



УДК 574.55:574.524

АВТОХТОННОЕ И АЛЛОХТОННОЕ ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО В ТРОФИЧЕСКОЙ ЦЕПИ ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В.В. Бульон

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: vboulion@mail.ru*

РЕЗЮМЕ

Представлены результаты анализа масс-балансовой модели, имитирующей биотический поток энергии в пелагиали великих озер России (Ладожского, Онежского и Байкала) и небольшого озера в северной части Карелии. Модель создана на базе программного пакета Stella и предназначена для прогнозирования годовой продукции фитопланктона, бактериопланктона и консументов разного порядка (нехищного и хищного зоопланктона, планктоноядных и хищных рыб). Входные (независимые) абиотические параметры модели: географическая широта, средняя глубина, содержание общего фосфора и цветность воды, обусловленная присутствием растворенных окрашенных веществ. Анализируется степень участия автохтонного и аллохтонного органического вещества в едином потоке энергии по пищевой цепи. Подчеркивается, что бактерии – важный компонент планктонного сообщества, связывающий растворенное органическое вещество (РОВ) с организмами трофической цепи. В полигумозных и олиготрофных озерах бореальной зоны, где дыхание планктона превышает первичную продукцию, аллохтонное РОВ, трансформированное в бактериальную продукцию, в значительной степени замещает продукцию фотосинтеза в питании консументов. Эффективность роста бактериопланктона (отношение продукции бактерий к количеству потребленной ими энергии) зависит от отношения присутствующих в воде автохтонного и аллохтонного РОВ. Показано, что эффективность роста бактерий в озерах с высокой первичной продукцией выше, чем в олиготрофных водах, в которых доминирует аллохтонное РОВ. Обсуждается вклад органического вещества разного генезиса в продукцию гидробионтов в зависимости от содержания в воде общего фосфора и гуминовых веществ. Сделан вывод, что бактериопланктон, утилизируя аллохтонное РОВ, является дополнительным источником энергии для зоопланктона, который, в свою очередь, служит пищевым объектом для планктоноядных рыб. Следовательно, для прогнозирования общей биологической продуктивности и продукции рыбного сообщества следует учитывать продукцию не только автотрофного планктона, но и той части гетеротрофного бактериопланктона, которая специализируется на утилизации РОВ, поступающего в водоем извне.

Ключевые слова: биотические потоки энергии, моделирование, озера, прогноз биологической продуктивности, растворенное органическое вещество, факторы среды

AUTOCHTHONOUS AND ALLOCHTHONOUS ORGANIC MATTER IN TROPHIC CHAIN OF LAKE ECOSYSTEMS

V.V. Boulion

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, Saint Petersburg, Russia;
e-mail: vboulion@mail.ru*

ABSTRACT

This work presents analysis of mass-balance model simulating biotic flows of energy in pelagial of the large lakes of Russia (Ladoga, Onego, and Baikal) and small lake in northern part of the Karelia. The model had been developed on the basis of software package Stella and intended to predict an annual production of phytoplankton, bacterio-

plankton and consumers (non predatory and predatory zooplankton, planktivorous and piscivorous fishes). The input (independent) abiotic parameters of the model were latitude, mean lake depth, total phosphorus content and water color. The model analyzed an involvement of the autochthonous and allochthonous organic matter in the total energy flow through trophic chain. It was underlined that bacteria are important component of the planktonic community linking the dissolved organic matter (DOM) with organisms of the trophic chain. In high humic and oligotrophic boreal lakes the plankton respiration exceeds the primary production, therefore allochthonous DOM transformed to bacterial production replaces photosynthetic production in consumer feeding. The efficiency of bacterial growth (the ratio of bacterial production to consumed energy) depends on the ratio between autochthonous and allochthonous DOM. It had been shown that efficiency of bacterial growth in lakes with high primary production was higher than in oligotrophic waters with dominated allochthonous DOM. The author discussed different-type organic matter contribution to hydrobiont production depending on total phosphorus and humic matter content. Bacterioplankton consuming allochthonous DOM is additional energy source for zooplankton. For prediction of the total biological productivity it was recommended to take into account also production of heterotrophic bacterioplankton which is involved in utilization of allochthonous DOM.

Key words: biotic energy flows, dissolved organic matter, environmental factors, lakes, modelling, prediction of biological productivity

ВВЕДЕНИЕ

Бактерии – важный компонент планктонного сообщества, связывающий растворенное органическое вещество (РОВ) с организмами трофической цепи (Кузнецов [Kuznetsov], 1970; Cole, 1999). Дериваты фитопланктона – один из источников РОВ для бактерий, механизм возникновения которых может быть разным: хищничество, отмирание клеток водорослей, вирусный лизис и экскреция (Bird and Kalff, 1984; Søndergaard et al., 1985; Cole et al., 1988). Выделяемое клетками фитопланктона органическое вещество состоит преимущественно из биологически лабильных, низкомолекулярных компонентов (Findlay and Sinsabaugh, 2003).

Терригенное РОВ, считавшееся долгое время трудно доступным для бактериальной утилизации и деструкции, также участвует в метаболизме бактерий и, вследствие этого, в биотическом потоке энергии в трофической цепи (Wetzel et al., 1972; Cole et al., 1988; Tranvik, 1988; Moran and Hodson, 1990; Vaines and Pace, 1991; Kritzberg et al., 2005).

В полигуменных и олиготрофных озерах бореальной зоны, где дыхание планктона превышает первичную продукцию, аллохтонное РОВ, трансформированное в бактериальную продукцию, в значительной степени замещает продукцию фотосинтеза в питании консументов (Jones, 1992; Tranvik, 1992; del Giorgio and Peters, 1994). Эффективность роста бактериопланктона (отношение продукции бактериальных организ-

мов к количеству потребленной ими энергии) зависит от соотношения присутствующих в воде автохтонного и аллохтонного РОВ. Показано, что эффективность роста бактерий в озерах с высокой первичной продукцией выше, чем в олиготрофных водах, в которых доминирует аллохтонное РОВ (Kritzberg et al., 2005; del Giorgio and Cole, 1998; Biddanda et al., 2001).

Гуминовые вещества как основной компонент аллохтонного РОВ в водных системах северных и умеренных регионов создают проблемы с качеством питьевой воды (Hessen and Tranvik, 1998). С другой стороны, гуминовые соединения оказывают влияние на световой и биогеохимический режим и, следовательно, биологическую продуктивность водоемов.

Цель данной работы – показать на примере великих озер России (Ладожского, Онежского и Байкала) и небольшого оз. Кривого (северная Карелия) роль автохтонного и аллохтонного РОВ в формировании биологической продуктивности водоемов. Для оценки степени участия этих двух составляющих единого потока энергии в трофической цепи была применена балансовая модель, имитирующая утилизацию бактериопланктоном органических субстратов разного генезиса. Сделан прогноз уровня вовлеченности автохтонного и аллохтонного РОВ в продукцию гидробионтов в зависимости от содержания в воде общего фосфора и гуминовых веществ, присутствие которых проявляется в цветности и перманганатной окисляемости воды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озера Ладожское, Онежское и Кривое расположены в зоне умеренно прохладного климата с избыточной увлажненностью, типичной для гумидного пояса. В бассейне оз. Байкал климат отличается большой продолжительностью солнечного сияния. Зимой из-за исключительно высокой прозрачности байкальского льда солнечные лучи беспрепятственно проникают в воду, что создает условия для подледного цветения воды и почти круглогодичной вегетации. Основные географические, морфометрические и гидрохимические показатели озер приведены в Табл. 1.

