

УДК 574

РЕГУЛИРОВАНИЕ ЗООПЛАНКТНОМ РОСТА БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА И ПРОЗРАЧНОСТИ ВОДЫ ВОДОЕМОВ, ЗАГРЯЗНЕННЫХ БИОГЕНАМИ

© 2011 г. П. И. Погожев, Т. Н. Герасимова

Институт водных проблем Российской академии наук

119333 Москва, ул. Губкина, 3

Поступила в редакцию 16.03.2010 г.

Проведены экспериментальные исследования на подмосковном водоеме и в проточной системе на территории удобряемых сельскохозяйственных полей. Показано, что в условиях высокой биогенной нагрузки, при концентрации $P_{\text{общ}} = 0.14$ мг P/л, $P_{\text{мин}} = 0.07$ мг P/л, отношении N : P = 7.9 : 1 в начале летнего периода и отсутствии планктоядных рыб зоопланктон регулировал развитие фитопланктона и способствовал сохранению высокой прозрачности воды. При отношении биомассы растительного зоопланктона к биомассе съедобного фитопланктона от 0.6 до 42.2 зоопланктон способен за сутки снижать съедобную часть фитопланктона. Основу в потреблении съедобной фракции биомассы фитопланктона составляли крупноразмерные фильтраторы *Daphnia longispina*.

Ключевые слова: зоопланктон, фитопланктон, биоманипуляция, прозрачность воды.

Интенсивное поступление в водоемы биогенных веществ (БВ) и пресс ихтиофауны часто приводят к изъятию крупных форм зоопланктона, усилению процессов “цветения” фитопланктона, уменьшению прозрачности воды, заморным явлениям, изменению структуры водной экосистемы. Управление пищевыми цепями, обычно называемое биоманипуляцией, при использовании зоопланктона в качестве природного фильтра, подавляющего процессы цветения, — составная часть природоохраняющих мероприятий в мире [12]. В этом случае главная цель биоманипуляции в некоторых водоемах, используемых для рекреационных целей, — контроль или, скорее, снижение биомассы водорослей за счет высокой численности фитофагов [10]. Исследования, проведенные в эвтрофных водоемах, при разделении трофических звеньев зоопланктона и ихтиофауны с использованием мезокосмов показали, что крупные фильтраторы *Daphnia longispina* способны контролировать развитие цианобактерий, которые ранее называли синезелеными водорослями, и продлевать фазу “чистой воды” [6, 7]. Одним из методов для защиты форм зоопланктона, потребляющих фитопланктон, были проточные экосистемы для наращивания численности фильтраторов-фитофагов при изоляции ихтиофауны. В условиях проточных экосистем крупноразмерные кладоцеры *Daphnia magna*, *Simoscephalus vetulus* при изоляции рыб были способны подавлять развитие цианобактерий, что позволило предотвратить активное цветение последних на Патриарших и Чистых прудах [2, 3, 8].

Цель работы состояла в оценке роли зоопланктона в развитии фитопланктона и сохранении прозрачности воды при высокой биогенной нагрузке водоемов в отсутствие рыб планктофагов.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования был подмосковный пруд на территории удобряемых сельскохозяйственных полей. Акватория водоема — 100 м², средняя глубина 2, максимальная 4 м. Исследуемый водоем сообщался с прилегающим к нему вспомогательным водоемом — проточной системой (в дальнейшем называемым проточной системой) с площадью поверхности 8 м², средней глубиной 0.75 м. Рабочий объем последнего — 6 м³, полная замена объема воды в нем происходила в течение 2 ч. В пруду обитали четыре взрослых леща (*Abramis brama* L.), пища которых — беспозвоночные бентоса. Вода из водоема в проточную систему поступала с помощью насоса через губчатый фильтр и перетекла в водоем. Для наращивания биомассы прикрепленных форм фильтраторов *Simoscephalus vetulus* в проточной системе укоренялись высшие водные растения: камыш озерный, рогоз узколистный, рогоз широколистный, аир ирный, элодея канадская. Измерения химических показателей и отбор проб в водоеме и проточной системе проводили еженедельно (с 6 июля по 21 сентября 2006 г.). В период исследований температуру воды T_w , концентрацию растворенного O₂ измеряли с помощью прибора Water quality checker U-10 (фирма Horiba,

