы, ерша и окуня, запасы которых в озере в настоящее время достаточно велики и почти не используются промыслом. Вне всякого сомнения, промысел щуки необходимо вести более интенсивно, чем он ведется в настоящее время, но в пределах, позволяющих оптимально эксплуатировать ее запасы.

Л е щ . В оз. Белом не создает высокой численности. В 1950–1963 гг. уловы этой рыбы колебались в пределах 209–2014 ц и составляли в среднем 15% общего вылова (табл. 30). В течение 1964–1977 гг. доля леща в общем улове составила около 13%.

Регулярные наблюдения за состоянием популяции леща оз. Белого ведутся с 1969 г. (Негоновская и др., 1977). Установлено, что в 1969–1975 гг. основную массу уловов (более 50%) составляли особи 1964–1966 гг. рождения, т.е. урожайных поколений первых лет залива водохранилища (табл. 29). Поколения последующих лет были малочисленными, их доля в промысловых уловах невелика. Использование с 1975 г. для сбора материалов частикового трала позволило обнаружить присутствие леща урожайного поколения 1972 г. А в 1977 г. он составлял уже 35% годового вылова леща по водоему. Существует мнение, что в условиях стабилизации уровня режима водохранилища нерестовый субстрат для леща отсутствует и эффективность его икрометания крайне низка (Негоновская, 1975). Но очевидно, что в 1972 г. сложился такой комплекс факторов, который способствовал успешному нересту леща и обеспечил высокую выживаемость его молоди на ранних этапах онтогенеза.

До исчезновения поймы озера лещ размножался на заливаемых берегах северного и восточного побережий, покрытых мягкой луговой растительностью (Чиркова, 1959). В современных условиях скопления крупного леща в нерестовый период наблюдаются в междуречье Ковжи и Кемы, а также в разливах Чалексы и Мегры. Возможно, в этих местах и происходит нерест леща. Нерестовым субстратом могут служить затопленный кустарник, отмытые корневища растений, кромки торфяных островов, заросли тростника. К сожалению, постройка в 1974–1978 гг. искусственных нерестилищ в местах предполагаемого нереста леща оказалась безрезультатной. В условиях повышенного волнового режима озера рамовые конструкции были разрушены или выброшены на берег.

Т а б л и ц а 30

Запасы рыб оз. Белого и их промысловое изъятие (по результатам траловых съемок)

Вид и категория рыб	1976 г.		1977 г.		1978 г.	
	запас, ц (осень)	годовой вылов, ц	запас, ц (осень)	годовой вылов, ц	запас, ц (осень)	вылов за 9 месяцев, ц
Судак крупный	2100	342	3000	410	2600	323
Судак мелкий	800	28	1400	43	2100	39
Берш	300		1500		1000	294
Лещ крупный	1900	510	1100	499	600	243
Лещ мелкий	2900	226	3900	326	3900	588
Щука	3700	769	3500	828	3600	1
Ряпушка	2300	2	2400	22	2800	857
Синец	5500	1041	3700	1589	5300	470
Чехонь	4200	284	2200	694	2700	152
Плотва	2000	410	2500	118	2200	65
Окунь	1100	37	3000	46	1300	354
Ерш	1100	410	2400	727	900	

П р и м е ч а н и е. К категории „крупный“ отнесены экземпляры вида, достигшие промысловой длины: судак - 40 см, лещ - 30 см.

Снижение средней длины и навески леща поколений 1964–1966 гг. по сравнению с предыдущими отмечено И.Т.Негоновской (1975, 1977). Еще более низкий темп роста наблюдается у леща 1972 г. Тугорослость леща урожайных поколений связана с ограниченностью кормовой базы на фоне обостренной внутри- и межвидовой пищевой конкуренции. В оз.Белом конкурентами леща в питании являются ерш и частично окунь.

Нам представляется, что в будущем в оз.Белом уловы леща будут поддерживаться на уровне среднемноголетних (900 ц) за счет периодического появления высокоурожайных поколений.

Б е р ш. Типично речная рыба. Проник в оз.Белое из Шексны и акклиматизировался здесь. И.В.Кучин (1902, с.24) называет берша среди самых характерных и ценных промысловых рыб. Внешним видом и вкусовыми качествами берш схож с судаком и конкурирует с ним в питании. При значительно меньших размерах он потребляет корм, свойственный младшим возрастным группам судака. Поэтому при появлении урожайных поколений судака темп роста берша снижается, естественная смертность возрастает. Уловы берша всегда были невелики.

Максимальная наблюденная длина самцов берша 37 см, вес – 915 г, возраст – 11+. Самки крупнее и живут дольше, их предельная длина 42.5 см, вес – 1375 г, возраст 13+.

В последние годы благодаря появлению высокоурожайного поколения 1972 г. запасы берша возросли и составили в 1976 г. 300 ц, в 1977 – 1500, в 1978 г. – 1000 ц. Темп роста берша этого поколения невелик: средняя длина в 1977 г. (возраст 5+) составила 21.6 см, в 1978 г. (возраст 6+) – 24.7 см.

В настоящее время как самцы, так и самки начинают созревать в возрасте 4+: самцы при длине от 19 см и весе 140 г, самки при длине 20–22 см и весе 145–195 г. Индивидуальная плодовитость берша, согласно П.Н.Морозовой (1955), значительно ниже, чем судака, – 109 тыс.икринок. Половой цикл берша не отличается от полового цикла судака. Нерестится берш в те же сроки, что и судак.

Характерным для него является отсутствие паразитических организмов, развивающихся на жабрах судака, – микроспоридий и веслоногих рачков.

С и н е ц. В настоящее время многочислен. Имел высокую численность в конце прошлого века (Кучин, 1902). Затем, после строительства Крохинской плотины (1896 г.), в связи с ухудшением условий существования к 20-м годам утратил промысловое значение (Кучин, 1929). В середине 50-х годов встречался единично (Морозова, 1955). Промысловой статистикой начал учитываться с 1972 г. По-видимому, изменение гидрологического режима озера в 1964 г. способствовало созданию в водоеме многочисленной популяции этого вида. Уловы его постоянно растут и в 1977 г. достигли уровня 1.6 тыс. ц, что составляет 28% общей добычи по водоему (табл.28).

Сложился специализированный промысел синца крупноячейными курляндками в период нерестового хода. Основные нерестилища рас-

положены в Ковжинском разливе, где и сосредоточен его весенний лов. Нерест синца проходит в середине мая непосредственно за нерестом снетка при температуре 10–16°. Икра откладывается на остатки прошлогодней растительности как на Ковжинском мелководье, так и в близлежащих речках. Второй пик уловов приходится на осень. Средний вес синца в уловах составляет 180–200 г, длина – 22–23 см, отдельные экземпляры достигают веса 400 г.

Чехонь. В оз. Белое проникла из р. Шексны до постройки Крохинской плотины. Чехонь прижилась здесь, популяция ее отличается высокой численностью. В конце 30-х–начале 40-х годов существовал специализированный лов этого вида. Уловы чехони тогда достигали 5.1 тыс.ц (1939 г.). В послевоенный период максимальный вылов имел место в 1968 г. (1.6 тыс.ц). К 1972 г. уловы снизились до 130 ц. В 1973–1976 гг. уловы поддерживались на уровне 200–300 ц. В 1977 г. наблюдалось увеличение уловов до 700 ц, что объясняется появлением на водоеме некоторого количества мелкоячеистых тралов. В основном чехонь отлавливается в весенне–летний период курляндками. Колебания уловов по годам не отражают состояния запасов и вызваны исключительно изменениями интенсивности промысла и набором используемых орудий лова.

Средний размер чехони в уловах составляет 26–30 см, вес – 170–220 г. Отдельные экземпляры доживают до 17-годовалого возраста, имея длину до 39 см и вес до 0.6 кг. Наиболее крупные экземпляры представлены исключительно самками.

Ерш. Для оз. Белого характерный и высокочисленный вид. Имеет важное промысловое значение. Ранее существовал мутниковый лов ерша, к настоящему времени полностью прекратившийся. Запасы ерша сильно колеблются в связи с малой продолжительностью его жизненного цикла. Так, в 1922–1925 гг. с.л практически исчез. Низкая численность ерша наблюдалась в 1948–1951 гг. (Морозова, 1955). С 1960 по 1970 г. уловы его были мизерны. С 1972 г. происходит восстановление запасов (до 0.9–1.7 тыс. ц). С 1976 г. промысловой статистикой ерш отдельно не учитывается, а принимается как мелочь III группы.

Ерш занимает важное место в питании хищников (судак, берш, щука, крупный окунь, налим). Его средний вес в уловах составляет 20–30 г, преобладают экземпляры длиной 9–10 см, отдельные особи вырастают до 15 см.

Плотва. Вид многочислен, промыслом используется недостаточно. В отдельные годы (1972–1974) уловы доходят до 0.4–0.5 тыс.ц, или 4–7% уловов по озеру. Вылов плотвы зависит в основном от интенсивности промысла мелкого частика в весенний период. Средний вес экземпляров в уловах – 70–80 г, длина – 14–15 см.

Окунь. Высокой численности в озере не создает. Тем не менее его запасы недоиспользуются, изымается в основном в период весенней путины. Максимальный улов наблюдался в 1970 г. – 408 ц, в настоящее время составляет примерно 40 ц. Средний вес в уловах 140–160 г. Максимальный размер пойманного нами окуня 37 см,

вес – 1200 г. Для окуня характерен половой диморфизм в размерах и пространственная разграниченность половозрелых самцов и самок. Наиболее крупный самец в наших сборах имел длину 28 см при весе 545 г. В открытой части озера преобладают крупные самки, а в прибрежье держатся малоразмерные самки и преобладающая часть самцов. Основу питания самок в открытой части озера составляет снеток, у наиболее крупных экземпляров – ерш, мелкие особи обоих полов потребляют главным образом бентосные организмы.

У к л е я. К настоящему времени потеряла былое промысловое значение. Если ранее (1950–1956 гг.) уловы составляли около 300 ц (Морозова, 1955), то в последние 3 года промысловой статистикой отдельно не учитывается и входит в состав мелочи III группы. Специализированного лова уклей не существует, вылавливается вместе с другими видами мелкого частика в весенний период. Средний вес уклей в уловах 12–14 г, средняя длина – 10 см.

Н а л и м . Как промысловый вид имеет второстепенное значение. Существовавший в начале века специализированный лов налима в зимний период прекратился. Максимальный улов за 1950–1977 гг. составил 142 ц (1969 г.). В последние 7 лет уловы колеблются на уровне 50 ц. Наиболее крупный из пойманных нами экземпляров имел длину 62 см, вес – 1730 г. Попадает в ставные сети при промысле крупного частика. Средний вес налима в уловах 0,8–1,0 кг. В питании значительное место занимает снеток.

Ж е р е х . В озере редок. Ранее имел промысловое значение. Максимальные уловы относятся к 1954 (43 ц) и 1968 гг. (94 ц). В последние годы уловы жереха ничтожны. Он находится на грани исчезновения из состава ихтиофауны оз. Белого. Экология жереха – типичного реофила – несовместима с современным гидрологическим режимом водоема. Отдельные экземпляры достигают веса 3–4 кг. В промысловые орудия лова попадают в основном молодые экземпляры длиной 35–38 см.

Р я п у ш к а . Промыслом не используется, однако может обеспечить уловы в 400–500 ц. Нерест происходит поздней осенью, непосредственно перед ледоставом. Это обстоятельство затрудняет в условиях запрещенного тралового лова облов нерестовых скоплений. Средний вес в уловах около 60 г, длина – примерно 15 см. Размеры отдельных экземпляров достигают 22 см. Ранее использовалась как наживка при переметном лове судака.

К р а с н о п е р к а . В настоящее время имеет промысловое значение, учитывается промысловой статистикой. Уловы составляют 2–3 ц в год. Попадает в качестве прилова в период весенней путины, при облове нерестовых скоплений мелкого частика в междуречье Ковжи и Мегры. Средний вес в уловах 0,2–0,3 кг.

Я з ь . Встречается в основном в прибрежной зоне. Предпочитает заросшие мелководья. Максимальный улов имел место в 1970 г. – 146 ц. В последние годы его уловы держатся на уровне 12–40 ц. Средний вес в уловах 0,5 кг.

К а р а с ь. Встречается единично в северо-западной части озера на заросших мелководьях Ковжинского разлива. Попадает как прилов при промысле мелкого частика. Вес отдельных особей до 1.0 кг.

Л и н ь. В настоящее время обычен для разливов северо-западной части озера. Как и карась, является приловом. Вес отдельных экземпляров достигает 0.7–0.8 кг.

Г о л а в л ь. Встречается редко. Взрослые экземпляры и молодь отмечаются в прибрежной зоне западной части озера.

Г у с т е р а. Обычна в уловах, но малочисленна. Постоянно держится в прибрежной зоне. Средний вес в уловах 30–40 г.

Г о л е ц. Попадает в озере редко. Обнаружен во время лова мелкочейным неводом в прибрежной зоне.

Е л е ц. Встречается повсеместно, за исключением северной части озера, в незначительных количествах. Держится преимущественно в приустьевых участках впадающих рек. Отмечены экземпляры до 8 см длиной и 9 г весом.

П е с к а р ь. Обычен в прибрежной части озера. Достигает 8.5 см длины и веса 9.1 г.

Б е л о г л а з к а. В небольших количествах постоянно встречается в прибрежной зоне по южному и западному берегам в приустьевых участках рек Вергонец, Маэкса, Куность, Кустовка, Чалекса, Мегра. Вес экземпляров до 250 г. Указание П.А. Дрягина о том, что белоглазка в оз. Белом отсутствует и что за нее принимается синец (Морозова, 1955), ошибочно.

В е р х о в к а. Изредка встречается в приустьевых участках рек, впадающих в северную и западную части озера.

Ш и п о в к а. Немногочисленна; обычно встречается в прибрежной части озера.

У г о р ь. В мае 1977 г. на Ковжинском мелководье пойманы два экземпляра длиной 76 и 84 см. Местные рыбаки знают эту рыбу и сообщали о других случаях ее поимки. Можно предположить, что угорь попадает в оз. Белое из Онежского озера, где он встречается значительно чаще.

С т е р л я д ь. До начала XX в. наиболее ценная промысловая рыба озера. Заходила сюда из р. Шексны. С возведением Крохинской плотины численность стерляди в озере резко сократилась. По сообщениям рыбаков, в 1975 и 1977 гг. отмечались единичные случаи поимки ее в озере.

П е л я д ь. Объект разведения в Лозско-Азатском рыбноводном хозяйстве. Отдельные экземпляры, минуя рыбозаградительные устройства, по р. Куность, вытекающей из оз. Лозско-Азатского, попадают в оз. Белое.

Отмечены для оз. Белого различными авторами (Данилевский, 1875; Кучин, 1902, 1929; Морозова, 1955) в разное время следующие виды рыб: осетр, белуга, сазан, голянь, бычок-подкаменщик, речная минога, хариус, рыбец (сырть), сом, сиг чудской и сиг лудога; корюшка за период наших работ (1974–1978 гг.) не встречена, о случаях ее поимки нам не известно.

4. Сырьевая база и ее использование

В связи с важностью белозерского промысла в системе рыболовства Вологодской обл. контроль за состоянием запасов рыб оз. Белого и прогнозирование возможных уловов приобретают особую значимость.

В течение ряда лет (1969, 1971–1974) эту функцию осуществляла Лаборатория промысловых прогнозов и сырьевой базы ГосНИОРХ. Большая часть работ коллектива посвящена изучению состояния запасов и прогнозированию уловов ценных промысловых рыб – судака, леща, щуки. Для целей прогнозирования использовалась методика П. В. Тюрина (1963). В работах предшествующих авторов (Данилевский, 1875; Кучин, 1902; Морозова, 1955, 1956, и др.) вопросы прогнозирования уловов не поднимались. Сами исследования носили описательный характер и касались либо вопросов биологии отдельных видов, либо промысла.

С 1975 г. комплексные рыбохозяйственные исследования на водоеме проводит Вологодская лаборатория ГосНИОРХ. В дополнение к применявшейся ранее методике прогнозирования уловов ценных видов рыб с 1976 г. нами ведется систематический контроль за состоянием запасов большинства рыб, населяющих оз. Белое, по методике прямого учета. Запасы различных видов рыб (на осенний период), рассчитанные в результате обработки материалов траловых ловов в 1976–1978 гг., приведены в табл. 30. Промысловые запасы крупного частика – судака, леща, щуки – используются достаточно интенсивно. Некоторое увеличение уловов в пределах рациональной эксплуатации их запасов возможно лишь за счет интенсификации промысла щуки. Длительное недоиспользование запасов мелкого частика привело к накоплению в водоеме его излишней ихтиомассы. Только за счет более интенсивного промысла плотвы, чехони, окуня, ряпушки добыча мелкого частика может быть удвоена. Общий вылов по водоему (не учитывая снетка) составит около 8.5 тыс.ц.

В 1979 г. прогнозируется вылов снетка на уровне 2–2.5 тыс.ц. Таким образом, реальная в современных условиях величина вылова рыбы в оз. Белом составляет 10.5–11.0 тыс.ц вместо 5.6 тыс.ц, добытых в 1977 г. На использование имеющихся резервов должны быть направлены усилия рыбодобывающих организаций.

Обращаем внимание на то, что оз. Белое нуждается в проведении комплекса рыбоводно-мелиоративных работ, в первую очередь в строительстве судачьего нерестово-выростного хозяйства. Пуск НВХ обеспечит быстрое восстановление запасов судака и качественное изменение состава уловов. По предварительным расчетам уловы судака достигнут 3–3.5 тыс.ц ежегодно.

ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ¹1. Общая характеристика и гранулометрический состав

До 50-х годов в работах, связанных с исследованием рыболовства на оз. Белом, сведения о грунтах носят лишь описательный характер (Данилевский, 1875; Кучин, 1902, 1905; Арнольд, 1925). Первые немногочисленные данные о содержании органического вещества в грунтах приводятся Н. А. Мосевичем (1955), Ф. Д. Мордухай-Болтовским и В. И. Митропольским (1959). В 1960 г. составлена карта грунтов оз. Белого (Курдин, 1960). Имеются сведения по содержанию органических и биогенных веществ в донных отложениях в более поздних работах (Алферовская, 1967; Негоновская, 1975).

Институт озероведения уточнил схему распределения донных отложений, используя собранный материал на 112 станциях (рис. 16). Составлены схемы распределения отдельных фракций и органического вещества. Для выявления различий в характере осадконакопления на отдельных участках озера проводилась зондировка донных отложений.

Пробы донных отложений отбирались дночерпателем Экмана. Гранулометрический анализ при естественной влажности выполнен под руководством инженера А. Д. Свирко. Тонкозернистые осадки анализировались пипеточным методом с разделением фракций до <0.001 мм, пески – ситовым методом, а также комбинированным. В основу характеристики типов осадков по гранулометрическому составу положена классификация Н. М. Страхова (1954), взявшего за критерий величину медианного диаметра частиц. Для разделения песков принята градация, предложенная П. Л. Безруковым и В. П. Петелиным (1960). Характеристика осадков озера приведена по данным гранулометрических анализов 86 образцов (табл. 31). Для анализа особенностей механической седиментации составлены схемы распределения песчаной, алевритовой и пелитовой фракций осадков, схема распределения донных отложений, подсчитаны площади, занятые различными типами донных отложений (рис. 17).

По механическому составу донные отложения оз. Белого представлены следующими типами: каменистые (валунно-гравийные), песчаные, илистые.

Каменистые грунты представлены отдельными валунами и гравием в прибрежных участках рек Киснемы, Ухтомы, Шексны и от Мондомы до Кустовки. На участке истока р. Шексны, где происходит вынос тонкого материала, совместно с песчаными отложениями боль-

¹ Автор главы А. А. Курочкина.

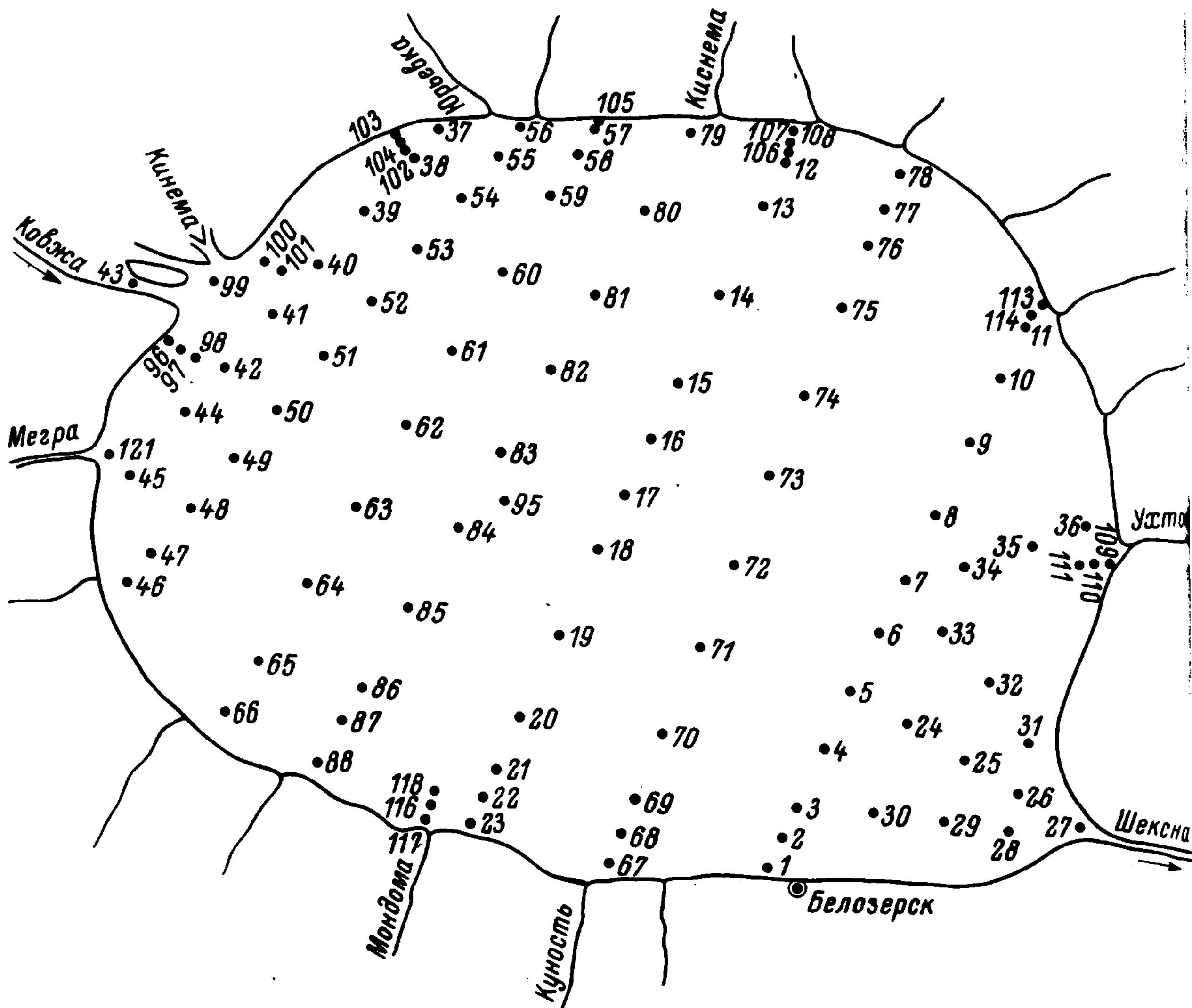


Рис. 16. Станции отбора проб донных отложений.

шое распространение получил гравийный материал. Нередко в 8–10 км от берега залегает гравий на глине под незначительным слоем ила (не менее 10 см). Совместно с крупнозернистым песком гравий встречается в северной части озера, между устьями рек Юрьевки и Киснемы у подошвы крутого подводного склона.

Песчаные отложения занимают около 11% площади озера и протягиваются узкой полосой почти вдоль всего берега. Основное распространение песков приурочено к юго-восточной части озера, у истока р. Шексны, где разнозернистые пески совместно с гравием занимают значительную площадь и встречаются на глубине 5 м. Цвет песков в основном серый, реже желтоватый.

По гранулометрическому составу можно выделить среднезернистые и мелкозернистые пески.

Среднезернистые пески в нашем материале представлены 5 образцами, отобранными на различных участках озера. Средний коэффициент сортировки равен 1.9, крайние его значения 1.3–3.2. Плохая сортированность этих песков отмечается при наличии гравия в осадках. Содержание алевритовых и пелитовых фракций составляет не более 10–20%.

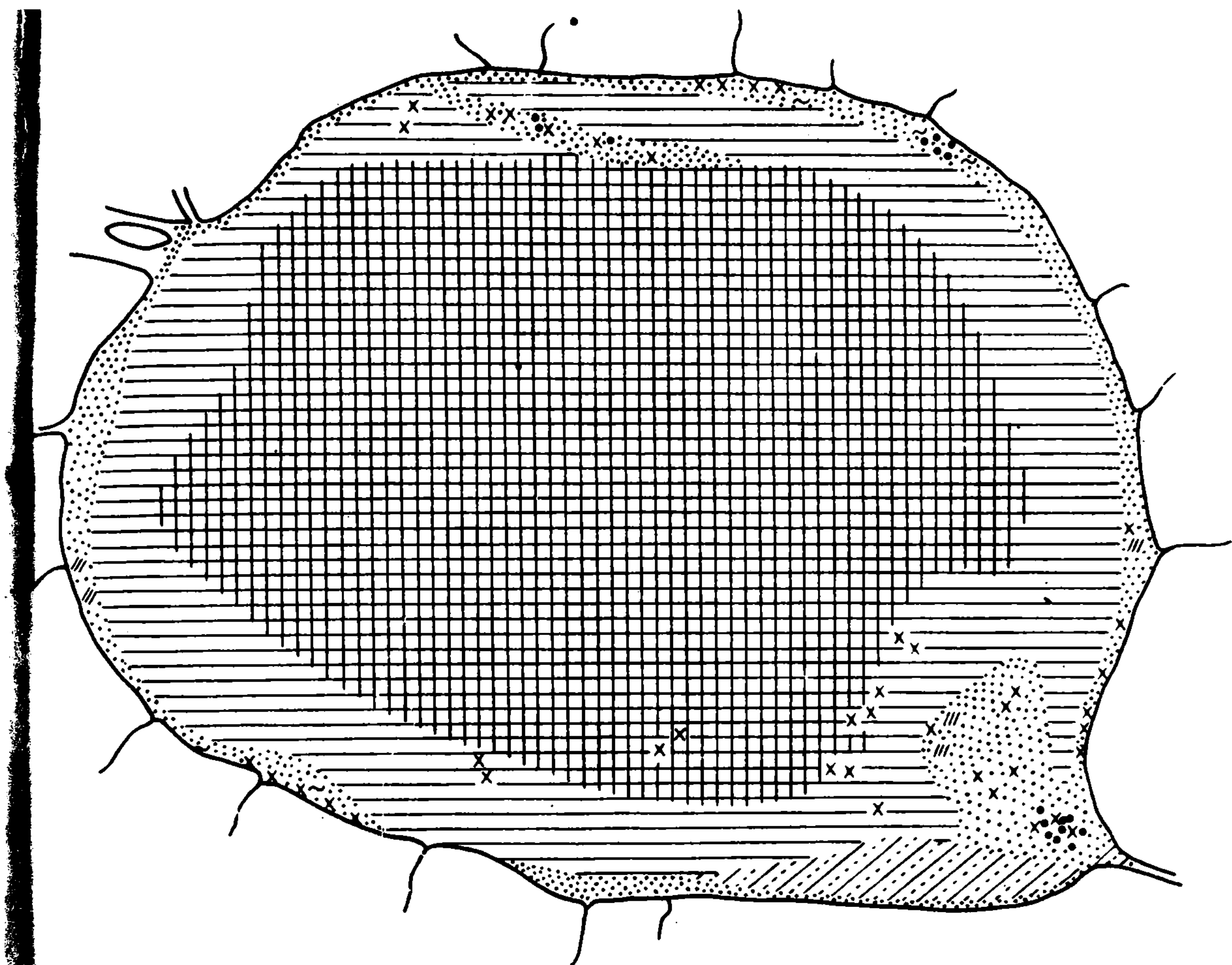


рис.17. Распределение донных отложений.

1 – гравий с песком, 2 – песок, 3 – песок заиленный, 4 – крупно-мелковиртовый ил, 5 – мелкоалевритовый ил, 6 – глинистый ил, 7 – выходы глин.

Мелкозернистые пески представлены 15 образцами. В основном в осадке преобладает песчаная фракция, содержание которой колеблется от 52 до 100%. Средний коэффициент сортировки равен 1.7. Прибрежные пески отличаются хорошей сортировкой (S_0 до 1.5). Плохая сортировка отмечается в районе истока р. Шексны.

Схема распределения песчаной фракции составлена без учета грубообломочного материала (рис.18). В целом в донных отложениях озера песчаная фракция не имеет большого распространения. Центральная часть озера занята зоной с наименьшим содержанием песчаных фракций – 1–10%, чаще менее 5%. Минимальное их содержание составляет 0.3%. Обращает на себя внимание участок осадков в западной части озера, где среди тонкого глинистого ила наиболее высокое для этой зоны содержание песчаных фракций – 5–10%. По данным Ф. Ф. Воронцова (см. ч.1, гл.3.1), наименьшая величина распределения по озеру орбитальных скоростей волнового движения устья совпадает с этим районом, что и сказалось на характере осадков.

В осадках зоны волнового воздействия, почти вдоль всего берега, содержание песчаных фракций достигает максимальных значений; (до 100%), переход к этой зоне резкий; Исключение составляет восточная часть озера, где в направлении к берегу происходит постепенная смена зон от минимального до максимального содержания песчаных фракций. В этом районе с пониженным волновым движением и с относительно спокойной седиментацией отмечается дифференциация осадочного материала. Почти вдоль всего западного и южного берегов узкой полосой протягивается зона с содержанием песчаных фракций 10–30%, скорее всего отражающая транзит наносов р. Ковжи.

Илистые отложения. В плоском округлом озере с крутыми подводными склонами илистые отложения алевритового, алеврито-пелитового и пелитового состава являются господствующими и занимают почти 89% площади дна. Серые и оливково-серые илы почти всюду покрыты охристым наилком, свидетельствующим об окислительных условиях в озере. Илы липкие и при постоянном волнении сильно уплотненные.

Для текстуры илов характерна черная гидротроилитовая слоистость, но гидротроилит нигде не получил значительного развития. Признаки ожелезнения выражены в виде охристого наилка незначительной мощности (0.5 см). Рудные включения нами не были встречены.

Обращает на себя внимание незначительный темп седиментации осадков. Почти повсеместно иловый слой составляет 10–15 см и не превышает 30 см. Зондировка донных отложений проводилась там, где в основании дночерпательной пробы не обнаруживалась глина. Всюду илы подстилаются слоистой бежевой глиной. Иногда в зоне контакта илов и глин отмечается незначительная песчаная прослойка, а в районе истока р. Шексны и включения гравия.

Данных о стоке взвешенных наносов по рекам, впадающим в оз. Белое, нет. По Г.И. Шамову (1959), этот район входит в зону со средней годовой мутностью, не превышающей весной 50 г/м^3 , в составе которой на долю мелкоалевритовой фракции (0.05–0.01 мм) приходится от 25 до 90%. В илах озера, как в мелкоалевритовых, так и в глинистых, преобладающей в основном и является фракция мелкоалевритовая (0.05–0.01 мм).

В связи с интенсивным судоходством по р. Ковже поступление взвешенных веществ в период открытой воды здесь значительно выше. Более крупный песчано-алевритовый материал аккумулируется в устье, а часть его разносится вдольбереговыми течениями и откладывается на вновь залитых участках, формируя новую прибрежную зону из мелкозернистого хорошо сортированного песка с медианой не выше 0.15 мм, либо из крупного алеврита.

При зондировке песков в 100 м от берега на выходе из старого русла р. Ковжи было отмечено, что 15-сантиметровый слой мелкозернистого бежевого песка, отделенный тонкой торфянистой прослойкой, залегал на сером песке. Вероятно, этот слой песка отложился уже после повышения уровня озера.

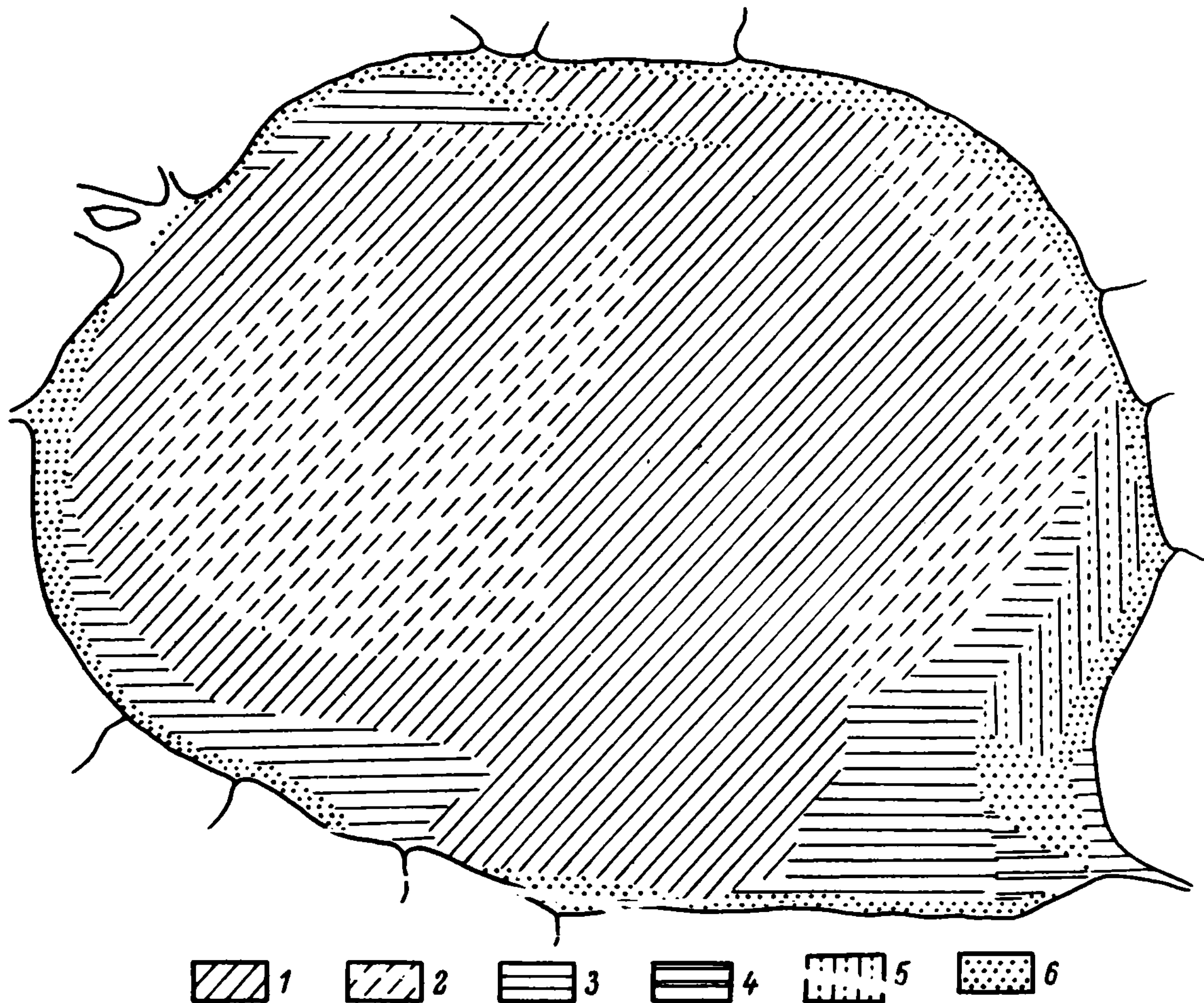


Рис.18. Распределение песчаной фракции (от 0.1 до 1 мм) в донных отложениях.

1 – меньше 5%, 2 – 5-10, 3 – 10-30, 4 – 30-50, 5 – 50-70, 6 – больше 70%.

Малая иловая мощность говорит о транседиментационных процессах в озере. Одной из причин этого является диагональное расположение основного притока и стока воды. В озере нередко можно и сейчас видеть плавающие торфянистые сплавины, но в донных отложениях торфянистая крошка встречается лишь вблизи впадения рек, где с подъемом уровня воды размываются торфяники. Торфянистый наилот отмечается на алевроите или тонком песке в отдельных прибрежных участках северной и северо-восточной частей озера. В образовании грунтов их роль незначительна. Это указывает на то, что в озере преобладают главным образом транседиментационные взвеси. Другая причина в низком коэффициенте водообмена (около 1), когда при плоском и ровном дне создаются одинаковые условия для водообмена озера почти на всей его площади, что и является решающим фактором в незначительном и равномерном илонакоплении осадков по всему озеру. В спокойное время если и образуется небольшой слой ила, то в период интенсивного перемешивания водной массы; когда при малых глубинах (средняя 4.1, максимальная 6 м) и большой площади озера ветры любых направлений вызывают вол-

Т а б л и ц а 31

Средние и экстремальные значения статистических показателей
гранулометрического состава донных отложений

Характер грунта	Количество проб	Медиана (M_d), мм	Коэффициент сортировки, (S_o)	Содержание, %		
				песок	алеврит	пелит
Песок { среднезернистый мелкозернистый крупноалевритовый	5	0.33 (0.28–0.45)	1.9(1.3–3.2)	96(82–100)	2(0–10)	2(0–9)
	15	0.16 (0.11–0.23)	1.7(1.3–4.3)	93(52–100)	4(0–30)	3(0–26)
	5	0.068(0.062–0.090)	2.6(1.6–4.8)	28(18–49)	57(25–78)	14(2–37)
Ил { мелкоалевритовый глинистый	28	0.020(0.011–0.048)	2.6(1.5–8.9)	11(1–40)	59(22–92)	30(3–48)
	33	0.0078(0.0062–0.01)	2.6(2.1–3.0)	5(0.3–10)	35(26–45)	60(50–68)

нения, он вновь переходит во взвешенное состояние. Содержание взвесей в ветреную погоду, по данным В.Б.Румянцева (см. ч. I, 4.1), увеличивается в воде почти втрое. Со стоком основная масса взвесей выносится из озера. Все эти факторы и обусловили низкий темп седиментации.

Подтверждением процесса транседиментации в озере являются данные о поступлении стока взвесей р.Шексны в Рыбинское водохранилище, где, по данным Н.А.Зиминовой (1967), сток взвесей р.Шексны составляет около 40% суммарного стока всех притоков водохранилища, тогда как доля водного стока ее в общей приточности в водохранилище равна 15%. Повышенная мутность р.Шексны в течение всего навигационного периода объясняется поступлением в нее значительной части взвесей от взмучиваемых илов оз.Белого.

К р у п н о а л е в р и т о в ы е и л ы занимают лишь около 3% площади оз.Белого. В юго-восточной части озера узкой полосой от г.Белозерска до р.Шексны они примыкают к берегу. В нашем материале эти осадки представлены лишь 5 образцами. На долю алевритовых фракций приходится 48%. Содержание песчаных фракций в среднем составляет 31%, пелитовых – 21%. Средняя медиана равна 0.072 мм. Осадки в основном плохой сортировки (1.6–4.8). Естественная влажность колеблется от 26 до 60%.

М е л к о а л е в р и т о в ы е и л ы откладываются по дном в 3–4 км, примыкая к прибрежной песчаной зоне. Средняя медиана составляет 0.020 мм с предельными значениями 0.011–0.034 мм. Эти илы занимают 30% площади дна озера. Такие осадки откладываются на глубинах от 2.5 до 5.7 м.

Из 28 проб мелкоалевритовых илов в 7 образцах осадки были сыпучие (илистые алевриты), несвязные. Как правило, они встречаются на глубинах до 4 м по периферии зоны мелкоалевритовых илов, где основным гранулометрическим компонентом является фракция мелкого алеврита (0.05–0.01 мм), достигая 88%. Среднее содержание алевритов в мелкоалевритовых илах составляет 59% с предельными значениями от 22 до 92%. Значительная роль в осадкообразовании этих илов отводится также и пелитам – 30% (от 3 до 48%). На долю песчаных фракций приходится в среднем 11% с предельными колебаниями от 1 до 40%, с максимумом в случае многослойного осадка, когда под незначительным иловым слоем встречается песчаная прослойка.

Графики гранулометрического состава илистых связных осадков имеют в основном двувершинное строение, сыпучих – одновершинное. Сортированность осадков в основном средняя ($S_0 = 2.6$) с широкими предельными значениями. Минимальные величины (1.6–2.0) относятся к сыпучим осадкам, максимальные (8.9) (ст.5, глубина 5.6 м) – многослойным.

Средняя естественная влажность мелкоалевритовых илов составляет 55% с предельными колебаниями 26–74%. Низкие величины относятся к алевритам.

Глинистые илы. 56% площади дна озера с глубинами 5.5–6 м заняты глинистым илом. Характеристика осадков дается на основании 33 образцов. Средняя медиана их равна 0.0078 мм с незначительными предельными значениями (0.0062–0.01 мм), что говорит об однородности илов по всей площади. Погружение отмечается лишь на контакте с зоной мелкоалевритовых илов.

Осадкообразующей является пелитовая фракция (до 68%) с незначительным преобладанием крупнопелитовой (0.01–0.005 мм). На долю алевритовой фракции приходится 26–45%, но преобладает, как и в мелкоалевритовых илах, фракция мелкого алеврита (0.05–0.01 мм). Иногда мелкоалевритовая фракция содержится в равных количествах с крупнопелитовой. Среднее содержание песчаных фракций в глинистых илах составляет 5% и не превышает 10%. В.П. Курдин (1960) указывает, что содержание песчаных фракций в илах составляет 2.5%

Возможно, что повышение содержания песка до 5% связано с повышением уровня озера в 1962 г., когда происходила переработка грунтов прибрежной части и берегов. Глинистые илы характеризуются средней сортировкой (2.1–3.0).

Влажность осадков обусловлена в основном гранулометрическим составом и содержанием органического вещества. Низкому содержанию органического вещества в мелкоалевритовых и глинистых илах соответствуют относительно низкие величины естественной влажности. Средние и экстремальные величины естественной влажности и потерь при прокаливании приведены в табл. 32. При сравнении однотипных осадков крупных озер – Кубенского, Воже и Лача –, расположенных в этом регионе, видно, что в илах оз. Белого естественная влажность значительно меньше 55% против 69, 78 и 84% соответственно для других озер. Этому способствует значительная уплотненность илов и низкий темп седиментации.

Всю профундаль озера занимает в основном зона с содержанием алеврита в осадках 30–50% (рис. 19). Почти вдоль всего западного и южного берегов узкой полосой от р. Ковжи до Шексны протягивается зона повышенной концентрации алеврита в осадках (50–70 и более 70%). Очевидно, что одним из источников алевритов являются терригенные осадки, поступающие с западного и южного берегов. Эти зоны обрисовывают и путь транзита наносов из р. Шексны. Второй источник поступления алевритов с берега расположен на участках между реками Юрьевкой и Киснемой.