Модель биотического потока энергии в пелагиали этих озер и воздействующих на них факторов среды (Рис. 1) создавалась на базе программного пакета Stella (Ащепкова [Ashchepkova], 2002; Håkanson and Boulion, 2002; Клековский, Меншуткин [Klekovskij and Menshutkin], 2003; Меншуткин [Menshutkin], 2010). Модель предназначена для прогнозирования годовой продукции фитопланктона, бактериопланктона и консументов разного порядка (нехищного и хищного зоопланктона, планктоноядных и хищных рыб).

Входные (независимые) абиотические параметры модели: географическая широта (Lat), средняя глубина (D_{mean}), содержание общего фосфора (TP) и цветность воды, обусловленная присутствием растворенных окрашенных аллохтонных веществ (Pt). Пределы варьирования TP и Pt в рассматриваемых озерах указаны в Табл. 1.

Цветность воды (по платиново-кобальтовой имитационной шкале, градусы) и перманганатная окисляемость воды (ПО, мгО л⁻¹) используются для оценки содержания в озерной воде аллохтонного РОВ (Скопинцев, Гончарова [Skopincev and Goncharova], 1987; Лозовик и др. [Lozovik et al.], 2011); Лозовик, Мусатова [Lozovik and Musatova], 2013; Соколов [Sokolov], 2013; Волкова [Volkova], 2015). Между значениями Pt и ПО существует связь, по литературным материалам (Скопинцев, Бакулина [Skopincev and Bakulina], 1966) отношение Pt/ПО = 3.6 ± 0.9 . Цветность воды в Байкале крайне низкая и не может быть измерена инструментально, поэтому она оценивалась по перманганатной окисляемости воды (Табл. 1).

Длительность вегетационного сезона (GS) в озерах Ладожское, Онежское и Кривое рассчитывали на основании ее зависимости от Lat

по уравнению, установленному для европейской части России (Håkanson and Boulion, 2002). Для оз. Байкал, где фотосинтез протекает и в зимнее время, благодаря исключительной прозрачности ледового покрова, GS ~ 300 дней (Информационный сайт Флора и растительность озера Байкал [Flora and vegetation of the Baikal Lake]).

Входные биотические параметры модели: ассимиляционное число для хлорофилла «а» (DAN); константа скорости утилизации аллохтонного РОВ бактериопланктоном (K_t); скорость оборота биомасс (V) ключевых групп гидробионтов, известная как P/B-коэффициент; эффективность использования потребленной энергии на рост организмов, или эффективность роста (E) – аналог коэффициента K_t ; коэффициенты распределения энергии пищи (DC) между потребителями.

Было принято, что среднее за вегетационный сезон DAN для озер Ладожского и Кривого равно 40 (Летанская [Letanskaja], 2002; Алимов, Голубков [Alimov and Golubkov], 2012), для Онежского – 20 (Кауфман [Kaufman], 1990), для Байкала – 50 мг С мг⁻¹ хлорофилла за сутки (Минеева и др. [Mineeva et al.], 2012).

Константа K_t варьирует в широких границах, от 0.001 до 0.1 сут⁻¹ (Драчев [Drachev], 1964; Vano et al., 1997; Bussmann, 1999; Tulonen, 2004; Berggren et al., 2010). По этой причине ее величину для озер Онежского, Ладожского и Кривого подбирали в такой манере, чтобы на выходе модели соотношения продукционных и деструкционных процессов были близки к величинам, установленным эмпирическим путем. В результате такого приема была найдено, что для озер Онежского, Ладожского и Кривого величина $K_t \approx 0.0025$ сут⁻¹. Для глубоководного и холодноводного оз. Байкал $K_t \approx 0.0005$ сут⁻¹ (Вотинцев, Поповская [Votincev and Popovskaja], 1973).

Средние значения V, E и DC были установлены путем калибровки модели по литературным материалам (Винберг [Winberg], 1985; Håkanson and Boulion, 2002).

В модели учитывается, что $20 \pm 10\%$ продукции фитопланктона выделяется клетками по разным причинам во внешнюю среду и трансформируется в бактериальную продукцию (Бульон [Boulion], 1988; Derenbach and Williams, 1974; Larson and Hagström, 1979; Wolter, 1982; Cole et al., 1988; Baines and Pace, 1991). С учетом литературных данных эффективность роста бактериопланктона

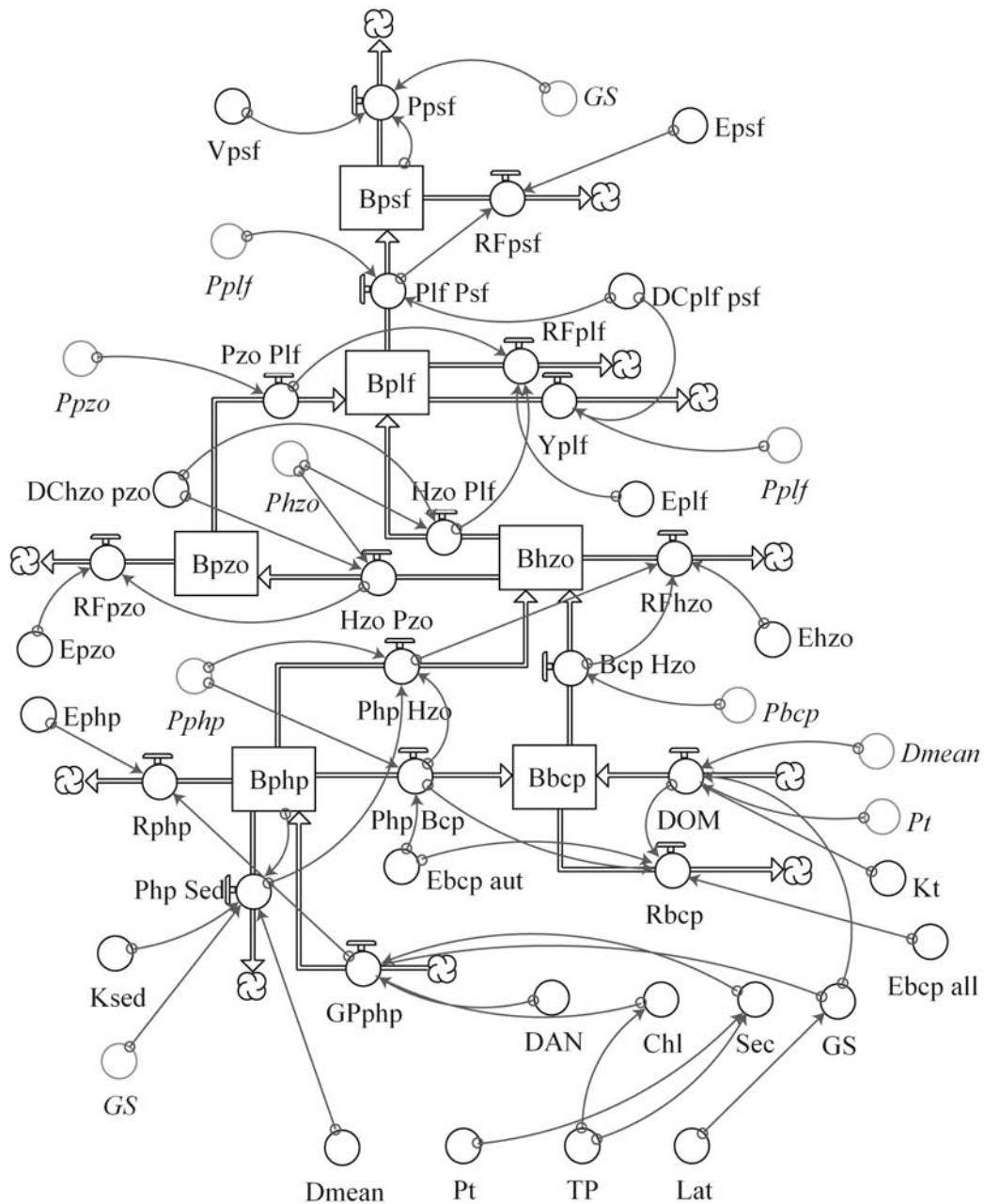


Рис. 1. Модель для прогнозирования биотического потока энергии в пелагиали озер. Пояснения в тексте.