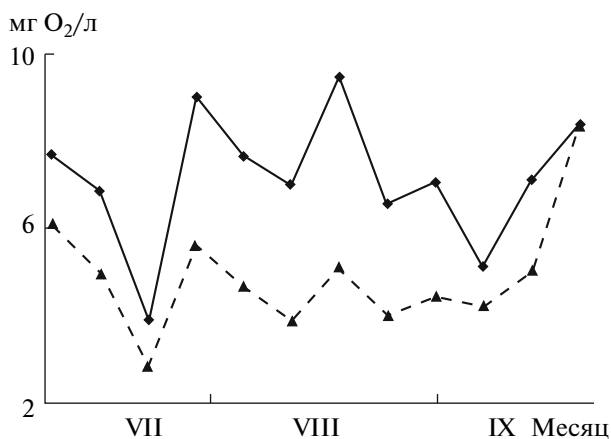


Рис. 1. Изменения концентраций растворенного кислорода O_2 в поверхностном слое водоема (сплошная кривая) и вспомогательном водоеме — проточной системе (штриховая).

Япония). В водоеме и проточной системе измерения проводили послойно до дна (через 20 см). Прозрачность воды измеряли с помощью диска Секки. Отбор проб воды для определения концентраций БВ, фитопланктона, Хл “а” и феофитина проводили батометром с глубины 20 см из водоема и проточной системы. Пробы воды из водоема для оценки ракообразного зоопланктона отбирали планктонной сетью Апштейна из капронового газа № 77. Для учета мелких форм коловраток применяли трубчатый батометр, вырезающий столб воды от поверхности до глубины 100 см. Пробы зоопланктона в проточной системе отбирали с помощью емкости объемом 100 мл из пяти точек. Затем сливали в одну интегральную пробу до объема 0.5 л. Пробы фито- и зоопланктона фиксировали формалином. Отобранные пробы в течение 1–2 ч анализировали на содержание концентрации форм азота и фосфора, Хл “а” и феофитина. Для этого часть воды пропускали через стеклянный фильтр и в фильтрате определяли концентрации аммония. Остальную воду фильтровали через фильтр “Владипор” с диаметром пор 0.45 мкм. Для определения Хл “а” и феофитина воду с водорослями растирали в ступке с наждачным порошком в 90%-ном растворе ацетона. Затем смесь центрифугировали, после чего в прозрачном растворе определяли спектрофотометрически. Для определения концентрации нитритов использовали реактив Грисса, нитратов — салицилат натрия, аммония — реактив Несслера, фосфора минерального — молибдат аммония в присутствии аскорбиновой кислоты. $P_{общ}$ и $N_{общ}$ определяли после сжигания пробы в автоклаве с персульфатом калия. Массу фитопланктона и коловраток оценивали методом геометрического подобия. Вес ракообразных вычисляли на основе зависимости массы от длины тела планктонных животных [1].

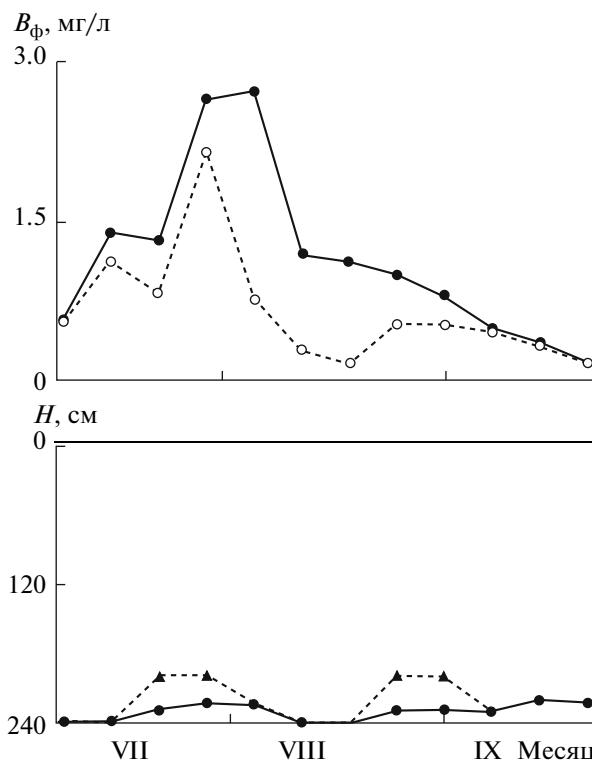


Рис. 2. Динамика биомассы фитопланктона V_{Φ} (сплошная кривая), съедобной части фитопланктона (штриховая) и прозрачность воды H водоема (дно — сплошная жирная кривая, прозрачность — штриховая, поверхность водоема — тонкая).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Водоем