Зона с содержанием пелита больше 50% занимает всю центральную часть озера, на большей ее части в осадках содержится алеврита свыше 60% (рис. 20). По пелитовой фракции эта зона относится к глинистым илам. По периферии зону повышенного содержания пелитов оконтуривает зона илов с содержанием пелитов от 30 до 50%. С западной и южной стороны к этой зоне примыкает зона песчанистых илов (10–30% пелита), занимая узкую полосу у подошвы склона и расширяясь в приустьевом участке р. Шексны. Зона с содержанием пелитов от 5 до 10% (илистый песок) занимает небольшую площадь в северной и восточной прибрежных частях. Вдоль бе-

Т а б л и ц а 32

Гранулометрический состав (%) наилка и общей пробы
донных отложений

№ стан- ции	Наилка			Проба		
	1.0-0.1 мм	0.1-0.01 мм	< 0.01 мм	1.0-0.01 мм	0.1-0.01 мм	< 0.01 мм
3	5.0	58.6	36.4	15.5	41.4	43.1
14	3.1	63.2	33.7	2.0	37.7	60.3
16	0.3	36.0	63.7	3.5	35.0	61.5
19	7.4	39.1	53.4	5.2	34.3	60.5
47	2.6	39.0	58.4	0.7	52.3	47.0

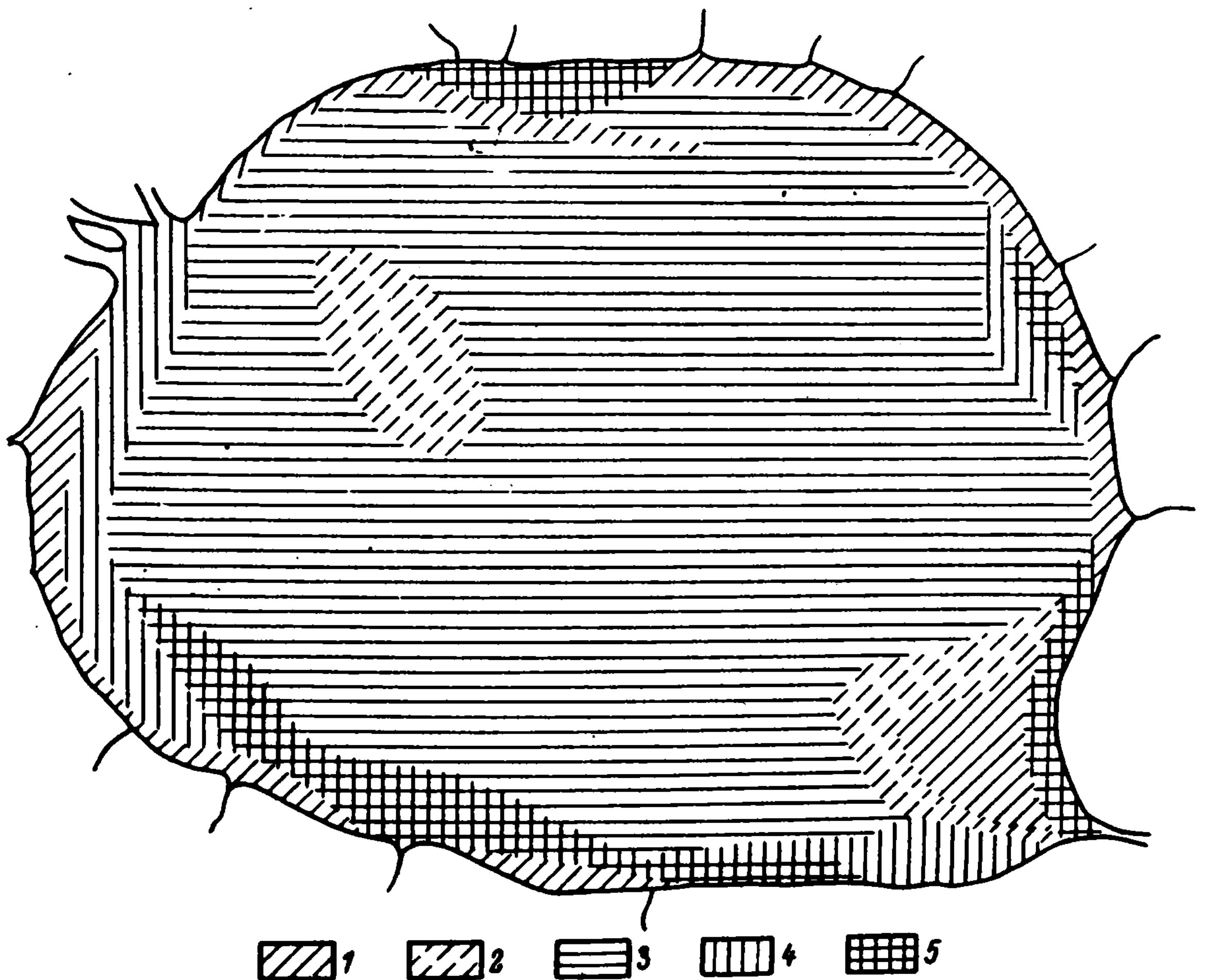


Рис. 19. Распределение алевритовой фракции (от 0.1 до 0.01 мм) в донных отложениях.

1 - меньше 10%, 2 - 10-30, 3 - 30-50, 4 - 50-70, 5 - больше 70%.

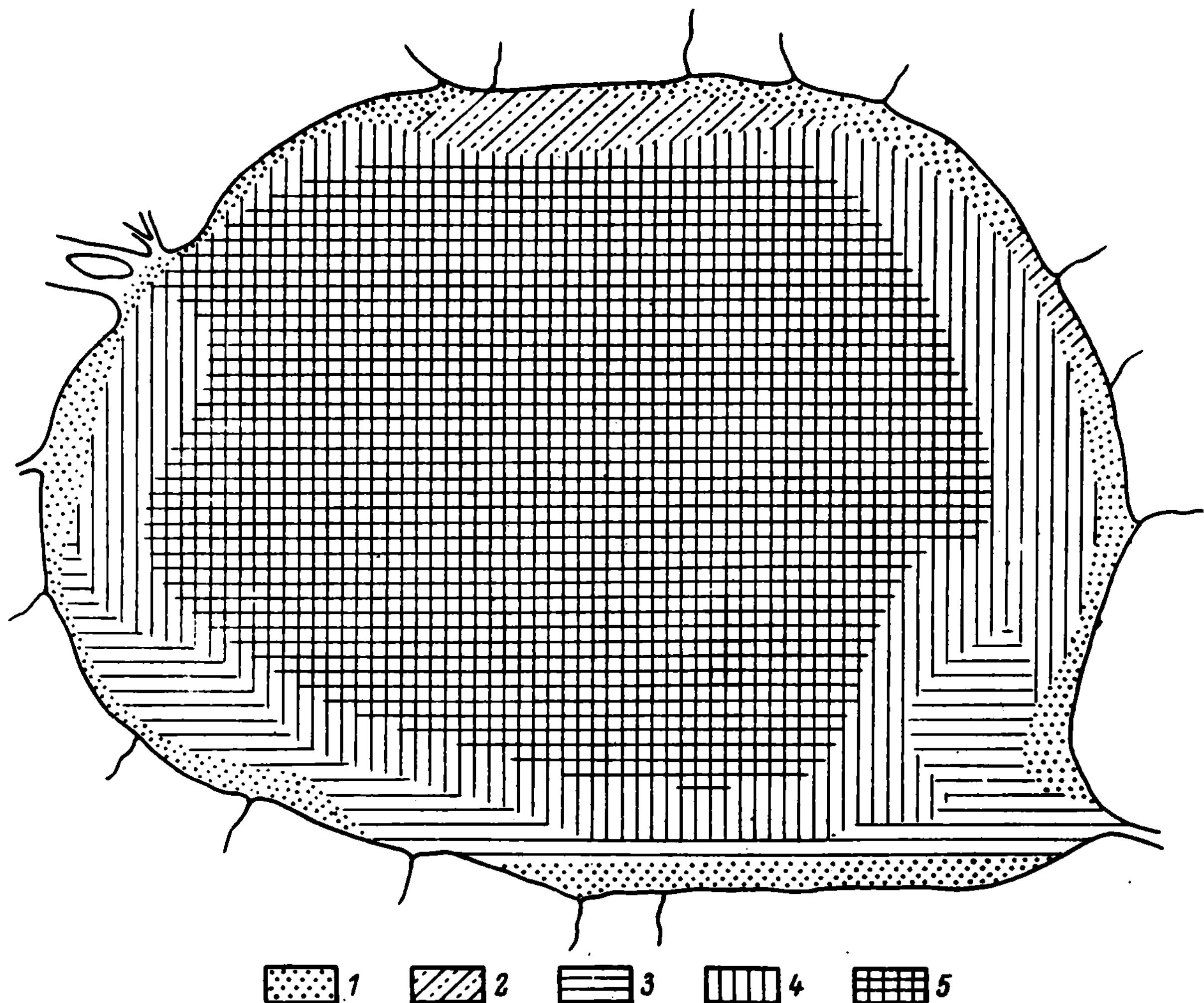


Рис.20. Распределение пелитовой фракции (менее 0.01 мм) в донных отложениях.

1 - меньше 5%, 2 - 5-10, 3 - 10-30, 4 - 30-50, 5 - больше 50%.

регов узкой полосой оконтурена зона с содержанием пелитов от 0 до 5%. Это зона распространения песков, на большей части здесь пелиты отсутствуют.

В содержании различных форм пелитового материала в осадках одинаковая роль принадлежит крупно- и среднепелитовой фракциям, меньшая - глинистой. В состав пелитовой фракции входит материал различного состава и генезиса. Наряду с терригенным известная роль принадлежит и биогенному материалу, который концентрируется в крупно- и среднепелитовой фракции. Кроме диатомей, по данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского и В. И. Митропольского (1959), в илах содержится значительное количество хитиновых панцирей кладоцер, головных капсул и песчанистых домиков личинок тендипедид.

Для выяснения влияния на грунты повышения уровня воды в озере на 5 станциях на гранулометрический анализ были взяты отдельно наилки и общая проба (табл.32): ст.14, 16, 19 на разрезе р.Мондома-с. Монастырское, ст.3 и 47 на периферических участках. Гранулометрический состав наилка и пробы в центральной части озера

(ст.16, 19) практически идентичен. Но уже в 8 км от берега на глубине 6 м отмечаются значительные изменения: в наилке почти вдвое увеличивается содержание алевритовой фракции за счет снижения пелитовой (ст.14). Увеличение алевритов в наилке отмечается и в южной части озера (ст.3). Здесь оно происходит в основном за счет песчаных фракций, содержание которых снизилось с 15 до 5%. Ст.3 расположена на границе зон с содержанием песчаных фракций в осадке 0-5 и 10-30%. Это показывает, что зона с повышенным содержанием песчаных фракций в грунтах занимала ранее большие размеры. Несколько иная картина наблюдается на участке в западной части озера (ст.47), где в верхней части иловой толщи отмечается снижение алевритовой фракции за счет увеличения пелитовой. Вероятнее всего это происходит за счет детрита, поступающего при разложении макрофитов, которые в этом районе получили развитие.

С подъемом уровня озера наблюдается перемещение границы илов ближе к берегам. Подтверждением этого является и встреченный нами неоднократно на различных прибрежных участках озера слой ила, залегающий на песке. Так, в районе р.Кустовки в 3 км от берега на глубине 4.5 м незначительный слой опесчаненного мелкоалевритового ила подстилался темно-серым песком. В районе с.Монастырского на глубине 5.3 м в 1 км от берега 10-сантиметровый слой ила залегал на гальке с гравием и песком. По этому же разрезу в 300 м от берега тонкий заиленный алеврит с примесью торфа подстилался песком.

Несмотря на некоторые изменения в составе осадков, связанные с подъемом уровня озера, несомненно основной формой накопления донных отложений было и остается накопление минерального вещества и преобладание в озере транседиментационных взвесей.

2. Органическое вещество

На основании данных потерь при прокаливании составлена схема распределения органического вещества (рис.21). Средневзвешенное значение потерь при прокаливании для осадков озера составляет всего лишь 4.38%. Донные отложения оз.Белого характеризуются низким содержанием органического вещества (Мосевич, 1955; Алферовская, 1967). Минимальные величины обнаруживаются в песках при среднем значении 1.3%, крайние величины колеблются в довольно широких пределах - 0.3-3.0% (табл.33). Максимальное содержание органического вещества (8.8%) было обнаружено в приустьевом участке р.Мондомы в тонком торфянистом илистом алеврите (по медианному значению грунт характеризуется как мелкоалевритовый ил).

Если в исследованных ранее озерах содержание органического вещества в осадках обуславливалось гранулометрическим составом и в распределении его отчетливо отмечалась связь с пелитовой фракцией, в оз.Белом, хотя и существует незначительное увеличение в средних значениях для глинистых илов, четкой связи не наблюдает-

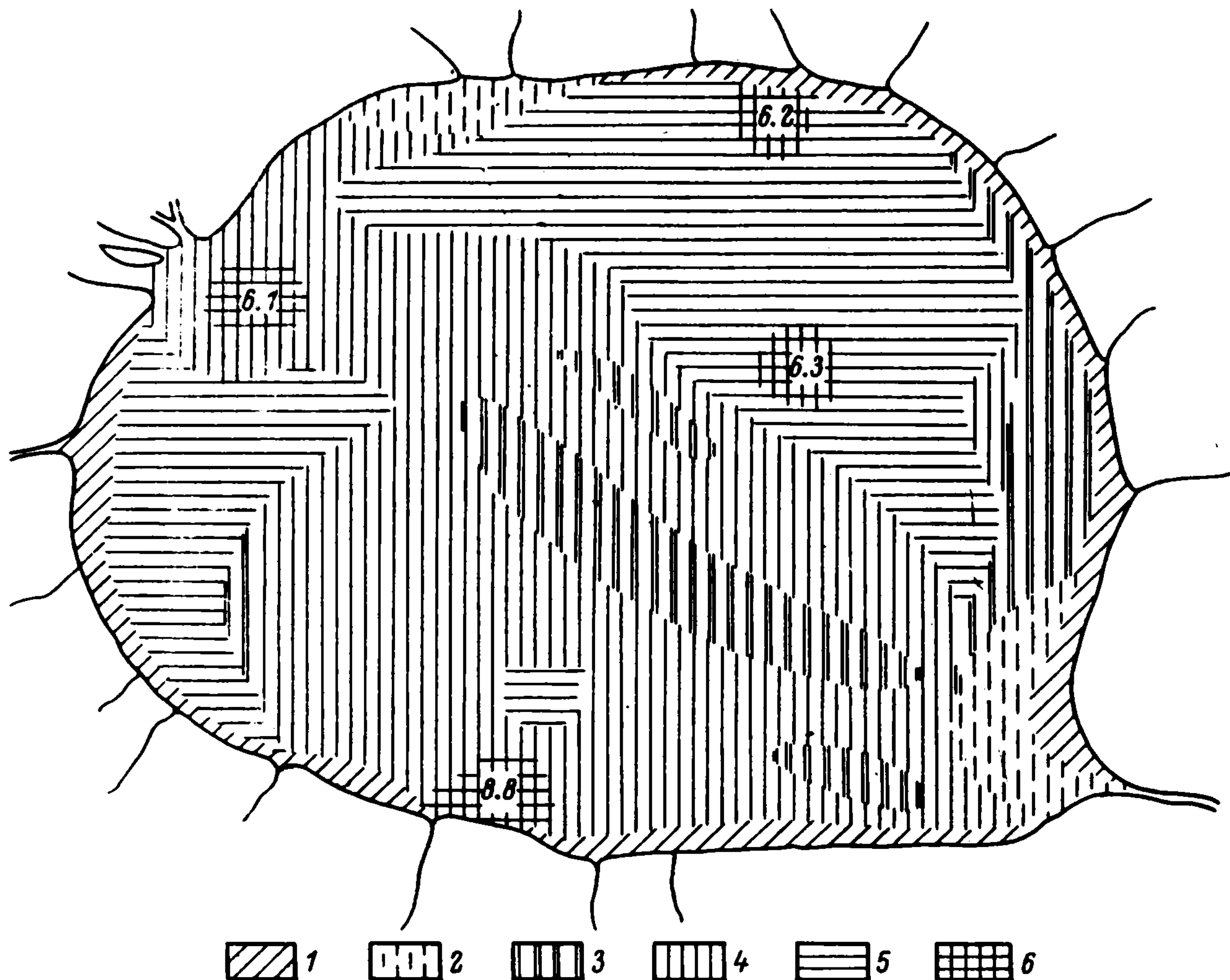


Рис.21. Распределение потерь при прокаливании в донных отложениях.

1 - меньше 1% (от абсолютно сухого вещества), 2 - 2-3, 3 - 3-4, 4 - 4-5, 5 - 5-6, 6 - больше 6%.

ся. Почти на всей центральной части озера с максимальным содержанием пелитов (рис.20) органическое вещество составляет всего лишь 4-5%, а иногда и ниже - 3-4%. Последние величины отмечены в двух вытянутых узких полосах центральной части озера в районе судоходной трассы, откуда детрит фитопланктона с удельным весом, почти равным единице, сносится либо в восточную часть озера, где отмечается некоторое увеличение органического вещества, либо выносится в р.Шексну.

Некоторое накопление органического вещества (5-6%) отмечается в грунтах северо-западного района озера, что связано с развитием в этом районе макрофитов и с выносом органического вещества из затопленных приустьевых участков рек Ковжи и Мегры. Второй район накопления органического вещества, значительно больший по площади, расположен в северо- и северо-восточной частях озера, куда оно сносится под влиянием преобладающих ветров.

Т а б л и ц а 33

Среднее и экстремальное содержание (%) потерь при прокаливании и естественной влажности в донных отложениях

	Характер грунта	Потери при прокаливании	Естественная влажность
Песок	среднезернистый	1.26(0.26–3.04)	17.9(16.6–19.8)
	мелкозернистый	0.79(0.28–3.04)	21.9(12.9–58.6)
Ил	крупноалевритовый	2.26(0.66–3.97)	35.4(24.8–60.4)
	мелкоалевритовый	4.60(0.87–8.84)	55.3(26.4–73.8)
	глинистый	4.97(3.81–6.26)	66.0(57.4–72.9)
Средневзвешенное для озера:		4.34	

Низкие величины отношения C/N в грунтах (в среднем около 9) говорят об основной роли автохтонного органического вещества, а также и о планктонном его происхождении. Известно, что в планктонном детрите это отношение равно 5–6, в макрофитах оно колеблется от 20 до 80. Так, в зарослях р. Ковжи, где на состав органического вещества оказывают влияние терригенный снос с заболоченных участков и обильное развитие здесь макрофитов, это отношение равно 20. Этот приустьевый затопленный район в настоящее время характеризуется высокой скоростью осадконакопления и хорошими условиями для захоронения в них органического вещества. При зондировке отложений было установлено, что мощность грубодетритовых илов здесь составляет около 30 см.

Незначительное содержание органического вещества в грунтах оз. Белого объясняется источником его поступления. Это в значительной степени планктон, который легко подвергается биохимическому распаду в водной толще, чему способствует интенсивное перемешивание всей водной массы до дна под влиянием ветровой деятельности, обусловленной в свою очередь исключительно большим показателем открытости озера (до 300). И. Т. Негоновская (1975) указывает на некоторое увеличение органических и биогенных веществ в донных отложениях в связи с зарегулированностью стока. Это увеличение подтверждается и нашими данными. Содержание углерода в верхнем слое песка, взятого в приустьевом участке р. Ковжи, значительно выше (0.14%), чем в подстилающем его песке (0.08%). Такое же увеличение отмечается и в верхнем слое (до 1 см) иловой зоны, что обнаружено при детальном послойном (в 1 см) исследовании. Было установлено, что содержание углерода органического в верхних 5 см уменьшается с глубиной осадков от 2.30 до 1.65%.

Аналогичное исследование, проведенное на оз. Кубенском, не показало такого увеличения органики в верхнем сантиметровом слое (табл. 34).

Неотъемлемой частью оз. Белого является обводной канал, проходящий вдоль всего западного и южного берегов. В настоящее время почти по всей длине канал сообщается с озером в приустьевых участках рек и через разорванные перемычки.

Как показали исследования донных отложений в районе р. Мегры, в канале накапливаются мелкоалевритовые илы. Обильно развитая здесь на затопленных участках растительность способствует повышению содержанию в илах органического вещества (до 12.4%). При хорошем сообщении этого участка с озером возможно обогащение органическим веществом прилегающего участка. Южнее, почти до р. Мондомы, на участках, где производится углубление канала, отложения представлены слоистой глиной, на неуглубленных участках — илом с растительными остатками. В канале, в устье р. Мондомы, осадки состоят из загрязненного и заиленного серого песка с потерей при прокаливании до 3.5%, что является максимальной величиной для песков озера. Повышение содержания органического вещества в прилегающем участке озера, вероятно, связано в первую очередь

Т а б л и ц а 34

Содержание углерода (%) в верхнем слое донных отложений озер Белого и Кубенского

Горизонт, см	Оз.Белое	Оз. Кубенское
0-1	2.30	5.54
1-2	1.99	5.47
2-3	1.92	5.54
3-4	1.74	5.31
4-5	1.65	5.33
5-6	1.57	6.35
6-7	1.40	5.20
10-12	1.40	4.55
15-17		5.07

с выносом торфянистой крошки и в меньшей степени с лесосплавными работами. В канале на участке от устья р. Куность до г. Белозерска илистые осадки не накапливаются. И лишь в районе города начинают отлагаться крупноалевритовые илы с потерей при прокаливании до 4.5% с постепенным понижением к востоку мощности илового слоя и с содержанием потерь при прокаливании до 3.3%. В 9 км от города в канале грунт представлен уже слегка заиленным песком.

3. Карбонатность

В 37 образцах донных отложений было определено содержание CO_2 карбонатов с помощью кальциметра по стандартной методике (Ильковская, Коновалова, 1975). Оно колеблется от 0 до 1.32%, а в целом для всего озера находится в пределах 0-0.19%. Несколько повышенные величины отмечаются в районе ст. 38 и 48 (0.56 и 0.36% CO_2 соответственно). Максимальная величина (1.32%) приурочена к ст. р. Шексны (ст. 27). На всех этих участках при незначительном слое современных осадков в просеу попадает более древняя слоистая глина. По химическому составу в соответствии с классификацией Н.М. Страхова (1954) в оз. Белом откладываются бескарбонатные илы.

4. Аутигенный кремнезем и фосфор

Содержание аутигенного кремнезема в иловых отложениях оз. Белого сравнительно невелико и изменяется от 2.9 до 5.1 (в % SiO_2 на абсолютно сухой осадок), что несколько ниже, чем в осадках оз. Кубенского, расположенного в этом же регионе, где оно в среднем составляет для илов 6%. Невысокое его содержание, вероятно, также объясняется характером водоема. Осаждение взвеси происходит под влиянием гидродинамики, при постоянном перемешивании до дна панцири диатомей (основной источник аутигенного кремнезема) измельчаются, переходят в раствор и вновь вступают в круговорот веществ.

Незначительное количество анализов (8) не позволяет картировать материал, но все же можно сделать вывод, что, как и при распределении органического вещества, в этом озере не намечается четкой связи с гранулометрическим составом осадков. Более высокие концентрации кремнезема (более 4%) относятся к зонам накопления органического вещества. Максимальное его содержание (5.12% отмечено в мелкоалевритовом иле на ст.3 (в районе г.Белозерска). В центральной части озера, в зоне с минимальным содержанием органического вещества, аутигенный кремнезем в осадках составляет менее 4%.

Другим важным биогенным элементом является фосфор. Содержание его в илах меняется в пределах от 0.11 до 0.20% (P_2O_5) и находится ниже либо на уровне Кларка (0.07% P). В донных отложениях не происходит накопления фосфора. Его максимальное содержание было отмечено в глинистом иле северной части озера на ст. 14 и 53 (0.20 и 0.18% соответственно) и минимальное в центральной части озера на ст.18.

5. Микроэлементы

Для представления о содержании и пространственном распределении в донных отложениях микроэлементов мы располагаем результатами определений в 11 образцах. Кроме того, были исследованы грунты на 3 станциях в обводном канале (ст.92, 93, 121). Определялось содержание 10 химических элементов (Cr, Co, Cu, Zr, Ti, V, Mo, Ni, Pb, Mn) при использовании дифракционного спектрографа типа ДФС-8 с плоской дифракционной решеткой 600 штр/мм. Полученные данные представлены в табл.35. По степени содержания микроэлементы можно расположить в следующем порядке: $\text{Mo} < \text{Co} < \text{Ni} < \text{Cu} < \text{Pb} < \text{Zr} < \text{Cr} < \text{Mn} < \text{Ti}$. Выявляется некоторое своеобразие в распределении всех исследованных элементов. Относительно высокое содержание всех элементов в алевритовых осадках отмечается вдоль северного берега. Проба грунта взята с вновь образованной прибрежной зоны, происхождение которой связано с дренированием р. Ковжи и приносом торфа, а также

с выносом с берега алевритового материала, который в виде грубых взвесей оседает недалеко от берега. Это подтверждается повышенным содержанием в них тяжелых металлов титана, циркония, кобальта и свинца. Грунт здесь представлен очень тонким хорошо отсортированным алевритом с содержанием мелкоалевритовой фракции до 90% и с незначительным торфянистым налетом (ст.105).

Второй участок накопления всех элементов отмечен также в северной половине озера в глинистом иле в 8 км южнее с.Монастырского (ст.14); содержание титана здесь выше на целый порядок. Можно полагать, что такой характер распределения элементов связан с общим процессом сортировки и разном кластогенного материала. Этот район менее всего подвержен динамическому воздействию водной массы (см. ч.І, гл.3. 2), что подтверждается и нашими данными при исследовании отдельно верхнего илового слоя. С подъемом уровня озера в осадке почти вдвое увеличилось содержание алевритов, которые в более спокойных условиях осаждаются здесь и дальнейшей дифференциации не подвергаются.

В целом по озеру отмечается довольно однородное распределение элементов. Более низкие величины в основном относятся к пескам (ст.97, 99). Содержание ванадия и молибдена мало зависит от типа осадков, максимальные величины отмечаются на этих же двух станциях.

По разным типам илов содержание меди изменяется мало, хотя отмечается тенденция повышенных величин в северо-восточной половине озера. Незначительное количество анализов и небольшая разница в содержании органического вещества не позволяют сделать вывод о параллельном накоплении меди с органическим веществом.

Сопоставляя результаты наших исследований с данными Н.И.Семеновича (1973) по Онежскому озеру, можно отметить, что в среднем для илов наблюдаются сравнимые величины в содержании молибдена, кобальта, никеля, свинца и хрома, но максимальные их значения сильно отличаются. Это наиболее резко выражено для никеля и свинца. Неравномерное накопление микроэлементов в донных отложениях Онежского озера обуславливает значительную разницу в экстремальных величинах, тогда как в оз.Белом это отмечено в содержании титана.

Содержание в илах Онежского озера меди и ванадия в 4-6 раз выше по сравнению с илами оз.Белого. Содержание марганца в осадках Онежского озера выше на два порядка. Количество его по отдельным станциям в осадках всех типов мало колеблется, а наибольшие величины отмечаются на тех же двух участках, где происходит накопление всех микроэлементов.

Повышенные величины ряда микроэлементов в канале, вероятно, можно объяснить наличием в осадках торфа.

Итак, в плоском округлом оз.Белом с крутыми подводными склонами зона песков узкая и составляет около 11% всей площади

Содержание микроэлементов (10-4 %) в донных отложениях

№ станции	Характер осадков	Cr	Co	Cu	Zr	Ti	V	Mo	Ni	Pb	Mn
97	Песок мелкий	50	< 2	< 2	< 20	50	10	< 2	2	4	40
99		10	< 2	< 2	< 20	30	10	< 2	< 2	< 4	30
105	Тонкий алевроит	70	8	6	110	460	30	3	9	10	110
12	Мелкоалевритовый ил	50	3	8	< 20	360	20	< 2	5	8	90
57		40	2	2	< 20	50	10	< 2	3	4	30
2	Глинистый ил	70	3	7	< 20	270	20	< 2	5	7	80
6		50	3	6	< 20	330	20	< 2	5	7	70
8		40	< 2	5	< 20	200	20	< 2	3	6	40
14		60	7	14	60	1000	30	3	10	11	150
18		90	2	6	< 20	300	20	< 2	4	6	40
62		50	3	6	< 20	280	20	< 2	5	7	40
82	Мелкоалевритовый ил	50	4	9	20	200	10	2	5	9	100
93	Крупноалевритовый ил	40	8	13	90	390	20	3	9	10	160
121	Мелкоалевритовый ил	50	7	12	70	600	30	3	9	9	100

озера. Илистые отложения являются господствующими. Крупноалевритовые илы занимают 3%, мелкоалевритовые – 30%, глинистые – 56%.

Отмечается низкий темп седиментации современных осадков, который обусловлен рядом факторов: строением котловины озера, его слабым внешним водообменом, диагональным расположением основного притока и стока, интенсивным перемешиванием, вызывающим взмучивание со дна взвешенных частиц и их вынос. В озере преобладают транседиментационные взвеси. Мощность илов не превышает 30 см.

Донные отложения оз. Белого отличаются низким содержанием органического вещества. Средневзвешенное значение потерь при прокаливании составляет 4.34%. На фоне общего низкого значения выделяется зона пониженного содержания органики в центральной части озера, где отмечается и пониженная седиментация диатомей. Этот участок озера является как зоной транседиментации, так и зоной антропогенного влияния, вызванной интенсивным судоходством. В связи с зарегулированностью озера и повышением уровня воды в донных отложениях отмечается некоторое повышение органических и биогенных веществ.

В озере откладываются бескарбонатные илы.

ПЫЛЬЦА И СПОРЫ В ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ
ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ¹

Изучение качественного состава и количественных соотношений пыльцы и спор в поверхностном слое донных отложений относится к области методической палинологии. Выяснение характера современных спорово-пыльцевых спектров в донных осадках озер и процессов их формирования в водной среде имеет большое значение в интерпретации ископаемых спектров для установления генезиса отложений озерного происхождения. Это тем более важно, если учесть, что озерные осадки являются главнейшими генетическими типами на протяжении плейстоцена и голоцена.

Методические работы с разной степенью детальности проведены на Ладожском озере, на оз. Красном (Карельский перешеек), Сейдозере (Кольский полуостров), на различных озерах Литвы (Матвеева, 1950; Левковская, 1967; Кабайлене, 1969; Малясова и др., 1974).¹ Нами аналогичные исследования выполнены на крупнейших озерах Северо-Запада Русской равнины – Онежском, Кубенском, Ла́ча, Во́же (Хомутова, 1976, 1977а, 1977б, 1978). В большинстве перечисленных работ основное внимание уделено выяснению характера спорово-пыльцевых спектров в зависимости от морфометрических показателей озер и гранулометрического состава донных осадков.

На примере палинологического изучения поверхностных проб оз. Белого представляется возможным выявить основные закономерности седиментации пыльцы и спор в условиях крупного водоема (площадь зеркала 1284 км², длина 46 км, объем водной массы 5.25 км³) и мелководного (средняя глубина 4.1 м, максимальная – 5.5 м). По характеру котловины озеро блюдцеобразной формы, имеет плоский характер дна и слабо выраженные морфодинамические зоны. Нарастание глубины от уреза воды к центральной части водоема по всей акватории происходит постепенно. Оз. Белое расположено среди облесенной и заболоченной равнины, слабо всхолмленной и окруженной по периферии его бассейна моренными грядами. Берега пологие, как правило, низкие, в особенности в северо-западной и юго-западной частях озера. Более повышены северо-восточный, восточный и южный берега, местами облесены.

¹ Автор главы В.И. Хомутова.

1. Количественный состав спорово-пыльцевых спектров

На спорово-пыльцевой анализ лотом Воронкова отбирался верхний (неконсолидированный) слой донных отложений. На содержание пыльцы и спор было исследовано 26 проб, отобранных как по профилям, так и по отдельным точкам (рис. 22). С помощью счетной камеры Нажотта высчитана концентрация (насыщенность) пыльцы и спор в 1 г осадка естественной влажности. Расчет пыльцы и спор производился по способу Поста, при котором процентное содержание пыльцы травянистых (NAP) и споровых (Spore) высчитывается по отношению к сумме пыльцы древесных пород, принимаемой за 100%. Такой способ подсчета позволяет обозначить на рисунках даже минимальное содержание того или иного вида растений.

По данным В.П. Курдина (1960) и А.А. Курочкиной (гл. 7), наибольшие площади ложа дна заняты глинистым илом, илом и песком. Эти основные типы грунтов расположены замкнутыми овальными поясами, повторяющими общую конфигурацию береговой линии.

Большая часть выполненных анализов характеризует однородные глинистые илы, средняя медиана (Md) которых равна 0.078 мм с незначительными предельными значениями. Эти илы занимают 56% площади дна озера с глубинами 5.5–6.0 м. Несколько проб отобрано из мелкоалевритовых илов, средняя медиана (Md) их составляет 0.020 мм с предельными значениями 0.011–0.034 мм. Сортировка этих осадков в основном средняя ($S_0 = 2.6$) с широкими предельными значениями.

Полученные значения концентрации (насыщенности) пыльцы и спор в 1 г осадка естественной влажности свидетельствуют о высокой степени участия микрофоссилий в иловых поверхностных осадках озера (рис. 22). Самые большие значения концентрации находятся в пределах 34–50 тыс. зерен в 1 г осадка, средние значения составляют 8 тыс., самые малые – 1.7 тыс. зерен. В специальной литературе отмечается прямая зависимость количественного распространения и захоронения пыльцы и спор от гранулометрических свойств спектров (Кабайлене, 1969; Вронский, 1976; Малясова, 1976; Хомутова, 1976, 1977а, 1977б, 1978). Установлено, что, попадая в донные отложения, пыльца и споры входят в состав пелитовой фракции и подчиняются гидродинамическому воздействию в составе пелитовой фракции осадков. Отмечается общая закономерность зависимости количественного содержания микрофоссилий от типа осадка.

В последние годы благодаря проведению методических работ по палинологии на современных озерах получены и количественные характеристики содержания пыльцы и спор в донных осадках. Оказалось, что донные отложения (особенно илы) содержат чрезвычайно большое количество спор и пыльцы. М. Кабайлене (1969) при изучении малых озер Литвы приводит следующие данные: максимальные значения концентрации в оз. Алаушас находятся в пределах 11.5 тыс. зерен в 1 г осадка ($Md = 0.037$, $S_0 = 2.3$), в оз. Ленас насчитывается 38.5 тыс. зерен в 1 г осадка ($Md = 0.03$, $S_0 = 1.6$). Близки

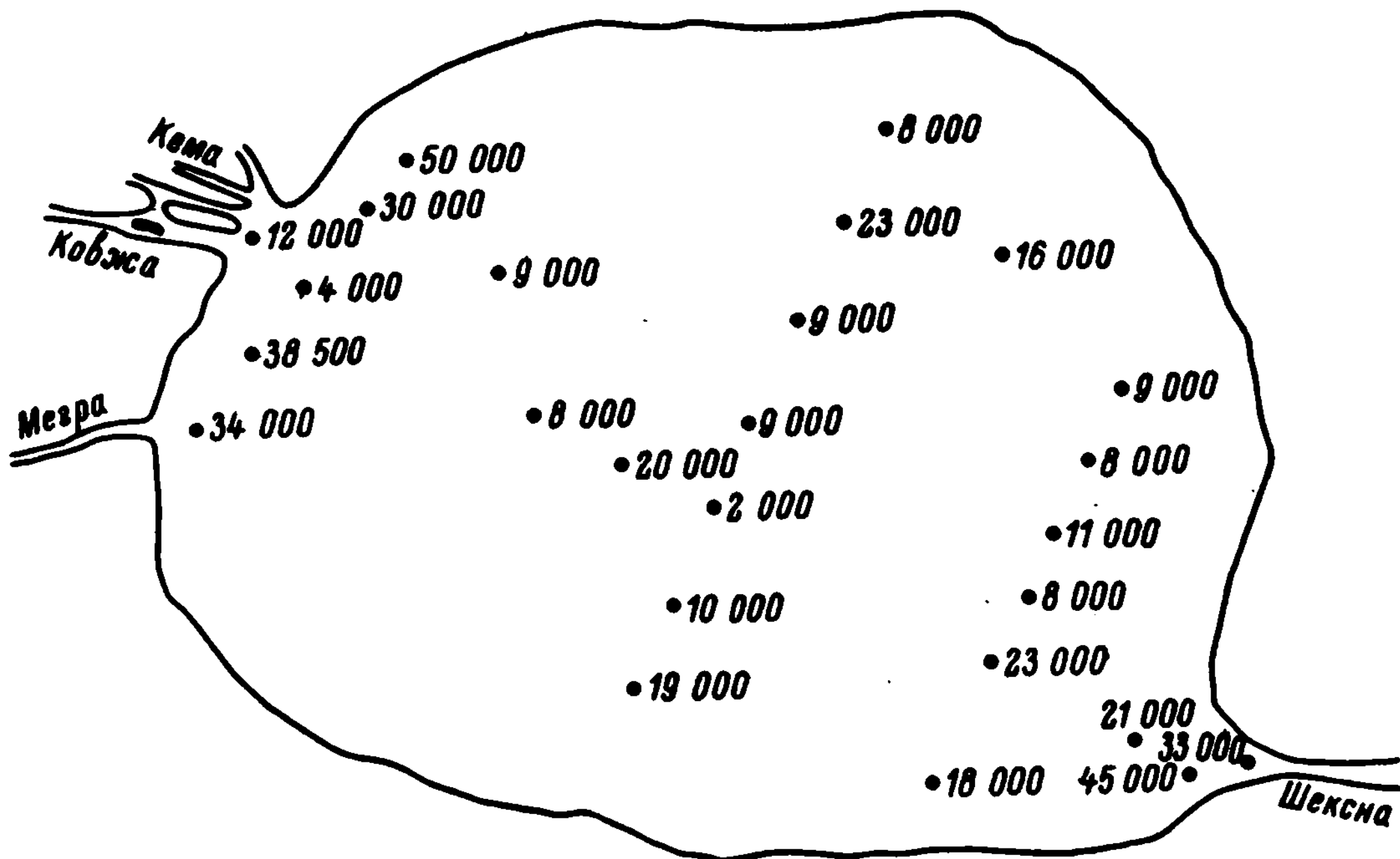


Рис. 22. Расположение станций с указанием микрофоссилий.

к приведенным значениям показателя максимальной концентрации донных осадков и других озер Литвы (Кабайлене, 1969). Нами при исследовании крупнейших озер Северо-Запада (Кубенское, Воже, Лача) также отмечено большое количество пыльцы и спор в осадках: в мелкоалевритовых илах оз. Воже содержится до 99 тыс. зерен в 1 г осадка ($Md = 0.022$, $S_0 = 1.9$), в оз. Лача – 28 тыс. ($Md = 0.022$, $S_0 = 2.6$), в Кубенском озере – 22 тыс. в 1 г осадка ($Md = 0.042$, $S_0 = 4.0$). Чрезвычайно высокую концентрацию пыльцы и спор в донных осадках можно объяснить расположением озер в лесной гумидной зоне. Озера являются „поглотителями“ пыльцы, которую в огромных количествах продуцирует прежде всего древесная растительность.

Для сравнения приведем некоторые данные концентрации пыльцы и спор донных отложений озер-морей (Каспийское, Аральское, Азовское), расположенных в аридной зоне (Вронский, 1976), где основными доминантами в растительном покрове являются травянистые растения, которые по продуктивной пыльценосной способности значительно уступают древесным породам. Максимальная концентрация пыльцы и спор в донных осадках озер-морей аридной зоны несравненно ниже, чем в крупнейших озерах Северо-Запада. В донных осадках Азовского моря максимальная концентрация пыльцы составляет 40–50 зерен в 1 г сухого осадка, в Каспийском море – до 216, в Аральском море – 300 зерен в 1 г осадка (Вронский, 1976). Отмечается общая закономерность: наиболее высокое содержание пыльцы и спор наблюдается в самых тонких осадках (мелко- и крупноалевритовых илах), наиболее низкое – в песках различной крупности с большим коэффициентом сортировки.

Нами установлено, что связь количественного содержания пыльцы и спор с пелитовой фракцией осадков несомненно существует. Однако концентрация значительно различается внутри одного типа осадков. Например, вся центральная часть оз. Белого занята глинистыми илами. Подсчет концентрации пыльцы и спор этого типа осадка показал, что насыщенность осадка разная и находится в диапазоне от 23 тыс. зерен в одних точках до 1.7 тыс. зерен в других (рис. 22). Причину такого количественного различия в содержании пыльцы и спор в осадках одного типа следует искать вероятнее всего в действии биотических факторов. Пыльца и споры, являющиеся прекрасным питательным продуктом для многих беспозвоночных животных, в огромном количестве поедаются и разрушаются ими (Козяр, 1974). Возможно, что количественное распределение пыльцы и спор в озерах имеет прямую связь с пространственным распространением и численностью бентоса, большинство видов которого по способу питания принадлежит к фильтраторам и детритсфагам. Иногда количественные различия микрофоссилий в одном типе осадка объясняют действием локальных гидродинамических факторов (Малясова, 1976).

2. Флористический состав спорово-пыльцевых спектров

Район исследования (оз. Белое и его водосборы) входит, согласно „Геоботаническому районированию СССР“ (1947), в Восточно-Европейскую провинцию Евразийско-хвойно-лесной (таежной) области. На территории, примыкающей к оз. Белому с севера и северо-востока, господствуют средне- и южнотаежные леса, в основном еловые, зеленомошные. Здесь широко развиты болота переходного типа (травяно-сфагновые с болотными кустарниками, облесенные нередко сосной и березой). С юга озеро окружают преимущественно березовые леса (вторичные, на месте еловых лесов), широко развиты пойменные луга в сочетании с кустарниками (ивняками), лесами и иногда пашнями.

При изучении флористического состава спорово-пыльцевых спектров осадков в любом водоеме основной интерес представляет ответ на вопрос: какие элементы разнообразных растительных ассоциаций самого водоема и территории, примыкающей к озеру, находят отражение в составе спорово-пыльцевых спектров осадков? Спорово-пыльцевые спектры озерных осадков состоят из нескольких составляющих, из которых главными являются три. Первая отражает зональный тип растительности, вторая характеризует местные растительные ассоциации (региональные особенности) и, наконец, распространение макрофитов (узколокальные особенности). Выявление степени участия этих составляющих в каждом конкретном случае имеет большое значение при интерпретации ископаемых спектров, что особенно важно при палеоботанических и стратиграфических выводах.

Флористический состав спектров осадков оз. Белого отличается следующими особенностями. В группе общего состава компонентов преобладает, как правило, пыльца древесных пород (73.1–96.7%). Из пыльцы древесных пород в наибольших количествах отмечена пыльца хвойных – *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. Количество пыльцы сосны колеблется в пределах 33.0–64.0%, ели – 16.8–48.9%. В распределении пыльцы ели выделяются зоны повышенного ее содержания – приустьевые участки рек Ковжи, Мегры, Шексны (рис. 23, а). Пыльца сосны распределяется по дну озера равномернее (рис. 23, а, см. вкл.). Из хвойных пород во многих пробах найдена пыльца *Picea obovata* (0.3–3.5%) и единично *Larix* sp. Пыльца широколиственных пород отмечена в значительно меньших количествах, микрофоссилии распределены более или менее равномерно (рис. 23, б). Пыльца *Betula sect. Albae* содержится в количестве 2.4–12.5%. Высокое содержание пыльцы *B. sect. Albae* (21%) отмечается в приустьевом районе р. Ковжи и в южном районе озера (ст. 6). На карте растительности (Атлас Вологодской обл., 1965) видно, что с юга оз. Белое окаймляют березняки вторичного происхождения, возникшие на месте еловых лесов.

Повышенным содержанием в донных отложениях пыльцы берез кустарниковых форм (*B. sect. Fruticosae* и *B. nana*) выделяется северо-западный район озера. Пыльца *B. sect. Fruticosae* находится в спектрах в экстремальных значениях – 2.2–5.3% (рис. 23, б). Пыльца *B. nana* отмечена в небольших количествах (0.3–1.8%) и не во всех пробах, однако в осадках северо-западного района в спектрах встречаемость ее постоянна в количестве 0.3–1.2% (рис. 23, б). В распределении пыльцы этих пород также сказывается, видимо, очень незначительное влияние регионального фактора: именно с северо-запада к озеру примыкают обширные пространства, занятые верховыми и переходными болотами, нередко облесенными сосной и березой. Пыльца ольхи отмечена во всех пробах, в большинстве спектров содержание ее составляет 2.7–14.9%, иногда количество пыльцы *Alnus* sp. довольно значительно (20.6% в спектрах пробы ст. 4, 15.4% – ст. 6). Пыльца *Salix* sp. в составе спектров встречается единично и непостоянно.

Интересно проследить встречаемость в поверхностном слое донных осадков пыльцы широколиственных пород. Современные ареалы распространения дуба, ясеня, вяза, орешника проходят южнее оз. Белого, только единичные экземпляры встречаются в лесах района исследования. Границы распространения липы проходят восточнее озера. Независимо от ареалов распространения широколиственных пород пыльца их отмечается почти во всех пробах осадков. Чаще всего встречается пыльца *Quersus* sp., *Ulmus* sp., *Tilia cordata*, реже *Corylus avellana*. В одной пробе (ст. 3) отмечено даже пыльцевое зерно *Carpinus betulus*. Из анализа спектров осадков оз. Белого следует, что пыльца широколиственных пород распространяется воздушными потоками на значительном расстоянии, но

в очень небольших количествах: на 400–500 зерен древесных пород приходится 1–2 зерна широколиственных пород (или 0.3–3.0%).

Пыльцы травянистых растений в спектрах мало (0.0–6.0%), она принадлежит в основном ветроопыляемым растениям: *Gramineae* (0.0–3.6%), *Cyperaceae* (0.0–2.0%), *Chenopodiaceae* (0.0–1.8%), *Artemisia* sp. (0.0–2.0%) (рис. 23, в, г). Пыльца разнотравья составляет 0.0–3.0% и представлена следующими семействами и видами: *Cruciferae*, *Leguminosae*, *Compositae* (*Echinops* sp.), *Polygonum bistorta* L., *Umbelliferae*, *Rumex* sp., *Rosaceae*, *Plantago* sp., *Caryophyllaceae*, *Fagopyrum* sp., *Aster* sp., *Scorzonera* sp.

Чрезвычайно малое участие в составе спорово-пыльцевых спектров пыльцы травянистых растений является характерной особенностью спектров осадков крупных водоемов. Эта особенность выявлена нами при изучении озер Ладожского, Онежского, Кубенского, Воже и Ла-ча. При исследовании осадков оз. Белого были продолжены наблюдения за участием в спектрах пыльцы макрофитов.