Fig. 1. The Model for prediction of the biotic energy in lake pelagial. Explanations are in the text.

на автохтонном РОВ была принята равной 0.44, на аллохтонном РОВ – 0.22 (Инкина [Inkina], 1979; Moran and Hodson, 1990; Tranvik, 1992; del Giorgio and Cole, 1998; Tilonen, 2004). Ниже приводится модельный алгоритм.

ФИТОПЛАНКТОН

$$B_{php}(t) = B_{php}(t - dt) + (GP_{php} - Php_{Bcp} - Php_{Hzo} - Rphp - Php_{Sed}) * dt - \text{биомасса фитопланктона, ккал м}^{-2}.$$

Таблица 1. Общая характеристика исследуемых озер по: Винберг [Winberg], 1975; Информационный сайт о Байкале [Informational site about Baikal]; Мешерякова [Meshherjakova], 1975; Филатов [Filatov], 1999; Румянцев, Кудерский [Rumjancev and Kuderskij, 2010; Румянцев, Кондратьев [Rumjancev and Kondrat'ev], 2013.

Table 1. General characteristics of the investigated lakes.

Параметры Parameters	Ладожское озеро Ladoga Lake	Онежское озеро Onega Lake	Оз. Байкал Baikal Lake	Оз. Кривое Krivoje Lake
Широта, °С.Ш. Latitude, °N	60.6	61.5	51.9	66.5
Долгота, °В.Д. Longitude, °E	31.5	35.75	126.6	33
Высота над уровнем моря, м Altitude, m	5.1	33	456	10
Площадь водной поверхности, км ² Water-surface area, km ²	17870	9720	31722	0.5
Средняя глубина, м Mean depth, m	47	30	730	12
Максимальная глубина, м Maximum depth, m	230	127	1620	30
Удельный водосбор Specific catchment area	14.5	5.82	18	4.2
Модуль стока, л сек ⁻¹ км ⁻² Water discharge, L sec ⁻¹ km ⁻²	8.8	10.5	3.5	8.6
Время водообмена, годы Water retention time, years	11.7	15.6	377	10
Общий фосфор, мкг л ⁻¹ Total phosphorus, µg L ⁻¹	20 (15–25)	10 (7–15)	5 (3–7)*	7 (5–10)
Перманганатная окисляемость, мгО л ⁻¹ Permanganate oxidability, mg O L ⁻¹	8.3 (6.9–9.7)	6.5 (5.6–6.9)	1.5 (1–2)	7.4 (6–10)
Цветность воды, град. Water color, degrees	30 (25–35)	23 (20–26)	5 (3–7)**	27 (20–32)
Вегетационный сезон, сут. Growing season, days	185	179	300	145

Примечание. * Из-за отсутствия опубликованных данных, концентрации общего фосфора были реконструированы с помощью модели. ** Рассчитаны из значений перманганатной окисляемости.

Note. * Due to lack of the published data the total phosphorus values were reconstructed with the help of the model. ** They are calculated in terms of permanganate oxidability values.

INFLOWS:

$GP_{php} = DAN * Chl * Sec * GS / 100$ – валовая продукция фитопланктона, ккал м⁻² год⁻¹), где DAN – суточное ассимиляционное число хлорофилла «а», мкг С л⁻¹ сут⁻¹;

$Chl = 0.103 * TP^{1.29}$ – концентрация хлорофилла «а», мкг л⁻¹;

$Sec = 10^{(1.26 - 0.31 * LOG_{10}(Pt) - 0.36 * LOG_{10}(TP))}$ – прозрачность воды по диску Секки, м;

$GS = -0.056 * Lat^2 + 0.549 * Lat + 365$ – длительность вегетационного сезона, сут;

OUTFLOWS:

$Php_{Vcp} = (0.2 / E_{bcp_aut}) * P_{php}$ – продукция фитопланктона, ассимилированная бактериопланктоном, ккал м⁻² год⁻¹, где $E_{bcp_aut} = 0.44$ – эффективность роста бактериопланктона на автотрофном РОВ (*независимая переменная*); $P_{php} = V_{php} * V_{php} * GS$ – продукция фитопланктона, ккал м⁻² год⁻¹; $V_{php} = 0.3$ сут⁻¹ – скорость оборота биомассы фитопланктона (*независимая переменная*).

$Php_{Sed} = V_{php} * K_{sed} * GS / D_{mean}$ – осевшая на дно продукция фитопланктона ккал м⁻² год⁻¹, где $K_{sed} = 0.1$ – линейная скорость седиментации фи-

топланктона, м сут⁻¹ (*независимая переменная*);
 D_{mean} – средняя глубина, м.

$R_{php_Hzo} = P_{php} - Php_Vcp - Php_Sed$ – продукция фитопланктона, потребленная нехищным зоопланктоном, ккал м⁻² год⁻¹.

$R_{php} = GP_{php} * (1 - E_{php})$ – потеря энергии фитопланктоном при дыхании, ккал м⁻² год⁻¹, где $E_{php} = 0.8$ – эффективность роста фитопланктона (*независимая переменная*).

Бактериопланктон

$B_{bcp}(t) = B_{bcp}(t - dt) + (DOM + Php_Vcp - Vcp_Hzo - R_{bcp}) * dt$ – биомасса бактериопланктона, ккал м⁻².

INFLOWS:

$Php_Vcp = (0.2/E_{bcp_aut}) * P_{php}$ – продукция фитопланктона, ассимилированная бактериопланктоном, ккал м⁻² год⁻¹.

$DOM = ((Pt/12) * K_t * D_{mean} * GS) * 10$ – аллохтонное РОВ, ассимилированное бактериопланктоном, ккал м⁻² год⁻¹, где K_t – константа скорости утилизации бактериопланктоном аллохтонного РОВ, сут⁻¹.

OUTFLOWS:

$Vcp_Hzo = P_{bcp} = B_{bcp} * V_{bcp} * GS$ – продукция бактериопланктона, потребленная нехищным зоопланктоном, ккал м⁻² год⁻¹, где $V_{bcp} = 0.4$ – скорость оборота биомассы бактериопланктона, сут⁻¹ (*независимая переменная*).

$R_{bcp} = DOM * (1 - E_{bcp_all}) + Php_Vcp * (1 - E_{bcp_aut})$ – потери энергии бактериопланктоном при дыхании, ккал м⁻² год⁻¹, где $E_{bcp_all} = 0.22$ – эффективность роста бактериопланктона на аллохтонном РОВ (*независимая переменная*).