Средняя T_w толщи воды с 6 по 27 июля была выше $20^{\circ}C$. Максимальное значение T_w , зарегистрированное 13 июля, достигало $23.4^{\circ}C$ на поверхности, в придонных слоях (на глубине 2 м) — снижалось до $22.6^{\circ}C$. Средние значения T_w толщи воды в августе изменялись от 16.2 до $18.5^{\circ}C$, в сентябре — от 16.7 до $12.4^{\circ}C$. Наименьшие значения растворенного кислорода O_2 (3.9 и 3.4 мг/л) в поверхностных и придонных слоях соответственно были отмечены 20 июля (рис. 1). В период исследования прозрачность воды составляла >2 м. Различия между глубиной водоема и прозрачностью воды (30 см) отмечено с 20 по 27 июля и с 24 по 31 августа. В остальной период исследования прозрачность воды достигала дна (рис. 2).

Максимальное значение $P_{общ}$ (0.14 мг P/л) в воде отмечено 6 июля. В период исследования концентрации $P_{мин}$ постоянно регистрировались в воде водоема. С 6 по 27 июля значения $P_{мин}$ составляли 0.05 – 0.07 мг P/л. При этом 20 июля концентрация $P_{мин}$ (0.06 мг P/л) составляла 100% $P_{общ}$. 3 августа значение $P_{мин}$ равнялось 0.03 мг P/л, с 10 августа по 21 сентября — 0.01 мг P/л (рис. 3).

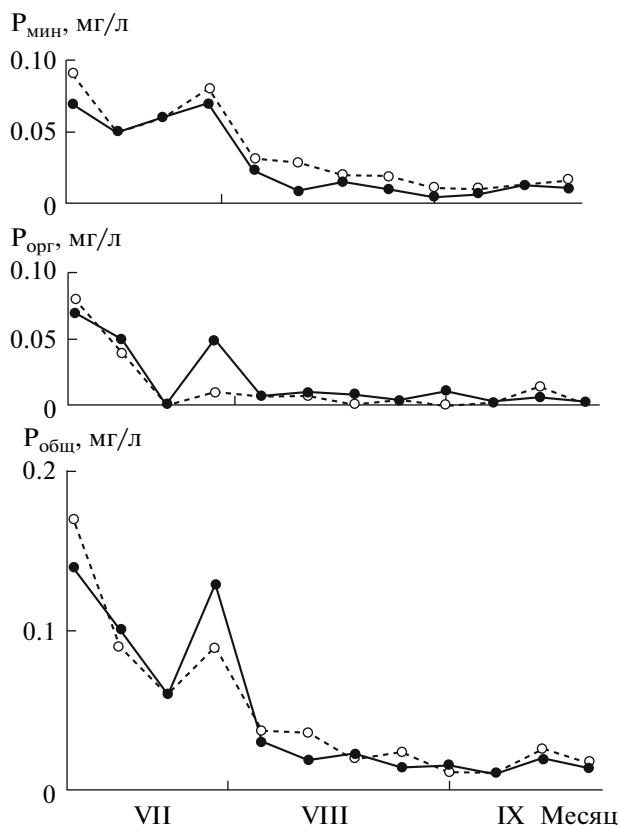


Рис. 3. Изменения концентраций форм P, мг P/л, в водоеме (сплошная кривая) и вспомогательном водоеме – проточной системе (штриховая).

Увеличение концентрации $N_{\text{общ}}$ с 1.10 до 2.70 мг N/л (максимальное значение) отмечено с 6 по 27 июля. Изменения концентраций нитратов NO_3^- в водоеме характеризовались двумя максимумами. Первый (1.60 мг N/л) зарегистрирован 13 июля, второй (1.17 мг N/л) – 10 августа. Максимальная концентрация нитритов NO_2^- (0.04 мг N/л) отмечена 17 августа.

Наибольшее значение аммония NH_4^+ (0.79 мг N/л) в воде пруда зарегистрировано 3 августа (рис. 4). Отношение N : P 6 июля составляло 7.9, с 3 по 10 августа возрастало до максимальных значений – с 65 до 105. Максимальные концентрации Хл “а” (13.0 мкг/л) отмечены 27 июля, феофитина (6.1 мкг/л) – 24 августа.