Во всех образцах грунта открытой части озера пыльца макрофитов практически отсутствует. Отмечается по 1–2 зерна только пыльца *Phragmites* sp., иногда *Potamogeton* sp., в пробе ст. 4 встречено зерно *Sparganium* sp. Специально для выяснения степени участия пыльцы макрофитов в составе спектров нами исследованы пробы, отобранные непосредственно в растительных ассоциациях.

Высшая водная растительность занимает площадь 1234 га, что составляет немногим более 1% средней площади оз. Белого (гл. 12). Большая часть всей заросшей литорали находится в двух районах. Один район распространения макрофитов расположен в расширении р. Шексны; здесь отобраны пробы из глинистых илов и серых песков. Так как этот район отличается активным гидродинамическим режимом (течение р. Шексны), спорово-пыльцевые спектры вообще не содержат пыльцы травянистых растений, в минимальных количествах отмечены мелкие формы споровых растений (*Bryales* и *Sphagnum* sp.). Как правило, из споровых чаще всего встречаются сравнительно крупные и „тяжелые” зерна *Polypodiaceae*. Второй район располагается вдоль западного и северо-западного берегов на участке южнее устья р. Чалексы и северо-восточнее Ковжинского разлива. К северу от устья р. Чалексы вдоль берега на расстоянии от 0.5 до 1.2 км от него протягивается полоса тростниковых зарослей средней шириной около 100 м, местами суживающаяся до 50 м.

У устьев рек Чалексы и Мегры и к северу от о-ва Ковжа за полосой тростника параллельно урезу воды чередуются полосы воздушно-водных, плавающих и погруженных гидрофитов. У самого берега на глубине до 30 см располагаются фитоценозы хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.). Далее между берегом и зарослями тростника располагаются три полосы, состоящие из сменяющих друг друга фитоценозов горца земноводного (*Polygonum amphib-*

bium) и рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.).

Непосредственно в местах распространения ассоциаций тростника (*Phragmites australis*) в районе Ковжинского разлива отобраны три пробы на спорово-пыльцевой анализ. Донные отложения представлены торфянистыми илами с массой растительных остатков и с серым опесчаненным илом. В районе устьев рек Чалексы и Мегры взяты три пробы из зарослей *Potamogeton perfoliatus*, одна проба из ассоциации *Equisetum fluviatile*. Спорово-пыльцевые спектры этих проб в группе общего состава и пыльцы древесных пород практически не отличаются от спектров донных осадков открытой части озера. В группе общего состава господствует пыльца древесных пород (82.0–86.0%). Флористический состав и количественные соотношения отдельных пород аналогичны спектрам большинства проб: господствует пыльца *Pinus sylvestris* (21–57%), *Picea abies* (20.0–35.4%) и *Betula sect. Albae* (4.2–21.0%); в группе споровых преобладают споры зеленых мхов (24.0–64.6%) и *Sphagnum* sp. (7.4–17.0%). Состав пыльцы травянистых растений в этих пробах также беден в видовом и количественном соотношениях, доминантные виды ассоциаций макрофитов представлены единичными (1–2 зерна) зернами тростника, рдеста, хвоща. Пыльца травянистых растений, так же как и в спектрах проб открытой части озера, представлена единичными зернами ветроопыляемых наземных растений.

Кроме озерных осадков нами исследовано также несколько проб из современного аллювия. Пробы отбирались из аллювия р. Куность, в нескольких километрах вверх по течению от д. Куность. Проба 16 отобрана в 3 км от деревни вверх по течению реки из опесчаненного ила на глубине 0.2 м. Растительная ассоциация сложена *Digraphis arundinaceae*. Проба 17 взята в 4 км вверх по течению также из опесчаненного ила. Растительная ассоциация состоит из трех доминантов: *Sagittaria sagittifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Potamogeton pectinatus*. Проба 18 отобрана в 5 км вверх по течению из черного оторфованного ила с глубины 0,2 м. Ассоциацию составляют *Nuphar luteum*, *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia*.

Состав спорово-пыльцевых спектров аллювиальных осадков по основным флористическим и количественным характеристикам близок таковому озерных спектров донных отложений. В общем составе господствует пыльца древесных пород (73.1–76.2%), преобладает пыльца хвойных *Pinus sylvestris* (49.0–51.3%) и *Picea abies* (49.0–51.0%). В небольшом количестве отмечена пыльца лиственных пород – *Betula sect. Albae* (4.4–19.5%). Среди споровых, как правило, преобладают *Polypodiaceae* (64.4–81.6%). Независимо от состава вышеназванных растительных ассоциаций макрофитов, в которых отобраны пробы, состав пыльцы травянистых чрезвычайно беден в количественном и видовом отношении. Единичными зернами отмечена пыльца лугового разнотравья из семейств *Rosa-*

ceae, Polygonaceae (*Polygonum bistorta* L.), Leguminosae, Compositae (cf. *Aster* sp., *Artemisia* sp.), а также пыльца Gramineae (наиболее часто) и Chenopodiaceae. Пыльца макрофитов, даже доминантных, встречается единичными зернами: на 240–300 зерен общего состава пыльцы встречено по одному зерну *Nuphar luteum* L., *Equisetum fluviatile* L., *Potamogeton pectinatus* L. При этом общее количество пыльцы травянистых растений составляет 14–27 зерен в пробе.

Таким образом, пыльца макрофитов практически в формировании спорово-пыльцевых спектров поверхностных осадков не участвует. Этот вывод распространяется на все крупнейшие водоемы Северо-Запада Русской равнины. Объяснить это явление вероятнее всего можно тем, что продуктивная пыльценосная способность травянистых растений несравненно ниже таковой древесных пород. Пыльца и споры транспортируются в основном воздушным путем, и прежде всего в крупные озера с больших расстояний попадает пыльца деревьев. Пыльца же макрофитов, возможно, частично и разрушается (так как большинство макрофитов имеют тонкую экзину) при постоянном перемешивании поверхностного слоя грунтов.

Спорово-пыльцевые спектры донных осадков несут информацию прежде всего о зональном типе растительности (средней и южной тайги). В составе спектров растительный покров отражается на уровне крупных таксономических единиц (класс формаций). Этот вывод можно сделать из абсолютного господства пыльцы древесных пород, а в последней группе – пыльцы хвойных. Местные растительные ассоциации территории, непосредственно примыкающей к озеру, – леса, болота, пашни (региональный фактор) – находят лишь некоторое отражение в присутствии, а иногда несколько повышенном содержании пыльцы мелколиственных пород (*Betula nana*, *B. sect. Fruticosae*, *Alnus* sp., *Salix* sp.) и лугового разнотравья (Gramineae, Leguminosae, Polygonaceae, Compositae, Umbelliferae и др.). Узколокальные факторы (произрастание макрофитов) практически не играют роли в формировании спорово-пыльцевых спектров этого крупнейшего озера. Поэтому спектры донных осадков оз. Белого отличаются общей относительной бедностью флористического состава, однообразием (по количественным и флористическим показателям) по площади дна водоема. Причину однообразия спектров можно объяснить гидродинамическими и морфометрическими особенностями озера: большими размерами, малыми глубинами, плоским характером дна и наличием ветровых течений. Придонный горизонт воды и поверхностный слой осадков постоянно перемешиваются, в результате чего входящие в состав пелитовой фракции микрофосилии также перемешиваются и более или менее однообразно распределяются по дну водоема. Эти особенности подчеркивала и

М. Кабайлене (1969), изучая характер спорово-пыльцевых спектров мелководных плоских озер Литвы.

По степени осреднения и закономерностям распределения в поверхностном слое донных отложений спорово-пыльцевые спектры оз. Белого тождественны спектрам крупнейших озер Северо-Запада (Ладжское, Онежское, Кубенское, Лача, Воже). В целом спектры осадков всех перечисленных озер по характеру отражения окружающей растительности близки спектрам небольших по размерам, замкнутых морских бассейнов типа Балтийского, Белого, Каспийского, Аральского, Азовского морей. Они дают осредненную картину зонального типа растительности, локальные и узколокальные элементы практически не находят отражения в их флористическом составе (Кондратене и др., 1970; Вронский, 1976; Малясова, 1976; Хомутова, 1977, а).

ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА БАКТЕРИЙ
В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ¹

На оз. Белом микробиология донных отложений до сих пор не исследовалась, поэтому целью нашей работы было установить уровень развития микроорганизмов и проследить за распределением их в поверхностном слое. Определялись общая численность бактерий и количество сапрофитов на МПА и МПА/10 (Романенко, Кузнецов, 1974).

В поверхностном слое донных отложений преобладают глинистые илы с количеством органического вещества 3–6% (гл. 7). Свыше 6% оно встречается лишь на небольших участках в виде отдельных пятен. По-видимому, такая однородность содержания органического вещества определила численность бактерий в донных отложениях. Она колеблется в невысоких пределах – от 164 до 481 млн. кл./г сырых осадков, т.е. максимальное количество бактерий лишь в 3 раза больше минимального. Численность бактерий, растущих на МПА, имеет более широкий градиент – от 28 до 360 тыс. кл./г. Такая концентрация обычно характерна для донных отложений мезотрофных мелководных озер с хорошей аэрацией, способствующей окислению органического вещества в осадках.

Основная масса бактерий сконцентрирована в стороне от фарватера, который проходит от устья р. Ковжи к истоку р. Шексны (рис. 24). На фарватере же численность бактерий и особенно сапрофитов наиболее низкая – соответственно 160–270 млн. и 20–60 тыс. кл./г сырых осадков. Бактериальная обедненность полосы движения судов хорошо согласуется с низким содержанием органического вещества (гл. 7). Проходящими судами с осадкой 3,5–4,0 м (при глубине на фарватере 5 м) донные отложения взмучиваются и разносятся на 3–4 км в сторону от фарватера, что и привело к повышению численности бактерий и сапрофитов на его периферии (см. ч. I, гл. 7.1).

Наши наблюдения на озерах Онежском, Кубенском, Лача и Воже (Александрова, 1973, 1977), а также исследования других авторов (Драбкова, 1965; Гамбарян, 1968) показали, что существует тесная связь численности бактерий с гранулометрическим составом донных отложений и потерей при прокаливании. Меньше всего бактерий было обнаружено в песках – на Онежском озере, например, от 50 до 150 млн. Численность бактерий в песчаных осадках оз. Белого (на ст. 5 и 7) была соответственно 200 и 280 млн. кл./г осадков. Ст. 7

¹ Автор главы Д.Н. Александрова.

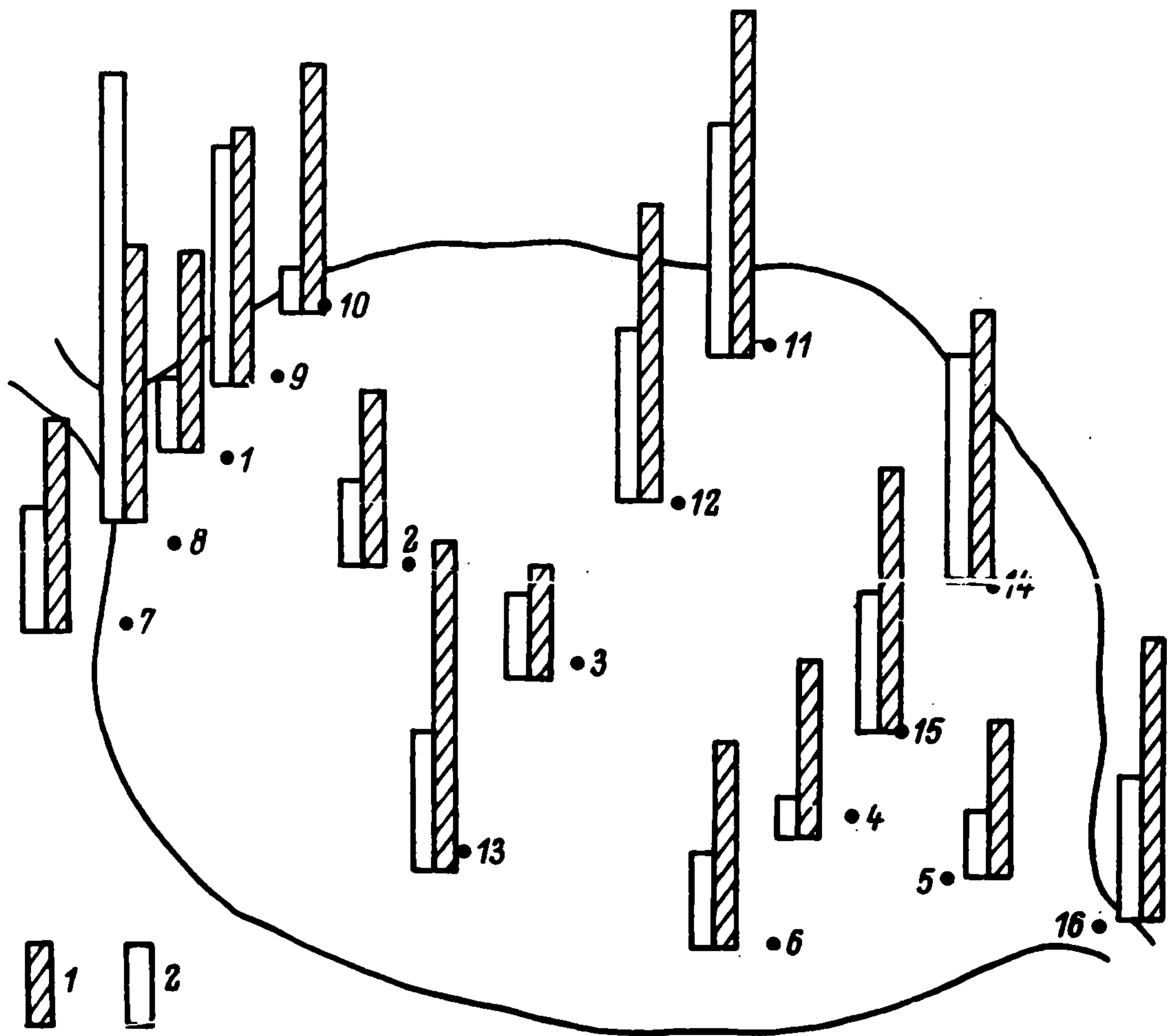


Рис. 24. Распределение бактерий и сапрофитов в поверхностном слое донных отложений.

1 – общая численность, 1 см – 100 млн. кл./г, 2 – сапрофиты, растущие на МПА, 1 см – 500 тыс. кл./г.

находится напротив р. Мегры. Пески этой части озера заилены, и естественно ожидать более высокую концентрацию бактерий в них. Сравнительно небольшое количество сапрофитов (80 тыс.) показывает, что доля легкоразложимого органического вещества не слишком велика. Пески на ст. 5, расположенной в устье р. Шексны, плохо отсортированные, содержат камни и обломочный материал. Тем не менее численность бактерий здесь 280 млн. кл./г, что связано с выносом органического вещества из обводного канала. Это согласуется с относительно высокой численностью сапрофитов, растущих на МПА/10, – 180 тыс. кл./г. Четкой связи между характером грунта и численностью бактерий не наблюдается (табл. 36), что отличает оз. Белое от других исследованных нами озер. В оз. Белом слабое илонакопление, и в отличие от других озер глубоководная часть озера содержит наименьшее количество органического вещества (гл. 7). В формировании микрофлоры большую роль играют локальные условия. Интересно в этой связи отметить район ст. 14–15. Здесь наблюдалась высокая численность и биомасса бактерий при небольшой потере при прокаливании. На ст. 14 была повышенная концентрация сапрофитов, растущих на МПА/10, и по данным Н.Н.

Биомасса бактерий и численность сапрофитов, растущих на МПА/10, в донных отложениях

№ стан- ции	Характер осадков	Потери при про- калива- нии	Биомасса бактерий, мг/г осадков	Коли- чество сапрофи- тов на МПА/10, тыс.кл./г	$\frac{\text{МПА/10}}{\text{МПА}}$, %
1	Мелкоалевритовый ил	4.94	0.22	120	2.3
2	Глинистый ил	5.02	0.18	77	0.8
3		3.84	0.13	130	2.2
4	Мелкоалевритовый ил	3.10	0.19	50	2.5
5	Песок	2.50	0.16	180	4.5
6	Мелкоалевритовый ил	3.77	0.30	40	1.3
7	Песок	0.28	0.22	270	3.4
8	Мелкоалевритовый ил	5.84	0.38	360	1.1
9	Глинистый ил	6.06	0.36	212	1.3
10		5.10	0.26	61	2.2
11		5.06	0.37	183	1.4
12		5.34	0.32	27	—
13		5.29	0.36	82	1.2
14		4.86	0.28	452	8.1
15	Мелкоалевритовый ил	4.41	0.29	76	1.4
16		4.20	0.31	187	2.0

Давыдовой (гл. 10, рис. 26), большое количество диатомовых водорослей в осадках, которые, по всей вероятности, определили развитие бактерий.

Не менее интересен район ст. 11 и 12, где отмечена повышенная концентрация органического вещества, а также повышенная численность бактерий и сапрофитов, растущих на МПА (рис. 24). Образование этого пятна можно связать с течениями: здесь проходит граница западной и восточной циркуляций, что способствует осаждению тонких илов, богатых органическим веществом (см. ч. 1, гл. 3.2).

Количество сапрофитов, растущих на МПА/10, как правило, в 3–4 раза выше, чем выросших на МПА. Наибольшие различия в численности этих бактерий наблюдались в песчаных осадках (табл. 36), где создаются наиболее благоприятные условия для развития сапрофитов, растущих на МПА/10, из-за малой концентрации органического вещества.

По уровню развития бактерий оз. Белое относится к мезотрофному типу. Озеро подвержено антропогенному воздействию, которое особенно четко прослеживается в донных отложениях по судоходной трассе.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ¹

1. Материал и методика

Оз. Белое является наибольшим по площади мелководным бассейном Вологодско-Архангельского региона. Расположенное в зоне распространения краевых образований последнего оледенения, оно находится в древней депрессии, преобразованной ледниковой экзарацией. Возникновение озера связано с отступанием ледника и формированием сложной системы приледниковых озер. В вепсовскую стадию (15 тыс. лет назад) ледник заполнял белозерскую котловину (Малаховский и др., 1969; Чеботарева, 1969), а в лужское время (13 тыс. лет назад), после его отступления через древнее оз. Белое, по долине рек Ковжи и Вытегры осуществлялся сток всей верхневолжской системы приледниковых озер в южную часть онежской котловины и далее на запад (Квасов, 1975). Затем произошел прорыв вод приледниковых озер на юго-восток в Волгу. Уровень оз. Белого понизился и стал близким к современному. Озеро, таким образом, существует непрерывно с позднеледникового времени. Площадь его в настоящее время равна 1126 км², максимальная глубина 5.5 м, средняя - 4.1 м. Донные отложения представлены глинистыми и мелкоалевритовыми илами, в прибрежных частях на мелководьях распространены различной крупности пески (Курдин, 1960; Курочкина, гл. 7).

В общем плане работ по исследованию донных отложений озера, связанных с проблемой переброски вод северных рек в систему Волги, предпринято изучение состава диатомовых комплексов. Образцы на диатомовый анализ взяты по 4 разрезам, пересекающим озеро с северо-востока на юго-запад, и на 2 полуразрезах в юго-восточной его оконечности в районе истока р. Шексны (рис. 25, см. вкл). Всего исследовано 49 станций. Для характеристики современных процессов седиментации диатомей отбирался верхний неконсолидированный слой осадка до 1 см мощности, который обрабатывался по количественной методике.

2. Общая характеристика

Оз. Белое относится к водоемам мезотрофного типа (Мосевич, 1955), где ведущими группами в фитопланктоне наряду с диатомеями являются синезеленые водоросли (Гусева, 1959). В донных отло-

¹ Автор главы Н.Н. Давыдова.

Т а б л и ц а 37

Максимальная численность и встречаемость диатомей
в поверхностных отложениях

Вид	Экология			Макси- маль- ная числен- ность, тыс. створок	Коли- чество стан- ций
<i>Achnanthes biasolettiana</i> (Kütz.) Grun.	ОИБ	-	-	3.2	2
<i>A. dispar</i> Cl.	ОГЛБ	Ак	-	5.4	1
<i>A. lanceolata</i> var. <i>elliptica</i> Cl.	ОИС	Ак	$\chi-\beta$	1.6	2
<i>A. lanceolata</i> var. <i>rostrata</i> (Østr) Hust.	ОИК	Ак	-	6	4
<i>A. linearis</i> (W.Sm.) Grun.	ОИБ	Ин	$\chi-o$	6	1
<i>A. oestrupii</i> (A. Cl.) Hust.	ОИС	-	-	4.8	2
<i>Amphiprora ornata</i> Bail.	ОИБ	Акб	-	11	11
<i>Amphora costulata</i> Skw.	ДИБ	-	-	9	10
<i>A. ovalis</i> Kütz.	ДИК	Ак	$\beta-o$	12	4
<i>A. ovalis</i> var. <i>libyca</i> Ehr.	ДИК	Ак	-	8.1	11
<i>A. ovalis</i> var. <i>pediculus</i> Kütz.	ДИК	Ак	-	60	41
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	ПИК	Ак	$o-\beta$	618	36
<i>Caloneis bacillum</i> var. <i>lancetula</i> (Schulz) Hust.	ДИБ	-	-	1.2	1
<i>Caloneis schumanniana</i> var. <i>biconstricta</i> Grun.	ДИК	Акб	-	6	9
<i>C. schumanniana</i> var. <i>lancetula</i> Hust.	ДИК	-	-	2.8	1
<i>C. silicula</i> (Ehr.) Cl.	ДИБ	Ак	$o-\beta$	3	4
<i>C. zacharasii</i> Reich.	ДИБ	-	-	1.2	1
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	ОИБ	Ак	β	14	5
<i>Cyclotella bodanica</i> Eulenst.	ПИС	-	o	3	4
<i>C. comta</i> (Ehr.) Kütz.	ПИК	Ак	o	60	40
<i>C. kuetzingiana</i> var. <i>schumannii</i> Grun.	ПГЛБ	-	-	2.4	1
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	ПГЛК	Ак	$\alpha-\beta$	3	1
<i>C. quadriuncta</i> (Schröt.) Hust.	ПИБ	-	-	24	5
<i>Cymatopleura elliptica</i> (Bréb.) W. Sm.	ДИБ	Ак	β	3	3

Вид	Экология			Максимальная численность, тыс. створок	Количество станций
<i>Cymatopleura elliptica</i> var. <i>discoidea</i> Wisl. et Kolbe	ДИБ	-	-	3.2	2
<i>C. elliptica</i> var. <i>hibernica</i> (W. Sm.) V.H.	ДИБ	-	-	3.2	7
<i>C. elliptica</i> var. <i>nobilis</i> (Hantzsch.) Hust.	ДИБ	-	-	1	1
<i>C. solea</i> (Bréb.) W. Sm.	ДИБ	Ак	$\beta - \alpha$	7.2	9
<i>C. solea</i> var. <i>vulgaris</i> Meist.	ДИБ	-	-	8.1	8
<i>Cymbella lanceolata</i> (Ehr.) V.H.	ОИБ	Ак	β	1.6	1
<i>C. turgida</i> (Greg.) Cl.	ОИК	Ак	-	2.4	1
<i>C. ventricosa</i> Kütz.	ОИК	Ин	β	5.4	1
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	ПГЛБ	Ин	$\beta - \alpha$	1.5	1
<i>D. vulgare</i> var. <i>productum</i> Grün.	ОИБ	Ак	-	3	1
<i>Diploneis marginestriata</i> Hust.	ДИБ	Ин	-	24	9
<i>D. ovalis</i> (Hilse) Cl.	ДИБ	Ак	β	4.8	1
<i>Epithemia intermedia</i> Fricke	ОИБ	-	-	7	1
<i>E. zebra</i> (Ehr.) Kütz.	ОИК	Акб	-	3	3
<i>Eucocconeis elliptica</i> Savel.-Dolg.	ОИБ	-	-	4	1
<i>E. minuta</i> Cl.	ОГБС	-	-	5.4	5
<i>Eunotia faba</i> (Ehr.) Grun.	ОГБС	Ац	-	4	2
<i>Eu. lunaris</i> (Ehr.) Grun.	ОИК	Ин	0	3	1
<i>Eu. pectinalis</i> (Dillw. Kütz.) Rabench.	ОИК	Ац	χ	6	2
<i>Eu. veneris</i> (Kütz.) O. Müll.	ОИС	Ац	-	6	1
<i>Fragilaria brevistriata</i> Grun.	ОИК	Ак	-	182	36
<i>F. capucina</i> Desm.	ПИК	Ак	$0 - \beta$	2.4	2
<i>F. capucina</i> var. <i>lanceolata</i> Grun.	ПИК	-	-	1.5	1
<i>F. capucina</i> var. <i>mesolepta</i> Rabench.	ПИК	Ак	-	1.2	5
<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun.	ОИК	Ак	β	271	40

Т а б л и ц а 37 (продолжение)

Вид	Экология			Максимальная численность, тыс. створок	Количество станций
<i>Fragilaria construens</i> var. <i>binodis</i> (Ehr.) Grun.	ОИК	Ак	-	156	28
<i>F. construens</i> var. <i>triundulata</i> Reich.	ОИК	Ак	-	6	12
<i>F. construens</i> var. <i>venter</i> (Ehr.) Grun.	ОИК	Ак	-	54	29
<i>F. crotonensis</i> Kitt.	ПГлБ	Ак	0-β	24	5
<i>F. inflata</i> (Heid.) Hust.	ОИС	Ак	-	310	47
<i>F. inflata</i> var. <i>istvanffy</i> (Pant.) Hust.	ОИС	-	-	4.8	2
<i>F. lapponica</i> Grun.	ОИК	Ин	-	6	2
<i>F. pinnata</i> Ehr.	ОГлБ	Ак	0	144	44
<i>F. pinnata</i> var. <i>lancettula</i> (Schum.) Hust.	ОИБ	Ак	-	48	35
<i>F. virescens</i> var. <i>inaequidentata</i> Lagerst.	ОИС	-	-	24	1
<i>Gomphonema parvulum</i> (Kütz.) Grun.	ОИБ	Ин	β	4	9
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabench.	ДИБ	Ак	β	54	42
<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Cl.	ДИБ	Ак	β	3.5	1
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	ДИК	Ин	β	6	4
<i>Melosira ambigua</i> (Grun.) O. Müll.	ПИК	Ак	β-0	78	26
<i>M. distans</i> var. <i>alpigena</i> Grun.	ПИС	Ак	-	54	38
<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs	ПИК	Ак	β	354	47
<i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> O. Müll.	ПИК	Ак	β	1.6	2
<i>M. islandica</i> subsp. <i>helvetica</i> O. Müll.	ПИС	Ин	β	364	45
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz.	ЛИК	Ак	0-β	52	27
<i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> O. Müll.	ПИС	Ак	-	12	3
<i>M. italica</i> var. <i>tenuissima</i> (Grun.) O. Müll.	ПИК	-	β	7	6
<i>Meridion circulare</i> (Ralfs) V.H.	ОГбК	Ак	χ-0	3	1

Т а б л и ц а 37 (продолжение)

Вид	Экология			Максимальная численность, тыс. створок	Количество станций
<i>Melosira circulare</i> var. <i>constrictum</i> (Ralfs) V.H.	ОГБК	-	-	3	1
<i>Navicula anglica</i> Ralfs	ДИБ	Ак	-	4.8	1
<i>N. anglica</i> var. <i>minuta</i> Cl.	ДИБ	-	-	2.4	1
<i>N. cocconeiformis</i> Greg.	ДИС	Ац	-	4.8	2
<i>N. costulata</i> Grun.	ДГЛБ	-	-	12	5
<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	ДИК	Ак	α	48	21
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>veneta</i> (Kütz.)	ДГЛК	Ак	α	3	2
<i>N. gastrum</i> (Erh.) Donk.	ДИК	Ин	β	1.5	1
<i>N. gastrum</i> var. <i>exigua</i> (Greg.) Grun.	ДИК	-	β	6	2
<i>N. hungarica</i> Grun.	ДИБ	Ак	β	9.6	6
<i>N. lambda</i> Cl.	ДИБ	-	-	2	1
<i>N. lanceolata</i> (Ag.) Kütz.	ДИК	Ак	-	7	3
<i>N. lanceolata</i> var. <i>cymbula</i> (Donk.) Cl.	ДИК	Ак	-	2.4	1
<i>N. lanceolata</i> var. <i>tenella</i> A. S.	ДИБ	-	-	8	6
<i>N. menisculus</i> (Schum.) Hust.	ДГЛБ	Ак	-	12	8
<i>N. obtusangula</i> Hust.	ДИБ	-	-	1.6	1
<i>N. pseudoscutiformis</i> Hust.	ДИС	Ак	-	1.6	1
<i>N. pupula</i> var. <i>rectangularis</i> (Greg.) Grun.	ДГЛК	Ин	-	12	2
<i>N. rhynchocephala</i> Kütz.	ДИК	Ак	α	6	1
<i>N. rhynchocephala</i> var. <i>orientalis</i> I. Kiss.	ДГЛБ	-	-	1	1
<i>N. schoenfeldii</i> Hust.	ДИБ	Ак	-	6	1
<i>N. scutelloides</i> W. Sm.	ДИБ	Акб	-	27	3
<i>N. subocculta</i> Hust.	ДИБ	-	-	3.4	1
<i>N. viridula</i> Kütz.	ДИБ	Ак	α	1.6	1
<i>Neidium bisulcatum</i> (Lagerst.) Cl.	ДИС	Ин	-	7	1
<i>N. iridis</i> var. <i>diminutum</i> (Pant.) Wisl. et Kolbe	ДИБ	-	-	3	1
<i>Nitzschia acicularis</i> W. Sm.	ПИБ	-	α	12	3
<i>N. acuta</i> Hantzsch.	ДИБ	Ак	-	6	10
<i>N. angustata</i> (W. Sm.) Grun.	ДИБ	Ак	α	5.4	8

Т а б л и ц а 37 (продолжение)

Вид	Экология		Максимальная численность, тыс. створок	Количество станций
<i>Neidium fonticola</i> Grun.	ДИБ	Ак $\sigma-\beta$	12	1
<i>N. gracilis</i> Hantzsch.	ДИБ	Ин -	24	9
<i>N. heufleriana</i> Grun.	ДИБ	- $\sigma-\beta$	15	2
<i>N. recta</i> Hantzsch.	ДИБ	Ак $\beta-\alpha$	18	13
<i>N. tryblionella</i> var. <i>obtusiuscula</i> Grun.	ДГлБ	Ак α	1	1
<i>N. tryblionella</i> var. <i>victoriae</i> Grun.	ДГлБ	- -	16	22
<i>N. tubicola</i> Grun.	ДИБ	- -	60	24
<i>Opephora martyi</i> Heib.	ОИБ	Акб -	96	43
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	ДИС	Ин $\chi-\sigma$	3	2
<i>P. major</i> (Kütz.) Cl.	ДИБ	Ин-Ак β	3.5	1
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl.	ДИБ	Ин σ	6	1
<i>P. molaris</i> (Grun,) Cl.	ДИС	- -	3	3
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	ОГЛК	Ак β	2.4	1
<i>Stauroneis anceps</i> Ehr.	ДИБ	Ин β	1.2	1
<i>S. smithii</i> var. <i>karelica</i> Wisl. et Kolbe	ДИС	- -	6	2
<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun.	ПИК	Акб $\sigma-\beta$	16	30
<i>S. astraea</i> var. <i>intermedius</i> Fricke	ПИБ	- -	78	39
<i>S. astraea</i> var. <i>minutulus</i> (Kütz.) Grun.	ПИК	Акб -	165	40
<i>S. dubius</i> (Fricke) Hust.	ПИБ	Акб β	138	42
<i>S. hantzschii</i> Grun.	ПИК	Ак α	12	10
<i>S. niagarae</i> Ehr.	ПИБ	- -	36	22
<i>Surirella biseriata</i> Bréb.	ДИБ	Ак β	6	1
<i>S. biseriata</i> var. <i>bifrons</i> (Ehr.) Kütz.	ДИБ	Ак -	6	3
<i>S. biseriata</i> var. <i>bifrons</i> f. <i>amphioxys</i> (W. Sm.) Hust.	ДИБ	- -	2	1
<i>S. distinguenda</i> A. Cl.	ДИБ	- -	3	3
<i>Surirella ovata</i> var. <i>pinnata</i> (W. Sm.) Hust.	ДИБ	Ак β	36	8
<i>S. robusta</i> var. <i>splendida</i> (Ehr.) V.H.	ДИБ	Ак -	6	1
<i>S. turgida</i> W. Sm.	ДИБ	- β	3	5

Т а б л и ц а 37 (продолжение)

Вид	Экология	Максимальная численность, тыс. створок	Количество станций
<i>Synedra parasitica</i> Grun.	ОИБ Ак $\beta-\alpha$	12	7
<i>S. parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> Grun.	ОИБ Ак -	3	3
<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	ОИК Ин β	17	4
<i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> Kütz.	ПИК Ак -	3	1
<i>S. vaucheriae</i> Kütz.	ОИБ Ак β	1.2	1
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	ПГББ Ац $\alpha-\beta$	12	5
<i>T. flocculosa</i> (Roth.) Kütz.	ОГБС Ац $\alpha-\chi$	3.5	6
<i>Tetracyclus emarginatus</i> (Ehr.) Grun.	ДИС - -	0.6	1

П р и м е ч а н и е. Диатомей: П - планктона, О - обрастаний, Д - донные, И - индифференты, Гл - галофилы, Гб - галофобы, М - мезогалобы, Э - эугалобы, Б - бореальные, С - североальпийские, К - космополиты, Ак - алкалифилы, Акб - алкалибионты, Ац - ацидофилы, Ин - индифференты.

жениях зафиксировано 137 видов и разновидностей пресноводных диатомей олигогалобов (табл. 37). Найдено 28 таксонов истинно-планктонных диатомей, 41 обитатель обрастаний и 68 донных. Из планктонных диатомей в поверхностных отложениях озера наиболее обычны представители родов *Melosira* и *Stephanodiscus*. Среди *Melosira* особенно широко распространены *M. granulata*, *M. islandica* subsp. *belvetica*, *M. distans* var. *alpigena*, несколько менее - *M. italica* и *M. ambigua*. Из рода *Stephanodiscus* характерны *S. astraea* с разновидностями и *S. dubius*, распространена *Asterionella formosa*. Из рода *Cyclotella* часто встречается *C. comta*.

Разнообразие диатомей обрастаний поразительно невелико, что находится в связи с особенностями природы озера. При малой глубине большая турбулентность препятствует развитию макрофитов, площади зарослей которых в озере незначительны и составляют около 1% (гл. 1.2). Скальные побережья, могущие служить субстратом для развития микрофитобентоса, здесь отсутствуют. Из обрастателей наиболее типичны для отложений озера представители перифитонных *Fragilaria*: *F. inflata*, *F. pinnata* et var. *lancettula*, несколько менее - *F. brevistriata* и *F. constru-*

ens с разновидностями. Широко распространена *Opephora martyi*.

Количество таксонов донных диатомей в 1.5 раза выше, чем перифитонных. Основная масса их встречается в отложениях спорадически, наиболее часты из них *Amphora ovalis* var. *pediculus* - вид, характерный для песчаных, хорошо аэрируемых мелководий, и *Gyrosigma acuminatum*, развивающаяся преимущественно на илистых субстратах. Из 23 таксонов рода *Navicula* широкое распространение в отложениях имеет лишь *N. cryptocephala*. Найдены 10 представителей рода *Nitzschia*, характерными для озера из них являются *N. tryblionella* var. *victoriae* и *N. tubicola*; встречено 7 таксонов рода *Surirella*, 6 - *Cymatopleura*, 5 - *Caloneis*.

Важным показателем особенностей природной обстановки озера может быть характеристика встречающихся в нем диатомей по отношению к активной реакции воды. Такие сведения в настоящее время имеются в литературе (Foged, 1945; Порк, 1970; Реhakova, 1976; Renberg, 1976) для 86 видов и разновидностей, найденных нами в поверхностном слое отложений оз. Белого (табл. 37). Подавляющая часть диатомей принадлежит к категории алкалифилов и алкалибионтов, обитающих при pH выше 7, что характерно для щелочных вод. Они составляют 72% таксонов, 20% - индифферентные виды и только 8% - ацидофилы. Показатели pH для оз. Белого в вегетационный период составляют 7.2-7.8 (см. ч. I, гл. 6), что связано с поступлением с водосбора озера вод, обогащенных продуктами растворения известковистых коренных пород карбонового и пермского возрастов. В группу алкалифилов входят наиболее массовые виды в отложениях озера: *Melosira granulata*, *Asterionella formosa*, виды *Fragilaria*; алкалибионты *Opephora martyi*, *Stephanodiscus astraea* var. *minutulus*, *S. dubius*. Ацидофильные диатомей не достигают в осадках большой численности и встречаются спорадически.

По географическому распространению более половины диатомей в осадках оз. Белого (72 таксона) относится к категории бореальных, т.е. характерных для водоемов умеренных широт. Таковы *Opephora martyi*, *Stephanodiscus astraea* var. *minutulus*.

В значительном количестве (43 таксона) представлены североальпийские виды, распространенные в озерах севера и горных областей; большинство из них встречается в озере редко. Характерными для озера из этой группы являются *Melosira islandica* subsp. *helvetica*, *M. distans* var. *alpigena*, *Fragilaria inf-lata*. Особенно интересно нахождение в отложениях *Melosira islandica* subsp. *helvetica* - ведущей диатомей в фитопланктоне Ладожского и Онежского озер и крупных озер Скандинавии. В прошлом этот вид был широко распространен в приледниковых водоемах северо-запада, в Балтийском ледниковом озере. В других крупных озерах Вологодско-Архангельского региона - Кубенском, Воже и Лача - в настоящее время эта диатомея не встречается.

Остальные диатомовые (22 таксона) относятся к категории космополитов, видов, обитающих в пресноводных водоемах от Арктики до тропиков.

3. Накопление в отложениях

Численность диатомей в поверхностных отложениях озера различна. К категории массовых нами отнесены 10 диатомовых, створки которых накапливаются в осадках в количестве более 100 тыс. на 1 г осадка натуральной влажности и широко распространены в отложениях озера. К категории обильных отнесены диатомей, максимальная численность которых от 50 до 100 тыс. створок; их найдено также 10. Все остальные диатомовые встречаются спорадически и в небольших количествах. Половина диатомей из числа массовых и обильных представлена планктонными видами, 7 диатомей – перифитонные, и только 3 донные формы достигают в отложениях высокой численности.

Массовые и обильные диатомей в поверхностных отложениях оз. Белого представлены ниже.

Массовые

Asterionella formosa
Fragilaria brevistriata
F. construens
F. construens var. *binodis*
F. inflata
F. pinnata
Melosira granulata
M. islandica subsp.
helvetica
Stephanodiscus astraea
var. *minutulus*
S. dubius

Обильные

Amphora ovalis var. *pediculus*
Cyclotella comta
Fragilaria construens var. *venter*
Gyrosigma acuminatum
Melosira ambigua
M. distans var. *alpigena*
M. italica
Nitzschia tubicola
Opephora martyi
Stephanodiscus astraea
var. *intermedius*

Для выяснения роли отдельных видов диатомей в строении диатомовых комплексов отложений из числа массовых форм нами выделен доминирующий комплекс. Доминанты в отложениях всего озера – планктонные *Melosira granulata*, *M. islandica* subsp. *helvetica*, которые встречаются повсеместно и на подавляющем большинстве станций, накапливаются в количестве, превышающем 10% от общего содержания створок в осадках. Субдоминантом является перифитонная *Fragilaria inflata*, створки которой на большинстве станций составляют более 5% от их общего содержания. Другие массовые диатомей доминируют лишь спорадически.

Строение диатомовых комплексов в отложениях водоема складывается как результат взаимодействия абиотических и биотических

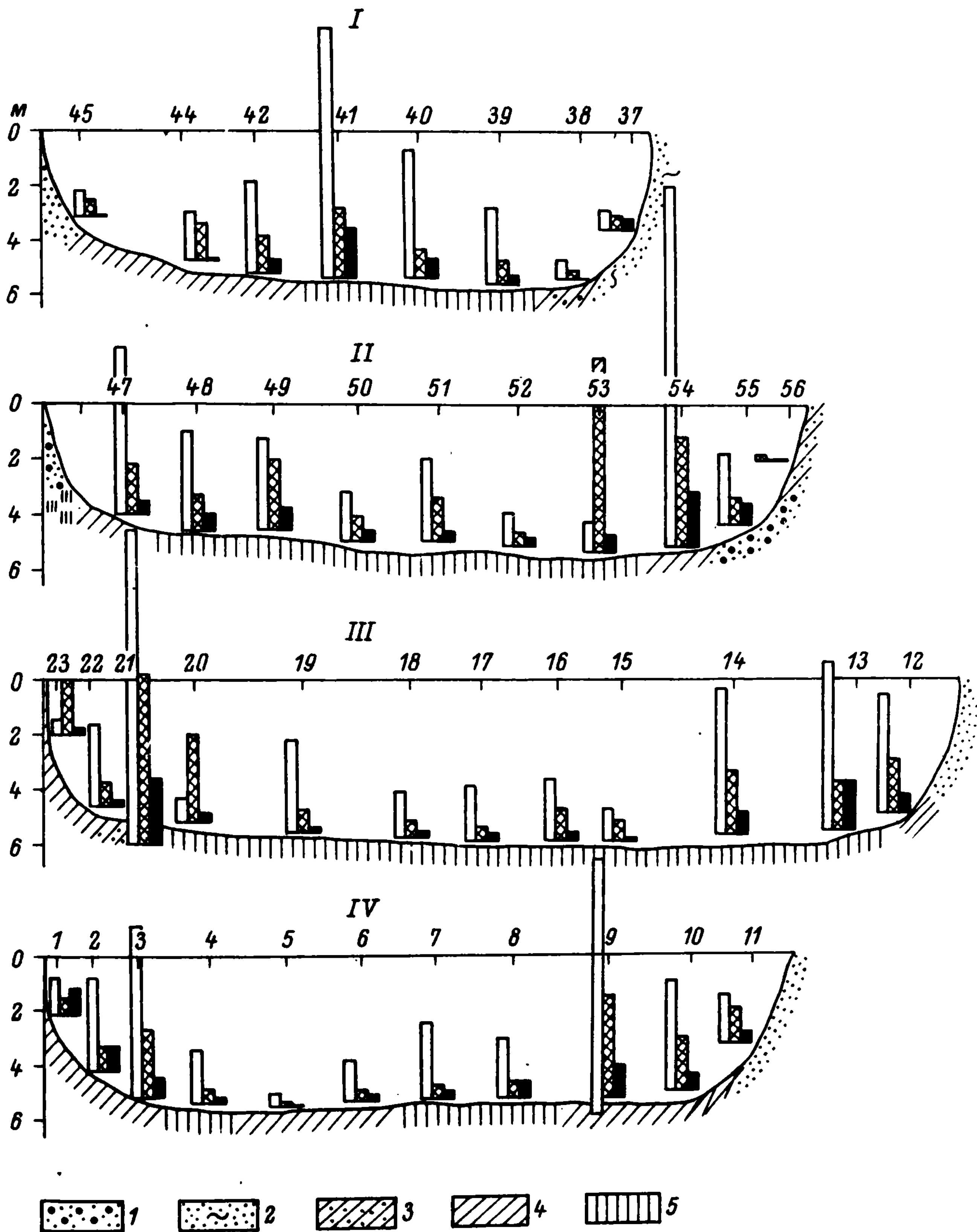


Рис. 26. Численность диатомей на станциях по экологическим группам в отложениях различного характера.

1 - песок с гравием, 2 - заиленный песок, 3 - алеврит, 4 - мелко-алевритовый ил, 5 - глинистый ил.

факторов. Основным биотическим фактором является уровень продуктивности сообществ фитопланктона и микрофитобентоса, определяющий общее количество диатомей в водной массе и на дне озера. Абиотические факторы, влияющие на процесс седиментации, – динамическое состояние водной массы озера, наличие и повторяемость течений, сила волнения и степень его воздействия на донную поверхность, близость или отдаленность побережий и их характер, поступление диатомей с речным стоком и вынос из озера. Чрезвычайная бурность оз. Белого и связанные с нею процессы взмучивания со дна поверхностного слоя осадков приводят к появлению в его водных массах значительного количества диатомей бентоса. Оседающие после отмирания панцири планктонных диатомей также длительное время удерживаются водной турбулентцией в водной толще, а затем многократно взмучиваются вместе с частицами ила на протяжении периода открытой воды. На подавляющем большинстве станций (42 из 49) ведущими по численности в отложениях являются планктонные диатомей, составляющие в среднем 60% створок в осадках, и только на 7 станциях превалируют диатомей бентоса, в основном перифитонные. Это свидетельствует о гораздо более высокой продуктивности диатомей планктона по сравнению с микрофитобентосом.