Нехищный зоопланктон

$B_{hzo}(t) = B_{hzo}(t - dt) + (Vcp_Hzo + Php_Hzo - Hzo_Plf - Hzo_Pzo - RF_{hzo}) * dt$ – биомасса нехищного зоопланктона, ккал м⁻².

INFLOWS:

$Vcp_Hzo = P_{bcp}$ – продукция бактериопланктона, потребленная нехищным зоопланктоном, ккал м⁻² год⁻¹.

$Php_Hzo = P_{php} - Php_Vcp - Php_Sed$ – продукция фитопланктона, потребленная нехищным зоопланктоном, ккал м⁻² год⁻¹.

OUTFLOWS:

$Hzo_Pzo = DC_{hzo_pzo} * P_{hzo}$ – продукция нехищного зоопланктона, потребленная хищным зоопланктоном, ккал м⁻² год⁻¹, где $DC_{hzo_pzo} = 0.75$ – доля продукции нехищного зоопланктона, потребленная хищным зоопланктоном (*независимая переменная*); $P_{hzo} = B_{hzo} * V_{hzo} * GS$ – продукция нехищного зоопланктона, ккал м⁻² год⁻¹; $V_{hzo} = 0.08$ сут⁻¹ – скорость оборота биомассы нехищного зоопланктона (*независимая переменная*).

$Hzo_Plf = (1 - DC_{hzo_pzo}) * P_{hzo}$ – продукция нехищного зоопланктона, потребленная планктоноядными рыбами, ккал м⁻² год⁻¹.

$RF_{hzo} = (Vcp_Hzo + Php_Hzo) * (1 - E_{hzo})$ – потери энергии нехищным зоопланктоном при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал м⁻² год⁻¹, где $E_{hzo} = 0.16$ – эффективность роста нехищного зоопланктона (*независимая переменная*).

Хищный зоопланктон

$B_{pzo}(t) = B_{pzo}(t - dt) + (Hzo_Pzo - Pzo_Plf - RF_{pzo}) * dt$ – биомасса хищного зоопланктона, ккал м⁻².

INFLOWS:

$Hzo_Pzo = DC_{hzo_pzo} * P_{hzo}$ – продукция нехищного зоопланктона, потребленная хищным зоопланктоном, ккал м⁻² год⁻¹.

OUTFLOWS:

$Pzo_Plf = P_{pzo} = B_{pzo} * V_{pzo} * GS$ – продукция хищного зоопланктона, потребленная планктоноядными рыбами, ккал м⁻² год⁻¹, где $V_{pzo} = 0.06$ – скорость оборота биомассы хищного зоопланктона, сут⁻¹ (*независимая переменная*).

$RF_{pzo} = Hzo_Pzo * (1 - E_{pzo})$ – потери энергии хищным зоопланктоном при дыхании и с неусвоенной пищей, ккал м⁻² год⁻¹, где $E_{pzo} = 0.32$ – эффективность роста хищного зоопланктона (*независимая переменная*).

Планктоноядные рыбы

$B_{plf}(t) = B_{plf}(t - dt) + (Pzo_Plf + Hzo_Plf - Plf_Psf - RF_{plf}) * dt$ – биомасса планктоноядных рыб, ккал м⁻².

INFLOWS:

$Hzo_Plf = (1 - DC_{hzo_pzo}) * P_{hzo}$ – продукция нехищного зоопланктона, потребленная планктоноядными рыбами, ккал м⁻² год⁻¹.

$P_{zo_Plf} = P_{pzo}$ – продукция хищного зоопланктона, потребленная планктоноядными рыбами, $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$.

OUTFLOWS:

$P_{plf_Psf} = DC_{plf_psf} * P_{plf}$ – продукция планктоноядных рыб, потребленная хищными рыбами, $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$, где $DC_{plf_psf} = 0.5$ – доля продукции планктоноядных рыб, потребленная хищными рыбами (*независимая переменная*); $P_{plf} = V_{plf} * GS$ – продукция планктоноядных рыб, $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$; $V_{plf} = 0.0025 \text{сут}^{-1}$ – скорость оборота биомассы планктоноядных рыб (*независимая переменная*).

$Y_{plf} = (1 - DC_{plf_psf}) * P_{plf}$ – вылов человеком, животными, птицами и (или) естественная смертность планктоноядных рыб, $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$.

$RF_{plf} = (H_{zo_Plf} + P_{zo_Plf}) * (1 - E_{plf})$ – потери энергии планктоноядными рыбами при дыхании и с неусвоенной пищей, $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$, где $E_{plf} = 0.08$ – эффективность роста планктоноядных рыб (*независимая переменная*).

Хищные рыбы

$B_{psf}(t) = B_{psf}(t - dt) + (P_{plf_Psf} - P_{psf} - RF_{psf}) * dt$ – биомасса хищных рыб, ккал м^{-2} .

INFLOWS:

$P_{plf_Psf} = DC_{plf_psf} * P_{plf}$ – продукция планктоноядных рыб, потребленная хищными рыбами, $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$.

OUTFLOWS:

$P_{psf} = V_{psf} * GS$ – продукция хищных рыб, $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$, где $V_{psf} = 0.0016 \text{сут}^{-1}$ – скорость оборота биомассы хищных рыб (*независимая переменная*).

$RF_{psf} = P_{plf_Psf} * (1 - E_{psf})$ – потери энергии хищными рыбами при дыхании и с неусвоенной пищей, $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$, где $E_{psf} = 0.16$ – эффективность роста хищных рыб (*независимая переменная*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исходя из значений TP, Pt, DAN и GS, чистая продукция фитопланктона в Ладожском озере $\sim 630 \text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$. Продукция бактерий составляет в среднем 39%; продукция зоопланктона – 8.7%; рыбного сообщества – 0.41% продукции фитопланктона.

В Онежском озере продукция фитопланктона в 3–4 раза ниже (Табл. 2), а отношения продукций

бактериопланктона, зоопланктона и рыбного сообщества к продукции фитопланктона заметно выше, чем в Ладоге: соответственно 50, 9.8 и 0.46%.

В оз. Кривом продукция гидробионтов близка к таковой в Онежском озере, хотя отношения продукций консументов к продукции фитопланктона ниже, чем в Ладоге и Онеге: 30, 7.8 и 0.36%.

Продукция гидробионтов в оз. Байкал, рассчитанная на единицу площади водной поверхности (Табл. 2), и эффективность трансформации продукции фитопланктона в продукцию ее потребителей очень близки к таковым в Ладожском озере.

Отношения продукции гидробионтов к продукции фитопланктона нередко используют для оценки эффективности переноса энергии в трофической цепи водных экосистем (Иванова [Ivanova], 1985; Винберг [Winberg], 1985; Куликова и др. [Kulikova et al.], 1997 и т.д.). В связи с этим следует заметить, что важную и нередко доминирующую роль в биотическом потоке энергии в озерах играет ОВ, поступающее с водосборной площади, поэтому величины продукций гидробионтов, отнесенные к автотрофной продукции, получаются в разной степени завышенными. Модель же позволяет разделить автохтонную и аллохтонную составляющие энергетического потока. Выделив из общего потока только автохтонную часть продукций бактериопланктона, зоопланктона и рыб (Табл. 3–6), находим, что во всех трех озерах она составляет в среднем соответственно 20, 7 и 0.3% продукции фитопланктона, т.е. в 1.2–2 раза меньше «видимой» эффективности трансформации автотрофной продукции.