В сообществе фитопланктона водоема в период исследования зарегистрированы 33 таксономические единицы Chlorophyta, 21 – Diatomea, 4 – Euglenophyta, по 1 представителю Dinophyta и Chrysophyta, 5 – Cyanophyta. Численность фитопланктона с 6 по 20 июля возрастала с 2.8 до 12.0 млн. кл/л, а доля зеленых водорослей снижалась с 89 до 36%. Максимум численности водорослей (39.2 млн. кл/л) зарегистрирован 3 августа. При этом единственный

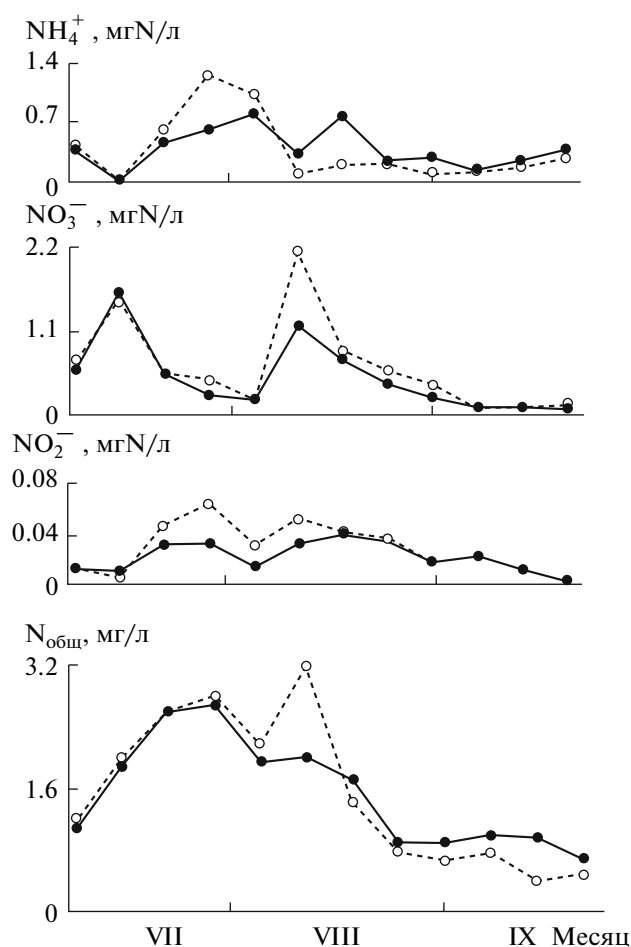


Рис. 4. Изменения концентраций форм N, мг N/л, в водоеме (сплошная кривая) и вспомогательном водоеме – проточной системе (штриховая).

представитель цианобактерий – *Aphanizomenon flexuosum* и коккоидные формы зеленых водорослей составляли соответственно 74 и 24% численности фитопланктона.

Биомасса фитопланктона $B_{\text{ф}}$ с 6 по 27 июля возрастала с 0.56 до 2.65 мг/л. При этом доля зеленых водорослей снижалась с 75 до 32% $B_{\text{ф}}$. Максимальная биомасса диатомовых (0.83 мг/л) при доминировании до 99% *Cocconeis placentula* отмечена 27 июля. С 6 июля по 7 сентября *A. flexuosum* составляла 100% биомассы цианобактерий. Максимальное значение $B_{\text{ф}}$ (2.72 мг/л), зарегистрированное 3 августа, определено при наибольшей биомассе *A. flexuosum* (1.97 мг/л). В это же время было зарегистрировано наибольшее число нитей *A. flexuosum* (417 нитей/мл), среди которых 75% общего количества и 95% биомассы были в диапазоне от 150 до 600 мкм (рис. 2, 5). С 3 по 17 августа водоросли *A. flexuosum* составляли от 72 до 87% $B_{\text{ф}}$. Наименьшее значение $B_{\text{ф}}$ (0.16 мг/л) было зарегистрировано 21 сентября. При этом зеленые и хризофитовые водоросли Mal-