Особенности диатомовых комплексов, связанные с общим характером седиментации в разных районах озера, хорошо прослеживаются на поперечных разрезах (рис. 26). Первый и второй разрезы, а также ст. 43 в устье р. Ковжи, по которой проходит трасса Волго-Балтийского водного пути, находятся под влиянием озерных притоков. Диатомовый комплекс этой станции отличается от озерного. В нем резко преобладают перифитонные диатомей, из числа которых *Fragilaria brevistriata* и *F. construens* с разновидностями являются доминантами, численности субдоминанта достигает планктонная *Melosira ambigua*. 'Диатомовый комплекс' сформирован диатомеями, развивающимися в распространенных в дельтовом участке реки зарослях макрофитов, и планктоном р. Ковжи. Численность диатомей в отложениях, представленных заиленным алевритом с примесью песка, достигает 0,9 млн. створок, при этом содержание перифитонных диатомей – 785 тыс. створок – является самым высоким в отложениях оз. Белого.

На станциях I разреза накопление диатомей в осадках закономерно связано с характером донных отложений. Наиболее высокие показатели их численности присущи глинистым илам в центральной части разреза; они несколько ниже в мелкоалевритовых илах и низкие в песках по бортам озерной котловины. Размерность створок пресноводных диатомей (от 10 до 200 мкм) соответствует пелитовой фракции осадков. Такая закономерная картина их распределения свидетельствует об относительно спокойных условиях седиментации, что объясняется, по-видимому, близким расположением разреза к западному подветренному побережью озера, где при ветрах западной составляющей не развивается сильного волнения. Илы центральной станции (41), отличающиеся наивысшим накоплением диатомей, характеризуются также повышенным содержанием органического ве-

щества в осадках (гл. 7). На всех станциях I разреза ведущими по численности являются диатомей планктона, которые входят и в состав доминантов. В доминирующие комплексы, кроме характерных для осадков всего оз. Белого доминантов *Melosira islandica* subsp. *helvetica*, *M. granulata* и субдоминанта перифитонной *Fragilaria inflata*, на центральных станциях в зоне глинистых илов входит планктонная *Asterionella formosa*. На прибрежных ст. 44 и 45, расположенных на подводном склоне в зоне распространения песков и мелкоалевритовых илов, в состав доминирующего комплекса, помимо указанных видов, входит обитатель песчаных, хорошо прогреваемых и аэрируемых мелководий *Opephora martyi*, а на прибрежной ст. 45 и *Fragilaria brevistriata*. Численность диатомей здесь понижена (184 тыс. на ст. 45 в зоне песков), как и на прибрежных песчаных мелководьях на северной оконечности разреза (91–149 тыс. створок), где значения субдоминанта достигает донная диатомей *Amphora ovalis* var. *pediculus*, характерная для песчаных мелководий озер.

Разрез II, проходящий в большей удаленности от берега, характеризуется наиболее пестрым составом диатомовых комплексов. На северном песчаном подводном береговом склоне (ст. 56) численность диатомей низкая – всего 56 тыс. створок, тогда как на находящейся поблизости ст. 54 в нижней части подводного склона, где распространены плохо отсортированные мелкоалевритовые илы, она достигает наивысших для озера показателей – 2088 тыс. створок в 1 г осадка. Ведущими по численности здесь, как и на большинстве других станций разреза, являются диатомей планктона. Исключение составляет ст. 53, где на глубине 5 м в зоне распространения глинистых илов в отложениях в большом количестве накапливаются перифитонные диатомей: *Fragilaria construens*, *F. construens* var. *binodis*, *F. brevistriata*, *Opephora martyi*, а также *Melosira ambigua*, не характерная для фитопланктона озера. Найденный здесь диатомовый комплекс формируется под воздействием выноса с речными водами диатомей из обрастаний, развивающихся на макрофитах в устье р. Ковжи. Далее в центре разреза численность диатомей невысокая (198–475 тыс. створок), а затем она существенно повышается на станциях у южного берега озера, где у подошвы подводного склона достигает 856 тыс. створок.

На III разрезе, проходящем через центральную часть акватории оз. Белого, наивысшая численность диатомей также отмечена в периферических частях, особенно у подножия берегового склона южного берега. В глинистых илах центральной части озера накопление створок диатомей относительно невелико (234–395 тыс.). На большинстве станций в отложениях господствуют планктонные диатомей, и только у южного побережья местами отмечено скопление перифитонных *Fragilaria* и *Opephora martyi*.

IV разрез проходит в восточной части озера и также характеризуется низкой численностью диатомей в осадках его центральной части и повышенным содержанием их на периферии. Возможно, здесь

Содержание диатомей в современных отложениях озер
Вологодско-Архангельского региона

Озеро	Число станций	Численность диатомей, тыс. створок на 1 г осадка		
		минимальная	максимальная	средняя
Белое	49	16	2088	350
Кубенское	44	36	1440	550
Воже	38	30	36500	5500
Лача	34	1800	160000	30000

сказывается близость истока из озера р. Шексны, куда осуществляется вынос взмученных штормами взвесей. Невысокие показатели численности отмечены и на станциях полуразрезов, характеризующих этот район, хотя в настоящее время р. Шексна зарегулирована и является, как и оз. Белое, участком трассы Волго-Балтийского водного пути. Здесь, как и повсеместно на оз. Белом, в отложениях преобладают планктонные диатомей, хотя на некоторых станциях, где условия седиментации диатомей особенно неблагоприятны, на первое место по численности выходят диатомей бентоса – перифитонные *Fragilaria* и *Operphora*.

Анализ строения диатомовых комплексов в современных отложениях озера показывает, что относительно спокойные условия седиментации диатомей наблюдаются в неширокой полосе у западного берега озера. В центральной области выделяется зона замедленной седиментации, простирающаяся с СЗ на ЮВ, где осадки представлены илами с пониженным содержанием органического вещества (гл. 7). Процессы взмучивания осадков и выноса тонких частиц детрита и створок диатомей здесь достаточно интенсивны, что является характерной особенностью оз. Белого, отличающей его от других крупных мелководных озер Вологодско-Архангельского региона. Численность диатомей относительно низкая и варьирует в широких пределах. Наибольшее содержание створок в отложениях приурочено к подножиям подводных береговых склонов. Среднее содержание диатомей в 1.5 раза ниже, чем в оз. Кубенском (Давыдова, 1977), в 15 раз ниже, чем в оз. Воже (Давыдова, 1978), и почти в 100 раз ниже, чем в оз. Лача (табл. 38). Основу диатомовых комплексов составляют планктонные диатомей, преобладание бентосных форм отмечено локально в периферических частях озера. Тот факт, что в отложениях оз. Белого господствуют планктонные диатомей, приближает его к глубоководным озерам Ладожскому и Онежскому. В оз. Кубенском содержание створок планктонных диатомей несколько уступает бен-

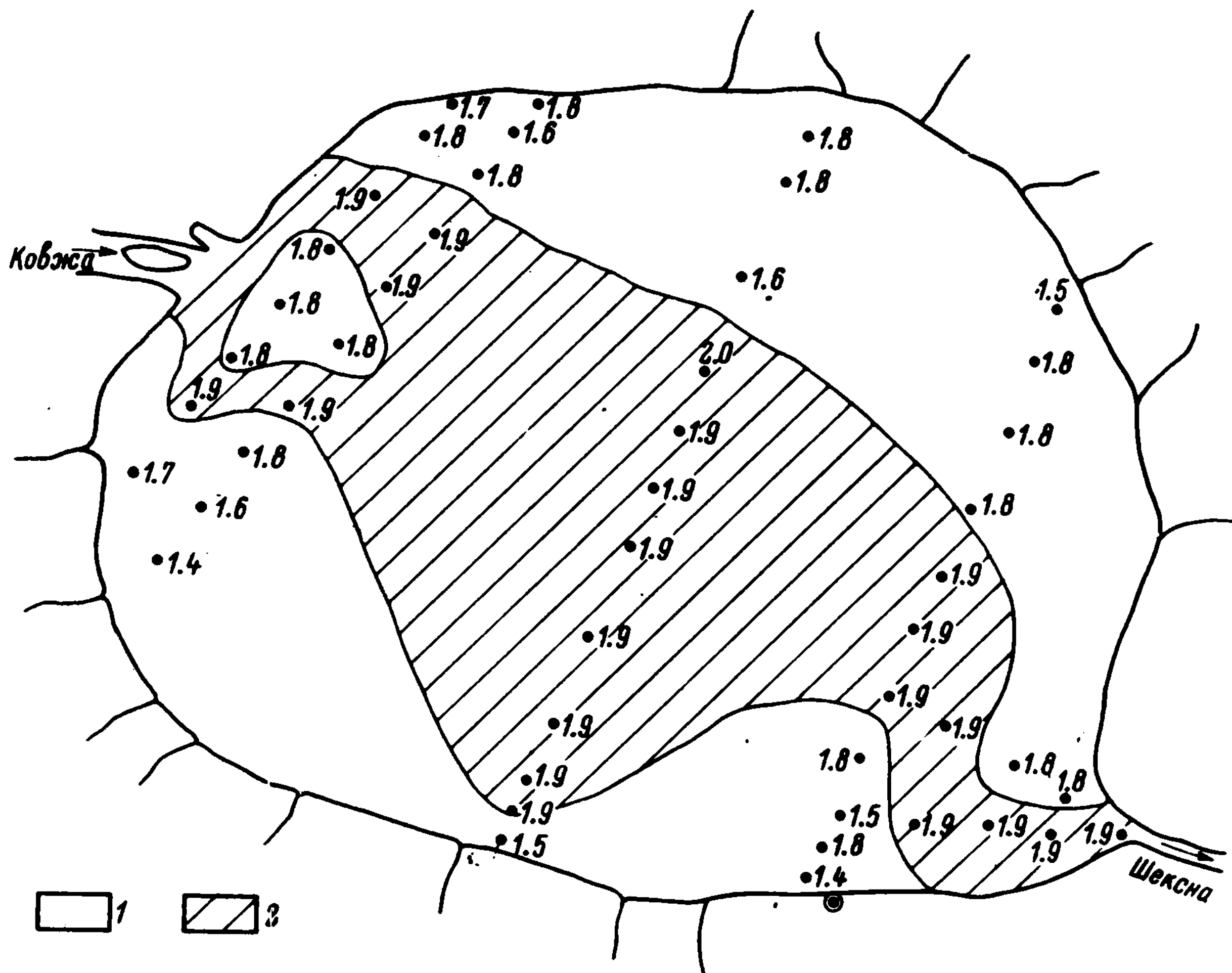


Рис. 27. Зона повышенного антропогенного эвтрофирования по составу диатомей в отложениях.

1 – индексы сапробности ниже 1.9, 2 – то же 1.9 и более.

тосным, а в озерах Лача и Воже в диатомовых комплексах господствуют бентосные диатомеи.

Для характеристики антропогенного воздействия и процессов эвтрофирования оз. Белого нами были вычислены для каждой станции индексы сапробности по методу Пантле-Бука в модификации Сладечека (Унифицированные методы..., 1975) с учетом индикаторной валентности диатомей (рис. 27). Зона наиболее высоких показателей сапробности (1.9) охватывает район интенсивного судоходства, простирающийся с северо-запада от устья р. Ковжи на юго-восток к истоку р. Шексны, а также район устья р. Мондомы, где находится лесосплавный участок. Таким образом, диатомеи в отложениях озера могут служить одним из источников информации об его современном состоянии и об антропогенном воздействии на различные его районы.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ И ДИАТОМОВЫХ КОМПЛЕКСОВ В ОСАДКАХ КРУПНЫХ ОЗЕР ВОЛОГОДСКО-АРХАНГЕЛЬСКОГО РЕГИОНА¹

Комплексные исследования озер Лача, Воже, Кубенского и Белого, выполненные в 1972–1977 гг. Институтом озероведения АН СССР в связи с необходимостью составления прогноза изменения их природной обстановки в результате планируемой переброски вод северных водоемов в систему Волги, дали обширный материал по донным отложениям и истории развития этих озер.

1. История озер в позднеледниковье

Формирование озер Вологодско-Архангельского региона, как и других водоемов Северо-Запада СССР, связано с деятельностью ледников последнего оледенения (Квасов, 1975), хотя обширная тектоническая депрессия меридионального простирания, в пределах которой расположены озера Лача и Воже, а также Кубенское, заложила еще в дочетвертичное время (Ауслендер, Гей, 1967). Морфометрические показатели 4 исследованных озер сходны, а их котловины имеют близкую глубину порядка 5–6 м, но в разной степени заполнены озерными отложениями (табл. 39).

Озера прошли длительный и сложный путь развития. Самое южное из них – оз. Кубенское – во время максимальной, бологовско-едровской, стадии валдайского оледенения было заполнено ледниковым языком. В Присухонской низине к фронту ледника примыкал обширный приледниковый озерный бассейн, который по мере дегляциации заполнял кубенскую котловину (16–17 тыс. лет назад), что привело к образованию Кубено-Сухонского приледникового озера. В среднем дриасе произошел распад этого водоема на два самостоятельных древних озера – Кубенское и Сухонское (Ауслендер и др., 1970). С этого времени в оз. Кубенское стали поступать воды обширного мелководного Сухонского бассейна.

Во время лужской стадии к северу от Кубено-Сухонского озера возникло Лача-Вожское озеро, которое в позднем дриасе в результате высвобождения более низких порогов стока распалось на два водоема – озера Лача и Воже. Котловина оз. Белого освободилась ото льда во время отступления ледников велсовской стадии и заполнилась ледниковыми водами. Она соединялась с Молого-Шекснинским озером, при этом вся система сначала имела сток на северо-восток через оз. Лача-Вожское, затем в лужское

¹ Авторы главы Н.Н. Давыдова, А.А. Курочкина.

Некоторые природные характеристики озер

Характеристики	Лача	Воже	Кубен- ское	Белое
Абсолютная высота, м	118	122	110	113
Площадь зеркала озера, км	345	418	417	1126
Средняя глубина, м	1.6	1.4	2.9	4.1
Условный водообмен	7.4	3.5	3.7	1.1
Площадь дна, занятая илами, %	88	57	53	89
Максимальная мощность иловой толщи, м	4	2	1	0.30
Средневзвешенная потеря при прокаливании, %	19.6	8.5	5.7	4.3
Содержание углерода в илах, %	11.7	6.7	3.4	1.8
Макрофиты, годовая продукция, С г/м ²	60	35	15	2.8

время — по долине рек Ковжи и Вытегры — на северо-запад. После прорыва на юго-восток и спуска всей верхне-волжской системы приледниковых озер в конце позднеледниковья оз. Белое приобрело очертания, близкие к современным (Квасов, 1975).

2. История озер в голоцене

Результаты исследования колонок донных отложений озер Лача, Воже, Кубенского и Белого хорошо увязываются с основными этапами дегляциации этой территории и дают возможность проследить голоценовый период их развития. Данные по стратиграфии донных отложений озер были получены в результате изучения грунтовых колонок, для взятия которых использовались поршневые трубки. Пройденная мощность осадков не превышала 5 м. В основании разрезов донных отложений лежат слоистые глины, на которых залегают илы (рис. 28–30). Границы этих трех основных генетических горизонтов отчетливые как по цвету, так и по характеру осадков. Переход от одного горизонта к другому резкий, что свидетельствует о быстрой смене условий седиментации. Во всех озерах слоистые глины имеют ленточную текстуру и характерный бежевый оттенок, а ~~гомогенные~~ глины серого или голубовато-серого цвета. Исключение составляет оз. Белое, где гомогенные глины окрашены в бежевый цвет и не образуют сплошного горизонта, а встречаются пятнами небольшой мощности. Вскрытая мощность бежевых слоистых глин не превышает 2,5 м. Они формировались в древних приледниковых водоемах в позднеледниковое время (Хомутова, 1977а, 1978). Изуче-

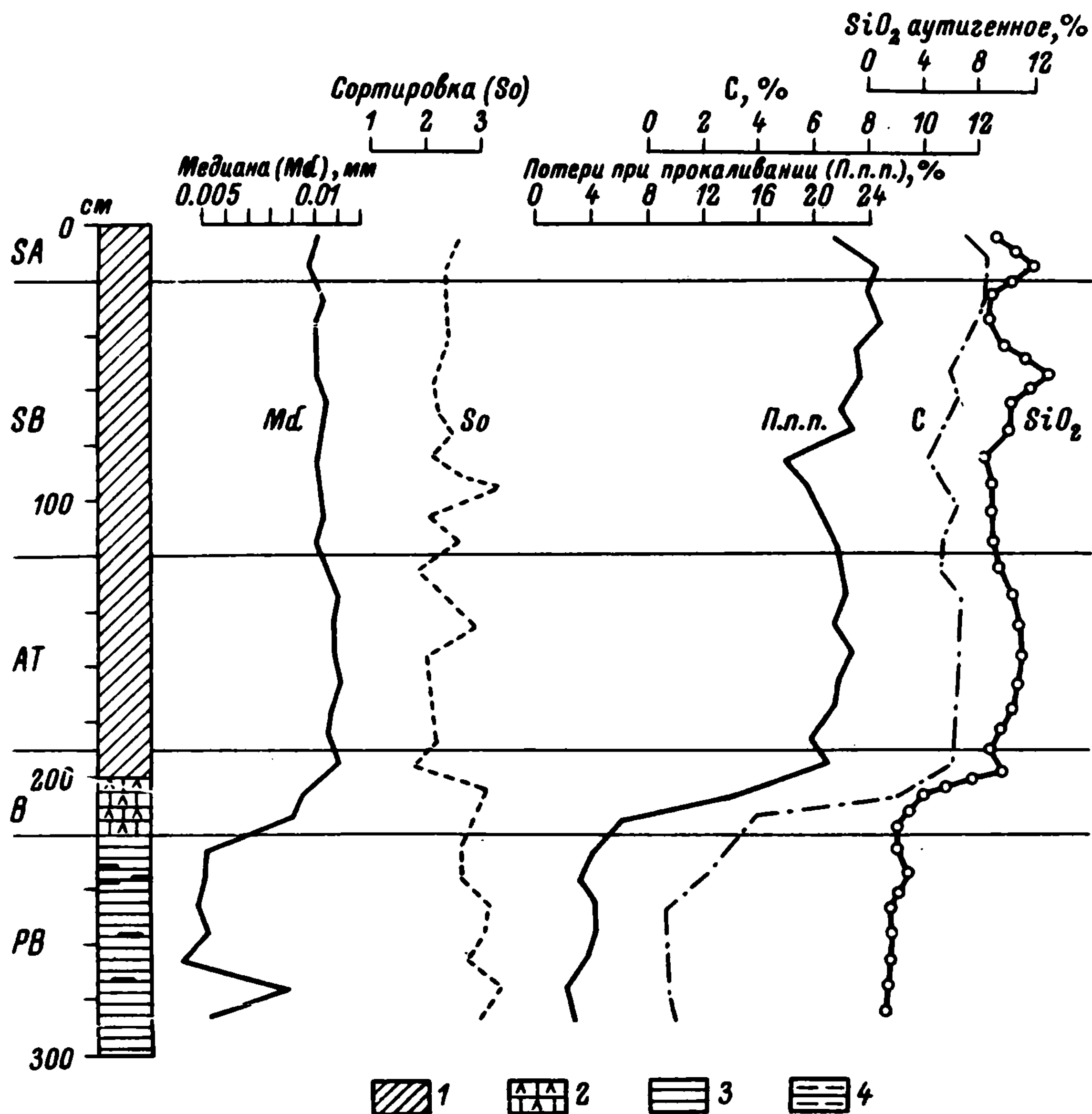


Рис. 28. Распределение гранулометрического состава, органического вещества и аутигенного кремнезема в колонке донных отложений оз. Лача.

1 – ил, 2 – карбонатный ил, 3 – однородная глина, 4 – слоистая глина.

ние содержания органического вещества в слоистых глинах показало, что оно было наивысшим в осадках оз. Кубенского, – достигало 2.5–4.9% (потери при прокаливании), в оз. Воже лишь 1.9–3.3, в оз. Белом до 3.5. Содержание углерода составило в оз. Кубенском до 1%, а в озерах Воже и Белом не более 0.5%. Аутигенного кремния в оз. Кубенском было 3–4%, в оз. Воже не более 3%.

Та же закономерность в распределении органического вещества (потерь при прокаливании, углерода) и аутигенного кремния наблюдается в залегающих выше однородных глинах пребореального возраста, мощность которых не превышает 0.7 м. В оз. Кубенском образование однородных глин началось несколько ранее и относится

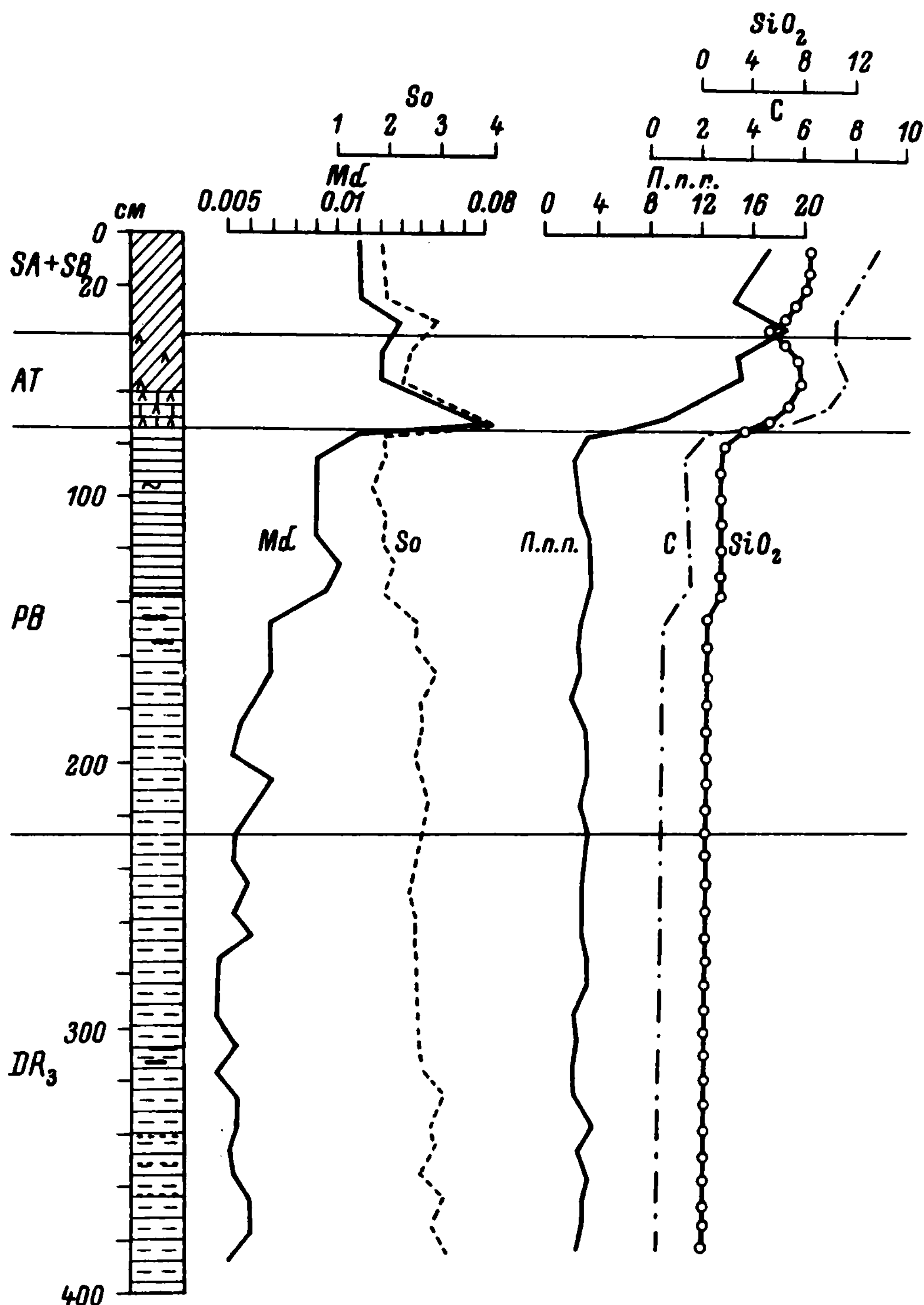


Рис. 29. Распределение гранулометрического состава, органического вещества и аутигенного кремнезема в колонке донных отложений оз. Воже.

Обозначения те же, что на рис. 28.

к концу позднего дриаса, когда в бассейне питания озера исчезли последние глыбы мертвого льда. Общее содержание органического вещества продолжает оставаться низким: в осадках оз. Кубенского - 4.4-5.6%, углерода - 1.7-2.0, аутигенного кремнезема - 3.0-3.8%; в оз. Лача - 2.1-4.3%, углерода - 0.8-2.9, кремнезема - 1.2-3.0%; в оз. Воже соответственно 2.3-3.6%, 1.3-2.0 и 2.5-3.6%; в оз. Бе-

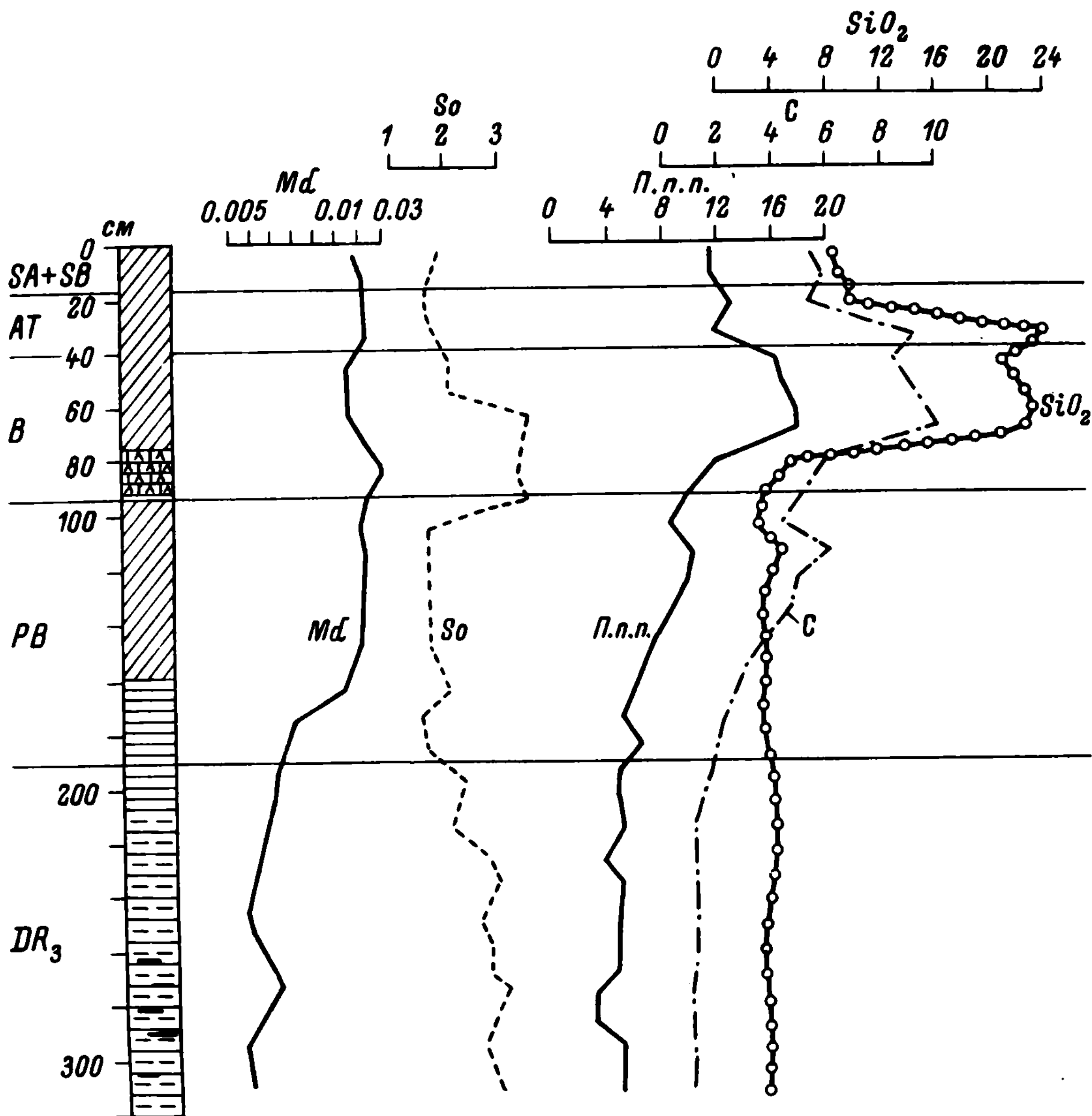


Рис. 30. Распределение гранулометрического состава, органического вещества и аутигенного кремнезема в колонке донных отложений оз. Кубенского.

Обозначения те же, что на рис. 28.

лом в этих глинах содержание органического вещества наименьшее – 0.7%.

На гомогенных глинах залегают илы, образование которых началось в бореале, а в оз. Кубенском – с конца пребореала. Иловые отложения характеризуются более высоким по сравнению с глинами содержанием органического вещества, при этом их мощность в озерах существенно различна (табл. 39). Содержание органического вещества во всех озерах возрастает в иловой толще вверх по разрезу, за исключением оз. Кубенского, где примерно с середины атлантического времени происходит резкое снижение как потерь при прокаливании (с 17.8 до 11.4%), так и содержания аутигенного кремнезема (с 23.6 до 8.2%). Темп осадконакопления в оз. Кубен-

ском тоже меняется: начиная с середины Атлантики он резко уменьшается (рис. 30).

Как известно, характер донных отложений озер закономерно изменялся на протяжении позднеледникового и голоцена, в чем нашли свое выражение последовательные этапы изменения климата этих эпох. Тем не менее особенности распределения органического вещества не могут быть объяснены только климатическими причинами. Они находят себе объяснение в изменениях, происходивших в гидрографии притоков и направлениях стока поверхностных вод Вологодско-Архангельского региона (Квасов, 1975). Повышенное содержание органического вещества в осадках оз. Кубенского, отмеченное с позднеледникового до середины Атлантики, связано с поступлением в озеро в это время вод из обширного Сухонского водоема. Оно резко снизилось с прорывом вод Сухонского озера на северо-восток, образованием р. Сухоны в ее современном виде. С этого времени в оз. Кубенское перестали поступать воды из сухонского бассейна и Сухонское озеро прекратило свое существование. Изменилось направление стока самого оз. Кубенского, которое получило сток на северо-восток по р. Сухоне.

Подобного же рода причинами объясняется тот факт, что котловина оз. Лача к настоящему времени на 75% заполнена илами, так как на протяжении голоцена в него поступают по р. Свидь обогащенные органическим веществом воды оз. Воже. Таким образом, озера Кубенское (в прошлом) и Лача (до настоящего времени) аккумулировали в осадках как автохтонное органическое вещество, так и аллохтонную органику, поступающую из обширных мелководных озер, находящихся в бассейне их питания.

Существенную роль в заполнении озерных котловин илами как в прошлом, так и в настоящее время играет условный водообмен: в оз. Лача он наивысший (табл. 39) – в 7 раз выше, чем в оз. Белом, где слой ила не превышает 30 см. В прошлом, когда в оз. Кубенское поступали воды древнего Сухонского озера, его условный водообмен был значительно выше. Таким образом, в донных отложениях запечатлены не только особенности природы озер в прошлом, связанные с изменениями климата, но и крупные перестройки гидрографической сети их водосборов.

3. Глинистые минералы в донных отложениях озер

Озера Вологодско-Архангельского региона находятся в зоне средней тайги на севере Русской равнины. Питающие их реки характеризуются слабым уклоном, небольшим эрозионным врезом, относятся в основном к болотному типу с малой мутностью (12 г/м^3). Одной из составляющих тонких фракций озерных осадков являются глинистые минералы, которые были исследованы нами на примере донных отложений оз. Воже.

Для определения состава глинистых минералов (фракция меньше 0.001) были изучены поверхностные пробы илов, а также пробы из различных стратиграфических горизонтов, взятые грунтовыми трубками. Исследование проводилось рентген-дифрактометрическим методом на аппарате ДРОН-1.5, а также методом электронной микроскопии на УЭМВ-100 Б, при помощи которого получены данные о морфологии глинистых частиц. Дифрактометрическая съемка проводилась методами „на отражение” и „на просвет”.

Ориентированные препараты снимались в воздушно-сухом состоянии, насыщались глицерином и прогревались при температурах 300 и 520° в течение 2 ч. Образцы обрабатывались также растворами хлоридов. Анализ проводился на кафедре грунтоведения и инженерной геологии геологического факультета МГУ В.Г. Штыковым и В.Н. Соколовым, ими же произведена расшифровка дифрактограмм.

В результате исследования в тонкодисперсной фракции осадков были установлены следующие глинистые минералы: гидрослюда, хлорит, в меньших количествах монтмориillonит и смешаннослойные образования, в виде незначительной примеси каолинит. Из неглинистых минералов в микронной фракции обычны кварц, полевые шпаты, амфибол.

Г и д р о с л ю д а является основным глинистым минералом во всех исследованных пробах; количество ее во фракции, меньшей 0.001, составляет 60–70%. Гидрослюда диагностируется по наличию рефлексов 9.94, 4.97, 3.32 Å, почти не меняющих свое положение после обработки препаратов глицерином и обезвоживания. На электронно-микроскопических снимках гидрослюда представлена различными по размеру частицами, чаще всего неправильно изометрической формы. Преобладающими являются частицы размером 0.2–0.4 мкм. Несмотря на высокую дисперсность, окристаллизованность гидрослюд хорошая. Гидрослюда диоктаэдрическая, однослойная.

Х л о р и т на электронных микроснимках отличить трудно. Очевидно, по размеру и морфологии частиц он мало отличается от гидрослюда. Хлорит триоктаэдрический ($d_{060} = 1.532 \text{ Å}$), магнетально-железистый, предположительно отнесен нами к клинохлору. Содержание хлорита в осадках различного типа составляло 15–20%.

М о н т м о р и л л о н и т является, по всей вероятности, продуктом изменения гидрослюд. Правильность такого предположения подтверждается как снимками (одинаковая морфология частичек, лишь края их нечеткие, размытые), так и резкой асимметрией 17 Å-пика, сжатием слоев до 10 Å при обработке образца калием и отсутствием последующего набухания при насыщении глицерином (рис. 31, II, III, г, д).

Смешаннослойные образования присутствуют в небольших количествах. В основном это слюда-монтмориillonитовые образования. Помимо слюда-монтмориillonитовых в микронной фракции глин в незначительных количествах определены смешаннослойные образования хлорит-(вермикулит) монтмориillonитового состава. Суммарное со-

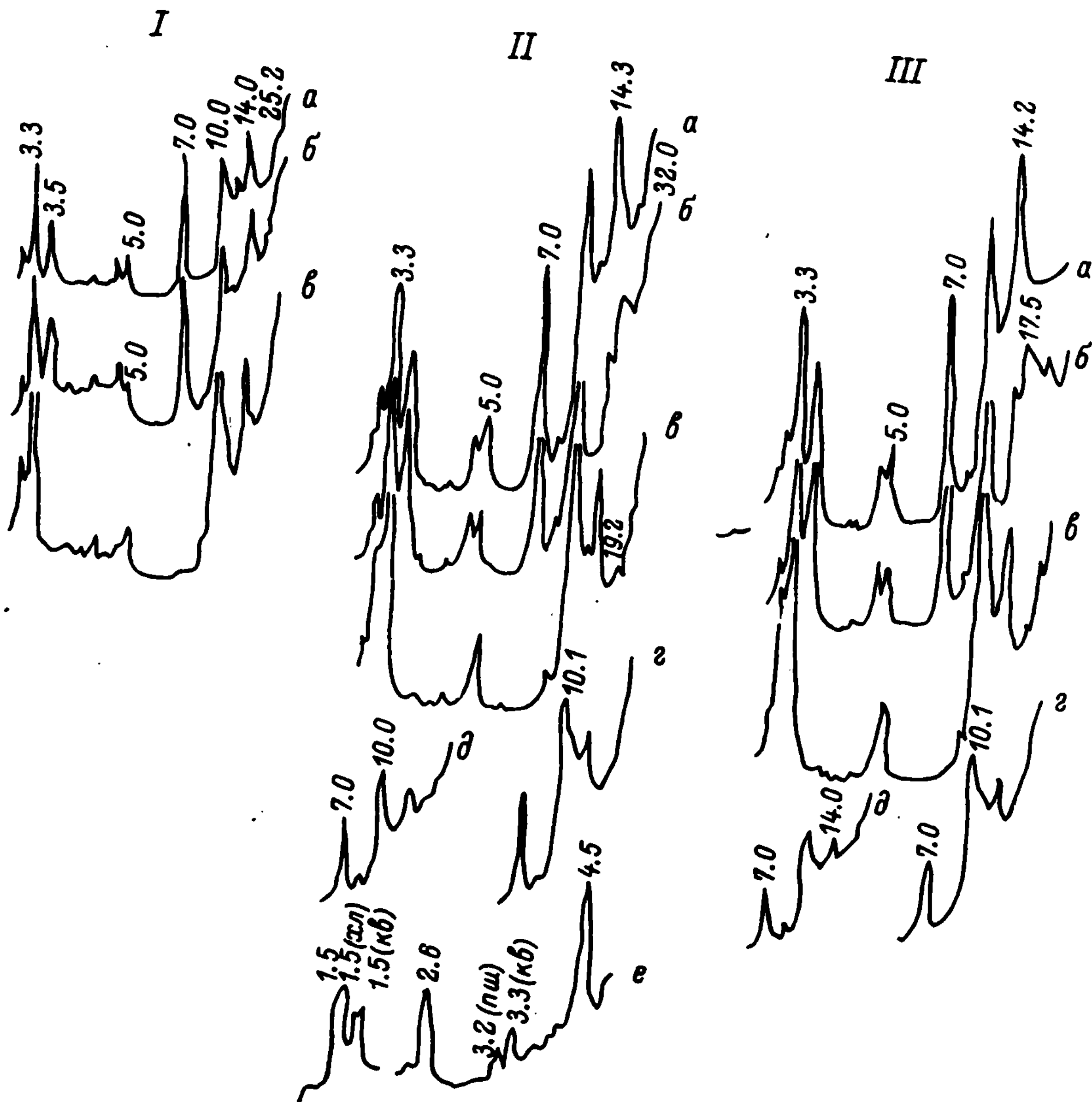


Рис. 31. Дифрактограммы фракции мельче 0.001 мм донных отложений оз. Воже.

I – современные илы, II – голубовато-серая гомогенная глина пребореального времени, III – позднеледниковая бежевая слоистая глина (верхний дриас). а – ориентированный воздушно-сухой образец, б – насыщенный глицерином, в – прогретый при 520° в течение 2 ч, г – предварительно обработанный 1 н. KCl, д – образец „г“, насыщенный глицерином, е – воздушно-сухой, снятый на просвет при $\varphi_0 = 90^{\circ}$. Пш – полевошпат, кв – кварц, хл – хлорит.

ддержание монтмориллонита и смешаннослойных образований в различных типах донных отложений не превышает 20%.

Каолинит присутствует в небольших количествах и представлен псевдогексагональными частицами или их обломками размером 1–1.5 мкм хорошей окристаллизованности. Встречены также единичные кристаллы галлуазита. Содержание каолинита и галлуазита не превышает 5–8%.

В составе глинистых минералов разновозрастных отложений не наблюдается качественных различий на различных участках дна озера. Дифрактограммы фракций мельче 0,001 мм очень сходны между собой.

Минеральный состав слоистых бежевых глин верхнего дриаса и вышележащих гомогенных серых глин пребореального времени практически идентичен. Отличительной чертой бежевых глин является наличие в заметном количестве щепковидной и удлиненнопластинчатой гидрослюда (60–65%), в них лучше выражены образования хлорит-(вермикулит) монтмориллонит (около 20%). Голубовато-серые гомогенные глины отличаются от бежевых слоистых несколько повышенным содержанием в них гидрослюда (65–70%) и каолинита (до 8%). Смешаннослойные образования в этих глинах содержат большее количество разбухающих пакетов, чем это отмечено в слоистых глинах. Суммарное содержание монтмориллонита и смешаннослойных образований не превышает 10–15%.

Сравнение дифрактограмм глин и залегающих выше по разрезу буровато-серых илов свидетельствует о худшей окристаллизованности глинистых минералов в илах и наличии в микронной фракции их рентгеноаморфного вещества. Различие в минеральном составе выражается в отсутствии в глинистых минералах илов монтмориллонита. Несколько больше по сравнению с глинами хлорита (до 20%) и смешаннослойных образований слюда-монтмориллонитового состава с беспорядочным переслаиванием пакетов (рис. 31, 1). Отсутствие во всей иловой толще монтмориллонита говорит о том, что процессы выветривания и эрозионные процессы на водосборе в период илонакопления протекали и протекают в настоящее время очень слабо.

Донные отложения оз. Воже характеризуются однородностью состава глинистых минералов в различных стратиграфических горизонтах поздне- и послеледниковья. Тот же комплекс глинистых минералов присущ и пермским отложениям (Ратеев, Хворова, 1958; Влодарская, Носов, 1961), с выветриванием которых связано присутствие каолинита в осадках озера, что подтверждает генетическую связь донных отложений с водосбором.

Состав глинистых минералов осадков оз. Воже сходен с разновозрастными отложениями Онежского озера (Семенович и др., 1972), но отличается по структурным особенностям гидрослюды. Для осадков Онежского озера характерны триоктаэдрические гидрослюды, связанные с поступлением в озеро глинистого материала, образующегося при выветривании пород Балтийского кристаллического щита, тогда как диоктаэдрические гидрослюды в отложениях оз. Воже генетически связаны с древними осадочными породами пермского возраста.

Детальные исследования глинистых минералов и их количественные соотношения в различные этапы накопления в сочетании с палеолимнологическим и другими анализами позволяют более полно реконструировать природную обстановку прошлого как на водосборе, так и в водоеме.

4. Диатомовые комплексы в отложениях озер

Характер диатомовых комплексов в отложениях озер подтверждает установленные закономерности. Панцири диатомовых водорослей – главный источник накопления в осадках озер аутигенного кремнезема. Получена хорошая связь содержания аутигенного кремнезема и количества створок диатомей в отложениях этих озер (рис. 32). Численность створок диатомей в слоистых глинах в оз. Кубенском на два порядка выше, чем в оз. Воже (0.5 млн. против 2.3 тыс.). Характер диатомовых комплексов в них сходен, их основу составляют бентосные диатомей – оба озера в этот период были мелководными. Наиболее характерными и массовыми являлись перифитонные виды *Fragilaria*: *F. brevistriata*, *F. pinnata*, *F. lapponica* и др., а также *Operphora martyi*. В гомогенных глинах характер диатомовых комплексов в озерах Кубенском и Лача остается прежним – господствуют бентосные диатомей. В оз. Воже в это время наблюдается увеличение роли планктонных диатомей, преобладающими становятся *Cyclotella comta*, *C. operculata* et var. *unipunctata*, *C. kuetzingiana* – диатомей, характерные для начальной, более олиготрофной стадии развития озер на Русской равнине (Козыренко, 1961; Хурсевич, 1973), приходящейся на позднеледниковье или раннее послеледниковье. Уровень оз. Воже был в это время более высоким, что и привело к прорыву его на север и к образованию р. Свида.

В бореальное время в условиях общего потепления климата во всех озерах в массе развивались диатомей обрастаний; численность диатомей в осадках возрастает, оставаясь наивысшей в оз. Кубенском (до 34 млн. в 1 г осадка против 2 млн. в озерах Лача и Воже). В оз. Воже происходит перестройка диатомового комплекса: планктонные виды почти исчезают, в осадках, как и в других озерах, господствуют бентосные *Flagilaria*.

На протяжении Атлантики, суббореала и субатлантики в диатомовых комплексах озер Лача и Воже не происходит существенных изменений, количественное накопление створок диатомей остается высоким. В оз. Кубенском в середине атлантического времени происходит перестройка диатомового комплекса – после спуска Сухонского озера и образования р. Сухоны. Меньшее поступление органического вещества привело к более сильному развитию фитопланктона по сравнению с перифитоном. С этого времени при почти неизменной глубине озера планктонные диатомей составляют до 40% в диатомовых комплексах; в число доминантов наряду с перифитонными видами входят *Melosira ambigua* и *M. granulata*.