Было также выяснено, что продукция бактерий включает в себя 40–64% ОВ из автохтонного источника и 36–60% ОВ аллохтонного происхождения. Продукция остальных представителей трофической цепи состоит на 71–87% из ОВ автохтонной природы и на 13–29% из ОВ терригенного происхождения.

Анализ модели показывает, что ассимиляция РОВ бактериопланктоном в оз. Байкал составляет ~ 770 , в Ладожском озере ~ 830 , в Онежском ~ 320 , в Кривом $\sim 185 \text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$. При этом в Байкале $\sim 60\%$ энергии поступает в бактериальное звено из аллохтонного РОВ и $\sim 40\%$ из РОВ, экскретируемого фитопланктоном. В Ладожском и Онежском озерах вклад аллохтонного РОВ в обеспечение энергией бактериопланктона выше (соответственно 65 и 75%), в оз. Кривом – 52%.

Таблица 2. Пределы варьирования продукционно-гидробиологических параметров озер по результатам моделирования.**Table 2.** Limits of the productional – hydrobiological parameters according to results of the model.

Параметры Parameters	Ладожское озеро Ladoga Lake	Онежское озеро Onega Lake	Оз. Байкал Baikal Lake	Оз. Кривое Krivoe Lake
Продукция первопищи ккал м ⁻¹ год ⁻¹ * Primary food production, kcal m ⁻² yr ⁻¹	608–876	179–308	545–983	167–272
Продукция фитопланктона, ккал м ⁻² год ⁻¹ Phytoplankton production, kcal m ⁻² yr ⁻¹	509–737	130–247	473–838	150–244
Деструкция, ккал м ⁻² год ⁻¹ Destruction, kcal m ⁻² yr ⁻¹	823–1174	307–451	621–1167	193–317
Продукция фитопланктона/Деструкция Phytoplankton production/Destruction	0.64	0.43–0.56	0.73–0.78	0.80
Продукция первопищи/Деструкция Primary food production/Destruction	0.75	0.58–0.68	0.84–0.88	0.87
Биомасса фитопланктона, мг л ⁻¹ Phytoplankton biomass, mg L ⁻¹	1.8–3.5	0.34–0.75	0.32–0.95	0.44–1.1
Концентрация хлорофилла «а», мкг л ⁻¹ Chlorophyll content µg L ⁻¹	3.4–6.5	1.3–2.8	0.42–1.3	0.8–2.0

Примечание. * Сумма продукций фитопланктона и бактерий за счет аллохтонного РОВ.

Note. * Sum of phytoplankton and bacterioplankton production at the expense of DOM account.

Таблица 3. Продукция гидробионтов (средние значения и пределы) в Ладожском озере за счет автохтонного и аллохтонного ОВ при продукции фитопланктона ~629 ккал м⁻² год⁻¹ и содержании в воде аллохтонного РОВ ~117 г С м⁻². Результаты модели.**Table 3.** The hydrobiont production (average and limits) in Ladoga Lake at the expense of autochthonous and allochthonous OM at phytoplankton production ~629 kcal m⁻² yr⁻¹ and allochthonous DOM content ~117 g C m⁻². Results from the model.

Трофическое звено Trophic link	Продукция за счет автохтонного и аллохтонного ОМ, ккал м ⁻² год ⁻¹ Production at the expense of autochthonous and allochthonous OM, kcal m ⁻² yr ⁻¹	Продукция за счет автохтонного ОМ, ккал м ⁻² г ⁻¹ Production at the expense of autochthonous OM, kcal m ⁻² yr ⁻¹
Бактериопланктон Bacterioplankton	245 (182–308)	126 (63–189)
Нехищный зоопланктон Non predatory zooplankton	93 (81–108)	74 (61–87)
Хищный зоопланктон Predatory zooplankton	18 (15–20)	14 (12–17)
Зоопланктон в целом Zooplankton on the whole	55 (48–63)	44 (36–52)
Планктоноядные рыбы Planktivorous fishes	4.4 (3.8–5.0)	3.5 (2.9–4.1)
Хищные рыбы Piscivorous fishes	0.35 (0.31–0.40)	0.28 (0.23–0.33)
Рыбное сообщество Fish community	2.6 (2.2–2.9)	2.0 (1.7–2.4)

Таблица 4. Продукция гидробионтов (средние значения и пределы) в Онежском озере за счет ассимиляции автохтонного и аллохтонного ОВ при продукции фитопланктона ~ 177 ккал м^{-2} год^{-1} и содержании в воде аллохтонного ПОВ ~ 54 г С м^{-2} . Результаты модели.

Table 4. The hydrobiont production (average and limits) in Onego Lake at the expense of autochthonous and allochthonous OM at phytoplankton production ~ 177 kcal m^{-2} yr^{-1} and allochthonous DOM content ~ 54 g C m^{-2} . Result from the model.

Трофическое звено Trophic link	Продукция за счет автохтонного и аллохтонного ОМ, ккал м^{-2} год^{-1} Production at the expense of autochthonous and allochthonous OM, kcal m^{-2} yr^{-1}	Продукция за счет автохтонного ОМ, ккал м^{-2} г^{-1} Production at the expense of autochthonous OM, kcal m^{-2} yr^{-1}
Бактериопланктон Bacterioplankton	89 (71–106)	35 (18–53)
Нехищный зоопланктон Non predatory zooplankton	29 (26–33)	21 (17–24)
Хищный зоопланктон Predatory zooplankton	5.6 (4.9–6.3)	4.0 (3.3–4.7)
Зоопланктон в целом Zooplankton on the whole	17 (15–19)	12 (10–14)
Планктоноядные рыбы Planktivorous fishes	1.4 (1.2–1.6)	1.0 (0.81–1.2)
Хищные рыбы Piscivorous fishes	0.11 (0.10–0.12)	0.079 (0.065–0.092)
Рыбное сообщество Fish community	0.80 (0.71–0.90)	0.57 (0.47–0.67)

Таблица 5. Продукция гидробионтов (средние значения и пределы) в оз. Байкал за счет автохтонного и аллохтонного ОВ при продукции фитопланктона ~ 685 ккал м^{-2} год^{-1} и содержании в воде аллохтонного ПОВ ~ 307 г С м^{-2} . Результаты модели.

Table 5. The hydrobiont production (average and limits) in Baikal Lake at the expense of autochthonous and allochthonous OM at phytoplankton production ~ 685 kcal m^{-2} yr^{-1} and allochthonous DOM content ~ 307 g C m^{-2} . Result from model.

Трофическое звено Trophic link	Продукция за счет автохтонного и аллохтонного ОМ, ккал м^{-2} год^{-1} Production at the expense of autochthonous and allochthonous OM, kcal m^{-2} yr^{-1}	Продукция за счет автохтонного ОМ, ккал м^{-2} г^{-1} Production at the expense of autochthonous OM, kcal m^{-2} yr^{-1}
Бактериопланктон Bacterioplankton	238 (170–307)	136 (68–205)
Нехищный зоопланктон Non predatory zooplankton	98 (84–112)	82 (68–96)
Хищный зоопланктон Predatory zooplankton	19 (16–21)	16 (13–18)
Зоопланктон в целом Zooplankton on the whole	58 (50–66)	48 (40–57)
Планктоноядные рыбы Planktivorous fishes	4.6 (4.0–5.3)	3.9 (3.2–4.5)
Хищные рыбы Piscivorous fishes	0.37 (0.32–0.43)	0.31 (0.26–0.37)
Рыбное сообщество Fish community	2.7 (2.3–3.1)	2.2 (1.9–2.6)

Таблица 6. Продукция гидробионтов (средние значения и пределы) в оз. Кривом за счет автохтонного и аллохтонного ОВ при продукции фитопланктона ~ 192 ккал м^{-2} год^{-1} и содержании в воде аллохтонного РОВ ~ 27 г С м^{-2} . Результаты модели.

Table 6. The hydrobiont production (average and limits) in Krivoje Lake at the expense of autochthonous and allochthonous OM at phytoplankton production ~ 192 kcal m^{-2} yr^{-1} and allochthonous DOM content ~ 27 g C m^{-2} . Result from model.

Трофическое звено Trophic link	Продукция за счет автохтонного и аллохтонного ОМ, ккал м^{-2} год^{-1} Production at the expense of autochthonous and allochthonous OM, kcal m^{-2} yr^{-1}	Продукция за счет автохтонного ОМ, ккал м^{-2} г^{-1} Production at the expense of autochthonous OM, kcal m^{-2} yr^{-1}
Бактериопланктон Bacterioplankton	60 (40–79)	38 (19–58)
Нехищный зоопланктон Non predatory zooplankton	25 (22–29)	22 (18–26)
Хищный зоопланктон Predatory zooplankton	4.9 (4.1–5.6)	4.2 (3.5–5.6)
Зоопланктон в целом Zooplankton on the whole	15 (13–17)	13 (11–15)
Планктоноядные рыбы Planktivorous fishes	1.2 (1.0–1.4)	1.0 (0.86–1.2)
Хищные рыбы Piscivorous fishes	0.096 (0.082–0.11)	0.084 (0.069–0.098)
Рыбное сообщество Fish community	0.70 (0.59–0.81)	0.61 (0.50–0.71)

Запас аллохтонного РОВ, оцененный по величинам ПО и Pt, в оз. Кривом ~ 27 г С м^{-2} , в Онежском озере ~ 54 г С м^{-2} , в Ладожском озере ~ 117 г С м^{-2} , в оз. Байкал ~ 307 г С м^{-2} . Время полного кругооборота содержащегося в воде аллохтонного РОВ за счет ассимиляции его бактериопланктоном составляет в озерах Ладожском, Онежском и Кривом ~ 2.2 – 2.8 года, в Байкале ~ 6 – 7 лет.

Согласно модели в обсуждаемых здесь озерах, как и в озерных экосистемах в целом, бактериопланктон ассимилирует в виде дериватов $\sim 45\%$ продукции фитопланктона. Нехищный зоопланктон потребляет 49–54%, оседает на дно 1–6% продукции фитопланктона. Доля осевшей продукции фитопланктона обратно связана с глубиной озера.

Бактериопланктон, утилизируя аллохтонное РОВ, является дополнительным источником энергии для зоопланктона, который, в свою очередь, служит пищевым объектом для планктоноядных рыб. Следовательно, для прогнозирования общей биологической продуктивности и продукции рыбного сообщества следует учитывать продукцию не только автотрофного планктона, но и той части гетеротрофного бактериопланктона, которая специализируется на утилизации РОВ, поступающего в водоем извне. Продукция

«первопищи» (термин, введенный Ю.И. Сорокиным (Сорокин [Sorokin], 1973), означающий продукцию фитопланктона в сумме с продукцией бактериопланктона за счет ассимиляции им аллохтонного РОВ) составляет в Байкале по данным модели ~ 770 , в Ладоге ~ 750 , в Онеге ~ 230 , в Кривом ~ 210 ккал м^{-2} год^{-1} (Табл. 2).

При сходстве трофических статусов Байкала и Ладожского озера по продукции гидробионтов на единицу площади концентрация жизни в Байкале существенно ниже, чем в Ладоге. Результаты натуральных наблюдений (Вотинцев, Поповская [Votincev and Popovskaja], 1973; Минеева и др. [Mineeva et al.], 2012; Флора и растительность озера Байкал [Flora and vegetation of the Baikal Lake]; Информационный сайт о Байкале [Informational site about Baikal]) говорят о том, что по биомассе и суточной продукции гидробионтов в единице объема воды оз. Байкал – олиготрофный водоем. Однако благодаря почти круглогодичной вегетации годовая продукция планктонных организмов на единицу площади характеризует Байкал как водоем мезотрофного класса. На этом основании Г.Г. Винберг (Винберг [Winberg], 1960) придавал Байкалу статус вторично-олиготрофного водоема. По концентрации жизни и интегральным продукционным показателям Ладожское озеро –

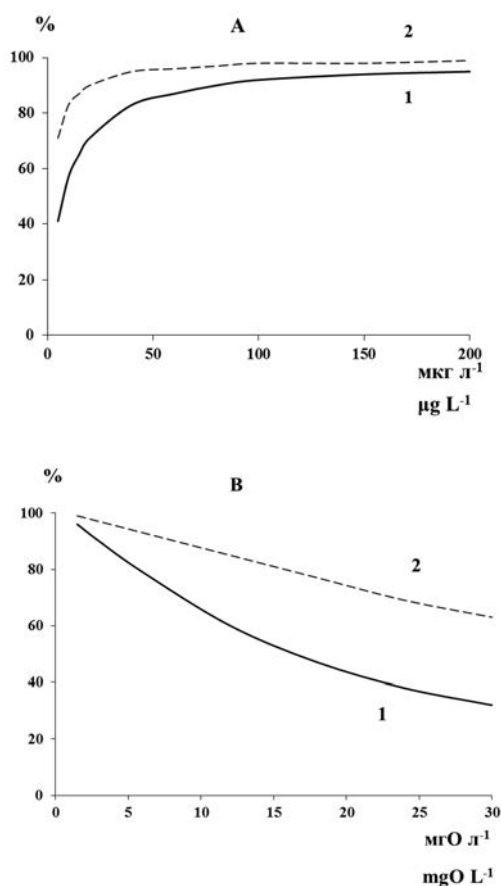


Рис. 2. Вклад автохтонного ОВ в продукцию бактериопланктона (1) и нехищного зоопланктона (2) в зависимости от содержания в воде общего фосфора (А) и перманганатной окисляемости воды (В).

Fig. 2. Contribution of autochthonous OM in bacterioplankton (1) and non predatory zooplankton production (2) in dependence on total phosphorus content (A) and permanganate oxidability of water (B).

типично мезотрофный, Онежское озеро и оз. Криное – олиготрофные водоемы (Табл. 2).

Для установления степени воздействия ТР и гуминовых соединений на вклад автохтонного и аллохтонного ОВ в продукцию гидробионтов была сконструирована модель озера с усредненными величинами входных параметров: Lat = 55° с.ш., $D_{\text{mean}} = 20$ м, ПО = 8.3 мг О л⁻¹ (Pt = 30 град.), ТР = 20 мкг/л. Удерживая концентрацию ТР постоянной (в рамках 20 мкг/л), получаем, что с возрастанием ПО от 1.5 до 30 мг О л⁻¹ (Pt от 5 до 100 град.) продукция фитопланктона снижается с 1300 до 500 ккал м⁻² год⁻¹. Вклад автохтонного ОВ в продукцию бактериопланктона уменьшается от 96 до

32%, вклад в продукцию зоопланктона – от ~100 до 63%. Остальная часть «видимой» продукции бактерий и зоопланктона восполняется за счет включения в трофическую цепь аллохтонного ОВ (Рис. 2А). По мере увеличения содержания в воде аллохтонного ОВ эффективность роста бактерий снижается от 0.42 до 0.26.