5. Современный этап в развитии озер

В современную эпоху озера Лача, Воже, Кубенское и Белое – обширные мелководные водоемы, подверженные активному ветрово-

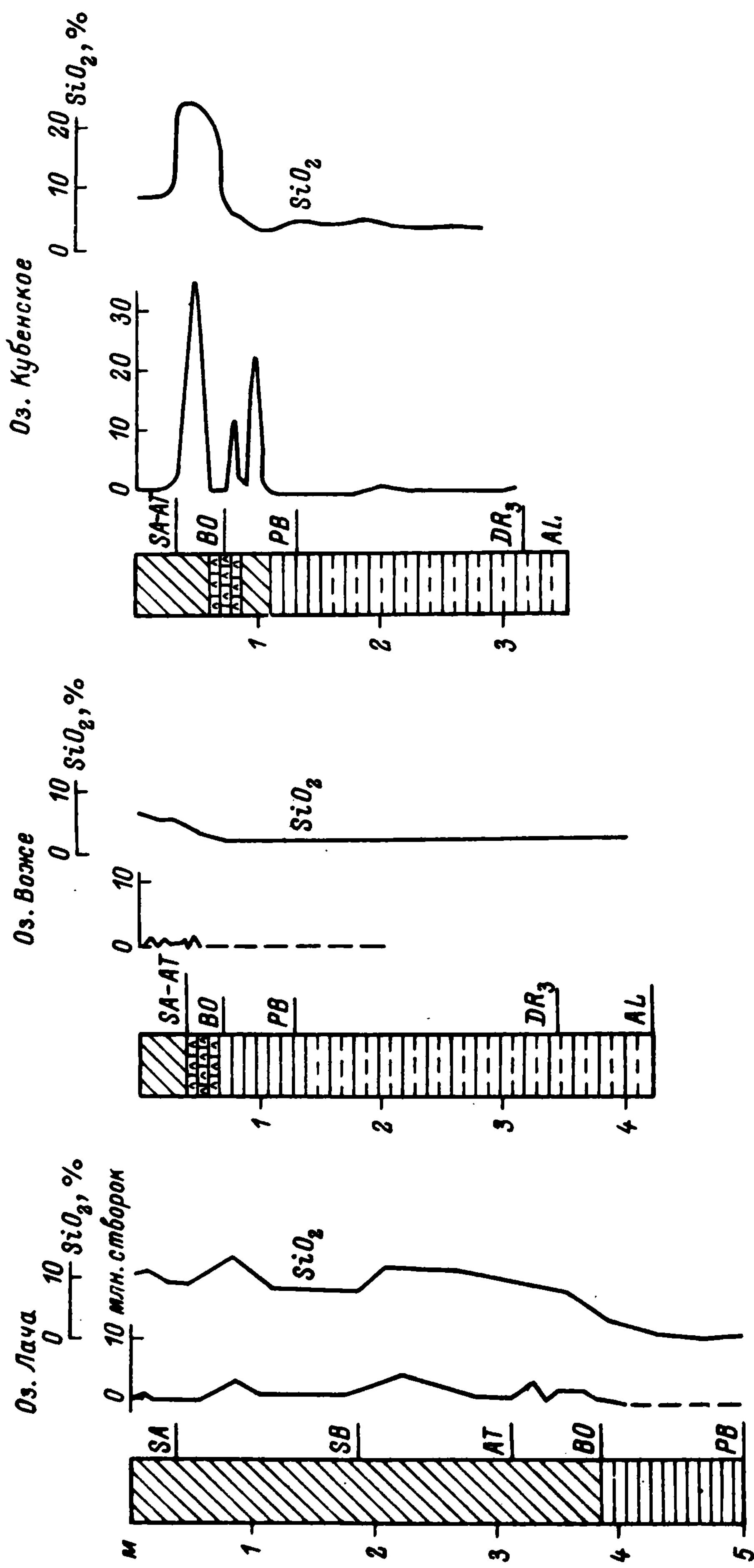


Рис. 32. Содержание диатомовых водорослей и аутигенного кремнезема в колонках донных отложений озер.

му перемешиванию и находящиеся в состоянии гомотермии в течение всего безледного периода. Как уже указывалось, процесс илообразования имеет в них различную скорость. Площади, занятые илами (табл. 39), тоже различны (Курочкина, 1977, 1979). Распространение зон илонакопления тесно связано не только с морфологией озер, но и с динамикой их вод. Главнейшими факторами формирования осадков являются в мелководных озерах взмучивание и переотложение материала, особенно тонких фракций осадка, в том числе органического вещества. Содержание органического вещества в илах озер различно. Несмотря на огромное количество органического вещества, продуцируемого в водоемах, в донных отложениях этих озер оно накапливается незначительно. Причина этого кроется в быстром разложении органических остатков, чему способствует интенсивное перемешивание всей водной массы до дна, обусловленное исключительно высоким показателем открытости озер (до 300). Этой же причиной объясняется низкое содержание в осадках аутигенного кремнезема, так как створки диатомей в процессе седиментации разрушаются и растворяются.

Определяющими продуцентами органического вещества, поступающего в донные отложения, являются макрофиты, а также перифитон и планктон. Годовая продукция макрофитов в них существенно отличается (Распопов, 1977, 1978), как и продукция перифитона. Продукция фитопланктона находится в соизмеримых величинах (45–65 г C/m²). Низкое содержание органического вещества в грунтах оз. Белого объясняется не только практическим отсутствием в нем в настоящее время зарослей макрофитов и перифитона, но и высокой степенью биохимического распада фитопланктона в водной толще озера, что связано с интенсивным перемешиванием вод до дна под влиянием ветров любых направлений (см. ч. I, гл. 3.6). Повышенное содержание органического вещества в илах оз. Лача обусловлено как продуцированием в нем большого количества автохтонной органики, так и поступлением аллохтонного органического материала из оз. Воже, что было установлено при анализе колонок донных отложений. На примере оз. Кубенского в прошлом и оз. Лача в настоящем отчетливо проявилась роль аллохтонного органического вещества, приносимого реками из обширных, достаточно продуктивных озер, входящих в их водосборы. Поступающее органическое вещество не только осаждается в их донных отложениях, но и вызывает бурное развитие как макрофитов, так и связанного с ними перифитона, что в итоге приводит к повышению общего уровня продуктивности озер.

Особенностью илов оз. Лача является повышенная карбонатность (2.4 против 1.2% в оз. Воже), что связано с наличием карбонатных пород на его водосборе. В илах оз. Лача содержание валового железа выше, чем в других исследованных озерах (5.5 против 4.2% в озерах Воже и Кубенском), вследствие более высокого содержания в осадках органического вещества.

Озера существенно различаются по содержанию в осадках створок диатомовых водорослей (табл. 40). Количество диатомей в осадках

Общая характеристика диатомей в современных отложениях крупных озер

Характеристики	Лача	Воже	Кубен- ское	Белое
Содержание диатомей, млн створок на 1 г осадка	30	5.5	0.7	0.35
Состав диатомовых комплексов, %:				
планктонные	10	11	40	60
эпифитные	83	80	49	30
донные	7	9	11	10
Общее число таксонов диатомей в осадках	168	148	192	133
Из них:				
планктонные	19	15	24	27
эпифитные	58	55	70	38
донные	91	78	98	68

озер зависит как от биотических факторов – продуктивности их сообществ в планктоне и бентосе озера, так и от абиотических – растворения створок в водной толще и в илах в процессе диагенеза, разноса их течениями и волнением, выносом и приносом со стоковыми водами. Накопление створок диатомей очень высокое в оз. Лача, что связано с большой продукцией диатомового перифитона, субстратом для которого служат обширные заросли погруженных в воду макрофитов. Состав диатомовых комплексов подтверждает это заключение, так как эпифитные диатомей составляют в среднем 83% от общего содержания створок в осадках. Развитие планктонных диатомей в озерах Лача и Воже существенно меньше (Давыдова, 1978). В оз. Кубенском общая продуктивность бентосных диатомей немного более, чем планктонных (Давыдова, 1977), а в оз. Белом планктонные диатомей являются ведущими в осадках. Особенности видового состава диатомей в осадках связаны с условиями обитания их в озерах. Так, в оз. Белом обитает очень немного видов эпифитных диатомей ввиду отсутствия сколько-нибудь обширных субстратов, пригодных для их обитания. Количество диатомей планктона здесь наивысшее по сравнению с другими озерами. Особенно отличает его от прочих озер развитие в планктоне в качестве одного из доминирующих видов *Melosira islandica subsp. helvetica* – диатомей, характерной для озер Ладожского и Онежского, для олиготрофных озер Скандинавии и Северной Америки. Индексы сходства видового состава (табл. 41) самые низкие для оз. Белого по отношению к другим исследованным озерам, что подтверждает наши представления о промежуточном характере его диатомовой флоры, имеющей черты сходства как с мелководными, так и с глубоководными

Т а б л и ц а 41

Индексы сходства состава диатомей (%) по Серенсену

Озеро	1	2	3	4
1. Лача	—	70	65	52
2. Воже	70	—	65	47
3. Кубенское	65	65	—	58
4. Белое	52	47	58	—

Т а б л и ц а 42

Доминирующие комплексы диатомей в отложениях озер

Озеро	Доминанты	Субдоминанты
Лача	<i>Opephora martyi</i> <i>Fragilaria construens</i> var. <i>venter</i>	<i>Melosira ambigua</i> <i>Fragilaria brevistriata</i> <i>F. construens</i> <i>F. construens</i> var. <i>binodis</i>
Воже	<i>Opephora martyi</i>	<i>Melosira ambigua</i> <i>Fragilaria brevistriata</i> <i>F. construens</i> var. <i>venter</i>
Кубенское	<i>Melosira ambigua</i> <i>Opephora martyi</i>	<i>Melosira granulata</i> <i>Fragilaria construens</i> var. <i>binodis</i> <i>F. construens</i> var. <i>venter</i>
Белое	<i>Melosira granulata</i> <i>M. islandica</i> subsp. <i>helvetica</i>	<i>F. inflata</i>

озерами региона. Наиболее высокие индексы сходства флоры свойственны озерам Лача и Воже, близким по многим природным особенностям. Это подтверждается составом доминирующих комплексов диатомей (табл. 42), очень близким в озерах Лача и Воже, где преобладают эпифиты из родов *Fragilaria* и *Opephora*. В оз. Кубенском в доминирующий комплекс входят два вида *Melosira*, характерных для мезотрофных озер, а в оз. Белом, как уже указывалось, в число доминантов входит диатомея олиготрофных водоемов — *M. islandica* subsp. *helvetica*. Для оз. Белого была произведе-



Рис. 33. Зоны эвтрофирования по составу диатомей в поверхностном слое донных отложений оз. Кубенского.

Индексы сапробности: 1 – менее 1.60, 2 – 1.60–1.70, 3 – 1.70–1.85, 4 – отации отбора проб.

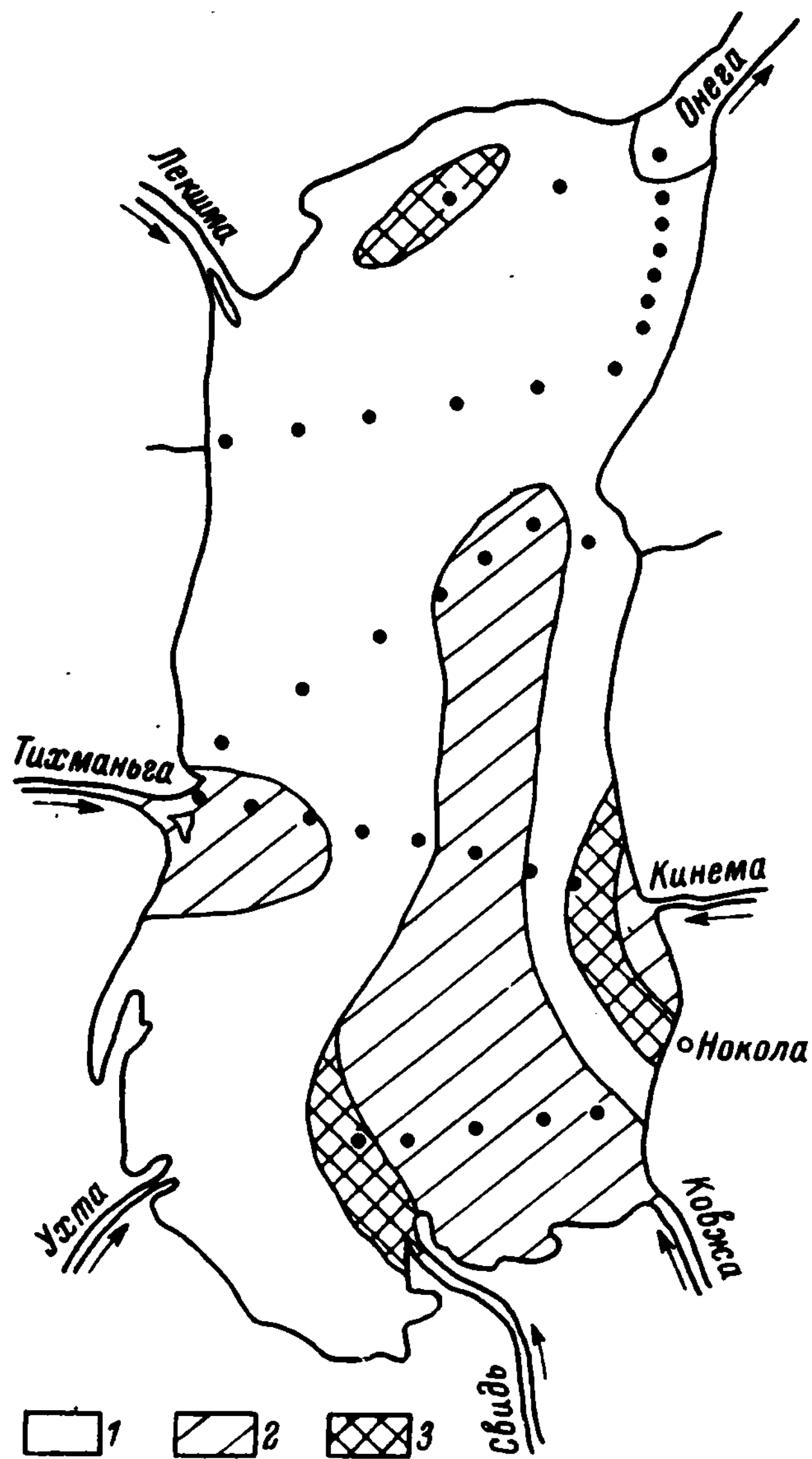


Рис. 34. Зоны эвтрофирования по составу диатомей в поверхностном слое донных отложений оз. Лача.

Индексы сапробности: 1 – менее 1.70, 2 – 1.70–1.80, 3 – более 1.80.

дена оценка интенсивности антропогенного воздействия по составу диатомовых комплексов в его донных отложениях, для чего применялись индексы сапробности, вычисленные по методу Пантле-Бука в модификации Сладечека. Выявлены зоны повышенного эвтрофирования, связанные с судоходством на озере, а также с обработкой леса и лесосплавом (гл. 10). Это показало возможность оценки подобного рода явлений в других исследованных озерах. В результате были составлены схемы распространения зон различной сапробности по составу диатомей в осадках. В оз. Кубенском (рис. 33) выделялась зона повышенных показателей сапробности, примерно совпадающая с судоходным фарватером, но несколько прижатая к западному, более населенному берегу, занятому сельскохозяйственными угодьями. Вторая зона выделяется к востоку от устья р. Кубены,

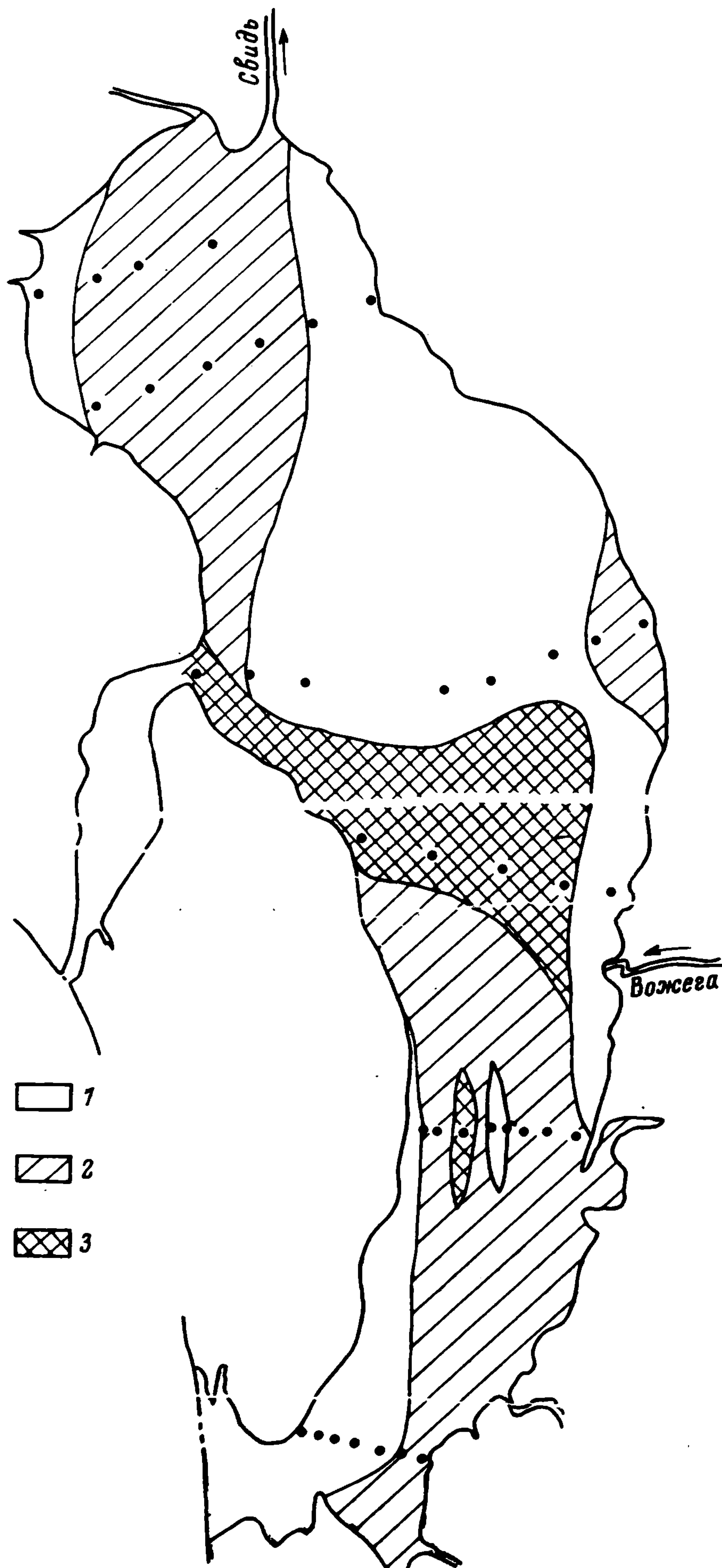


Рис. 35. Зоны эвтрофирования по составу диатомей в поверхностном слое донных отложений оз. Воже.

Индексы сапробности: 1 – менее 1.60, 2 – 1.60–1.70, 3 – 1.70–1.80.

куда распространяются ее воды (Охлопкова, 1977). Небольшие пятна повышенной сапробности в северо-западной части озера связаны с поступлением вод р. Уфтюги и направлением судоходного фарватера к ее устью. На оз. Лача (рис. 34) выделились приустьевые участки рек Тихманьги и Кинемы и пос. Нокола, а также не полностью оконтурированная зона поступления вод р. Лекшмы. Но наиболее обширная зона простирается с юга на север от устьев рек Свиди и Ковжи. На оз. Воже область повышенных индексов сапробности совпадает с зоной илонакопления (Курочкина, 1979), где происходит седиментация основного количества створок диатомей (рис. 35). В пределах зоны илонакопления отчетливо прослеживается область распространения вод р. Вожеги, характеризующаяся более высокими показателями сапробности. Этот район повышенной сапробности совпадает с зоной максимального содержания как валового, так и легкоподвижного фосфора в грунтах. Интересно также пятно повышенной сапробности в южной части озера по западному краю желоба, по которому в зимнее время осуществляется перенос на север вод южных притоков озера, при этом на песчаном дне самого желоба седиментации диатомей не происходит и показатели сапробности низкие.

Изучение распределения индексов сапробности, выполненное нами впервые, дало возможность не только выделить в озерах зоны повышенного эвтрофирования и антропогенного воздействия, но и детально проследить области распространения речных вод, что пока не удавалось сделать для этих озер традиционными методами анализа состава диатомей в осадках.

ВЫСШАЯ ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ¹

Сведений о водной растительности оз. Белого до включения его в систему Волго-Балтийского водного пути немного. И.Н. Арнольд (1925) отмечал, что высшая водная растительность в озере довольно обильна. У самого берега встречались заросли горца земноводного (*Polygonum amphibium* L.), часто обнажающиеся при сгонных ветрах. Дальше шли группировки рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.), которые тянулись прерывающимся поясом вокруг озера. Весьма обширны заросли тростника, а камыша озерного было мало. Об обилии водной растительности в прежнее время говорит тот факт, что „отмершие части высших растений выбрасываются в большом количестве на отмели во время прилива, а в устьях рек (например, р. Ухтомы) они скапливаются иногда в таком количестве, что образуют непроходимые топи („мурда“), в которых тонут люди и скот” (Арнольд, 1925, с. 9).

В 1964 г. оз. Белое вошло в состав Шекснинского водохранилища, когда последнее было заполнено до проектной отметки. Уровень воды в озере был поднят почти на 2 м (см. ч. 1, гл. 2.4), и воды озера затопили пологие побережья. В 1969 г. маршрутное обследование мелководий было проведено В.А. Экзерцевым и А.П. Белавской (1970, 1975). Исследователи подчеркнули, что растительность водохранилища находится в начальных стадиях формирования, внутриводные отношения еще не сложились, за исключением хорошо развитых фитоценозов тростника обыкновенного [*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.].

В 1975–1976 гг. мы обнаружили вполне сформированные сообщества макрофитов, располагающиеся на месте затопленных сельскохозяйственных угодий при устьях рек Ковжи, Кемы, Мегры, Чалексы и при истоке р. Шексны.

При геоботаническом обследовании оз. Белого зарегистрировано 47 видов растений, попавших в описание фитоценозов. Макрофиты распределены по экологическим группам следующим образом (табл. 43).

В оз. Белом преобладают виды воздушно-водных растений, как по общему числу, так и по числу эдификаторных видов. Однако самым распространенным является горец земноводный, отмеченный в 18 ассоциациях. Формация горца земноводного, включающая 3 ассоциации,

¹ Автор главы И.М. Распопов.

Экологические группы высших растений,
участвующих в зарастании оз. Белого

Экологическая группа	Число видов		
	всего	в том числе эдификаторы	
Мезофиты	4	-	
Гигрофиты	9	3	
Водно-болотные растения	1	-	
Гидрофиты {	воздушно-водные	19	12
	с плавающими листьями	6	2
	погруженные	8	4
Всего:	47	21	

занимает наибольшую площадь зарастающей литорали. В 15 ассоциациях встречаются ряски маленькая и трехдольная (*Lemna minor* L. и *L. trisulca* L.), в 11 — многокоренник обыкновенный [*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.], являющиеся показателями высокой трофии зарастающих участков оз. Белого. Стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia* L.) присутствует в растительном покрове 15 ассоциаций, хотя самостоятельных группировок не образует. В 13 ассоциациях встречается рдест пронзеннолистный, две из них являются господствующими среди погруженных растений. Соответственно в 9-й и 10-й ассоциациях отмечены сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.) и тростник — эдификаторы господствующих в озере группировок воздушно-водных растений.

В оз. Белом описаны фитоценозы, которые относятся к 27 ассоциациям (табл. 44).

Ассоциация частухи подорожниковой с другими водными растениями (*Alismetum aquiherbosum*) встречена лишь около устья р. Чалексы, где сообщество занимает площадь около 0,3 га. Растения произрастают на илистом грунте на глубине 5–10 см. Травостой, сложенный 20 видами, довольно сомкнутый. Проективное покрытие воздушно-водных растений 70–80%, высота — 70 (50–120) см; покрытие плавающих — 5%, средняя высота — 10 см. Обилие всех растений 1 балл по 6-балльной шкале, кроме частухи подорожниковой (*Alisma plantago aquatica* L.) — 4 балла и рясок маленькой и трехдольной — по 2 балла.

Ассоциация осоки острой с разнотравьем (*Caricetum acutae mixta herbosum*) встречена только у устья р. Ухтомки, где она занимает площадь немногим более 200 м². Растения произ-

Видовой состав и обилие растений в ассоциациях макрофитов

Вид	Alismetum aqui-herbosum		Caricetum acutae mixta herbosum		Butometum aqui-herbosum		Equisetum aqui-herbosum		Scolochloetum subpurum		Glycerietum aqui-herbosum	
	обилие	обилие	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %
Digraphis arundinacea (L.) Trin.	1	1	1	25	1	33	1	33	-	-	-	-
Glyceria maxima (Hartm.) Holmb.	-	1	2	25	1	33	1	33	-	-	1	100
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	-	1	1-2	25	1	33	1	33	20	1	1	100
Scolochloa festucaecea Link.	-	1	1	25	1	-	-	-	5(4-6)	100	1-2	100
Carex acuta L.	1	-	4 рр.5	-	-	33	1	33	-	-	1	50
C. vesicaria L.	-	-	2	-	-	33	1	33	-	-	-	-
Scirpus lacustris L.	-	-	-	-	-	33	1	33	-	-	-	-
Eleocharis palustris (L.) R. Br.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Typha latifolia L.	-	-	-	-	-	-	1	66	-	-	-	-
Equisetum fluviatile L.	1	-	-	-	-	4(3-6)	100	100	1	-	-	-
Oenanthe aquatica (L.) Poir.	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sium latifolium L.	1	1	1	25	1	66	1	66	-	-	1	75
Cicuta virosa L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Alisma plantago-aquatica L.	4	1	-	25	1	66	1	66	-	-	-	-

Вид	Sparganium simplici aqui-herbosum		Sparganium ramosi aqui-herbosum		Typhetum latifoliae lemnosum		Typhetum angustifoliae aqui-herbosum		Polygonetum amphibii aqui-herbosum		Polygonetum amphibii subpurum	
	облине	встречае- мость, %	облине	встречае- мость, %	облине	встречае- мость, %	облине	встречае- мость, %	облине	встречае- мость, %	облине	встречае- мость, %
Digraphis arundinacea (L.) Trin.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	25	-	-
Phragmites australis (Cav.) Trin.	-	-	1	33	-	-	-	-	1	25	1	30
Scolochloa festucaecea Link.	1	25	-	-	1	50	1	25	1	25	-	-
Carex acuta L.	-	-	-	-	1 куст.	100	-	-	-	-	-	-
Typha angustifolia L.	-	-	-	-	1	100	4	-	-	-	-	-
T. latifolia L.	-	-	1	33	-	-	-	-	-	-	-	-
Equisetum fluviatile L.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
Sium latifolium L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Alisma plantago-aquatica L.	-	-	1	33	-	-	-	-	1	25	-	-
Butomus umbellatus L.	-	-	2(1-3)	66	1	100	1	100	1	25	-	-
Sagittaria sagittifolia L.	1-2	50	1-2	66	1	100	1(1-2)	100	1	25	-	-
Sparganium ramosum Huds.	-	-	4(3-4)	100	-	-	-	-	1	50	-	-
S. simplex Huds.	4(3-4)	100	-	-	-	-	-	-	1	25	-	-
Hydrocharis morsus-ranae L.	1	25	1	33	2	50	1	50	-	-	-	-
Polygonum amphibium L.	1-2	100	2	100	1	100	1	100	5-4	100	4(3-5)	100
Spirodela polyrhiza (L.) Schleid.	2	25	1-2	33	4	-	-	-	2(1-2)	75	-	-
Lemna minor L.	2	25	2	33	3	100	2(1-2)	100	2(1-3 rp.)	75	-	-
L. trisulca L.	-	-	1-2	33	3	50	1-2	50	1	50	-	-
Potamogeton natans L.	1	50	-	-	-	-	-	-	-	-	1	15
P. heterophyllus Schreb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	15
P. perfoliatus L.	1(1-2)	75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ceratophyllum demersum L.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	25	-	-

Т а б л и ц а 44 (продолжение)

Вид	Potamogetonum natans aquiherbosum		Potamogetonum heterophyllum aquiherbosum		Potamogetonum pusillum aquiherbosum		Potamogetonum perfoliatum aquiherbosum		Potamogetonum lucens aquiherbosum		Potamogetonum lucens subpurum	
	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %
Phragmites australis (Cav.) Trin.	-	-	1	50	-	-	-	-	1	50	-	-
Scirpus lacustris L.	-	-	1	50	-	-	-	-	-	-	-	-
Eleocharis acicularis (L.) Roem.	-	-	-	-	-	-	1	50	-	-	-	-
Butomus umbellatus L.	-	-	-	-	1	50	1	25	-	-	-	-
Sagittaria sagittifolia L.	1	50	-	-	1	50	1	25	-	-	-	-
Rorippa amphibia (L.) Bess.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	50	-	-
Sparganium simplex Huds.	1-2	50	-	50	-	-	1	25	-	-	-	-
Polygonum amphibium L.	1	50	2	100	-	-	1	100	1-2	100	1	25
Spirodela polyrhiza (L.) Schleid.	1	50	-	-	1	50	1	50	1-2 гр.	50	-	-
Lemna minor L.	-	-	2	50	1	50	1-2	75	1	50	-	-
L. trisulca L.	2	50	1-2	50	-	-	2(1-3)	100	2(1-3)	100	-	-
Potamogeton natans L.	5(3-6)	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. heterophyllum Schreb.	2	50	4	100	-	-	-	-	1	50	-	-
P. lucens L.	1	50	1	50	-	-	-	-	4(4-5)	100	4(4гр.-5)	100
P. perfoliatus L.	2	50	1(1-2)	100	1	50	5-6	100	1	50	1	50
P. compressus L.	1	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. filiformis Pers.	1	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. pusillus L.	-	-	-	-	1	50	-	-	-	-	-	-
Ceratophyllum demersum L.	1-2	50	-	-	4(3гр.-4)	100	-	-	-	-	-	-

растают на задерненном илистом грунте на глубине 30–40 см. Они распределены по площади неравномерно. Травостой четырехъярусный: три надводных подъяруса, один – растений с плавающими листьями, высота которых 220, 160, 80 и 60 см. Проективное покрытие воздушно-водных растений 80–85%, плавающих – 70%. Характерными растениями помимо осоки острой (*Carex acuta* L., об. 4 гр. 5)² являются манник большой [*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., об. 2], горец земноводный (об. 2–3), водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae* L., об. 2), ряска маленькая (об. 3–4).

Ассоциация осоки черной почти чистая (*Caricetum nigrae subpurum*) встречена в районе устья р. Чалексы (площадь около 1300 м²) на заиленном песке на глубине 30 см. Травостой, представленный 3 видами, сомкнутый: проективное покрытие 90%, растения распределены по площади более или менее равномерно. Осока черная [*Carex nigra* (L.) Reichard.], обилие которой 5 баллов, достигает высоты 100 см. Стрелолист обыкновенный и ежеголовник ветвистый (*Sparganium ramosum* Huds.) встречаются единично.

Ассоциация осоки водной почти чистая (*Caricetum aquatilis subpurum*) встречена у западного берега озера вблизи устья р. Мегры, где она протягивается узкой полосой вдоль затопленных дренажных канав. Общая площадь группировки не превышает 0,3 га. Растения произрастают на задерненном грунте на глубине 50 см. Травостой одноярусный, построенный 5 видами растений [*Butomus umbellatus* L., *Carex aquatilis* Wahlb., *Sagittaria sagittifolia* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Lemnatisulia* L.], которые встречаются (кроме осоки) единично. Сомкнутость 80%. Обилие осоки водной 4–5 баллов, высота – 120 см.

Ассоциация сусака зонтичного с другими водными растениями (*Butometum aqui-herbosum*) – одна из самых распространенных, встречающихся во всех районах развития растительности. Растения произрастают большей частью на илистом грунте, а также на заиленном песке на глубине 50(40–60) см. В одноярусном травостое высотой 125(90–150) см и сомкнутостью 70–80% отмечено 13 видов растений, обилие которых 1 балл, встречаемость 25%. Исключение составляет эдификатор ассоциации – сусак зонтичный, обилие которого 4–5 баллов.

Ассоциация ежеголовника простого с другими водными растениями (*Sparganietum simplici aqui-herbosum*) имеет довольно широкое распространение в северо-западной части оз. Белого. Фитоценозы встречаются на различных грунтах: песчаном, глинистом, но

² Цифры, стоящие в скобках за русским или латинским названием растений, обозначают обилие по 6-балльной шкале.

Ассоциация макрофитов

Ассоциация	Площадь, га	% от общей площади
Частухи с водными растениями	0.3	0.03
Осоки острой с разнотравьем	0.02	—
Осоки черной почти чистая	0.13	0.01
Осоки водной почти чистая	0.3	0.03
Сусака с водными растениями	211.1	16.0
Ежеголовника простого с водными растениями	28.5	2.15
Ежеголовника ветвистого с водными растениями	82.0	6.1
Ежеголовника ветвистого с рдестом	0.05	—
Рогоза широколистного с рясками	0.04	—
Рогоза узколистного с водными растениями	36.0	2.7
Хвоща с водными растениями	0.06	—
Двуклосточника почти чистая	331.0	25.0
Тростника чистая	5.3	0.42
Тростника с горцом	0.72	0.06
Тростянки почти чистая	10.2	0.8
Манника с водными растениями	405.0	30.8
Камыша озерного чистая	0.05	—
Горца земноводного с водными растениями	16.15	1.25
Горца земноводного с рдестом блестящим	2.0	0.16
Горца земноводного почти чистая	168.0	12.7
Рдеста плавающего с водными растениями	23.0	1.75
Рдеста разнолистного с водными растениями		
Рдеста маленького с водными растениями		
Рдеста пронзеннолистного с водными растениями		
Рдеста пронзеннолистного чистая		
Рдеста блестящего с водными растениями		
Рдеста блестящего почти чистая		

преимущественно на илистом, на глубине 65 (35–90) см. Травостой трехъярусный, сложенный 9 видами. Высота подъяруса воздушно-водных растений 100 (70–130) см, подъяруса плавающих растений – 75 (40–110), подъяруса погруженных растений – 75 (50–100) см. Проективное покрытие подъярусов достигает соответственно 35 (20–70), 30 (10–50) и до 10%. Для травостоя характерны ежеголовник простой [*Sparganium simplex* Huds., об. 4(3–4)] и горец земноводный (об. 1–2). Большая часть остальных растений встречается не более чем в половине фитоценозов при обилии 1–2 балла.

Две ассоциации создает ежеголовник ветвистый (*Sparganium ramosum* Huds.). Обе они встречаются на илистом грунте на

глубине 50–60 см, отдельные фитоценозы с примесью других водных растений отмечены на глубине до 120 см.

Ассоциация ежеголовника ветвистого с другими водными растениями (*Sparganietum ramosi aqui-herbosum*) получила широкое распространение (около 80 га) в северо-западной части озера. Травостой, сложенный 11 видами растений, двухъярусный. Высота надводного подъяруса 150 (110–180) см, однако встречающийся единично тростник обыкновенный достигает высоты до 210 см. Высота подъяруса растений с плавающими листьями 80 (40–130) см. Проективное покрытие подъярусов составляет соответственно 60–70 и 5–10%. Растения распределены по площади неравномерно, обилие большинства из них не превышает 1–2 баллов. Постоянными для травостоя являются ежеголовник ветвистый [об. 4(3–5)] и горец земноводный – 2 балла, а также сусак зонтичный [об. 2(1–3)], встреченный в 2/3 всех фитоценозов.

Ассоциация ежеголовника ветвистого с рдестом пронзеннолистным (*Sparganietum ramosi potamogetonosum*) занимает площадь около 2 га у устья р. Мегры. Травостой сложен 4 видами растений: ежеголовником ветвистым и рдестом пронзеннолистным, обилие которых 4 балла, и стрелолистом обыкновенным и ряской маленькой, встречающимися единично. Высота подъяруса воздушно-водных растений 120 (80–200) см, подъяруса погруженных – 70 см, проективное покрытие каждого из подъярусов около 70%.

Ассоциация рогоза широколистного с рясками (*Typhetum latifoliae lemnosum*) встречена только к северу от устья р. Мегры. Три относящиеся к ассоциации фитоценоза занимают площадь около 500 м² на темноцветном илистом грунте на глубине около 50 см. В растительном покрове 12 видов растений, большинство из которых встречается единично. Кроме рогоза широколистного (*Typha latifolia* L., об. 4) значительного обилия достигают многокоренник обыкновенный (4 балла) и ряски маленькая и трехдольная (по 3 балла), а также водокрас обыкновенный (об. 2). Проективное покрытие возвышающихся над водой растений достигает 60% при высоте 180–200 см, плавающих – 50%.

Ассоциация рогоза узколистного с другими водными растениями (*Typhetum angustifoliae aqui-herbosum*). Небольшие фитоценозы рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.) встречаются в заливе к северу от устья р. Мегры и у устья р. Ухтомки (общая площадь около 400 м²). В травостое 8 видов растений, обилие которых, за исключением рогоза узколистного (об. 4), не превышает 1–2 баллов. Высота подъяруса воздушно-водных растений 220–250 см, подъяруса растений с плавающими листьями – 60 см. Проективное покрытие подъярусов составляет соответственно 60 и 10%.

Ассоциация хвоща приречного с другими водными растениями (*Equisetetum aqui-herbosum*) занимает площадь 36 га в северо-западной части оз. Белого. Фитоценозы, относящиеся к ассоциации, встречены на илистом грунте на глубине 60 (20–110) см.

По обилию видов в растительном покрове эта группировка самая насыщенная: отмечено 27 видов, однако подавляющее большинство встречается единично и менее чем в 50% фитоценозов. Константен для ассоциации лишь хвощ приречный [*Equisetum fluviatile* L., об. 4(3-6)]. Наиболее частыми спутниками хвоща являются горец земноводный [об. 2(1-3)] и ряски маленькая и трехдольная [об. 2(1-4)], встречающиеся в 2/3 фитоценозов. В травостое четко выражены 2 подъяруса: воздушно-водных растений высотой 160 (130-210) см с сомкнутостью 70 (50-100)% и подъярус растений с плавающими листьями высотой до 120 см и сомкнутостью 20 (до 60)%.

Ассоциация двукисточника почти чистая (*Digraphietum sub-rurum*) встречена лишь в прибрежной части залива к северу от устья р. Мегры на илистом грунте с запахом сероводорода на глубине 20 см. Площадь группировки около 600 м². Травостой одноярусный, высотой 130 (80-200) см, сомкнутый (90%), сложенный 4 видами растений. Обилие двукисточника [*Digraphis arundinacea* (L.) Trin.] достигает 5 баллов. Остальные растения - манник большой, сусак зонтичный, хвощ приречный - встречаются единично.

Ассоциация тростянки овсяничной почти чистая (*Scolochloetum sub-rurum*). Фитоценозы распространены в северо-западной части озера и у истока р. Шексны. Общая их площадь составляет немногим более 5 га. Растения произрастают на илистом грунте и заиленном песке на глубине 60 (30-120) см. В одноярусном травостое зарегистрировано 7 видов растений, обилие которых 1 балл, встречаемость - 20%. Исключение составляет лишь тростянка овсяничная [*Scolochloa festucacea* Link., об. 5 (4-6)], создающая сомкнутый подъярус [90 (80-100)%] высотой 150 (120-180) см.

Ассоциация манника большого с другими водными растениями (*Glycerietum aquo-herbosum*) встречается в северо-западной части озера и у устья р. Ухтомки. Общая площадь группировки немногим более 0,7 га. Растения (16 видов) произрастают на илистом грунте на глубине 35 (10-60) см. Травостой двухъярусный. Подъярус воздушно-водных растений высотой 210 (200-220) см, сомкнут на 70-80%, а сомкнутость подъяруса плавающих растений колеблется от 20 до 50%, составляя в среднем 40%. Во всех фитоценозах, помимо эдификатора манника большого [*Glyceria maxima* (Harm.) Holmt., об. 4], отмечены тростянка овсяничная (об. 1-2), многокоренник обыкновенный [об. 3 (2 гр. 3)] и ряски маленькая (об. 2 гр. 3) и трехдольная (об. 1-2), а также водокрас обыкновенный (об. 1).

Широкое распространение получили в оз. Белом заросли тростника обыкновенного, занимающие площадь в 331 га, что составляет 25% общей площади зарастающей литорали. Группировки тростника распространены на некотором удалении от уреза воды, примерно в тех местах, где проходила береговая линия до заполнения Шекснинского водохранилища, о чем свидетельствуют многочисленные остатки отмерших деревьев и кустов ив, находящиеся в полосе тростника. Тростниковые заросли представлены двумя ассоциациями: чистой

ассоциацией тростника и ассоциацией тростника с горцом земноводным.

Ассоциация тростника обыкновенного с горцом (*Phragmitetum polygonosum*) имеет широкое распространение в озере, однако занимает несравненно меньшую площадь по сравнению с чистой ассоциацией тростника. Фитоценозы отмечены на илистом грунте в широком диапазоне глубин – от 60 до 180 см. В травостое обычно присутствуют только два вида растений – тростник обыкновенный [об. 4(3–4)] и горец земноводный [об. 2(1–2)], и лишь однажды отмечена кубышка желтая [*Nuphar lutea* (L.) Smith., об. 1 гр. 2]. Растительный покров двухъярусный. Подъярус воздушно-водных растений имеет высоту 330 см и сомкнутость 60%, а подъярус растений с плавающими листьями – 80–190 см и 20% соответственно.

Ассоциация тростника обыкновенного чистая (*Phragmitetum purum*) встречается во всех районах озера, где отмечена высшая водная растительность, на песчаных, реже на илистых грунтах на глубине 130 (80–180) см. Травостой слагается только тростником обыкновенным [об. 4(3–5)], высота которого 320 (280–350) см. Сомкнутость фитоценозов колеблется от 60 до 90%, составляя в среднем 70%.

Ассоциация камыша озерного чистая (*Scirpetum lacustris purum*) получила распространение у истока р. Шексны, где ее площадь несколько больше 10 га. Два небольших фитоценоза отмечены у устьев рек Ковжи и Чалексы. Камыш озерный [*Scirpus lacustris* L., об. 5(4–6)] произрастает на заиленном песке на глубине 80 (65–100) см, растительный покров сомкнутый – 80 (60–100)%.

Наибольшую площадь – 405 га, или 30.8% зарастающей литорали, занимают фитоценозы горца земноводного, относящиеся к трем ассоциациям.

Ассоциация горца земноводного с другими водными растениями (*Polygonetum amphibii aqui-herbosum*) имеет широкое распространение во всех районах развития высшей водной растительности, где располагается с внутренней стороны барьерных зарослей тростника. 15 видов растений образуют двухъярусный травостой с очень разреженным (проективное покрытие до 5%) подъярусом воздушно-водных растений высотой 100–110 см и сомкнутым [85 (70–90)%] подъярусом растений с плавающими листьями, высота которых 85 (60–120) см. Постоянным для группировки является только горец земноводный (об. 4–5). Большинство остальных растений встречается единично, кроме ряски малой и многокоренника, обилие которых 2 балла.

Ассоциация горца земноводного почти чистая (*Polygonetum amphibii subpurum*) также является широко распространенной группировкой. Большая часть фитоценозов обрамляет с внешней стороны тростниковые заросли. Здесь растения произрастают на мелкопесчаном и глинистом грунтах на глубине 160 (до 300) см. Часть фитоценозов отмечена в прибрежных участках за полосой тростника

у устьев рек Мегры и Чалексы и у истока р. Шексны. В этих местах с глубиной 40–60 см и илистым грунтом растения меньшей высоты – 80–120 см, тогда как в „глубоководных“ фитоценозах горец земноводный достигает высоты 210 (до 350) см. Средняя сомкнутость растительного покрова 60% с колебаниями от 45 до 80%, причем более сомкнуты прибрежные фитоценозы. Кроме горца земноводного [об. 4(3–5)] в травостое зарегистрировано 4 вида единично встречающихся растений.

Ассоциация горца земноводного с рдестом блестящим (*Potamogeton amphibiae lucensis potamogetonosum*) имеет небольшое распространение у устья р. Ковжи на илистом грунте на глубине около 150 см. Травостой состоит из 2 видов – горца земноводного (об. 4) и рдеста блестящего (*Potamogeton lucens* L., об. 2). Высота растений равна соответственно 170–180 и 160 см. Проективное покрытие подъяруса растений с плавающими листьями составляет 70%, а подъяруса погруженных растений – 20%.

Ассоциация рдеста плавающего с другими водными растениями (*Potamogetoneta natantis aqua-herbosum*) описана у устья р. Мегры, где она занимает площадь 500 м² на илистом и глинистом грунтах на глубине 85–90 см. Двухъярусный травостой сложен 12 видами растений, большинство из которых встречается в 50% фитоценозов, а обилие их составляет 1 или 2 балла. Только рдест плавающий [*Potamogeton natans* L., об. 5(3–6)] постоянен для ассоциации. Высота подъяруса растений с плавающими листьями около 100 см, сомкнутость – 80–100%. Подъярус погруженных растений, высота которого 90 см, сомкнут лишь на 15%.

Ассоциация рдеста разнолистного с другими водными растениями (*Potamogetoneta heterophylli aqua-herbosum*), площадь которой немногим более 16 га, встречается главным образом вблизи истока р. Шексны на илистом грунте на глубине 100–120 см. Восемь видов макрофитов образуют двухъярусный травостой. Покрытие подъяруса растений с плавающими листьями составляло 10%, а подъяруса погруженных растений – 60–70%. В травостое наряду с рдестом разнолистным (*Potamogeton heterophyllus* Schreb., об. 4) постоянно присутствовали горец земноводный (об. 2) и рдест пронзеннолистный [об. 1(1–2)]. Высота растений была в пределах 130–160 см.

Ассоциация рдеста маленького с другими водными растениями (*Potamogetoneta pusilli aqua-herbosum*) встречается на песчаном грунте на глубине 30–40 см к северу от устьев рек Ковжи и Мегры. Общая площадь группировки около 2 га. В травостое отмечены 7 видов макрофитов, 6 из них единично встречаются в 50% фитоценозов. Растительный покров одноярусный, представлен рдестом маленьким (*Potamogeton pusillus* L., об. 4), высота которого 60 см, проективное покрытие – 60 (50–70)%. И хотя в отдельных фитоценозах наблюдаются воздушно-водные растения, подъяруса они не образуют.

Широкое распространение в районах развития макрофитов получили фитоценозы рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.), общая площадь которых составляет 168 га, или 12.7% общей площади зарастания. Они объединяются в 2 ассоциации.

Ассоциация рдеста пронзеннолистного с другими водными растениями (*Potamogetonetum perfoliati aqui-herbosum*) встречается на илистом грунте на небольшой глубине – 80 см. Восемь видов макрофитов образуют двухъярусный травостой: сомкнутый подъярус погруженных растений (80–100%), слагаемый рдестом пронзеннолистным (об. 5–6), и разреженный (сомкнутость 5%) подъярус растений с плавающими листьями, в котором постоянно присутствует горец земноводный. Средняя высота растений 90 см.

Ассоциация рдеста пронзеннолистного чистая (*Potamogetonetum perfoliati purum*). Фитоценозы обладают широкой экологической амплитудой. Они встречаются на различных грунтах – от песчаного до глинистого. Часть фитоценозов обрамляет заросли тростника со стороны озера. Здесь глубина произрастания рдеста может достигать до 300 см при среднем значении 150 см, а высота растений до 350 см. Другая часть фитоценозов располагается между урезом воды и полосой тростника на глубине 80 (40–120) см. Обилие рдеста пронзеннолистного колеблется от 3 до 5 баллов, проективное покрытие – от 40 до 90% при среднем значении 70%. Наиболее сомкнутые фитоценозы обнаружены на глубине 80–90 см под прикрытием группировок тростника.

Две ассоциации образует рдест блестящий (*Potamogeton lucens* L.), произрастающий на илистом грунте.

Ассоциация рдеста блестящего с другими водными растениями (*Potamogetonetum lucentis aqui-herbosum*) распространена у истока р. Шексны на глубине 140 (100–180) см. Фитоценозы, в которых зарегистрировано 9 видов растений, довольно сомкнутые – 70–80%. Травостой двухъярусный, причем подъярус растений с плавающими листьями очень разреженный – проективное покрытие во всех фитоценозах не превышает 10%. Постоянны для ассоциации только рдест блестящий [об. 4(4–5)] и горец земноводный (об. 1–2). Средняя высота этих растений 150–170 см, пределы колебания высоты – 110–220 см.

Ассоциация рдеста блестящего почти чистая (*Potamogetonetum lucentis subpurum*) встречается на глубине около 200 см, главным образом у истока р. Шексны, а также у устья р. Ковжи. Кроме того, обширные заросли рдеста блестящего наблюдаются в Ковжинском разливе вдоль русел затопленных низовий рек Ковжи, Кемы и Шолы. Травостой одноярусный, высотой 210–220 см, сомкнутостью 70%, образованный рдестом блестящим (об. 4–5). Единично в 50% фитоценозов рдесту блестящему сопутствуют горец земноводный и рдест пронзеннолистный.

Сочетание охарактеризованных выше ассоциаций высших водных растений образует растительный покров зарастающих участков литорали оз. Белого. Большая часть всех зарослей литорали находится

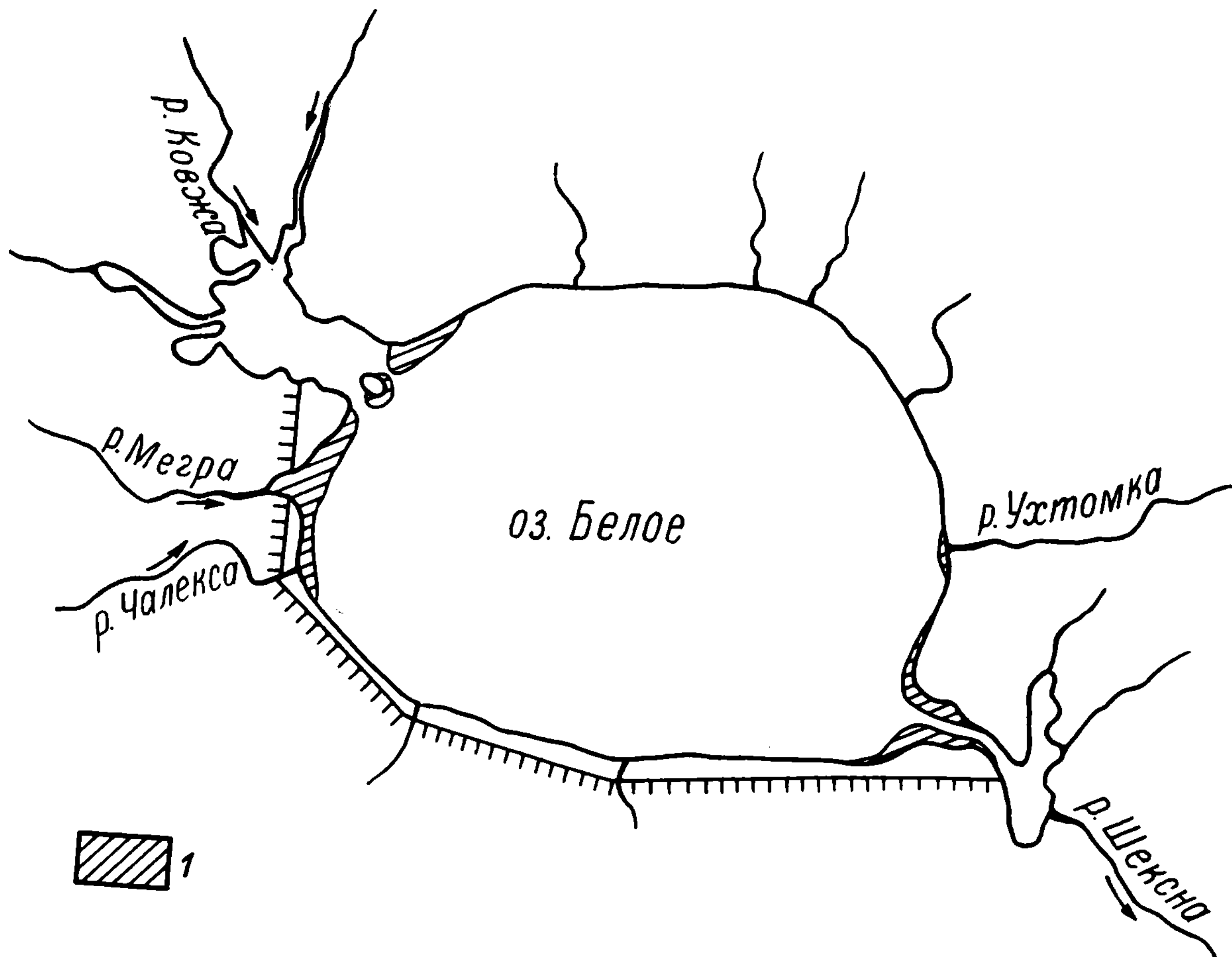


Рис. 36. Схема зарастания оз. Белого.

1 – районы распространения высшей водной растительности.

в двух районах озера: вдоль западного и северо-западного берегов на участке, начинающемся немного южнее устья р. Чалексы и заканчивающемся северо-восточнее Ковжинского разлива, и в расширении у истока р. Шексны. Отмечены небольшие заросли макрофитов и у устья р. Ухтомки (рис. 36). В целом высшая водная растительность занимает площадь 1320 га, что составляет немногим более 1% средней площади оз. Белого, достигающей 1284 км² (табл. 45).

Основные закономерности зарастания северо-западной части озера таковы: к северу от устья р. Чалексы, вдоль берега на расстоянии от 0.5 до 1.2 км от него на глубине около 1 м протягивается полоса тростниковых зарослей средней шириной около 100 м, местами суживающаяся до 50 м. У устьев рек Чалексы и Мегры и к северу от о-ва Ковжа за полосой тростника параллельно урезу воды чередуются полосы воздушно-водных, плавающих и погруженных макрофитов. У самого берега на глубине до 30 см располагаются фитоценозы хвоща приречного. Далее между берегом и зарослями тростника располагаются три полосы, состоящие из сменяющих друг друга фитоценозов горца земноводного и рдеста пронзеннолистного (их соотношение 80 и 20%). Ширина полос колеблется от 200 до 300 м. Полосы плавающих и погруженных растений разделены полосами с

преобладанием воздушно-водных растений. Ближе к берегу идет полоса, состоящая из комбинации фитоценозов ежеголовника ветвистого, сусака зонтичного, ежеголовника простого со включением группировок погруженных растений, зарослей горца земноводного и небольших по размеру сообществ рогоза широколистного и узколистного, тростянки овсяничной и некоторых других видов. Следующая полоса воздушно-водных растений состоит главным образом из фитоценозов сусака зонтичного, а также из группировок ежеголовника ветвистого, между которыми произрастает горец земноводный. Ширина полос воздушно-водных растений в среднем составляет около 200 м. С внешней стороны полосу тростников обрамляют почти чистые сообщества горца земноводного и рдеста пронзеннолистного.

Вдоль северного и северо-восточного берегов озера макрофиты практически отсутствуют. Лишь вблизи устьев небольших притоков отмечено несколько разреженных фитоценозов тростника площадью по 100–150 м² и рдеста пронзеннолистного площадью 200–300 м².

Небольшой массив зарастания находится у устья р. Ухтомки. Вдоль северного берега реки при впадении в озеро у самого уреза воды видны фитоценозы манника большого, рогоза узколистного и осоки острой, по границе которых протягиваются группировки горца земноводного. За ним в 50–60 м от берега идет полоса тростника длиной около 300 м и шириной в среднем 25 м. В небольшом заливе южнее устья р. Ухтомки произрастает горец земноводный, площадь зарослей которого не превышает 0.3 га. Здесь же отмечены фитоценозы сусака зонтичного, площадь которых 25–30 м².

Второй после северо-западного основной массив зарослей макрофитов находится в заливе у истока р. Шексны. Здесь между прибрежными зарослями осоки острой и широкой полосой сомкнутых зарослей тростника обыкновенного (ширина до 250 м, длина до 3 км) располагаются группировки тростянки овсяничной и сусака зонтичного, идущие параллельно берегу (шириной 5–10 м), и мозаично разбросанные фитоценозы камыша озерного. Большая часть пространства, не занятого воздушно-водными растениями, заросла горцом земноводным, рдестами блестящим, разнолистным и пронзеннолистным. Соотношение площадей, занятых фитоценозами указанных выше растений, 30, 30, 20, 20% соответственно.

Для получения продукционных характеристик во всех ассоциациях в период максимального развития растений были взяты укосы, которые затем доводились до абсолютно сухого состояния. Укосы отбирались с учетом особенностей строения группировок (высота растений, сомкнутость растительного покрова). В местах взятия укосов производился подсчет количества растений на 1 м². Подсчет общей величины фитомассы макрофитов оз. Белого проводился с учетом фитомассы растений в разнотипных фитоценозах и площадей этих фитоценозов, относящихся к одной ассоциации. Общая фитомасса макрофитов достигает 8150 т.

По величине фитомассы на основании неоднократно применявшихся нами формул (Lieth, 1965; Располов, 1973) определены годовая

Т а б л и ц а 46

Годовая продукция макрофитов

Вид растения	Годовая продукция			
	абсолютно сухой вес, т	органический углерод, т	кДж, $1 \cdot 10^7$	ккал, $1 \cdot 10^7$
Частуха подорожниковая	0.36	0.15	0.6	0.15
Сусак зонтичный	1520.0	608.0	2540.0	610.0
Ежеголовник ветвистый	880.0	352.0	1476.0	352.0
Ежеголовник простой	120.0	48.0	201.0	48.0
Осока острая	15.0	6.0	25.0	6.0
Осока черная	1.25	0.5	2.1	0.5
Осока водная	3.6	1.44	6.0	1.44
Камыш озерный	87.3	35.0	147.0	35.0
Хвощ приречный	13.0	5.2	21.3	5.0
Тростник обыкновенный	4515.0	1806.0	7550.0	1810.0
Тростянка овсяничная	21.2	8.48	35.5	8.5
Манник большой	8.0	3.2	13.4	3.2
Двукисточник тростниковидный	0.18	0.07	0.3	0.07
Рогоз узколистный	0.36	0.15	0.60	0.15
Рогоз широколистный	0.4	0.16	0.67	0.16
Горец земноводный	1440.0	576.0	2410.0	580.0
Рдест плавающий	0.12	0.05	0.23	0.05
Рдест разнолистный	39.0	15.6	65.0	15.6
Рдест блестящий	50.6	20.24	85.0	20.2
Рдест пронзеннолистный	253.2	101.2	424.0	101.0
Рдест маленький	1.43	0.56	2.3	0.57

Т а б л и ц а 47

Годовая продукция макрофитов

Озеро	Органический углерод, г/м ²	
	на площадь озера	на площадь зарослей
Белое	2.8	271.0
Кубенское	14.5	48.4
Кубенское, но без учета разреженных сообществ рдеста блестящего	(12.1)	(114.4)
Воже	35.0	190.0
Лача	60.0	115.7

продукция высших водных растений оз. Белого и ее энергетический эквивалент (табл. 46). Макрофиты ежегодно создают почти 9 тыс. т абсолютно сухого вещества, или немногим менее 3.6 тыс. т органического углерода, что соответствует $15 \cdot 10^{10}$ кДж ($3.6 \cdot 10^{10}$ ккал). Половина этого количества падает на долю тростника, 17% – на сусак, 16 – на горец земноводный, 11% – на ежеголовник. Отнесенная ко всей площади водоема продукция макрофитов составляет 2.8 г С/м², или 117 кДж/м². Однако известно, что органическое вещество, заключенное в макрофитах, после отмирания большей частью не разносится по всему озеру, а вступает в биотический круговорот в пределах зарастающих мелководий. Отнесенная к площади зарослей величина первичной продукции макрофитов оказалась значительной – 271 г С/м². Оз. Белое по этому показателю является наиболее продуктивным среди больших литоральных озер Северо-Запада СССР (табл. 47).

Следует еще раз подчеркнуть, что современное состояние высшей водной растительности полностью обусловлено влиянием антропогенного фактора на водоем. Подъем уровня воды в оз. Белом почти на 2 м при наполнении Шекснинского водохранилища до НПУ привел к гибели растительности на прежних площадях и к формированию новых сообществ на месте затопления сельскохозяйственных угодий.

ВОДОРΟΣЛИ ОБРАСТАНИЙ¹

В комплекс гидробиологических работ на оз. Белом входило изучение водорослей обрастаний (перифитона), которым в настоящее время уделяется все больше внимания из-за их существенной роли в образовании органического вещества (Ассман, 1953; Huntsinger, Maslin, 1976; Рычкова, 1977; Liaw, Mac Crimon, 1978, и др.). До работы нашей экспедиции перифитон озера не изучался, и в литературе отсутствуют какие-либо сведения о нем.

Целью наших исследований было определение видового состава, выявление группировок, образуемых водорослями обрастаний, их распределение по акватории озера и изменение во времени, и выяснение роли перифитона в балансе органического вещества среди других первичных продуцентов.

Работы проводились в июле-августе 1975 и 1976 гг. В 1975 г. был совершен облет озера и сделана аэровизуальная съемка макрофитов, т.е. выявлены места распространения перифитона, поскольку высшие водные растения являются субстратом, пригодным для заселения водорослями обрастаний.

В местах наибольшего распространения макрофитов отбирались пробы перифитона для определения видового состава водорослей обрастаний, численности и биомассы наиболее распространенных группировок перифитона. Биомасса определялась в абсолютно сухом весе путем прямого взвешивания (на предварительно взвешенных мембранных фильтрах) проб, из которых был удален зообентос.

Пробы были отобраны с тростника, тростянки, хвоща, ежеголовника, горца, рдестов и каменистого субстрата в устье р. Мегры; с тростника, тростянки, ежеголовника, горца и рдестов в устье р. Ковжи; с тростника и горца в устье р. Ухтомки; с тростника, камыша и горца в истоке р. Шексны.

В 1976 г. пробы отбирались в тех же местах и с тех видов макрофитов, что и в 1975 г. Впервые взяты пробы с мертвого леса в районе Ковжинского разлива. Было поставлено также 5 серий для определения первичной продукции скляночным методом. Склянки ставились на трех горизонтах: 0.1, 0.5, 1.0 м.

Оз. Белое неблагоприятно для развития перифитона в силу ряда обстоятельств. Это большой по площади водоем со слабой изрезанностью береговой линии и интенсивной динамикой водных масс. Как

¹ Автор главы М.А. Рычкова.

показали исследования, озеро расположено в зоне интенсивной ветровой деятельности. Кроме макрофитов, здесь практически отсутствуют субстраты, пригодные для заселения водорослями обрастаний. А наличие твердого субстрата является одним из необходимых условий для развития перифитона. Большой частью берега болотистые. Высшие водные растения, которые служат субстратом для развития перифитона, в силу этих же причин развиты слабо и занимают менее 1% площади озера (гл. 12).

Большое влияние на видовой состав и численность водорослей перифитона оказывают метеорологические условия. Во время наших работ летом 1975 г. на озере стояла тихая и жаркая погода. Это способствовало интенсивному развитию водорослей фитопланктона, и даже в центре озера отмечалось цветение воды, вызванное массовым развитием синезеленых.

Интенсивно вегетировали водоросли обрастаний. В зарослях горца земноводного в устье р. Мегры насчитывалось до 80 колоний *Gloeotrichia intermedia* на одном листе растения; в зарослях ежеголовника встречалось до 7-10 колоний на 1 см² субстрата; в тростниковых зарослях численность водорослей обрастаний местами превышала 1 млн кл./см². По численности и биомассе в перифитоне доминировали синезеленые и зеленые водоросли.

Лето 1976 г. было холодным и дождливым. Среднемесячные температуры воды и воздуха в июле и августе были ниже средних многолетних. Более высокий уровень воды, частые и сильные ветры и соответственно волнение не способствовали развитию перифитона. Погодные условия оказали существенное влияние на видовой состав, численность и биомассу группировок обрастаний. Если в 1975 г. в перифитоне доминировали синезеленые и зеленые водоросли, то летом 1976 г. — диатомовые. В 1975 г. в перифитоне было встречено 15 видов синезеленых и 33 — зеленых, в 1976 г. количество их уменьшилось до 3 и 18 соответственно.

В 1975 г. в устье р. Мегры в перифитоне преобладали группировки, образованные *Gloeotrichia intermedia*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Oedogonium* sp. с диатомовыми родов *Achnanthes*, *Cymbella*, *Epithemia*, *Fragilaria*, *Navicula*, *Synedra*. На тростнике встречена группировка *Gloeotrichia intermedia* (3 колонии на 1 см²) с *Navicula* (23 тыс./см²), *Cymbella* (13 тыс.), *Achnanthes* (10 тыс.), *Melosira varians* (3.4 тыс.). Общая численность группировки была 80 тыс. кл./см², биомасса — 0.38 мг/см². На тростянке встречена группировка *Gloeotrichia intermedia* (23 тыс. нитей) с *Fragilaria* (25 тыс. кл.), *Synedra* (22 тыс.). Общая численность группировки, насчитывающей 27 видов, составляла 129 тыс. кл./см², биомасса — 0.42 мг/см². На хвое в обрастании преобладали нитчатые водоросли: 2 вида *Oedogonium* sp. с диатомовыми *Cymbella* и *Fragilaria*. Общая численность была довольно высока — 263 тыс. кл./см², биомасса — 0.6 мг/см². Доминирование нитчатых водорослей в обрастаниях на хвое отмечалось также и на других

озерах (Рычкова, 1975). *Oedogonium* sp. и *Spirogyra* sp. наиболее обильны в обрастаниях на сусаке; встречались здесь колонии *Gloeotrichia intermedia* и *Gomphosphaeria lacustris*. Биомасса группировки составляла 0.15 мг/см².

В группировках обрастаний на ежеголовнике, отобранных в разных местах, доминировали *Gloeotrichia intermedia*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Oedogonium* sp. и *Spirogyra* sp. с диатомовыми *Achnanthes* и *Fragilaria*. Видовое разнообразие в пробе, отобранной с ежеголовника ближе к внешней границе зарослей, было выше и насчитывало 40 видов, численность и биомасса – 183 тыс. кл./см² и 0.47 мг/см² соответственно. Максимальная биомасса на ежеголовнике составляла 0.72 мг/см².

На плавающих и погруженных растениях – горце земноводном и рдесте пронзеннолистном – в обрастаниях преобладали *Gloeotrichia intermedia*, *Gomphosphaeria lacustris* и *Anabaena spiroides*. Биомасса группировок обрастаний на горце составляла 0.12 мг/см², на рдесте – 0.81 мг/см².

В устье р. Ковжи в обрастаниях на различных видах макрофитов преобладала *Cladophora glomerata*. На тростнике отмечена максимальная численность водорослей обрастаний – 1.086 тыс. кл./см² с биомассой 2.36 мг/см². По видовому разнообразию наиболее богата группировка обрастания на тростнике – 25 видов. В перифитоне на тростянке и горце земноводном встречено по 12 видов, на ежеголовнике – 16, на рдесте гребенчатом – 18 видов. Минимальная биомасса группировок перифитона отмечена на ежеголовнике – 0.28 мг/см², на тростянке она равнялась 0.86 мг/см², на рдесте гребенчатом – 0.96, на горце – 1.14 мг/см².

В обрастаниях макрофитов в устье р. Ухтомки преобладали зеленые нитчатые водоросли – *Cladophora glomerata* и *Oedogonium* sp. Численность и биомасса водорослей обрастаний на тростнике, растущем по внешнему краю зарослей макрофитов, и подверженных волнению с озера, невысоки – 7.3 тыс. кл./см² и 0.08 мг/см². На горце, растущем за барьером тростников, численность водорослей в группировке обрастаний достигала 111 тыс. кл./см² при биомассе 0.94 мг/см².

В истоке р. Шексны из-за сильных ветров северо-западного направления наиболее слабо развит перифитон; численность водорослей обрастаний не превышала 131 тыс. кл./см² (минимально 47 тыс.) с биомассой 0.18–0.37 мг/см².

В 1976 г. в истоке р. Шексны и в устье р. Ухтомки из-за сильных и постоянных волнений в период наших работ обрастание практически отсутствовало.

В устье р. Мегры в обрастаниях на тростнике преобладали диатомовые родов *Achnanthes* (численность их изменялась от 8.3 до 33.8 тыс. кл./см²), *Cymbella* (27.1–368.9), *Fragilaria* (17.4–155.3), *Melosira* (12.8–1250), *Gomphonema* (8.8–89.4), *Synedra* (0.8–14.2), *Tabellaria* (0.1–17.3 тыс. кл./см²).

Общая численность водорослей в группировках обрастаний варьировала в широком диапазоне: от 39 до 815.7 тыс. кл./см², биомасса - от 0.2 до 2.11 мг/см².

В обрастаниях на камнях в устье р. Мегры встречена группировка *Cladophora glomerata* (382.4 тыс. кл./см²), субдоминантами были *Achnanthes minutissima* (64.8) и *Melosira undulata* (43.2 тыс. кл./см²).

В районе Ковжинского разлива в пробах, отобранных с тростника, тростянки, горца и рдеста блестящего, также преобладали диатомовые: *Melosira islandica*, *M. varians*, *M. ambigua*, *M. undulata*, *Fragilaria virescens*, *F. crotonensis*, *Gomphonema constrictum*, *Synedra ulna*, *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*. В группировках встречалось от 16 до 24 видов. Общая численность колебалась от 114 до 372 тыс. кл./см², биомасса - от 0.75 до 0.97 мг/см².

В пробах перифитона, отобранных с мертвого леса, наибольшую численность имели *Melosira varians*, *Fragilaria virescens*, *Gomphonema constrictum*, *Synedra ulna* и *Tabellaria flocculosa*. Видовое разнообразие группировок составляло 18-24 вида, биомасса достигала 0.82-1.18 мг/см².

Несмотря на более интенсивное развитие перифитона в 1975 г., из-за доминирования диатомовых в обрастании биомасса, рассчитанная в абсолютно сухом весе, была выше в 1976 г., так как диатомовые имеют меньший процент усыхания, чем синезеленые и зеленые. Зная биомассу группировок перифитона и площади, занимаемые макрофитами, густоту зарослей и глубину произрастания высших водных растений, мы рассчитали биомассу перифитона на 1 м² зарослей и на все озеро в целом.

Поскольку на озере заросли тростника занимают наибольшие площади, то и обрастания на нем дают в разные годы от 42.5 до 48.5% общей биомассы перифитона; 32-34% дает обрастание на горце земноводном, остальные 20-24% составляет обрастание на хвоще, камыше, тростянке, сусаке, ежеголовнике и рдестах.

Биомасса перифитона в озере в июле-августе, согласно нашим расчетам, достигала 431ц в 1975 г. и 508ц в 1976 г., что составило всего 0.52% от биомассы макрофитов, выраженной также в абсолютно сухом весе. Отношение биомассы перифитона к биомассе макрофитов на оз. Воже достигало 1.5%, на Онежском - 4.7, на Кубенском - 6, на оз. Лача - 6.5%.

При определении первичной продукции на горизонтах 0.5 и 1.0 м деструкция преобладала над продукцией, и только на горизонте 0.1 м в пробах, отобранных с камней с доминированием *Cladophora glomerata*, отношение А/Д = 3. Суточный Р/В-коэффициент равнялся 0.14.

Принято считать, что в мелководных озерах с хорошо развитой высшей водной растительностью продукция перифитона составляет 40-50% от продукции макрофитов. В оз. Белом продукция перифитона составляет менее 10% продукции макрофитов.

В данной главе обобщаются материалы, собранные Институтом озероведения в 1975 (11 станций) и в 1976 гг. (63 станции) в открытой части озера, в зарослях макрофитов и в затопленном устье р. Ковжи в 1976 г. (18 станций), а также материалы, полученные Вологодской лабораторией ГосНИОРХ: в 1974 г. (75 станций), в 1976 (118 станций), в 1977 г. (81 станция) (рис. 37). Некоторые пробы обрабатывались совместно.

В открытой части озера пробы бентоса отбирались с помощью дночерпателя Боруцкого (2 дн. в каждой точке). В растительных ассоциациях бентос собирали трубчатым дночерпателем Мордухай-Болтовского (2-3 дн. в каждой точке). Пробы фитофильной фауны в зарослях подводных растений и растений с плавающими листьями получены с помощью зарослечерпателя нашей конструкции (Слепухина, 1976). Путем смывов (ополосков) собирали беспозвоночных, обитающих на стеблях тростника, а также на погруженных деревьях и бревнах в затопленном устье р. Ковжи.

Зообентос изучался неоднократно: в 1930 г., в 1950 (Мосевич, 1955), в 1955-1956 (Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959), в 1962 (Стругач, 1968), в 1963-1964 (Поддубная, 1966), в 1973-1974 гг. (Негоновская, 1975; Стальмакова, 1977).

Все авторы отмечают однообразие видового состава бентоса и связывают его с однообразием биотопов озера. По данным Ф.Д. Мордухай-Болтовского и В.И. Митропольского (1959), в озере в 50-е годы обитало около 30 видов донных беспозвоночных. После образования Череповецкого водохранилища в первые два года отмечено всего 22 вида и формы бентосных организмов. (Уменьшение количества видов донных беспозвоночных в 60-е годы может объясняться небольшим количеством станций на озере). В работе И.Т. Негоновской (1975) приводятся данные по зообентосу за 1973 г., общее количество видов и форм достигает 35 (20 хирономид, 4 олигохет, 8 моллюсков). В 1974 г. (Стальмакова, 1977) количество видов и форм беспозвоночных не превышало 24.

¹ Авторы главы Т.Д. Слепухина, О.В. Выголова.

Донные беспозвоночные оз. Белого

Вид	Открытая часть озера	Заросли макрофи- тов, Ков- жинский разлив
Тип COELENTERATA		
Класс <u>Hydrozoa n. det.</u>		+
Тип NEMATHELMINTHES		
Класс <u>Nematoda n. det.</u>	+	+
Тип ANNELIDA		
Класс <u>Hirudinea</u> <i>близко к</i>		
Helobdella stagnalis (L.)		+
Herpobdella octoculata (L.)		+
Hirudo medicinalis L.		+
Класс <u>Oligochaeta</u> <i>близко к</i>		
Stylaria lacustris L.		+
Nais barbata Müll.		+
N. simplex Piguet		+
Rhyacodrilus coccineus (Vejd.)	+	
Aulodrilus limnobius Bretscher	+	
Isochaetides newaensis Mich.	+	
Limnodrilus udekemianus Clap.	+	
L. helveticus Piguet	+	
L. hoffmeisteri Clap.	+	+
L. claparedeanus Ratzel	+	
Limnodrilus sp. juv.	+	+
Potamothrix hammoniensis (Mich.)	+	
Ilyodrilus moldaviensis Vejd et Mrázek	+	
Psammoryctides albicola (Mich.)	+	
P. barbatus (Grube)	+	
Tubifex tubifex (Müll.)	+	
Tubificidae gen. sp. juv.	+	+
Stylodrilus heringianus Clap.	+	
Rhynchelmis limosella Hoffm.		+

Вид	Открытая часть озера	Заросли макрофи- тов, Ков- жинский разлив
Тип MOLLUSCA		
Класс <u>Gastropoda</u>		
Anisus vorticulus (Troschel)		+
Gyraulus albus (Müll.) <i>Anisus</i>		+
G. gredleri (Bielz) <i>Anisus gredleri</i>		+
Valvata piscinalis (Müll.)		+
V. pulchella Studer		+
Viviparus contentus (Millet)		+
V. viviparus (L.)		+
Класс <u>Bivalvia</u>		
Unio tumidus Philipsson	+	
Anodonta piscinalis Nilsson	+	
Sphaerium solidum (Norm.)	+	
S. corneum (L.)	+	
S. scaldianum (Norm.)	+	
S. nitidum Clessin	+	
Pisidium amnicum (Müll.)	+	
P. henslowanum (Shep.)	+	
P. casertanum (Poli)	+	+
P. nitidum Jenyns	+	
P. subtruncatum Malm		+
P. milium Held.	+	
P. moitessierianum Paladilhe	+	
Dreissena polymorpha (Pallas)	+	
Тип ARTHROPODA		
Класс <u>Crustacea</u>		
Отр. I s o p o d a		
Asellus aquaticus L.		+
Отр. C o p e p o d a *		
Macrocylops albidus Jurine		+

Вид	Открытая часть озера	Заросли макрофи- тов, Ков- жинский разлив
Eucyclops speratus (Lilljeborg)	+	+
Ectocyclops phaleratus (Koch)		+
Acanthocyclops viridis (Jurine)	+	+
Heterocope appendiculata Sars	+	
Harpacticidae gen. sp.		+
Отр. E u p h i l l o p o d a, подотр. C l a d o c e r a **		
Sida crystallina (O.F. Müll.)	+	+
Eurycercus lamellatus (O.F. Müll.)		+
Camptocercus rectirostris Shoedler		+
Peracantha truncata (O.F. Müll.)		+
Alona affinis Leydig		+
A. quadrangularis (O.F. Müll.)		+
Отр. O s t r a c o d a ***		
Isocypris beauchampi (Paris)	+	
Cypridopsis vidua (O.F.M.)		+
Cypria exsculpta (F.)	+	+
Candona caudata K.	+	
C. levanderi (H.)	+	
C. juv.	+	
Darwinula stevensoni (Br. et Rob.)	+	
Cyprideis littoralis (Brady)	+	
<u>Класс Arachnoidea</u>		
Отр. A r a n e i n a		
Argyroneta aquatica Cl.		+
Отр. A c a r i n a, подотр. H y d r a c a r i n a n. det.	+	+
<u>Класс Insecta</u>		
Отр. O d o n a t a		
Erythromma najas Hanseemann		+

Т а б л и ц а 48 (продолжение)

Вид	Открытая часть озера	Заросли макрофи- тов, Ков- жинский разлив
Coenarion sp.		+
Отр. E p h e m e r o p t e r a		
Baetis rhodoni Rouss		+
Отр. H e m i p t e r a		
Hebrus ruficeps Thoms.		+
Отр. C o l e o p t e r a n. det.		+
Отр. T r i c h o p t e r a		
Cyrnus flavidus McL		+
Polycentropus flavomaculatus Pict.		+
Hydropsiche ornatula McL		+
Phriganea striata F.		+
Отр. D i p t e r a, сѣм. C h i r o n o m i d a e		
Stempelina gr. bausei Kieff.	+	+
Stempelinella minor Edw.		+
Tanytarsus gr. mancus v.d. Wulp.	+	+
T. gr. lauterborni Kieff.		+
T. gr. gregarius Kieff.	+	+
T. gr. lobatifrons Kieff.	+	
Zavrelia pentatoma Kieff.		+
Cryptochironomus gr. defectus Kieff.	+	+
C. nigridens Tshern.	+	
C. gr. vulneratus Zett.	+	
C. gr. viridulus F.		+
C. gr. fuscimanus Kieff.	+	+
C. gr. conjugens Kieff.		+
C. gr. pararostratus Lenz	+	+
Glyptotendipes gr. gripekoveni Kieff.	+	+
Chironomus f.l. plumosus L.		+
Ch. f.l. plumosus-reductus Lipina	+	
Polypedilum gr. convictum Walk		+
P. gr. nubeculosum Mg.	+	

Т а б л и ц а 48 (продолжение)

Вид	Открытая часть озера	Заросли макрофи- тов, Ков- жинский разлив
<i>P. gr. scalaenum</i> Schr.		+
<i>P. breviautennatum</i> Tshern.	+	+
<i>Endochironomus gr. tendens</i> F.		+
<i>Pentapedilum sordeus</i> v.d. Wulp.		+
<i>Microtendipes gr. chloris</i> Mg.		+
<i>Prodiamesa bathyphila</i> Kieff.	+	
<i>Heterotrissocladius grimschawi</i> Edw.		+
<i>Cricotopus gr. silvestris</i> F.		+
<i>C. algarum</i> Kieff.		+
<i>C. latidentatus</i> Tshern.		+
<i>Psectrocladius gr. psilopterus</i> Kieff.		+
<i>Corynoneura scutellata</i> Winn.		+
<i>C. celeripes</i> Winn.		+
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieff.	+	+
<i>P. nigriventris</i> Kieff.	+	+
<i>Clinotanypus nervosus</i> Mg.		+

* Определены Т.С. Смирновой, ** – Т.В. Пихтовой, xxx – Н.А. Акатовой.

и, следовательно, малой зарастаемостью озера макрофитами, а также небольшим количеством автохтонного детрита и повышенной мутностью воды.

По числу видов и форм, обитающих в озере, преобладают личинки хирономид: 34 вида и формы, из них 16 – в открытой части озера. На илах центральной части наиболее распространенным видом хирономид, преобладающим по численности, биомассе и частоте встречаемости, является *Chironomus plumosus* L. (личиночная форма *plumosus-reductus*). Вид определен В.Я. Панкратовой по imago, выращенным нами в лаборатории.

По данным более ранних исследований, личиночная форма *plumosus-reductus*, характерная для медленно текущих рек, была доминирующей в бентосе оз. Белого и до образования Шекснинского водохранилища (Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959).

Обычны в открытой части озера личинки *Procladius*, *Cryptochironomus*, *Polypedilum*. Обилие этих видов колеблется из года в год. Так, в 1973 г., по данным Г.А. Стальмаковой (1977), уменьшилось количество *Procladius*, чаще стал встречаться *Ро-*

lypedilum brevantennatum. При определении доминирующих видов хирономид в основных донных биоценозах озера с помощью индекса доминирования $\sqrt{P \sqrt{B}}$ (Мордухай-Болтовской, 1940), где P – частота встречаемости вида (%), B – биомасса (г/м^2), установлены следующие соотношения между видами: *Chironomus plumosus* отнесен к доминантам, *Procladius* и *Cryptochironomus* – к субдоминантам (Выголова, 1977).

Разнообразная и характерная фауна хирономид обитает в Ковжинском разливе. Район этот мелководный, вся акватория занята затопленным лесом. Стволы стоят вертикально, лежат на дне или плавают. Беспозвоночные обитают на этих стволах, в зарослях макрофитов и на заиленном дне. Илы темные, восстановленные, с запахом сероводорода. Видовой состав бентофауны существенно отличается от такового открытой части озера. Количество видов и форм хирономид здесь достигает 28. Значительная часть обитающих в открытой части озера пелофилов заменяется фитофильными видами либо видами, толерантными к дефициту кислорода. Так, *Chironomus plumosus* представлен здесь не личиночной формой *plumosus-reductus*, а формой *plumosus*. В смывах с бревен и стволов в затопленном лесу преобладают *Crycotopus gr. silvestris* и *Psectrocladius psilopterus*.

Олигохеты представлены 19 видами, из которых 15 обитают в открытой части озера, 4 – в Ковжинском разливе. В основном плесе доминирует крупный реофильный вид *Isochaetides newaensis* – доминант во все годы исследований. Остальные виды олигохет не входят в число доминантов и субдоминантов. Сравнительно часто наблюдались *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Pothamotheix hammoniensis*, *Psammoryctides albicola*.

В Ковжинском разливе *Isochaetides newaensis* не отмечен. В р. Ковже обитает редкий в центральном плесе озера *Rhyncelmis limosella*. В смывах со стволов деревьев, с листьев макрофитов доминировала *Stylaria lacustris*.

В оз. Белом обнаружено 17 видов моллюсков. Видовой состав их почти не изменился после зарегулирования озера. Преобладают виды родов *Pisidium* и *Sphaerium*. Однако в первые годы после строительства водохранилища общая численность и биомасса сфериид значительно сократились, что было вызвано, по всей вероятности, отрицательным влиянием осаждения неорганических взвесей (Митропольский, 1970), а также общим понижением биомассы бентоса вследствие ухудшения гидрологического режима при заполнении водохранилища. В зарослях макрофитов и в Ковжинском разливе отмечены брюхоногие моллюски (*Gyraulus*, *Viviparus*, *Valvata*).

Итак, в зообентосе открытой части озера как до зарегулирования стока, так и после преобладают 3 группы беспозвоночных: хирономиды, олигохеты и моллюски. Доля прочих групп по биомассе ничтожна, по частоте встречаемости также незначительна (табл. 49).

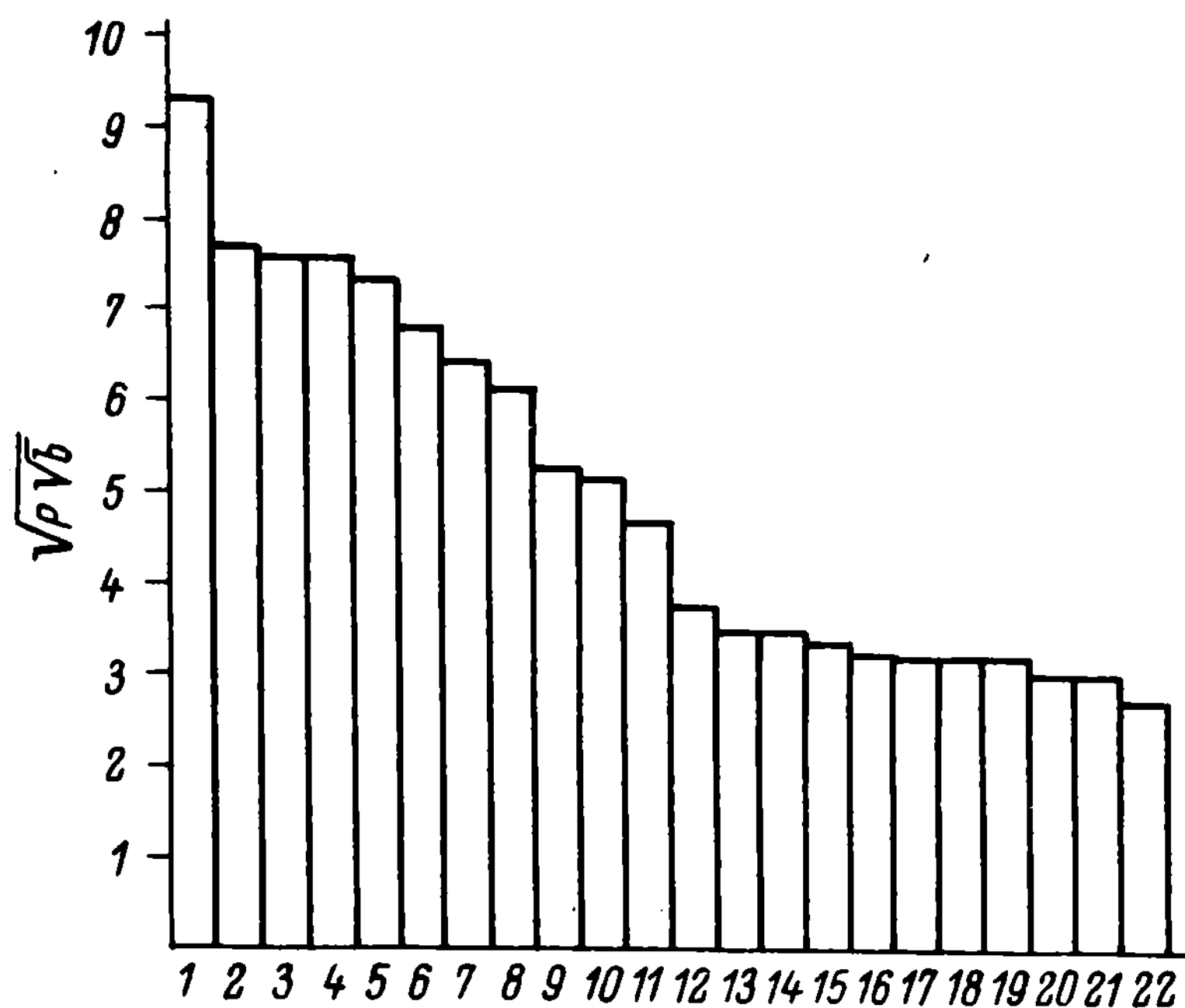


Рис. 38. Роль отдельных таксонов в фитофильном биоценозе в тростниках Ковжинского плеса весной 1976 г.

1 - *Phriganea striata*, 2 - *Glyptotendipes*, 3 - *Limnaea*, 4 - *Asellus aquaticus*, 5 - *Procladius*, 6 - *Chironomus f.l. plumosus*, 7 - *Cyrrus flavidus*, 8 - *Sphaerium*, 9 - *Polypedilum brevi antennatum*, 10 - *Polycentropus flavomaculatus*, 11 - *Valvata*, 12 - *Hirudo medicinalis*, 13 - *Pisidium*, 14 - *Cryptochironomus*, 15 - *Herpobdella octoculata*, 16 - *Endochironomus*, 17 - *Clinotanypus nervosus*, 18 - *Piscicola geometra*, 19 - *Glossiphonia complanata*, 20 - *Erythromma najas*, 21 - *Coenagrion*, 22 - *Microtendipes gr. chloris*.

В центральном и западном районах озера увеличивается доля хирономид. Роль олигохет на участках впадения рек резко возрастает, они составляют в бентосе 85–90% биомассы.

В разнообразной фауне Ковжинского разлива соотношения групп меняются (рис. 38).

В пробах фитофильной фауны зарослей *Polygorum* и *Ceratophyllum* преобладают эфемериды (45–60% биомассы), на рдесте – хирономиды (40–60%) и клadoцеры (до 40% биомассы). Ввиду малых площадей зарастания (1%, гл. 12) фитофильные биоценозы не играют существенной роли в общей продуктивности озера, хотя биомасса беспозвоночных этих биоценозов достигает 18 г/м² (Выгорова, Слепухина, 1977).

На илах Ковжинского разлива доминируют двустворчатые моллюски родов *Pisidium* и *Sphaerium*, а также *Valvata piscinalis*. Общая доля их в биомассе на ряде станций достигает 80%.