Удерживая содержание гуминовых веществ на одном уровне (ПО = 8.3 мг О л⁻¹, Pt = 30 град.), находим, что с увеличением ТР от 5 до 100 мкг/л продукция фитопланктона возрастает от 200 до 3000 ккал м⁻² год⁻¹. Вклад автохтонного ОВ в продукцию бактерий повышается от 40 до 95%, вклад в продукцию зоопланктона – от 70 до ~100%. Степень участи аллохтонного ОВ снижается соответственно от 60 до 5% и от 30% до 0% (Рис. 2В). С возрастанием продукции фитопланктона эффективность роста бактерий увеличивается от 0.28 до 0.41.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главные источники органических веществ в озерах – поступления извне с речным и дождевым стоками и продукция автотрофных организмов. В природных водах ~90% органического вещества находится в растворенном состоянии (Винберг [Winberg], 1985; Румянцев, Кондратьев [Rumjancev and Kondrat'ev], 2013; Ostapenia et al., 2009). Предполагается, что ~15% РОВ относится к лабильной фракции, доступной для бактерий (Винберг [Winberg], 1985; Søndergaard and Middelboe, 1995; Tranvik, 1988).

Часть лабильного РОВ – результат экскреции продуктов фотосинтеза клетками водорослей. Из-за высокой скорости утилизации экстрацеллюлярных продуктов гетеротрофными микроорганизмами их концентрация в воде крайне мала: < 1% общего запаса РОВ (Morana et al., 2014). Экскреция РОВ, или «внеклеточная продукция» фитопланктона, часто отождествляется с прижизненными выделениями, хотя не менее вероятна гипотеза, рассматривающая это явление как лизис гибнущих клеток водорослей (Findlay and Sinsabaugh, 2003). Независимо от природы экстрацеллюлярных продуктов их потребление гетеротрофными микроорганизмами тесно связано с их продуцированием, поэтому выделяемое фитопланктоном РОВ практически не аккумулируется в воде и поэтому не может быть количественно

измерено (Waite and Duthie, 1975; Iturriaga and Hoppe, 1977; Weibe and Smith, 1977; Cole et al., 1982). Измерению подлежит только скорость утилизации «внеклеточной продукции» бактериями, и это стало возможным только после внедрения в практику производственной гидробиологии радиоуглеродного метода в сочетании с мембранной фильтрацией. С помощью ^{14}C было установлено, что «внеклеточная продукция» фитопланктона эквивалентна скорости ассимиляции бактериями растворенных продуктов фотосинтеза (Derenbach and Willams, 1974; Larson and Hagström, 1979; Wolter, 1982; Бульон [Bouillon], 1988).

Предпринимались попытки оценить содержание лабильного РОВ в воде по величине БПК при длительной экспозиции замкнутых сосудов (Винберг [Winberg], 1985; Соколов [Sokolov], 2013, Волкова [Volkova], 2015), однако результаты дали лишь ориентировочное представление о количестве РОВ с пограничными свойствами, присущими соединениям с разной степенью лабильности и устойчивости к минерализации.

Преобладающая часть РОВ – аллохтонного происхождения и относится к категории веществ, устойчивых к бактериальной деструкции. К устойчивым веществам относятся также гуминовые соединения, которые в большинстве природных вод составляют ~50%, а в сильно окрашенных водах – до 90% РОВ (Hessen and Tranvik, 1998; Румянцев, Кондратьев [Rumjancev and Kondrat'ev], 2013).

Аллохтонное РОВ представляет собой важный источник энергии в полигуменных озерах, близких к дистрофному типу, и водохранилищах с большой водосборной площадью. Для этих вод свойственна очень высокая цветность воды и превышение деструкции органического вещества над первичной продукцией, что отрицательно сказывается на качестве воды и приводит к обеднению видового состава водных сообществ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке ОБН по теме № 01201351192 и гранта РФФИ № 14-04-00207.

ЛИТЕРАТУРА

Alimov A.F. and Golubkov S.M. (Ed.) 2012. Dynamics of biotic diversity and bioresources in continental water bodies. Nauka, Saint Petersburg, 369 p. [In Russian].

Ashhepkova L.Ja. 2002. The use software package Stella for modelling of the complex system. Far Eastern University, Vladivostok, 27 p. [In Russian].

Baines S.B. and Pace M.L. 1991. The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: Patterns across marine and freshwater systems. *Limnology and Oceanography*, 36: 1078–1090.

Bano N., Moran M.A. and Hodson R.E. 1997. Bacterial utilization of dissolved humic substances from a freshwater swamp. *Aquatic Microbial Ecology*, 12(3): 233–238.

Berggren M., Laudon H. and Jansson M. 2010. Bacterial utilization of imported organic material in three small nested humic lakes. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 30(9): 1393–1396.

Biddanda B., Ogdahl M. and Cotner J. 2001. Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters. *Limnology and Oceanography*, 46(3): 730–739.

Bird D.F. and Kalff J. 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41: 1015–1023.

Bouillon V.V. 1988. Extracellular production of the phytoplankton and methods its investigation. *Hydrobiological Journal*, 24(3): 64–73. [In Russian].

Bussmann I. 1999. Bacterial utilization of humic substances from the Arctic Ocean. *Aquatic Microbial Ecology*, 19(6): 37–45.

Cole J.J. 1999. Aquatic microbiology for ecosystem scientists: new and recycled paradigms in ecological microbiology. *Ecosystems*, 2: 215–225.

Cole J.J., Findlay S. and Pace M.L. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system over-view. *Marine Ecology Progress Series*, 43: 1–10.

Cole J.J., Likens G.E. and Strayer D.L. 1982. Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important carbon source for planktonic bacteria. *Limnology and Oceanography*, 27: 1080–1090.

Del Giorgio P.A. and Cole J.J. 1998. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annual Review of Ecological Systems*, 29: 503–541.

Del Giorgio P.A. and Peters R.H. 1994. Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: influence of lake trophic and dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography*, 39: 772–787.

Derenbach J.B. and Willams P.J. 1974. Autotrophic and bacterial production: fractionation of planktonic population by differential filtration of samples from English Channel. *Marine Biology*, 25: 263–269.

Drachev S.M. 1964. The pollution control of industrial and domestic draining. Nauka, Moscow, 274 p. [In Russian].

Filatov N.N. (Ed.) 1999. Onega Lake. Ecological problems. Karelian Research Centre of the RAS, Petrozavodsk, 259 p.