Частота встречаемости (I) групп беспозвоночных и их доля в общей биомассе (II) в 1976 г., %

Группа	Восточный район		Центральный район		Западный район	
	I	II	I	II	I	II
Хирономиды	51.9	38.2	50	43.2	45.2	55.2
Олигохеты	33.1	27.4	39	39.2	37.8	20.4
Моллюски	13	34.1	9	17.2	15	24.0
Прочие	2	0.3	2	0.4	2	0.4

Каковы же основные биотопы и биоценозы открытой части оз. Белого? В настоящее время 56% площади дна озера занято глинистым илом, около 30 – мелкоалевритовым илом, 3% – крупноалевритовым илом, т.е. илистые грунты покрывают 89% дна озера (гл. 7). Некоторые авторы (Поддубная, 1966; Выголова, 1977) выделяют на этих грунтах два биоценоза: пелофильный и псаммопелофильный. Последний отличается меньшим количеством мотыля, пониженной общей численностью и биомассой.

Ф.Д. Мордухай-Болтовской и В.И. Митропольский (1959) пишут о „лимнодриловой модификации“ основного биоценоза в условиях неполного заиления. По нашим материалам, оба этих сообщества могут быть объединены в один биоценоз, так как характеризуются преобладанием двух видов как по биомассе, так и по частоте встречаемости. Уровень развития бентофауны близок. Для установления степени сходства фауны этих двух сообществ мы использовали индекс сходства Виттекера (Wittaker, 1952)

$$PS = 100 - 0.5 \sum (\alpha - b),$$

где α и b – процент численности данного вида в пробах А и В, $PS = 92.8$. Достаточно высокое значение индекса сходства, а также близость количественных показателей из года в год позволили нам считать сообщества беспозвоночных, обитающих на всех типах илистых грунтов оз. Белого, единым пелофильным биоценозом *Chironomus plumosus*-*Isochaetides newaensis*. По литературным данным, от года к году соотношение этих видов меняется: в 1955–1956 гг. олигохеты доминировали весной и осенью, летом преобладали хирономиды (Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959). В 1963 г. роль олигохет снизилась. В 1964 г. они опять выходят на первое место в биоценозе (Поддубная, 1966). По нашим данным, в 1976 г. весной биомасса олигохет была несколько выше,

Т а б л и ц а 50

Соотношение (%) биомассы *Chironomus plumosus* и *Isochaetides newaensis* в общей биомассе пелофильного бентоса в 1976 г.

Вид	Весна	Лето	Осень
<i>I. newaensis</i>	40	33	34
<i>Ch. plumosus</i>	38	46	45
Прочие	22	21	21
Общая биомасса:	100	100	100

Т а б л и ц а 51

Соотношение (%) биомассы *Isochaetides newaensis* и *Pisidium* в общей биомассе псаммофильного бентоса в 1976 г.

Вид	Весна	Лето	Осень
<i>I. newaensis</i>	40	60	38
<i>Pisidium</i>	60	14	46
Прочие	-	26	16
Общая биомасса:	100	100	100

чем хирономид, а летом и осенью хирономиды явно преобладали в данном биоценозе (табл. 50).

Однако эти колебания численности и биомассы доминирующих видов зообентоса не выходят за рамки сезонных изменений, связанных с особенностями их биологических циклов.

Почти повсеместное распространение в данном биоценозе получили личинки *Procladius ferrugineus* и моллюски (сферииды), из последних наиболее часто наблюдались *Pisidium henslowanum* и *P. casertanum*. Псаммофильный биоценоз *Isochaetides newaensis*-*Pisidium* обитает на площади дна, составляющей 11% всей площади дна озера. Количественные соотношения руководящих видов представлены в табл. 51.

Бентос песчаных грунтов в 1977 г.

Вид	Весна		Лето		Осень	
	встре- чаемость, %	био- масса, г/м ²	встре- чаемость, %	био- масса, г/м ²	встре- чаемость, %	био- масса, г/м ²
<i>Isochaetides newaensis</i>	100	0.15	57	0.19	100	1.28
<i>Chironomus plumosus</i>	-	-	42.9	0.15	33.3	0.49
<i>Procladius</i>	100	0.11	42.9	0.46	100	0.26
<i>Pisidium</i>	66.6	0.99	57	0.94	16.6	0.37
Прочие	-	0.05	-	0.56	-	0.06
Всего:		1.30		2.30		2.46

На песках часто отмечены также хищные хирономиды *Cryptochironomus* и *Procladius*. *Chironomus plumosus* на этом биотопе встречается редко. *Stictochironomus*, биомасса которого весной 1955 г. (Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959) составила 0.555 г/м², нами не отмечен.

Соотношение наиболее часто встречающихся организмов псаммофильного зообентоса в 1977 г. представлено в табл. 52.

Таким образом, зообентос основного плеса оз. Белого (за исключением небольшого Ковжинского разлива и незначительных участков, покрытых зарослями макрофитов) однообразен. Подавляющая часть озера (89%) заселена пелофильным биоценозом *Chironomus plumosus*-*Isochaetides newaensis*, участки у берегов (11%) - псаммофильным биоценозом *I. newaensis*-*Pisidium*. Все доминирующие в этих биоценозах организмы встречаются обычно в местах с усиленной динамикой вод.

Распределение организмов по дну чрезвычайно неравномерно. Особенно ярко это видно на примере пелофильного биоценоза. Высокая его агрегатность отмечалась для многих водоемов. В оз. Белом, например, распределение *I. newaensis* в июле 1976 г. на илах (данные 29 станций) характеризовалось следующими параметрами: средняя биомасса червей составила 1021 мг/м² при среднем квадратичном отклонении 894. Максимальный индивидуальный вес червей достигал 3900 мг. На четырех станциях они отсутствовали.

Вдоль трассы интенсивного судоходства наблюдается пониженная концентрация бактерий, особенно сапрофитов, растущих на МПА и

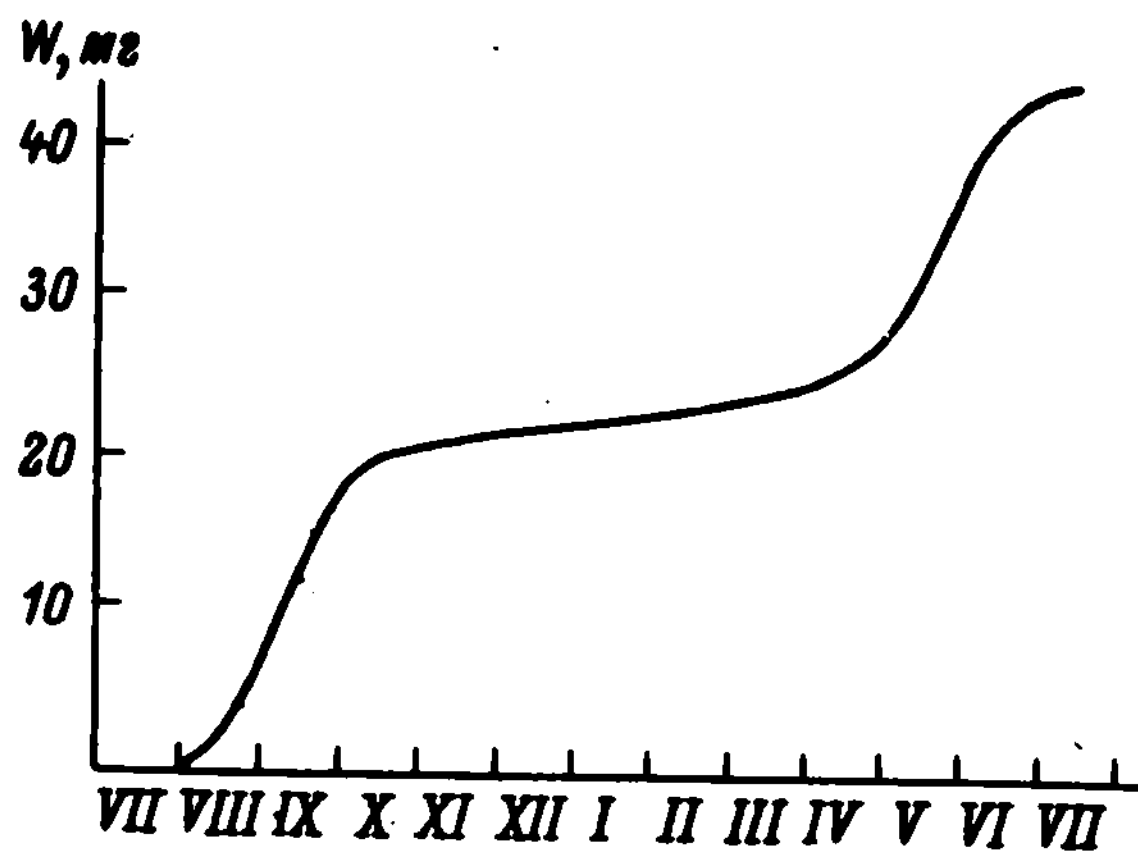


Рис. 39. Кривая весового роста средней особи *Chironomus plumosus* на илах в 1976–1977 гг.

являющихся показателями присутствия легкоокисляемого органического вещества (гл. 9).

Донные отложения этого участка (гл. 7) отличаются самыми низкими потерями при прокаливании. Это связано с разносом автохтонного органического вещества проходящими судами к западу и к востоку от трассы, что согласуется с концентрацией органического вещества в осадках этих районов и численностью микроорганизмов. Численность и биомасса зообентоса на ст. 1–5, расположенных вдоль трассы, также значительно ниже, чем на других стандартных станциях, неоднократно повторяемых за годы исследования (рис. 37).

По сравнению с близлежащим Рыбинским водохранилищем оз. Белое отличается существенной особенностью горизонтального распределения зообентоса. В Рыбинском водохранилище области с повышенной биомассой располагаются по периферии водоема, у берегов, а в центральных областях наблюдается обеднение бентоса (Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959); в оз. Белом центральная часть ложа заселена богаче периферии. Этому благоприятствует хороший кислородный режим придонного слоя воды, обеспечивающий процветание обитающих здесь видов. В период открытой воды содержание кислорода у дна в центральной части озера не ниже 70% летом и 60% зимой (см. ч. I, гл. 6). Периферийные области озера, подверженные сильному волновому воздействию, лишены макрофитов и отличаются бедностью фауны.

Как известно, сезонная динамика зообентоса определяется жизненным циклом доминирующих видов. Своеобразие сезонной динамики биомассы бентоса в оз. Белом состоит в том, что ее максимум наблюдается не осенью, как в большинстве водоемов, а летом (табл. 53). Нехарактерное осеннее снижение биомассы бентоса в озере во многом объясняется биологией *Chironomus plumosus*. Первый вылет имаго происходит при температуре 12–15° в 20-х числах июня. Отрождение молоди наблюдается к концу июня, к сентябрю ли-

Сезонные изменения биомассы пелофильного (I)
и псаммофильного (II) бентоса

Год	Пелофилы, псаммофилы	Биомасса		
		весна	лето	осень
1974	I	1.9	5.8	2.4
	II	1.6	2.5	0.2
1975	I	2.8	10.5	1.2
	II	0.2	2.8	0.1
1976	I	4.8	9.4	6.2
	II	0.05	1.9	0.8
1977	I	11.9	13.7	8.0
	II	1.3	2.3	2.4

личинки достигают 1У возраста и среднего веса 35–40 мг. Второй лет более многочисленной части популяции отмечен только в середине августа, а средний вес личинки в сентябре равен 10–20 мг. Максимального веса 45 мг они достигают лишь в июле следующего года (рис. 39).

Размножение *Isochaetides newaensis* также начинается при прогреве придонной воды до 14–15° (Поддубная, 1959). После размножения зрелые особи погибают (Боруцкий, 1939; Поддубная, 1959). Минимальные значения биомассы *I. newaensis* наблюдаются в августе, доля олигохет в общей биомассе пелофильного бентоса (табл. 50) падает (по данным 1976 г.) с 40 до 33%. В осенние месяцы численность *I. newaensis* растет за счет выхода червей из коконов, но биомасса их невелика.

Наблюдения за динамикой популяций *Pisidium henslowanum* и *P. casertanum* показали, что оба вида характеризуются растянутым периодом размножения, следствием чего является отсутствие четко выраженной смены поколений. Разноразмерные группы присутствуют во все сезоны года. Пик размножения отмечен с середины июля.

В понижении биомассы и численности донных беспозвоночных к осени немаловажное значение имеет выедание бентоса рыбами и хищными беспозвоночными. По данным А.В. Коган (1963), 70–80% годового рациона рыб приходится на это время.

Анализ многолетних флуктуаций биомассы зообентоса свидетельствует о том, что до образования Череповецкого водохранилища средняя биомасса бентоса была выше, чем в первые годы его существования. В 1955 г. она составила 3.8 г/м², в 1956 г. – 5 г/м² (Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959). В первые годы после

Изменение биомассы бентоса оз. Белого
после образования Череповецкого водохранилища

Год	Биомасса, г/м ²	Литературный источник
1963	1.57	Поддубная, 1966
1964	2.06	
1974	3.5	Наши данные
1975	4.4	
1976	9.5	
1977	9.46	

образования водохранилища она снизилась до 1.5–2 г/м² (табл. 54). В 70–е годы биомасса неуклонно растет, что свидетельствует об интенсивном антропогенном эвтрофировании водоема.

Нами рассчитаны величины продукции массовых видов бентоса принятыми методами. Для определения продукции *Chironomus plumosus* и *Procladius* были составлены кривые абсолютного прироста. На основании расчетов продукции получены Р/В-коэффициенты, равные для *Ch. plumosus* 2.9, для *Procladius* на илах – 3.4, на песках – 4.2. Близкие величины Р/В-коэффициентов для *Ch. plumosus* получены Е.В. Боруцким (1939) для оз. Белого Московской обл. – 2.4, Е.А. Яблонской (1968) для озер Б. Медвежье и М.Медвежье – 8.0 и 2.6. Близкие величины Р/В для *Procladius* были получены К.Н. Кузьменко (Андроникова и др., 1973) для оз. Красного – 4.0, Т.Д. Слепухиной (1977) для оз. Кубенского – 5.1. *Procladius* включены нами в расчет как хищные организмы (50% биомассы) и как мирные (50% биомассы).

Для *Isochaetides newaensis*, к сожалению, не удалось рассчитать продукцию, так как многие черви в пробах были повреждены в результате аутономии. Мы приняли для них Р/В – 3.4 (Поддубная, 1972).

Для расчета продукции *Pisidium henslowanum*, параллельно с расчетом по вышеупомянутому методу, был использован метод определения продукционных свойств популяций пойкилотермных животных, предложенный А.Н. Голиковым (1970). Наивысшие показатели ростовой продукции приходятся на летние месяцы, уменьшение наблюдается к осени, падение – зимой. Годовой Р/В-коэффициент равен 1.8, он близок к коэффициентам того же порядка для оз. Крутого (Алимов, 1970).

По известным формулам была рассчитана продукция (Р), рационы (С), траты на обмен (R), ассимиляция (А) для массовых видов бентоса при $K_2 = 0.4$ (табл. 55). Чистая продукция на илах $P_ч = P_m + P_x - C_x = 20.21$ ккал/м², $P_ч$ для песков = 1.79 ккал/м².

Продукция массовых видов бентоса на основных биотопах дна в 1976 г.

Биотопы, виды и группы животных		В, г/м ²	Р/В	Р, г/м ²	Калорий- ность	Р	R	ккал/м ²		
								A	C	
мирные	Илы { Isochaetides newaensis Chironomus plumosus Pisidium Procladius	2.39	3.4	8.12	1.0	8.12	12.8	20.3	33.8	
		7.7	2.9	22.33	0.8	17.86	26.79	44.65	74.4	
		0.5	1.8	0.9	0.3	0.27	0.4	0.67	1.11	
		0.25	3.4	0.85	0.8	0.68	1.02	1.7	2.83	
	Итого:	10.84		32.20		26.93			112.14	
хищные	Илы { Cryptochironomus Procladius Polypedilum brevia- tennatum	0.57	4.0	2.28	0.8	1.82	2.73	4.55	5.68	
		0.25	3.4	0.85	0.8	0.68	1.02	1.7	2.12	
		0.14	6.0	0.84	0.8	0.67	1.0	1.67	2.09	
		Итого:	0.96		3.97		3.17			9.89
	мирные	Пески { Isochaetides newaensis Pisidium Procladius	0.47	3.4	1.59	1.0	1.59	2.39	3.97	6.62
6.23			1.8	0.41	0.3	0.12	0.18	0.3	0.5	
0.035			4.2	0.15	0.8	0.11	0.17	0.27	0.45	
Итого:			0.73		2.15		1.82			7.57
хищные		Пески { Cryptochironomus Procladius	0.03	4.0	0.12	0.8	0.096	0.144	0.24	0.3
	0.035		4.2	0.15	0.8	0.11	0.17	0.27	0.33	
	Итого:		0.07		0.27		0.2			0.63

$P_M + P_X - C_X$: илы - 26.93 + 3.17 - 9.89 = 20.21 ккал/м², пески - 2.15 + 0.27 - 0.63 = 1.73 ккал/м².

Отношение рациона хищников к рациону мирных беспозвоночных C_x/C_m для илов равнялось 8.8%, для песков – 8.3%. Эти величины говорят о значительном прессе хищников. В пелофильном биоценозе оз. Красного (Андроникова и др., 1973) это отношение составило всего 5.9%, в оз. Кубенском (Слепухина, 1977) – 3%.

По уровню развития зообентоса оз. Белое можно отнести к озерам мезотрофного типа, однако ограниченность видового состава беспозвоночных выделяет этот водоем из других мезотрофных. Реофильный облик фауны, объясняющийся повышенной ветро-волновой активностью, постоянным перемешиванием воды, замучиванием отложений, хорошим кислородным режимом, также характерная особенность оз. Белого.

АНАЛИЗ ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НА ФОНЕ ВНУТРИВЕКОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦИКЛА УВЛАЖНЕННОСТИ¹

Оз. Белое образовалось в период велсовской стадии отступления ледника примерно 13 тыс. лет назад.

За последние полтора столетия озеро подвергалось неоднократным перестройкам. В 1810 г. при строительстве Мариинской системы от его водосборной площади было отторгнуто до 10% – в озеро стало поступать соответственно меньше воды. Следующая перестройка относится к 1846 г. При строительстве обводного канала были вновь отторгнуты водосборы всех южных притоков (в общей сложности 22% всего водосбора). При этом часть воды стала сбрасываться в р. Шексну. В 1896 г. озеро было зарегулировано плотиной в истоке р. Шексны. Произошло перераспределение хода уровня, уменьшилась амплитуда колебания, уровень поднялся в среднем на 80 см. Плотина перекрыла путь проходным рыбам, в основном осетровым, несколько ценнейших видов рыб исчезли из озера (Данилевский, 1875; Кучин, 1902, 1929). Последующая перестройка относится к 1963 г. При строительстве Череповецкого гидроузла судоходная трасса стала проходить через озеро.

Итак, начиная с XIX столетия озеро подвергалось значительным антропогенным изменениям. Все они протекали на фоне естественной изменчивости климатических условий. Последний внутривековой цикл увлажнения охватывает 1951–1973 гг. и состоит из многоводной (1951–1963 гг.) и маловодной (1963–1976 гг.) фаз (см. ч. I, гл. 2.2). Ввод в строй Череповецкого гидроузла совпал с моментом перехода многоводной фазы в маловодную (рис. 40). В многоводную фазу количество осадков составляло 690 мм, среднегодовая температура воды была равна 6.0°, среднегодовой приток – 4.3 км³. В маловодную фазу осадки уменьшились на 23 мм, приток – на 1.2 км³, а температура воды увеличилась на 0.3°.

За период с 1951 по 1976 г. значительное повышение среднегодового уровня наблюдалось 5 раз: в 1955, 1961, 1962, 1966 и 1967 гг.

Паводок 1955 г. и повышение уровня воды почти на 1 м привели к затоплению около 70 км² площади, что вызвало снос питательных веществ в озеро и как следствие – бурное развитие фитопланктона и бактерий. Биомасса доминирующих видов фитопланктона (диатомовых и синезеленых) в июле достигала 5 мг/л, тогда как в 1954 г. она была 1.08 мг/л (рис. 41). Общее количество бактерий в это

¹ Авторы главы Д.Н. Александрова, Г.В. Дружинин.

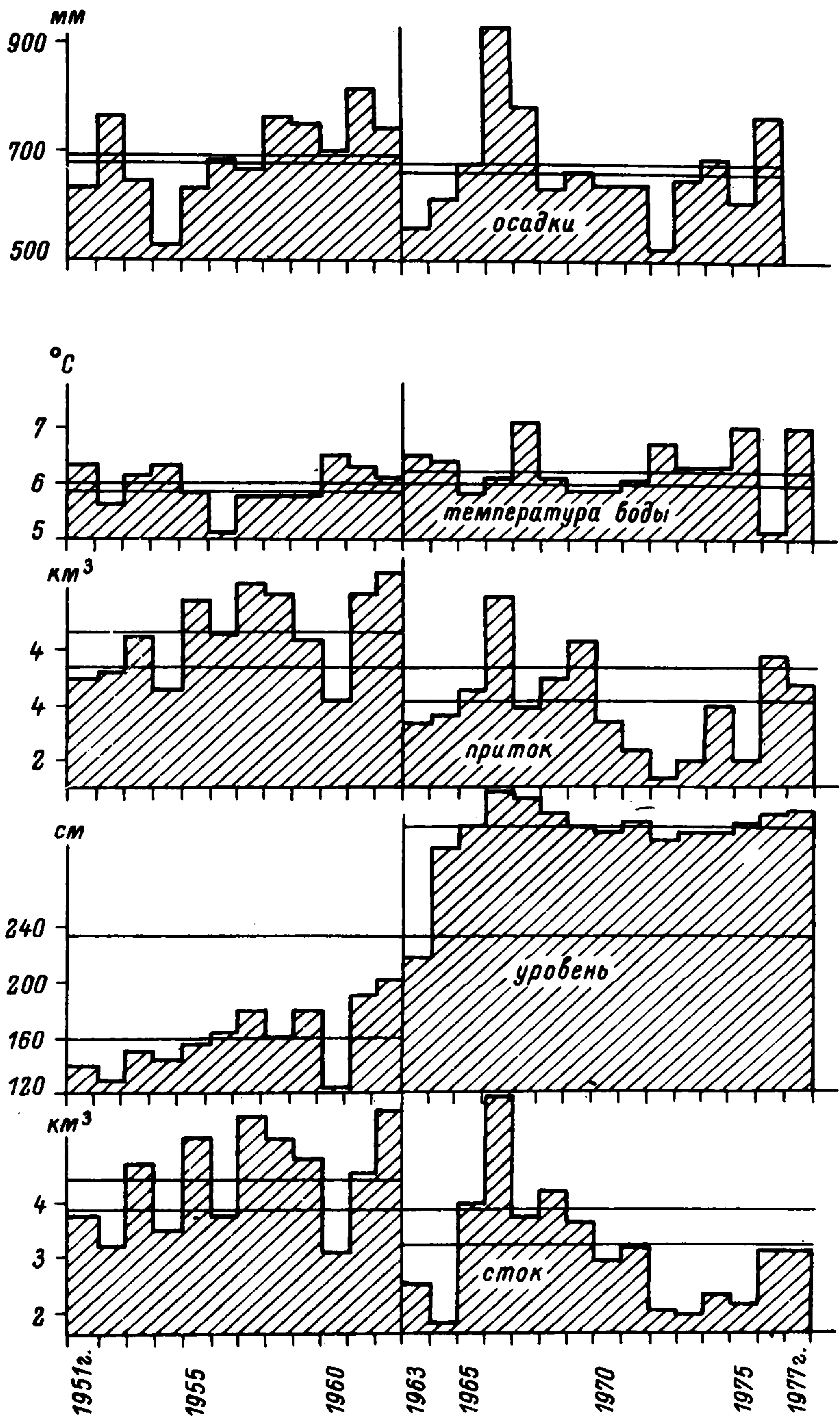


Рис. 40. Характеристика цикла увлажнения (1951–1977 гг.).

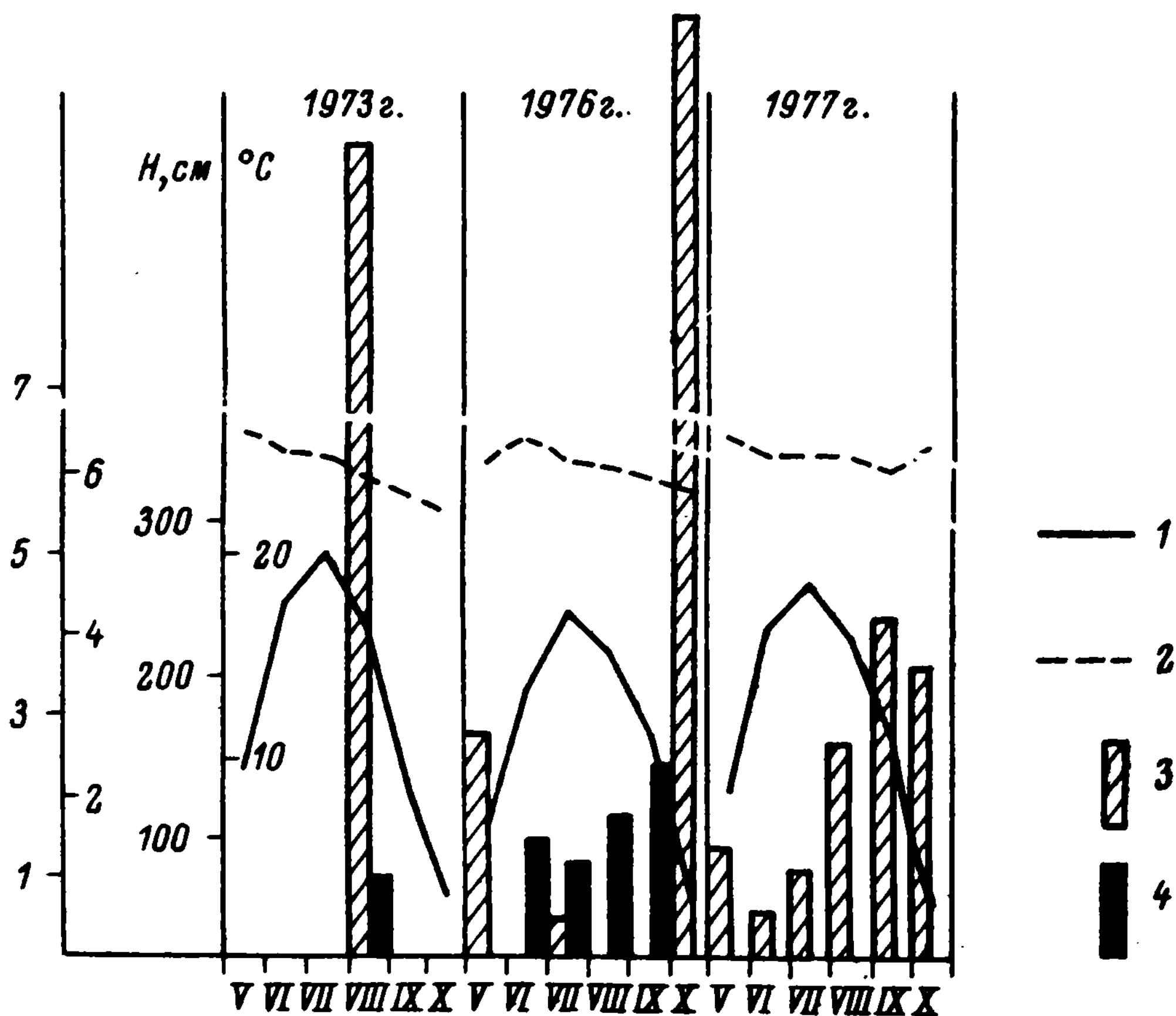
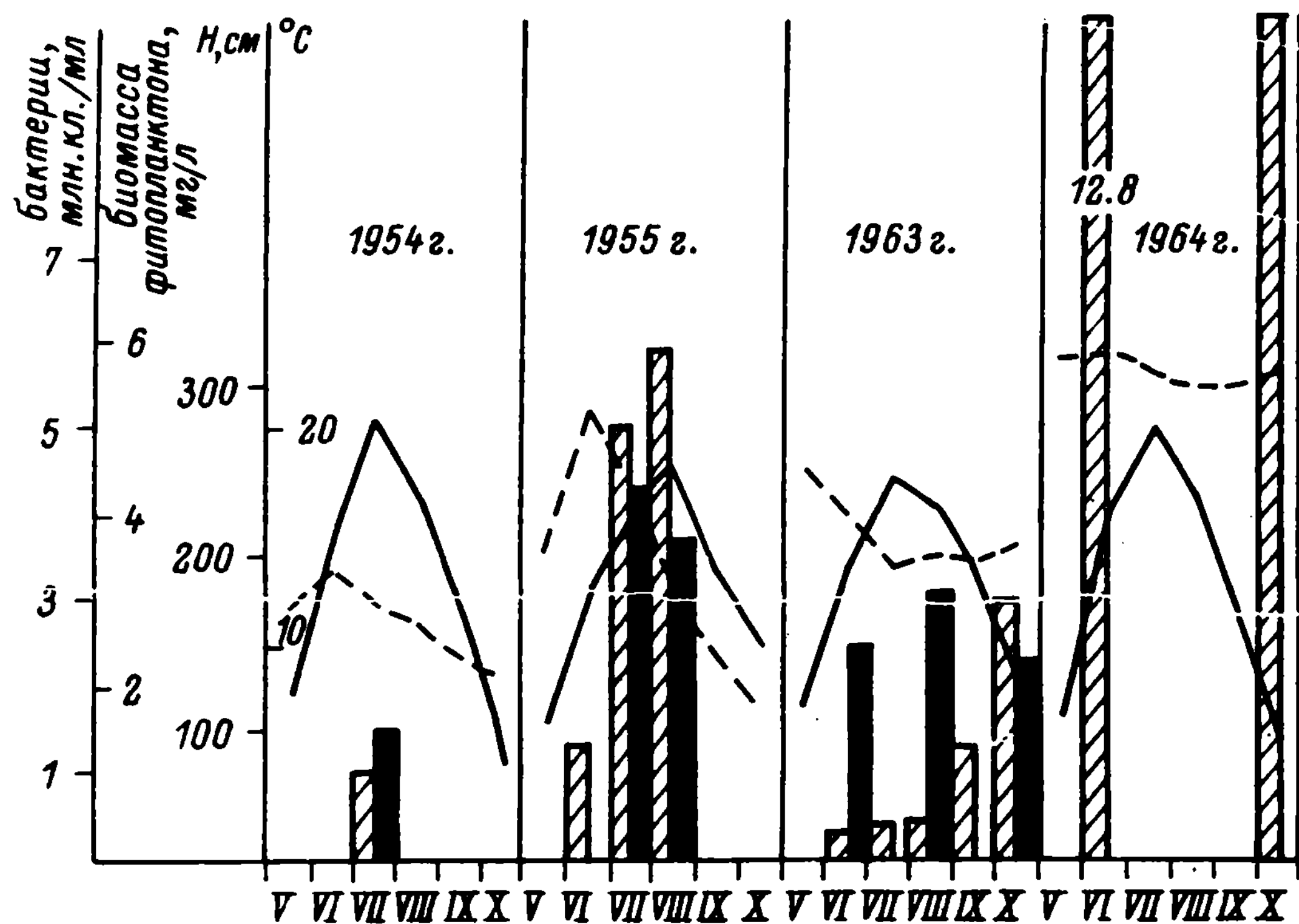


Рис. 41. Общая численность бактерий и биомасса фитопланктона на фоне изменений уровня воды и температуры.

1 - температура воды, 2 - уровень, 3 - биомасса фитопланктона, 1 см - 1 мг/л, 4 - численность бактерий, 1 см - 1 млн кл./мл.

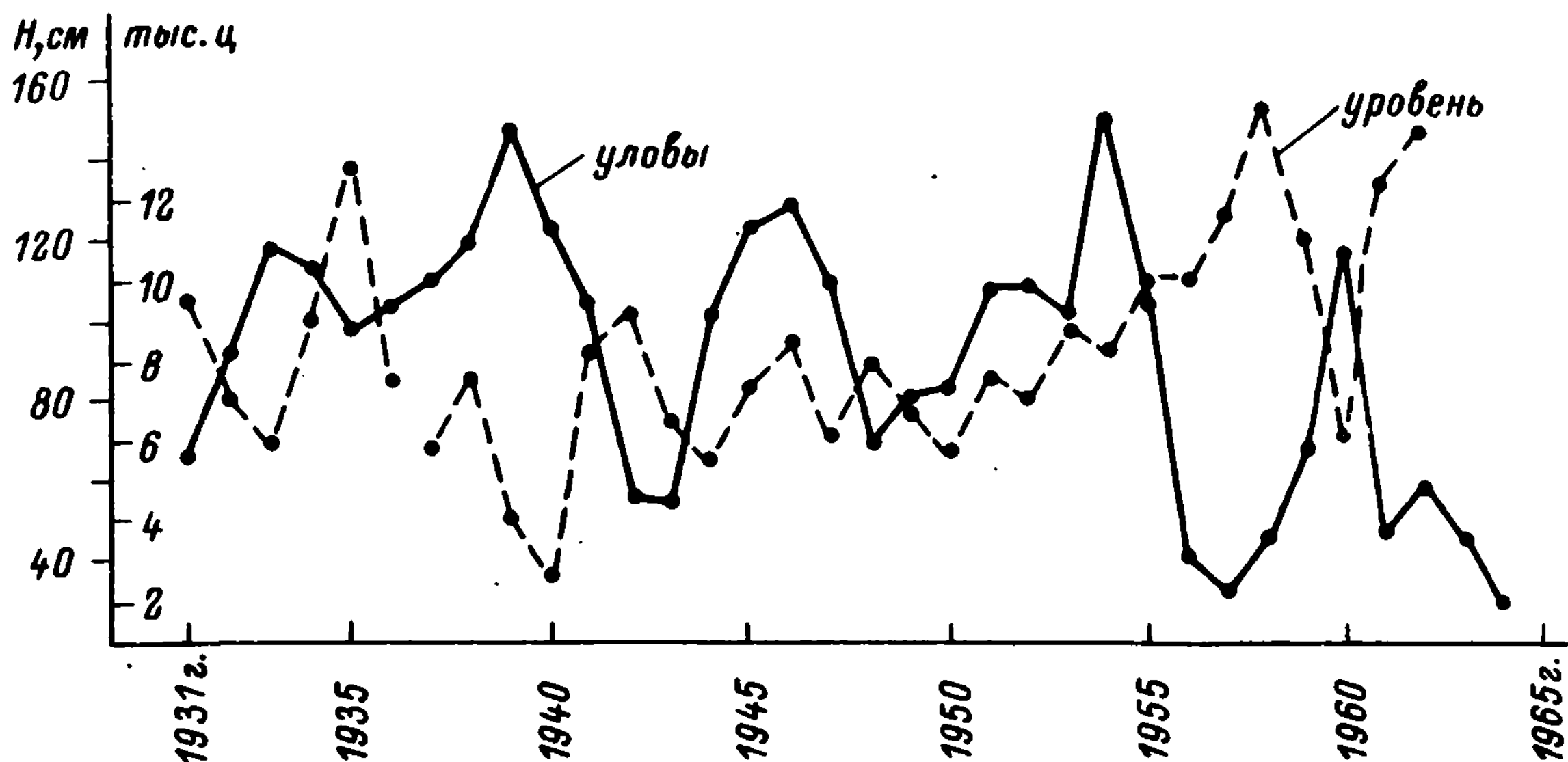


Рис. 42. Изменения уровня воды и уловов (Тюрин, 1968).

время достигало в среднем по озеру 3.8 млн. (максимальное до 7.5), в 1954 г. – 1.5 млн. (гл. 1).

По данным П.В. Тюрина (1967), водность года в сочетании с температурой определяет урожайность рыб. Из графика видно, что урожайность рыб и уровень воды в 10 случаях из 13 разнофазны (рис. 42).

Водность года определяет зимнее содержание гидрохимических элементов в воде. Так, после маловодного 1972 г. зимняя вода в 1973 г. имела цветность 28° , окисляемость перманганатную – 8–9 мг О/л. После многоводного 1976 г. зимой 1977 г. цветность равнялась $56-77^{\circ}$, перманганатная окисляемость – 12–14 мг О/л.

Резкие вспышки развития гидробионтов происходят и за счет повышения температуры, особенно в летний вегетационный период. Теплая тихая погода способствует развитию фитопланктона, особенно синезеленых. На оз. Белом и в отдаленном прошлом наблюдался ряд лет, когда происходило массовое развитие водорослей (Кучин, 1902; Арнольд, 1925; Морозова, 1955). В период наших наблюдений таковым был 1973 год. Биомасса диатомовых и синезеленых достигала 10 мг/л, на долю синезеленых приходилось 4.4 мг/л, т.е. 44% от биомассы доминантов. Синезеленые в фитопланктоне оз. Белого в средние годы, как правило, не превышали 8% от биомассы доминирующих видов, хотя по численности достигали значительного превосходства над диатомовыми.

Хороший прогрев воды способствовал образованию высокой плотности популяции протозойного планктона – сувойки *Vorticella anabaena*, эпибионта на синезеленой водоросли, способной за 10–15 дней достичь численности сотен, а иногда тысяч клеток на 1 л (гл. 3).

Увеличение биомассы фитопланктона, вызванное повышением уровня воды и температуры, качественно различно. Температурный фак-

тор при отсутствии ветра, как правило, вызывает развитие синезеленых, а повышение уровня способствует развитию диатомовых. Биомасса синезеленых в теплом 1973 г. составляла 44% от биомассы фитопланктона, а в многоводном 1955 г. синезеленые составляли лишь 0,07%.

1973 год оказался очень показательным и в отношении преобладания в зоопланктоне той или иной группы. Количество *Cladocera*, например, было в 3–4 раза выше, чем в последующие годы. Дал массовое развитие ряд теплолюбивых форм – *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia cucullata* и др. Почти отсутствовала холоднолюбивая форма *D. cristata* (гл. 4). Любопытно, что в августе 1973 г. в отличие от прочих планктонных организмов была сравнительно низкая численность бактерий – 1 млн кл./мл (гл. 1). Возможно, это связано с токсичностью синезеленых, подавляющих развитие бактерий, а скорее всего с физиологическим состоянием водорослей. Бактерии развиваются в массовом количестве лишь при их отмирании.

Повышенная температура воды отрицательно сказалась на молоди снетка (гл. 6). По данным П.В. Тюрина (1967), такими бесснетковыми годами были 1932–1942, 1956–1957, 1961–1964, а после строительства плотины 1972–1976. Отсутствие этого промыслового вида рыбы сказалось не только на уловах, но и на продуктивности рыб, питающихся снетком. Например, несмотря на хороший нерест в 1972 г. таких промысловых рыб, как судак, лещ и др., поголовье их, выросшее за эти годы, отстает в росте из-за ограниченности кормовой базы, в данном случае снетка.

Интересны различия в уровне развития организмов и в менее контрастные годы. Так, умеренно теплый 1975 г. отличался от дождливого холодного 1976 г. по развитию перифитона (гл. 13). Летом 1975 г. в перифитоне доминировали синезеленые и зеленые водоросли – соответственно 15 и 33 вида. В 1976 г. было 3 вида синезеленых и 18 зеленых, доминировали диатомовые. Биомасса зоопланктона в июле–августе 1976 г. была также ниже, чем в 1977 г., соответственно 0,24–1,55 и 1,7–2,5 г/м³ (гл. 4).

Все эти данные требуют особого внимания к исследованию межгодовых колебаний, с тем чтобы правильно оценить возможное антропогенное влияние на водоем.

С 1810 г., т.е. с начала мероприятий, направленных на улучшение судоходства на оз. Белом, последнее практически лишилось естественного режима, но, несмотря на все перестройки, все-таки принято считать, что до 1963 г. гидрологический режим озера был близок к естественному. Коренным изменениям озеро подверглось после строительства Череповецкого гидроузла на р. Шексне в 1963 г.

Если до 1963 г. оз. Белое выполняло вспомогательную роль в Мариинской системе и использовалось только для поддержания судоходного уровня на р. Шексне, то после 1963 г. оно стало участком Волго–Балтийского водного пути, а Череповецкий гидроузел был включен в состав энергетических станций СССР. Таким образом,

Т а б л и ц а 56

Изменение некоторых элементов экосистемы оз. Белого
после строительства Череповецкого гидроузла

Характеристики	До 1963 г.	1973– 1977 гг.
Объем, км ³	2.8	5.2
Площадь зеркала, км ²	1160	1284
Глубина средняя, м	2.3	4.1
Крутизна берегового откоса, град.	3	8
Площади осевшего льда, %	12	3
Амплитуда уровня	1.9	1.4
Заливные площади, %	22	7
Внутригодовое распределение стока, %		
январь–март	14.6	37.3
июль–август	22.8	6.5
Внешний водообмен	1.2	0.9
Тепловой приток } ккал/см ² за май–октябрь	2.9	1.6
Тепловой сток }	3.5	1.5
Коэффициент мелководности	1.00	0.75
Средняя высота волн, см	16.0	18.0
Средняя длина волн, м	5.5	6.0
Горизонтальная составляющая орбитальной скорости на дне, см/с	1.3	0.3
Прозрачность воды, м	0.6	0.8
Содержание песчаной фракции в глинистых илах, %	2.5	5.0
Содержание органического углерода в донных отложениях, %	1.7	2.6
Минерализация воды, мг/л	–	120
Содержание Р _{мин} , мг/л	0.006	0.005
Содержание N _{NO₃} , мг/л	0.007	0.003
Содержание O ₂ , %	92	90
Заращение макрофитами, %	10	1
Биомасса зообентоса, г/м ²	3.8	9.7
Численность бактериопланктона, млн. кл./мл	2.4	1.4
Биомасса фитопланктона, мг/л	3.3	3.8
Биомасса зоопланктона, г/м ³	2.3	1.4

в настоящее время озеро используется непосредственно как в целях энергетики, так и в целях судоходства. Степень хозяйственного использования озера возросла вдвое.

В связи с этим произошли существенные изменения некоторых элементов водного, химического и биологического режимов озера (табл. 56). В первую очередь изменились морфометрические (объем вод, площадь зеркала, средняя глубина) и воднобалансовые показатели (водообмен и амплитуда колебаний уровня). Изменения всех прочих элементов системы можно рассматривать как вторичные, поскольку они являются следствием первых.

Когда речь идет об антропогенном воздействии, то, как правило, подразумеваются направленные изменения гидрологических элементов, тогда как при обсуждении последствий такого воздействия в первую очередь анализируются вторичные элементы – гидрохимические и гидробиологические, определяющие качество вод и промысловую ценность водоема.

Увеличение средней глубины озера на 2 м привело к уменьшению коэффициента его мелководности от 1.00 до 0.75. Это вызвало увеличение высоты волн и уменьшение степени их воздействия на дно (см. ч. I, гл. 3.1), а также ряд изменений в донных отложениях и в водной толще озера. При уменьшении воздействия волн на дно уменьшается степень взмучивания донных отложений и, следовательно, степень их аэрации.

Сравнительно с другими озерами этого региона содержание органического вещества в донных отложениях оз. Белого очень мало, аэрация осадков остается хорошей. Косвенным показателем быстрой регенерации продуктов биологического распада, попадающих в донные отложения, является низкое содержание в них феопигментов – дериватов хлорофиллов, которые не успевают там накапливаться (гл. 2).

В настоящее время наблюдается некоторое накопление органического вещества в донных отложениях. По данным И.Т. Негоновской (1975), в 1962 г. органического углерода в них содержалось 1.7%, в 1974–1976 гг. – 2.3–2.6% (гл. 7).

Увеличение высоты волны приводит к улучшению аэрации водной толщи.

Особый интерес представляют 1963–1964 гг. – период существования оз. Белого в составе Шекснинского водохранилища. Искусственно поднятый уровень воды вызвал реакцию гидробионтов, аналогичную при естественном подъеме уровня. В литературе есть некоторые сведения о развитии гидробионтов в течение переходного периода. По данным Г.Л. Марголиной (1965), в 1963 г. повысилась численность бактерий в центральной части озера в среднем до 3 млн. кл./мл против 0.9 млн. в 1961 г. Фитопланктон не отреагировал на поднятие уровня, вероятно, потому, что в начале 1963 г. первая порция накопленной в водохранилище воды была сброшена. Второй подъем уровня начался с мая 1963 г. и закончился в 1964 г. Резкое увеличение биомассы фитопланктона относится ко второму

подъему уровня, т.е. к 1964 г. (Кузьмин, 1966а). В 1963–1964 гг. резко снизилась биомасса зоопланктона. Если в 1950 г. (в июле) она составляла 2.08–6.7 г/м³, то в 1963–1964 гг. – 0.16–0.22 г/м³. Отмечены также значительное увеличение коловраток и угнетение рачкового зоопланктона (гл. 4). Таким же резким изменениям подвергся зообентос озера. До образования Шекснинского водохранилища в 1962 г. биомасса бентоса была 3.8 г/м², в 1956 – 5, в 1963–1964 гг. – лишь 1.57–2.06 г/м².