- Findlay S.E.G. and Sinsabaugh R.L. (Ed.) 2003.** Aquatic ecosystems: interactivity of dissolved organic matter. Academic Press, San Diego, 512 p.
- Flora and vegetation of the Baikal Lake,** www.baikal-center.ru.
- Häkanson L. and Boulion V.V. 2002.** The lake foodweb – modelling predation and abiotic/biotic interactions. Backhuys Publishers, Leiden, 344 p.
- Hessen D. and Tranvik L. (Eds.) 1998.** Aquatic humic substances – ecology and biogeochemistry. Springer, Berlin, 346 p.
- Informational site about Baikal,** www.ozerobaikal.info
- Inkina G.A. 1979.** Rate of the oxygen consumption by bacterioplankton. In: experimental and field investigation of the biological basis of lake productivity. Zoological Institute of the RAS, Saint Petersburg: 103–120.
- Iturriaga R., Hoppe H. 1977.** Observations of heterotrophic activity on photoassimilation organic matter. *Marine Biology*, 40(2): 101 – 108.
- Ivanova M.B. 1985.** Production of the planktonic Crustacea. Zoological Institute of the RAS, Saint Petersburg, 222 p. [In Russian].
- Jones R.I. 1992.** The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia*, 229: 73–91.
- Kaufman Z.S. (Ed.) 1990.** Ecosystem of Onega Lake and tendency of its change. Nauka, Leningrad, 264 p. [In Russian].
- Klekovskij R.Z. and Menshutkin V.V. 2003.** Ecological modelling in terms of the Stella. Polish Academy of Sciences, Dzekanov Lesny, 159 p. [In Russian].
- Kritzberg E.S., Cole J.J., Pace M.M. and Graneli W. 2005.** Does autochthonous primary production drive variability in bacterial metabolism and growth efficiency in lakes dominated by terrestrial C inputs? *Aquatic Microbial Ecology*, 38: 103–111.
- Kulikova T.P., Kustovljankina N.B. and Sjarki M.T. 1997.** Zooplankton as ecosystem component of the Onega Lake. Karelian Research Centre of the RAS, Petrozavodsk, 112 p. [In Russian].
- Kuznecov S.I. 1970.** Microflora of lakes and its geochemical activities. Nauka, Saint Petersburg, 440 p. [In Russian].
- Larson U. and Hagström A. 1979.** Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Marine Biology*, 52(3): 199–206.
- Letanskaja G.I. 2002.** Structural and functional indicators of Ladoga Lake phytoplankton in modern conditions. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. Institute of Limnology of the RAS, Saint Petersburg, 26 p. [In Russian].
- Lozovik P.A. and Musatova M.V. 2013.** Separation of organic materials of nature waters into autochthonous and allochthonous components by diethylaminoethyl-cellulose adsorption. *Bulletin MSRU. Series Natural Sciences*, 3: 63–68. [In Russian].
- Lozovik P.A., Ryzhakov A.V. and Sabylina A.V. 2011.** The processes of transformation, cycle, and formation of the matter in natural waters. *Transactions of Karelian Research Centre of the RAS*, 4: 21–28. [In Russian].
- Menshutkin V.V. 2010.** The workmanship of modelling. Karelian Research Centre of the RAS, Petrozavodsk, 419 p. [In Russian].
- Meshherjakova A.I. 1975.** Primary production in the Baikal. In: Circulation of matter and energy in lake waterbodies. Nauka, Novosibirsk: 20–27. [In Russian].
- Mineeve N.M., Shhur L.A. and Bondarenko N.A. 2012.** The functioning of phytoplankton in large freshwater systems under different provision by resources. *Hydrobiological journal*, 48(3): 21–33. [In Russian].
- Moran M.A. and Hodson R.E. 1990.** Bacterial production on humic and nonhumic components of dissolved organic carbon *Limnology and Oceanography*, 35: 1744–1756.
- Morana C., Sarmiento H., Descy J.P., Gasol J.M., Borges A.V., Bouillon S., and Darchambeau F. 2014.** Production of dissolved organic matter by phytoplankton and its uptake by heterotrophic prokaryotes in large tropical lakes. *Limnology and Oceanography*, 59(4): 1364–1375.
- Ostapenia A.P., Parparov A., Berman T. 2009.** Lability of organic carbon in lakes of different trophic status. *Freshwater Biology*, 54: 1312–1323.
- Rumjancev V.A. and Kondrat'ev S.A. (Eds.) 2013.** Ladoga. Institute of Limnology of the RAS, Saint Petersburg, 568 p. [In Russian].
- Rumjancev V.A. and Kuderskij L.A. 2010.** Ladoga Lake: overall performance of the ecological status. *Society. Environment. Development (Terra Humana)*, 1: 171–182. [In Russian].
- Skopincev B.A. and Bakulina A.G. 1966.** Organic matter in water of the Rybinskoe reservoir in 1964. In: Production and cycle of organic matter in inner waterbodies. Nauka, Moscow–Leningrad: 3–52. [In Russian].
- Skopincev B.A. and Goncharova I.A. 1987.** The use of meanings of relation different organic matter indicators in natural water for its qualitative assessment. In: Modern problems of the regional and applied hydrochemistry. Gidrometeoizdat, Leningrad: 95–117. [In Russian].
- Sokolov D.I. 2013.** Effect of reservoirs on oxidability and color change in river water (in terms of water-supply source for Moscow). Candidate of Biological Sciences thesis. Moscow State University, Moscow, 179 p. [In Russian].
- Søndergaard M and Middelboe M. 1995.** A cross-system analysis of labile dissolved organic carbon. *Marine Ecology Progress Series*, 118: 283–294.
- Søndergaard M., Riemann B. and Jørgensen N.O.G. 1985.** Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production. *Oikos*, 45(3): 323–332.

- Sorokin Ju.I. 1973.** Primary production in seas and oceans. *General ecology. Biocoenology. Hydrobiology*, **1**: 7–46. [In Russian].
- Tranvik L.J. 1988.** Availability of dissolved organic carbon for planktonic bacteria in oligotrophic lakes of differing humic content. *Microbial Ecology*, **16**(3): 311–322.
- Tranvik L.J. 1992.** Allochthonous dissolved organic matter as an energy source for pelagic bacteria and the concept of the microbial loop. *Hydrobiologia*, **229**: 107–114.
- Tulonen T. 2004.** Role of allochthonous and autochthonous dissolved organic matter (DOM) as a carbon source for bacterioplankton in boreal humic lakes. Helsinki University, Helsinki, 32 p.
- Volkova S.S. 2015.** Physicochemical features of organic matter composition and carbonate system formation in little lakes of Western Siberia. Candidate of Biological Sciences thesis. Tyumen State University, Tyumen, 108 p. [In Russian].
- Votincev K.K. and Popovskaja G.I. 1973.** About organic matter circulation in Baikal Lake. In: Circulation of matter and energy in lakes and reservoirs. Limnological Institute of the Siberian branch of the Academy of Sciences USSR, Listvenichnoe na Baikale: 75–77. [In Russian].
- Waite D.T. and Duthie H.C. 1975.** Heterotrophic utilization of phytoplankton metabolites by the microbiota of Sunfish Lake, Ontario. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, **19**(1): 672–681.
- Weibe W.J. and Smith D.F. 1977.** Direct measurement dissolved organic matter released by phytoplankton and incorporation by microheterotrophs. *Marine Biology*, **42**(3): 213 – 223.
- Wetzel R.G., Rich P.H., Miler M.C. and Allen H.L. 1972.** Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in a temperate hard water lake. *Memorie Istituto Italiano di Idrobiologia*, **29**: 185–243.
- Winberg G.G. 1960.** Primary production of water bodies. Academy of Science Belorussian SSR, Minsk, 329 p. [In Russian].
- Winberg G.G. (Ed.) 1975.** Biological productivity of northern lakes Krivoje and Krugloe. Nauka, Leningrad, 228 p. [In Russian].
- Winberg G.G. (Ed.) 1985.** Ecological system of the Naroch lakes. Belarussian State University, Minsk, 303 p.
- Wolter K. 1982.** Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton population. *Marine Ecology Progress Series*, **17**(3): 287–293.

Представлена 23 января 2017; принята 11 апреля 2017.