В первые годы затопления произошло как бы омоложение озера, но после первой реакции гидробионтов на резкие изменения гидрологических характеристик наступили стабилизация и накопление измененных условий, затем последовала вторичная реакция на них. Так, после депрессии первых лет отмечен неуклонный рост биомассы зообентоса, которая (гл. 14) к 1977 г. достигла 9.7 г/м².

Повышение среднего уровня привело к затоплению 130 км² занятого побережья. Произошла перестройка ряда биоценозов. Была затоплена и погибла высшая водная растительность, площадь которой, по данным И.Н. Арнольда (1925), в начале XX в. была значительной. В 1969 г. растительность находилась лишь в стадии формирования на затопленных площадях (Экзерцев, Белавская, 1970, 1975). К настоящему времени растительность вполне сформировалась, но занимает она около 1% площади озера (гл. 12).

Затоплежные кустарники и лес, являясь источником поступления органического вещества, служат потенциальными очагами заморов.

В летнее время активное потребление кислорода в возможных очагах заморов компенсируется хорошим внутренним водообменом, обусловленным почти постоянной волновой деятельностью (см. ч. I, гл. 3.1) и сейшевыми течениями (см. ч. I, гл. 3.3).

Увеличение средней глубины озера привело к перестройке берегового откоса применительно к новому уровню. Размыв берегового откоса и большой объем дноуглубительных работ на р. Ковже обусловили поступление дополнительных количеств терригенного материала в озеро. В условиях активного волнения, течений и сейшевых колебаний терригенный материал разносится по площади дна озера. Уменьшенный внешний водообмен способствует аккумуляции терригенного материала в котловине озера. В 1977 г. отмечено увеличение алевроитовой фракции в донных отложениях (гл. 7). Существующий сейчас береговой откос в 2.5 раза круче бывшего прежде. Амплитуда колебаний современного уровня по сравнению с предыдущим периодом уменьшилась на 0.5 м (табл. 56). Изменения крутизны берегового откоса и амплитуды колебаний уровня привели к резкому сокращению временно заливаемых площадей с 22 до 7% в настоящее время. Сокращение временно заливаемых площадей, по мнению И.Н. Арнольда (1925), равносильно уменьшению кормовых угодий и ухудшению условий нагула молоди рыб, что также влияет на запасы рыбного населения.

Увеличение среднего уровня озера, изменения динамики водной массы и водообменности привели к заносу осадками всех донных

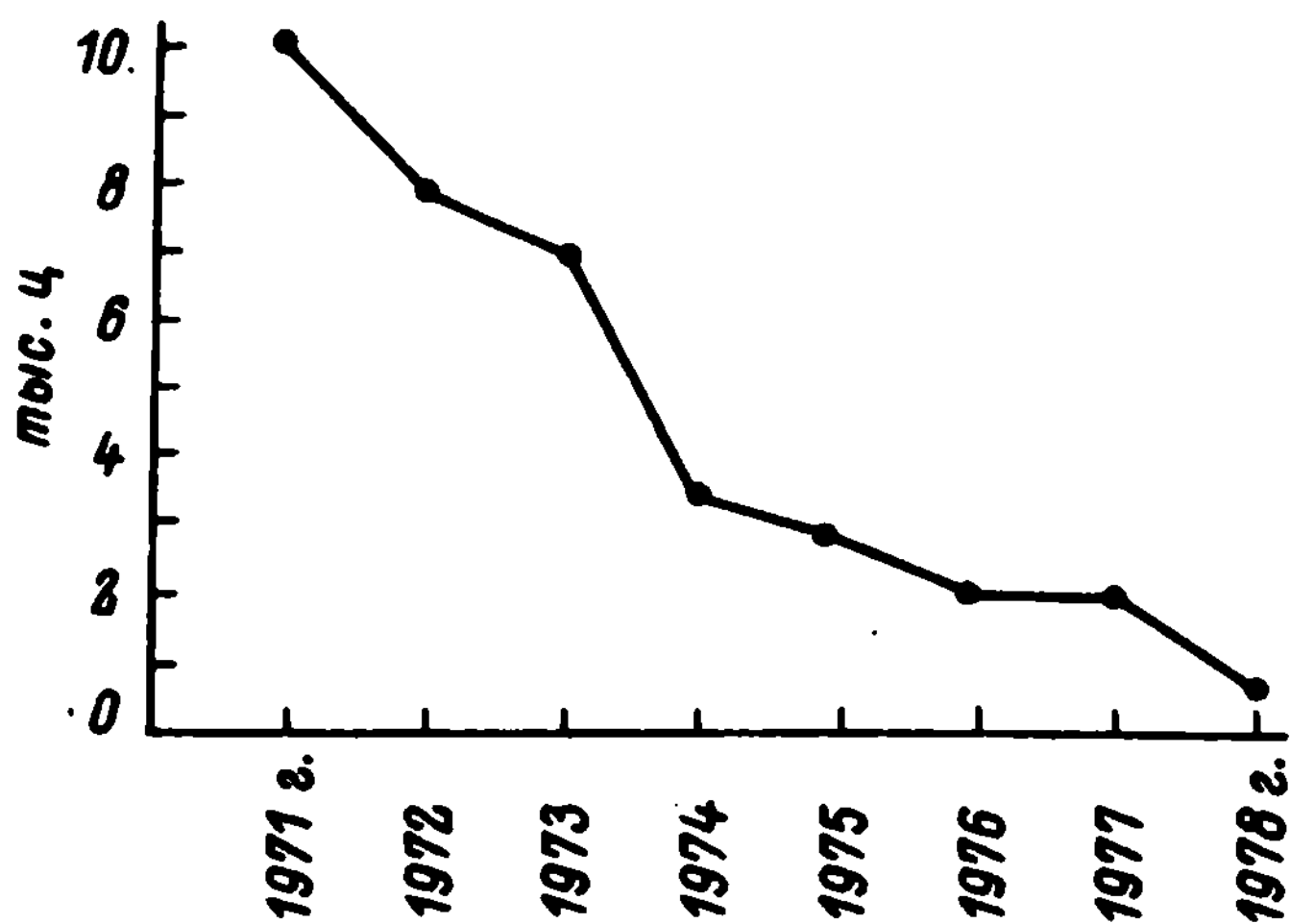


Рис. 43. Запасы судака в оз. Белом.

каменистых гряд, служивших ранее нерестилищами рыб, и к уменьшению запасов рыбы в оз. Белом. На рис. 43 показано изменение запасов судака в озере (гл. 6).

В результате увеличения фосфорной нагрузки на площадь водосбора повысился приток биогенных элементов (см. ч. I, гл. 6). Однако содержание в воде озера минерального фосфора и нитратного азота в среднем несколько понизилось по сравнению с предыдущими годами, что свидетельствует о повышении интенсивности его потребления. Эти показатели хорошо согласуются с данными по фотосинтезу (гл. 2), величина которого по сравнению с 1963 г. возросла с 0.004–0.080 до 0.050–0.300 мг С/л сутки.

С ожидающейся сменой маловодной фазы на многоводную возрастет смыв удобрений с полей, что приведет к новому повышению поступлений биогенов в озеро.

Большое влияние на оз. Белое оказывает судоходство в период май–октябрь. В результате движения судов с осадкой 3.5–4 м (до 5–6 судов в час) возникает сильное взмучивание донных отложений. Уменьшение прозрачности вод озера за счет судоходства можно сравнивать с усилением среднегодовой скорости ветра на 1.2 м/с (см. ч. I, гл. 7.1). Зона судоходной трассы достигает 16% площади зеркала. В донных отложениях этой зоны отмечено самое низкое для олов содержание органического вещества. Это обусловило бактериальную обедненность донных отложений, особенно сапрофитными бактериями, требующими для своего развития легкоразложимого органического вещества. Общая численность бактерий на трассе колеблется от 160 до 200 млн., сапрофитов – от 20 до 80 тыс. кл./г осадков, тогда как на остальной площади дна их содержится 300–480 млн. и 100–300 тыс. соответственно. В зоне судоходной трассы, по данным диатомового анализа, отмечены наиболее высокие показатели сапробности. Численность створок диатомей на этих участках низкая – 50–400 тыс./г. На остальных станциях число створок достигает нескольких миллионов на 1 г. Здесь же отмечено значительное понижение численности и биомассы зообентоса: 2–4.5 г/м² против 6–20 г/м²

на остальной площади дна, несмотря на реофильный характер бентофауны.

Реакция водной массы на судоходство четко прослеживается на повышении содержания нефтепродуктов в зоне судоходства – 0.21–0.24 мг/л, что почти в 5 раз превышает ПДК (0.05). На остальной акватории содержание нефтепродуктов не превышает 0.03 мг/л. В зоне судоходной трассы повышено и содержание минерального фосфора – 0.02–0.04 мг/л (см. ч. I, гл. 6). Здесь практически отсутствует судак (гл. 6).

Однако по численности бактерий в водной массе, фито- и зооплантону эта зона не выявилась. В их распределении по акватории озера основную роль играет ветровая обстановка: в зоне нагона концентрации гидробионтов повышены, в зонах сгона – понижены.

Для удобства судоходства в 1845 г. был построен шлюзованный обводной канал. В 1963 г. шлюзы были разрушены и канал стал свободно сообщаться с озером через ряд приустьевых прорезей и через р. Шексну. В настоящее время уклон водной поверхности озера незначительный и весной принимает отрицательные значения до 0.05, в результате чего воды обводного канала и р. Шексны, особенно весной, поступают в восточную часть оз. Белого. Поэтому возникла пришекснинская зона, весьма богатая зоопланктоном, где весной при низких температурах попадаются формы коловраток, характерные для обводного канала, не встречающиеся в открытом озере и относящиеся к α - и β -мезосапробным видам. Отмечено повышенное содержание в этом районе сапрофитов, растущих на МПА.

Ковжинский разлив, возникший при подъеме уровня, также образовал особую зону озера. Здесь повышена зарастаемость высшей водной растительностью, более интенсивно осадконакопление. По развитию некоторых видов зообентоса можно судить о дефиците кислорода в этой зоне.

Таким образом, сочетание таких трех факторов, как уменьшение водосбора, увеличение судоходства, смена фазы климатического цикла, ведет к повышению трофического уровня озера.

В настоящее время оз. Белое – мезотрофный водоем. Озеро держится на относительно низкой стадии трофности благодаря активной динамике вод, препятствующей перегреванию поверхностных слоев воды и способствующей активизации окислительно-восстановительных процессов. Данный фактор определяет своеобразие озера, делает его отличным от других озер этого региона. В результате сильной волновой деятельности слабо выражены литоральные сообщества зоопланктона и зообентоса (Распопов и др., 1978). По этой же причине слабо развиты высшая водная растительность и перифитон, а среди зоопланктона отсутствуют придонные хидориды.

Нами сделана попытка представить в виде схемы (см. вкладку) связи основных элементов системы оз. Белого, а также даны предварительные рекомендации, направленные на устранение выявленных и предотвращение возможных отрицательных последствий, возникающих при интенсивном хозяйственном использовании озера.

- Александрова Д.Н. Бактериопланктон и микрофлора донных отложений Онежского озера. — В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 5–73.
- Александрова Д.Н., Смирнова Л.В. Формирование, распределение и продукция бактерий оз. Кубенского. — В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч. 2, с. 129–158.
- Алимов А.Ф. Поток энергии через популяцию моллюсков (на примере *Sphaeriidae*). — Гидробиол. журн., 1970, т. 6, № 2, с. 63–72.
- Алферовская М.М. Грунты Белого озера и рек, впадающих в него. — Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 62, с. 291–298.
- Андрианова И.Н. Зоопланктон оз. Красного в годовом цикле. — В кн.: Озера Карельского перешейка. Лимнологические циклы оз. Красного. Л., 1971, с. 326–374.
- Андрианова И.Н. Оценка двух методов расчета продукции пресноводного зоопланктона. — Гидробиол. журн., 1976, т. 12, № 1, с. 71–78.
- Андрианова И.Н. и др. Продукция основных сообществ оз. Красного и его биотический баланс. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 15–19.
- Антроповское влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Гидрология оз. Белого. Л., 1981, ч. 1, с. 1–250.
- Арнольд И.Н. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. — Изв. Отд-ния прикладной иктвол., 1925, т. 3, вып. 1, с. 5–21.
- Арэ Ф.Э., Толстяков Д.Н. О проникновении солнечной радиации в воду. — Метеорол. и гидрол., 1969, № 6, с. 58–64.
- Асман А.В. Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в Глубоком озере. — Тр. ВГБО, 1953, т. 5, с. 138–157.
- Атлас Вологодской области. Карта растительности. М., 1965, с. 16.
- Ауслендер В.Г., Гей В.Л. История развития Кубено-Сухонской озерной впадины в плейстоцене и голоцене. — В кн.: Матер. 2-го симп. по истории озер Северо-Запада СССР. Минск, 1967, с. 10–13.
- Ауслендер В.Г., Арсланов Х.А., Гаркуша В.И. К вопросу стратиграфии и геохронологии позднелейстоценовых отложений Кубено-Сухонской впадины и прилегающих водоразделов. — В кн.: Периодизация и геохронология плейстоцена. (Материалы к симпозиуму). Л., 1970, с. 23–25.
- Балонов И.М. Зоологические водоросли водоемов Вологодской области. — Бюл. внутр. вод. Информ. бюл., 1980, № 45, с. 32–39.
- Беруков П.Л., Петелин В.П. Руководство побору и первичной обработке морских донных осадков. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1960, т. 44, с. 81–111.

- Бессонов И.М. Поиск причинно-следственных связей и составление фонового прогноза вылова рыбы в озере Белом. — В кн.: Состояние промысловых запасов судака, леща и щуки в оз. Белом Вологодской обл. Фонды ГосНИОРХ, Л., 1977, с. 42–51.
- Бордовский О.К. Накопление и преобразование органического вещества в морских осадках. М., 1964, 158 с.
- Борункий Е.В. Динамика биомассы *Chironomus riparius* про-
фундали Белого озера. — Тр. Лыжол. ст. в Коскио, 1939, т. 22, с. 156–195.
- Бульон В.В. Первичная продукция тундровых озер. — В кн.: Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975, с. 19–36.
- Васильев П.А. Рыболовство на озере Белом. — В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Л., 1955, с. 54–110.
- Вельдре С.Р. Статистическая проверка счетного метода количественного анализа планктонных проб. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Л., 1963, т. 2, с. 124–131.
- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Науч. тр. Белорус. ун-та, 1956, 251 с.
- Владимирова Т.М. К фауне коловраток Рыбинского водохранилища. — Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1971, № 12, с. 32–34.
- Влодарская В.Р., Носов Г.И. О генетическом типе глинистых минералов в девонах и пермо-триасовых отложениях Камско-Вятской впадины. — ДАН СССР, 1961, т. 137, № 6, с. 1430–1433.
- Володин В.М., Иванова М.Н., Половкова С.Н., Пермитин И.Е. Морфологические и биологические особенности пресноводных корюшек. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. М., 1974, с. 218–257.
- Вронский В.А. Маринопаликология южных морей. Ростов-на-Дону, 1976, 200 с.
- Выгорова О.В. Сообщества бентоса Череповецкого водохранилища. — Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 111, с. 122–134.
- Выгорова О.В., Слепухина Т.Д. Зообентос Череповецкого водохранилища и его продукция. — В кн.: Тез. докл. на 1-й сессии ученого совета по проблеме „Биологические ресурсы Белого моря и внутр. водоемов европейского Севера“. Сыктывкар, 1977, с. 43–45.
- Гальцова М.З. Рыбушка Чудского озера. — Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 83, с. 77–88.
- Гамбарян М.Е. Микробиологические исследования озера Севан. Ереван, 1968, 168 с.
- Геоботаническое районирование СССР. — Тр. Комис. по естеств.-ист. районированию СССР, 1947, т. 2, вып. 2, 150 с.
- Голиков А.Н. Метод определения продукционных свойств популяций по размерной структуре и численности. — ДАН СССР, 1970, т. 193, № 3, с. 730–733.
- Греев В.С. Материалы по продуктивности зоопланктона в Валдайском озере. — Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 26, вып. 2, с. 25–28.
- Гусева К.А. Роль Белого озера в формировании фитопланктона Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 2 (В), с. 31–44.
- Давыдова Н.Н. Процессы седиментации диатомей и формирование диатомовых комплексов в донных отложениях оз. Кубенского. — В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч. 2, с. 158–191.

- Д а в ы д о в а Н.Н. Формирование диатомовых комплексов в донных отложениях озер Воже и Лача. – В кн.: Гидробиология озер Воже и Лача. Л., 1978, с. 221–228.
- Д а н и л е в с к и й Н.Я. Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1875, т. 9. 151 с.
- Д р а б к о в а В.Г. Окислительно–восстановительный потенциал и распределение бактерий в поверхностном слое ила некоторых озер Карельского перешейка. – Микробиология, 1965, т. 35, вып. 6, с. 1080–1085.
- Е г е р е в а И.В. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Куйбышевского водохранилища. – Тр. Тат. отд-ния ГосНИОРХ, 1958, вып. 10, с. 142–162.
- Е л и з а р о в а В.А. Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища. – Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1971, № 12, с. 9–14.
- Е л и з а р о в а В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища. – Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 2, с. 23–33.
- Е л и з а р о в а В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974, вып. 28(31), с. 46–66.
- Е л и з а р о в а В.А. Содержание пигментов фитопланктона в Иваньковском водохранилище по наблюдениям 1970 г. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1976, вып. 31(34), с. 82–90.
- Е л и з а р о в а В.А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1978, вып. 35(38), с. 103–121.
- Е л и з а р о в а В.А., П ы р и н а И.Л., Г е ц е н М.В. Содержание пигментов фитопланктона в водах Харбейских озер. – В кн.: Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л., 1976, с. 55–63.
- Е р ш о в а М.Г. Водные массы Череповецкого водохранилища. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, вып. 16 (19), с. 3–21.
- З и м и н о в а Н.А. Факторы, определяющие количество и состав взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище. – В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967, с. 124–131.
- И в л е в В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 271 с.
- И з ю м о в а И.М., Т и х о м и р о в а Л.П., П о д а р у е в а З.С. Питание рыб Белого озера. – Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 114, с. 97–105.
- И л ь и н а Л.К., Н е б о л ь с и н а Т.К. Изменение условий воспроизводства фитофильных рыб в связи с зарегулированием стока Волги. – В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 134–144.
- И л ь к о в с к а я З.Г., К о н о в а л о в а А.С. Определение в почве обменных катионов, емкости поглощения гипса, карбонатов, серы, воднорастворенных веществ и подвижных соединений. – В кн.: Агрохимические методы исследования почв. М., 1975, с. 5–46.
- К а б а й л е н е М.В. Формирование пыльцевых спектров и методы восстановления палеорастворительности. Вильнюс, 1969. 146 с.
- К в а с о в Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1975. 278 с.
- К о в а л е в с к а я Р.З. Первичная продукция озера Дривяты. – В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 14–31.

- К о в а л е в с к а я Р.З., К а р а б а н о в и ч В.С. Первичная продукция планктона Волги и ее водохранилищ. – Водн. ресурсы, 1975, № 1, с. 86–93.
- К о г а н А.В. О суточном рационе и ритме питания леща *Abramus brama* (L.) в Цимлянском водохранилище. – Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 2(27), с. 319–325.
- К о г а н А.В. Материалы по питанию синца, сазана и леща в Цимлянском водохранилище. – Изв. ГосНИОРХ, 1965, т. 65, с. 178–189.
- К о г а н А.В. Суточные рационы промысловых карповых рыб Цимлянского водохранилища. – Тр. Волгогр. отд-ния ГосНИОРХ, 1971, т. 5, с. 73–92.
- К о ж е в н и к о в Г.П. Перспективы увеличения запасов и уловов рыб в Горьковском водохранилище. – Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 77, с. 108–126.
- К о з ы р е н к о Т.Ф. Диатомовая флора голоценовых отложений озера Сомино. – В кн.: Вопросы голоцена. Вильнюс, 1961, с. 311–325.
- К о з ь я р Л.А. Роль пыльцы и спор наземных растений в образовании органического вещества морских осадков. – Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд-ние биол., 1974, т. 29, вып. 3, с. 64–71.
- К о н д р а т е н е О., Б л а ж ч и ш и н А.М., Е м е л ь я н о в Е.М. Состав и распределение пыльцы и спор в поверхностном слое осадков в центральной и юго-восточной частях Балтийского моря. – В кн.: Балтика. Вильнюс, 1970, № 4, с. 103–112.
- К о н ц е в а я Н.Я. Питание чехони в озере Ильмень. – В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1972, сб. № 9, с. 25–27.
- К р а ш е н и н н и к о в а С.А., Н о в о ж и л о в а М.И. Микробиологические исследования озера Белого Вологодской обл. – Микробиология, 1959, т. 28, с. 80–84.
- К р ы л о в а А.Г. О газообмене коловраток. – Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 1, с. 109–114.
- К у д р я в ц е в а Е.С. Паразитофауна судака, акклиматизированного в Кубенском озере. – Зоол. журн., 1960, т. 39, № 2, с. 1740–1742.
- К у з н е ц о в С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970. 440 с.
- К у з ь м и н Г.В. Фитопланктон Череповецкого водохранилища в первый год его наполнения. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966а, вып. 11(14), с. 43–52.
- К у з ь м и н Г.В. Фитопланктон оз. Белого и р. Шексны. – Гидробиол. журн., 1966б, т. 2, № 5, с. 73–76.
- К у з ь м и н Г.В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. – Автореф. канд. дис., Л., 1971. 19 с.
- К у з ь м и н Г.В. Фитопланктон (методика учета). – В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73–90.
- К у з ь м и н Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1976, вып. 31(34), с. 3–60.
- К у р д и н В.П. Грунты Белого озера. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1960, вып. 3(6), с. 301–306.
- К у р е н к о в И.И. Жизненный цикл *Daphnia longiremis* Sars. в оз. Дальнем (Камчатка). – Изв. Тихоокеанского НИИ рыбн. хоз-ва и океаногр., 1975, т. 97, с. 115–127.

- К у р о ч к и н а А.А. Донные отложения оз. Кубенского. – В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч. 2, с. 39–67.
- К у р о ч к и н а А.А. Донные отложения озер Воже и Лача. – В кн.: Гидрология озер Воже и Лача. Л., 1979, с. 250–283.
- К у т и к о в а Л.А. Коловратки фауны СССР. Л., 1972. 744 с.
- К у ч и н И.В. Рыболовство на Белозере, Черандском и других озерах Белозерского и Кирилловского уездов Новгородской губернии. – Вестн. рыбопромыш., 1902, № 6–8. 176 с.
- К у ч и н И.В. Зимний тагасный лов белозерского снетка и его экономическое значение. – Вестн. рыбопромыш., 1905, № 1, с. 1–60.
- К у ч и н Л.А. Рыбное хозяйство. – В кн.: Краеведческий справочник. Череповецкий округ. Череповец, 1929, с. 210–221.
- Л а п и ц к и й И.И. Современное состояние и перспективы развития рыбного хозяйства на Цимлянском водохранилище. – Тр. Волгогр. отд-ния ГосНИОРХ, 1965, т. 1, с. 3–57.
- Л е в к о в с к а я Г.М. О распределении пыли и спор в поверхностном слое донных отложений Ладожского озера. – В кн.: История озер Северо-Запада. Л., 1967, с. 140–145.
- Л и н к о А.К. Кладочера Белозера и некоторых других с ним соседних. – В кн.: Из Никольского рыбозавода. Вологда, 1903, № 7, с. 66–78.
- Л о к к С. Измерение микробных клеток при обработке их для прямого счета методом ультрафильтрации. – В кн.: Гидробиология и рыбы. хоз-во внутр. водоемов Прибалтики. Таллин, 1969, с. 130–138.
- Л у ф е р о в а Л.А. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 12(15), с. 68–74.
- М а ж е й к а й т е С.И. Протозойный планктон Онежского озера. – В кн.: Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972, с. 40–125.
- М а л а х о в с к и й Д.Б., С м и р н о в а Е.А., Б а к а н о в а И.П. и др. Особенности палеогеографической обстановки в ледниковый период. – В кн.: Геоморфология и четвертичные отложения Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1969, с. 219–237.
- М а л ь ц е в а В.В. О питании ряпушки Онежского озера (по данным 1965–1966 гг.). Предварительные результаты работ комплексной экспед. по исслед. Онежского озера. Л., 1969, вып. 3, с. 48–50.
- М а л я с о в а Е.С. Палинология донных отложений осадков Белого моря. – Изв. Ленингр. ун-та, 1976. 119 с.
- М а л я с о в а Е.С., Е л ь ч а н и н о в а Е.М., В и ш н е в с к а я Е.М. Пыльца и споры из донных осадков озер центральной части Кольского полуострова и некоторые вопросы палеогеографии этой территории. – В кн.: Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Л., 1974, ч. 1, с. 244–270.
- М а м а е в а Н.В. Предварительные результаты исследований инфузорий прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. – Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1973, № 18, с. 28–31.
- М а м а е в а Н.В., М а ж е й к а й т е С.И. Планктонные простейшие Волго-Балтийской водной системы. – Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 5, с. 81–85.
- М а р г о л и н а Г.Л. Микробиологическая характеристика Череповецкого водохранилища в первый год его заполнения. – Микробиология, 1965, т. 34, вып. 4, с. 720–726.
- М а р г о л и н а Г.Л. Процессы образования и распада органического вещества в воде Череповецкого водохранилища в первые два года его су-

- шествования. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967, вып. 15 (18), с. 32–38.
- М а т в е е в а О.В. К вопросу о распределении пыльцы в стоячих водоемах. – В кн.: Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу (1948). М., 1950, с. 28–51.
- М е л ь н и ч у к Г.А. Экология питания, пищевые потребности и баланс энергии молоди рыб водохранилищ Днепра. – Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 101. 290 с.
- М е т о д и ч е с к о е пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974. 154 с.
- М е т о д ы определения продукции водных животных. Минск, 1968, с. 126–135.
- М и н е е в а Н.М. К методике расчета концентрации хлорофилла. – Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1980, № 46, с. 67–70.
- М и т р о п о л ь с к и й В.И. Особенности биологии сфериид верхневолжских водохранилищ. – Автореф. канд. дис. Борок, 1970. 26 с.
- М и х е е в а Т.М. Оценка продуктивных возможностей единицы биомассы фитопланктона. – В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 50–70.
- М и х е е в а Т.М., Б у с ь к о С.А. Изучение фитопланктона Волги и его продукционных особенностей. – Водн. ресурсы, 1975, № 1, с. 101–109.
- М о н а к о в А.В., С е м е н о в а Л.М. Горизонтальное распределение зоопланктона Рыбинского водохранилища. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 12(15), с. 56–67.
- М о р д у х а й-Б о л т о в с к а я Э.Д. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1965, вып. 8(11), с. 3–12.
- М о р д у х а й-Б о л т о в с к о й Ф.Д. Состав и распределение донной фауны в водоемах дельты Дона. – Тр. АзЧерНИРО, 1940, т. 12, № 2, с. 3–96.
- М о р д у х а й-Б о л т о в с к о й Ф.Д., М и т р о п о л ь с к и й В.И. Бентос Белого озера. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 85–102.
- М о р о з о в а П.Н. Рыбы Белого озера и их промысловое значение. – В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 20–53.
- М о р о з о в а П.Н. Рыбные запасы Вологодской обл. и пути их рационального использования. – Тр. науч. конф. по изуч. Вологодской обл., 1956, с. 169–184.
- М о с е в и ч Н.А. Белое озеро. – В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 6–20.
- Н е г о н о в с к а я И.Т. Череповещкое водохранилище. – Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 102, с. 69–86.
- Н е г о н о в с к а я И.Т., И з ю м о в а И.М., В у л ь ф о в М.Р. Сырьевая база озера Белого (по данным 1971–1974 гг.). – Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 116, с. 13–35.
- Н и к и ф о р о в а Е.П., Р о м а н е н к о В.И. Численность сапрофитных бактерий в воде Рыбинского и Шекснинского водохранилищ при посевах на питательной среде различного состава. – Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1972, № 15, с. 5–9.
- Н и к о л а е в И.И. Некоторые черты климатической детерминации биологических процессов в водоемах Северо-Запада Европы. – В кн.: Тр.

- XII науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1968, с. 24-30.
- Н и к о л а е в И.И. Очерк структуры и формирования годового лимнологического цикла водоемов умеренной зоны. — В кн.: Озера Карельского перешейка. Л., 1971, с. 481-505.
- Н и к о л а е в И.И. Зоопланктон Кубенского озера. — В кн.: Озеро Кубенское. Ч.3. Зоология. Л., 1977, с. 5-45.
- Н и к о л а е в И.И., Р и в ь е р И.К. Вспышки численности *Comoschilus hippocrepis* (Rotatoria) в планктоне Белого озера. — Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1979, № 43, с. 15-17.
- О с н о в н ы е гидрологические характеристики. Верхне-Волжский район. Л., 1967, т. 10, с. 711-721.
- О х л о п к о в а А.Н. Течения и внутренний водообмен. — В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч. 1, с. 130-154.
- П е т р о в а Н.А. Фитопланктон Ладожского озера. — В кн.: Растительные ресурсы Ладожского озера. Л., 1967, с. 73-130.
- П е т р о в а Н.А. Фитопланктон Онежского озера. — В кн.: Растительный мир Онежского озера. Л., 1971, с. 88-129.
- П е т р о в и ч П.Г., Ш у к ш и н а З.Л., П е ч е н ь Г.А. Расчет продукции зоопланктона. — ДАН СССР, 1961, т. 139, № 5, с. 1235-1238.
- П е ч е н ь Г.А., К о с т и н В.А., Б р е г м а н Ю.Э. Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 1-89.
- П и д г а й к о М.Л. Зоопланктон Белого озера в связи с рыбохозяйственным значением водоема. — Изв. ГосНИОРХ, 1969, т. 65, с. 111-120.
- П о д д у б н а я Т.Л. О динамике популяций тубицид (*Oligochaeta*, *Tubificidae*) в Рыбинском водохранилище. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 102-103.
- П о д д у б н а я Т.Л. О донной фауне Череповецкого водохранилища в первые два года его существования. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 12(15), с. 21-34.
- П о д д у б н а я Т.Л. Динамика численности и продукция *Isochaetides newaensis* Mich. (*Oligochaeta*) в Рыбинском водохранилище. Водные малощетинковые черви. — В кн.: Матер. II Всесоюз. симпозиума. Борок, 1972, с. 134-147.
- П о к р о в с к и й В.В. Основные факторы среды, определяющие численность ряпушки. — Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 13, с. 228-234.
- П о к р о в с к и й В.В. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1963. 104 с.
- (П о л и в а н н а я М.Ф.) П о л и в а н а М.Ф. Гіллястовусіта веслоногі ракоподібні Онезького озера. Повідомлення 2. — Науч. зап. Киев. ун-та, 1956, т. 15, вып. 4, с. 79-89.
- П о р к М.И. Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии. — Учен. зап. Тартуск. ун-та. Труды по ботанике, № 9. Тарту, 1970, с. 338-352.
- П ы р и н а И.Л. Зависимость фотосинтеза фитопланктона от его биомассы и содержания хлорофилла. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967, вып. 15(18), с. 94-103.
- П ы р и н а И.Л. Определение первичной продукции фитопланктона по максимальному фотосинтезу, суммарной солнечной радиации и прозрачности воды. — Гидробиол. журн. 1979, т. 15, № 6, с. 115-119.
- Р а с п о п о в И.М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера. — В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 123-142.

- Р а с п о п о в И.М. Высшая водная растительность оз. Кубенского. – В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч. 2, с. 68–88.
- Р а с п о п о в И.М. Высшая водная растительность озер Воже и Лача. – В кн.: Гидробиология озер Воже и Лача. Л., 1978, с. 12–28.
- Р а т е е в М.А., Х в о р о в а И.В. Некоторые особенности минералогического состава каменноугольных и нижнепермских аргилитов Южного Урала. – ДАН СССР, 1958, т. 122, № 6, с. 1090–1093.
- Р и в ь е р И.К. Макропланктон Кубенского озера. – В кн.: Озеро Кубенское. Ч. 3. Зоология. Л., 1977, с. 45–51.
- Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., 1974. 194 с.
- Р ы б и н с к о е водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 364 с.
- Р ы ж к о в Л.П. Энергетический баланс и продукция сиговых рыб в водоемах Карелии. – В кн.: Энергетические аспекты роста обмена водных животных. Киев, 1972, с. 193–195.
- Р ы ж к о в Л.П. Об использовании кормов рыбами различных видов. – В кн.: Биол. исслед. на внутр. водоемах Прибалтики. Минск, 1973, с. 205–207.
- Р ы ч к о в а М.А. Перифитон литоральной зоны Онежского озера. – В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 123–137.
- Р ы ч к о в а М.А. Водоросли обрастаний оз. Кубенского. – В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч. 2, с. 89–106.
- С а л ь д а у М.Н. Кормовые ресурсы и питание рыб в пресноводных водоемах как факторы, оказывающие влияние на акклиматизацию рыб. – Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 32, с. 119–222.
- С е м е н о в и ч Н.И. Донные отложения Онежского озера. Л., 1973. 104 с.
- С е м е н о в и ч Н.И., К у р о ч к и н а А.А., Г а л к о в с к а я Г.Ф., Ш т е р е н б е р г Л.Е. Глинистые минералы в осадках Онежского озера. – ДАН СССР, 1972, т. 206, № 6, с. 1445–1448.
- С е н а т с к а я И.Ю. Фитопланктон и первичная продукция оз. Кубенского. – В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч. 2, с. 107–128.
- С л е п у х и н а Т.Д. Новая модель зарослечерпателя. – Гидробиол. журн. 1976, № 3, с. 107–108.
- С л е п у х и н а Т.Д. Зообентос и фитофильная фауна оз. Кубенского. – В кн.: Озеро Кубенское. Ч. 3. Зоология. Л., 1977, с. 51–86.
- С м и р н о в а Т.С. О влиянии динамики водных масс на распределение и развитие зоопланктона Онежского озера. – В кн.: Биология озер. Вильнюс, 1970, т. 3, с. 175–189.
- С м и р н о в а Т.С. Планктонные коловратки и ракообразные. – В кн.: Зоопланктон Онежского озера. Гл. 5. Л., 1972, с. 126–240.
- С м и р н о в а Т.С. Зоопланктон озер Воже и Лача. – В кн.: Гидробиология озер Воже и Лача. Л., 1978, с. 102–130.
- С т а л ь м а к о в а Г.А. Бентос озера Белого Вологодской обл. (по наблюдениям 1973–1974 гг.). – Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 116, с. 128–138.
- С т р а х о в Н.М. Образование осадков в современных водоемах. М., 1954. 787 с.
- С т р у г а ч М.Б. Бентос Белого озера (по материалам 1962 г.). – Изв. НИИ озерного и речного рыбного хозяйства, 1968, т. 67, с. 261–269.
- С у щ е н я Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 196 с.

- Т р и ф о н о в а И.С. Фитопланктон и его продукция. – В кн.: Биологическая продуктивность оз. Красного. Л., 1976, с. 69–104.
- Т ю р и н П.В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах. М., 1963. 120 с.
- Т ю р и н П.В. Влияние климатических условий на периодические колебания запасов промысловых рыб в озерах Ладожском, Ильмень, Псковско-Чудском и Белом. – Тр. ВНИРО, 1967, т. 62, с. 268–311.
- Т ю р и н П.В. „Нормальные“ кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства. – Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 71, с. 71–128.
- У л о м с к и й С.Н. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер. Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 3–14.
- У н и ф и ц и р о в а н н ы е методы исследования качества вод. М., 1975, ч. 3. 76 с.
- Х о м у т о в а В.И. Геохронология донных отложений по результатам палинологического анализа. – В кн.: Палеолимнология Онежского озера. Л., 1976, с. 45–72.
- Х о м у т о в а В.И. Пыльца и споры в донных отложениях оз. Кубенского. – В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977а, ч. 2, с. 192–218.
- Х о м у т о в а В.И. Палинологическая характеристика послеледниковых донных отложений центральных и юго-восточных районов Балтийского моря. – Балтика, 1977б, № 6, с. 17–33.
- Х о м у т о в а В.И. Пыльца и споры в донных отложениях озер Воже и Лача. – В кн.: Гидробиология озер Воже и Лача. Л., 1978, с. 236–254.
- Х у р с е в и ч Г.К. Диатомовые водоросли в поверхностном слое осадков оз. Нарочь. – В кн.: Матер. по палеогеогр. и геохимии антропогена Белоруссии. Минск, 1973, с. 69–73.
- Ч е б о т а р е в а Н.С. Общие закономерности деградации валдайского оледенения. – В кн.: Последний ледниковый покров на Северо-Западе европейской части СССР. М., 1969, с. 272–299.
- Ч и р к о в а З.Н. Материалы по биологии промысловых видов рыб Белого озера. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 159–173.
- Ш а м о в Г.И. Речные наносы. Л., 1959. 378 с.
- Ш о р ы г и н А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., 1952. 268 с.
- Ш е р б а к о в А.П. Озеро Глубокое. М., 1967. 379 с.
- Э г г е р т М.Б. Планктон оз. Ильмень. – Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1961, т. 2, с. 82–104.
- Э к з е р ц е в В.А., Б е л а в с к а я А.П. О растительности Шекснинского водохранилища. – Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1970, № 8, с. 29–34.
- Э к з е р ц е в В.А., Б е л а в с к а я А.П. К изучению флоры Шекснинского водохранилища. – Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1975, № 25, с. 20–23.
- Я б л о н с к а я Е.А. Спыт применения метода Е.В. Боруцкого для определения продукции хирономид. – В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968, с. 204–219.
- F o g e d N. On the diatom flora of some funen lakes. – Folia Limnol. Scandin., København, 1954, vol. 6, p. 7–75.
- F o g g G.E. Algal cultures and phytoplankton ecology. Wisconsin, 1975. 175 p.

- H u n t s i n g e r K.R. (Cina), M a s l i n P.E. Contribution of phytoplankton, periphyton and macrophytes to primary production in Eagle Lake California. - Calif. Fish. and Game, 1976, vol. 62, N 3, p. 187-194.
- J e f f r e y S.W., H u m p h r e y G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. - Biochem. a. Physiol. Pflanzen, 1975, Bd 167, N 2, p. 191-194.
- L i a w W.R., M a c C r i m o n H.R. Assessing changes in biomass of riverbed periphyton. - Intern. Rev. Ges. Hydrobiol., 1978, vol. 63, N 2, p. 155-171.
- L i e t h H. Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. 1. Einführung, Definition und Wachstumsanalysen. - In: Oual, Plantarum et Material Vegetab., 1965, Bd 12, N 3, S. 241-261.
- L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. - Limnol. a. Oceanogr., 1967, vol. 12, N 2, p. 343-346.
- P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoides. - J. Mar. Res., 1963, vol. 21, N 3, p. 155-163.
- R e h a k o v a Z. Diatoms from thermal waters and mud in Piešťany Spa (Slovakia). - Arch. Hydrobiol., Suppl. 49, 1976, p. 141-175.
- R e n b e r g J. Paleolimnological investigations in Lake Prästsjön. - Early Norland. Kungl. Vitt. Histor. Antikvit. Akad., 1976, vol. 9, p. 113-160.
- S c o r-u n e s c o. Working Group N17. Determination of photosynthetic pigments. - In: Monographs on oceanographic methodology, Paris, UNESCO, 1966, t. 1, p. 9-18.
- W i t t a k e r R.H. A study of summer folage insect communities in Great Smoky Mountains. - Ecology Monogr., 1952, vol. 22, p. 6-31.

	Стр.
Введение	3
Глава 1. Численность и биомасса бактериопланктона (Д.Н. Александрова)	5
Глава 2. Фитопланктон и его продукция (И.Л. Пырина, Н.М. Минеева, Л.Г. Корнева, Г.И. Летанская)	15
1. Состав и обилие	18
2. Пигменты	25
3. Фотосинтез	40
4. Общая характеристика экологических и продукционных особенностей	45
Глава 3. Микрзоопланктон (И.И. Николаев)	65
1. Изученность, материалы, методика	65
2. Видовой состав	66
3. Численность и распределение	68
4. Общая численность и биомасса	73
Глава 4. Зоопланктон (Т.С. Смирнова, И.К. Ривьер, Т.С. Пихтова) ...	77
1. История изучения	77
2. Материал и методика	79
3. Видовой состав	79
4. Уровень развития и продукция	82
5. Сезонная динамика	85
6. Горизонтальное распределение	91
7. Вертикальное распределение	94
8. Межгодовые различия в развитии	97
Глава 5. Значение зоопланктона в питании рыб-планктофагов (Т.С. Пихтова)	100
Глава 6. Рыбные ресурсы (Ю.С. Водоватов, В.А. Серенко)	109
1. Состав ихтиофауны	109
2. Динамика промысла. Орудия лова	109
3. Краткая промыслово-биологическая характеристика рыб	115
4. Сырьевая база и ее использование	130
Глава 7. Донные отложения (А.А. Курочкина)	131
1. Общая характеристика и гранулометрический состав	131
2. Органическое вещество	141
3. Карбонатность	145
4. Аутигенный кремнезем и фосфор	146
5. Микроэлементы	146
Глава 8. Пыльца и споры в поверхностном слое донных отложений (В.И. Хомутова)	150
1. Количественный состав спорово-пыльцевых спектров	151
2. Флористический состав спорово-пыльцевых спектров	153

	Стр.
Глава 9. Численность и биомасса бактерий в донных отложениях (Д.Н. Александрова)	159
Глава 10. Диатомовые водоросли в донных отложениях (Н.Н. Давы- дова)	162
1. Материал и методика	162
2. Общая характеристика	162
3. Накопление в отложениях	170
Глава 11. Сравнительная характеристика донных отложений и диатомо- вых комплексов в осадках крупных озер Вологодско-Ар- хангельского региона (Н.Н. Давыдова, А.А. Курочкина)....	176
1. История озер в позднеледниковье	176
2. История озер в голоцене	177
3. Глинистые минералы в донных отложениях озер	181
4. Диатомовые комплексы в отложениях озер	185
5. Современный этап в развитии озер	185
Глава 12. Высшая водная растительность (И.М. Распопов)	194
Глава 13. Водоросли обрастаний (М.А. Рычкова)	211
Глава 14. Зообентос (Т.Д. Слепухина, О.В. Выгорова)	215
Глава 15. Анализ естественных и антропогенных изменений на фоне внутривековой изменчивости цикла увлажнения (Д.Н. Александрова, Г.В. Дружинин)	232
Литература	242

**АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА КРУПНЫЕ ОЗЕРА
СЕВЕРО-ЗАПАДА СССР**

Часть II

Гидробиология и донные отложения озера Белого

Утверждено к печати

Институтом озероведения Академии наук СССР

Редактор издательства Л.М. Маковская

Художник Д.С. Данилов

Технический редактор Е.В. Поликтова

Корректоры Н.И. Журавлева и Ф.Я. Петрова

ИБ № 9074

**Подписано к печати 17.03.81. М-19991. Формат 60х90 1/16. Бумага
офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. 16 + 2 вкл. (1 1/2 печ.л.) =
=17.50 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.74. Тираж 800. Изд. № 7535. Тип.
зак. № 1709. Цена 2 р. 70 к.**

Издательство „Наука“, Ленинградское отделение

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

**Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства „Наука“
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12**

КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА „НАУКА“
МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО ЗАКАЗАТЬ
В МАГАЗИНАХ КОНТОРЫ „АКАДЕМКНИГА“.

Для получения книг почтой просим заказы направлять по адресу:
117192 Москва, В-192, Мичуринский пр., 12,
магазин „Книга-почтой“ Центральной конторы „Академкнига“;

197110 Ленинград, П-110, Петрозаводская ул., 7,
магазин „Книга-почтой“ Северо-Западной конторы „Академкнига“

или в ближайший магазин „Академкнига“, имеющий отдел „Книга-почтой“:

480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 („Книга-почтой“);

370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13;

320005 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 („Книга-почтой“);

335009 Ереван, ул. Туманяна, 31;

664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289;

252030 Киев, ул. Ленина, 42;

252030 Киев, ул. Пирогова, 2;

252142 Киев, пр. Вернадского, 79;

252030 Киев, ул. Пирогова, 4 („Книга-почтой“);

277001 Кишинев, ул. Пирогова, 28 („Книга-почтой“);

343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1;

660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 („Книга-почтой”);
192104 Ленинград, Литейный пр., 57;
199164 Ленинград, Таможенный пер., 2;
199034 Ленинград, 9 линия, 16;
220012 Минск, Ленинский пр., 72 („Книга-почтой”);
103009 Москва, ул. Горького, 8;
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;
630090 Новосибирск, Академгородок, Морской пр., 22 („Книга-почтой”);
142292 Пушкино Московской обл., МР „В”, 1;
620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 („Книга-почтой”)
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;
700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;
700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 („Книга-почтой”);
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 („Книга-почтой”);
450025 Уфа, Коммунистическая ул., 49;
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 („Книга-почтой”);
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 („Книга-почтой”).