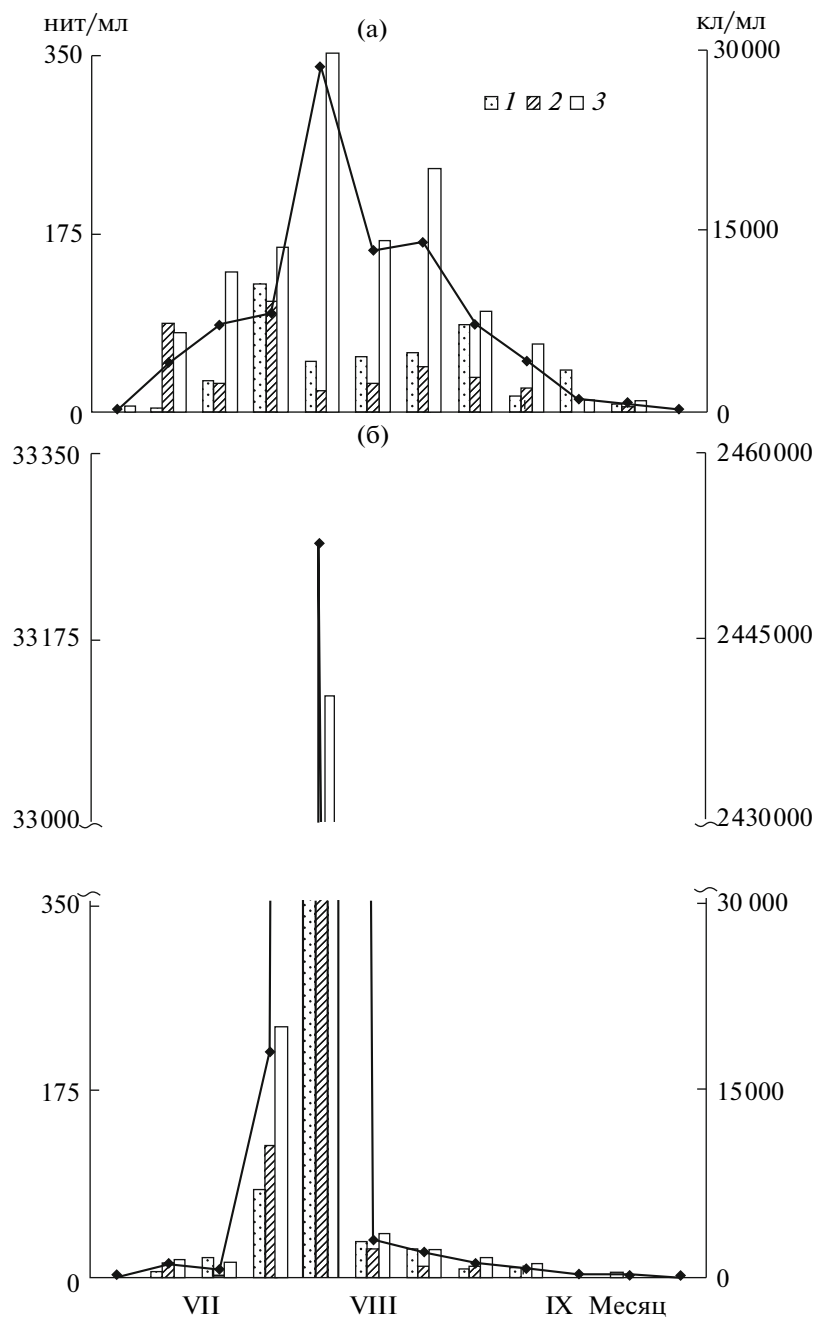


Рис. 5. Численность нитей различных размерных групп и число клеток *Aphanizomenon flexuosum* (кривая) в водоеме (а) и вспомогательном водоеме – проточной системе (б). Длина нитей: 1 – <30, 2 – 30–60, 3 – 60–600 мкм.

lomonas sp. составляли 38 и 40% B_{ϕ} , биомасса *A. flexuosum* была <1% B_{ϕ} .

Высшая водная растительность в водоеме была развита слабо и регистрировалась лишь в придонном 20-см слое со второй половины августа.

Для оценки способности растительного зоопланктона снижать биомассу водорослей фитопланктон по размерному составу был разделен на съедобный (<40 мкм) и несъедобный (>40 мкм). К

съедобной части биомассы *A. flexuosum* относили нити размером <30 мкм.

С 6 по 27 июля съедобная часть биомассы водорослей возрастала от 0.55 до 2.14 мг/л и составляла 98–63% B_{ϕ} (рис. 2). В этот период биомасса зеленых и хризодитовых водорослей составляла соответственно 78–39 и 35–15% съедобной фракции фитопланктона. Среди зеленых *Coenococcus planctonicus* и *C. rugenoidosa* с размерами клеток 8 и 6 мкм соответственно составляли до 65 и 32% их биомассы.

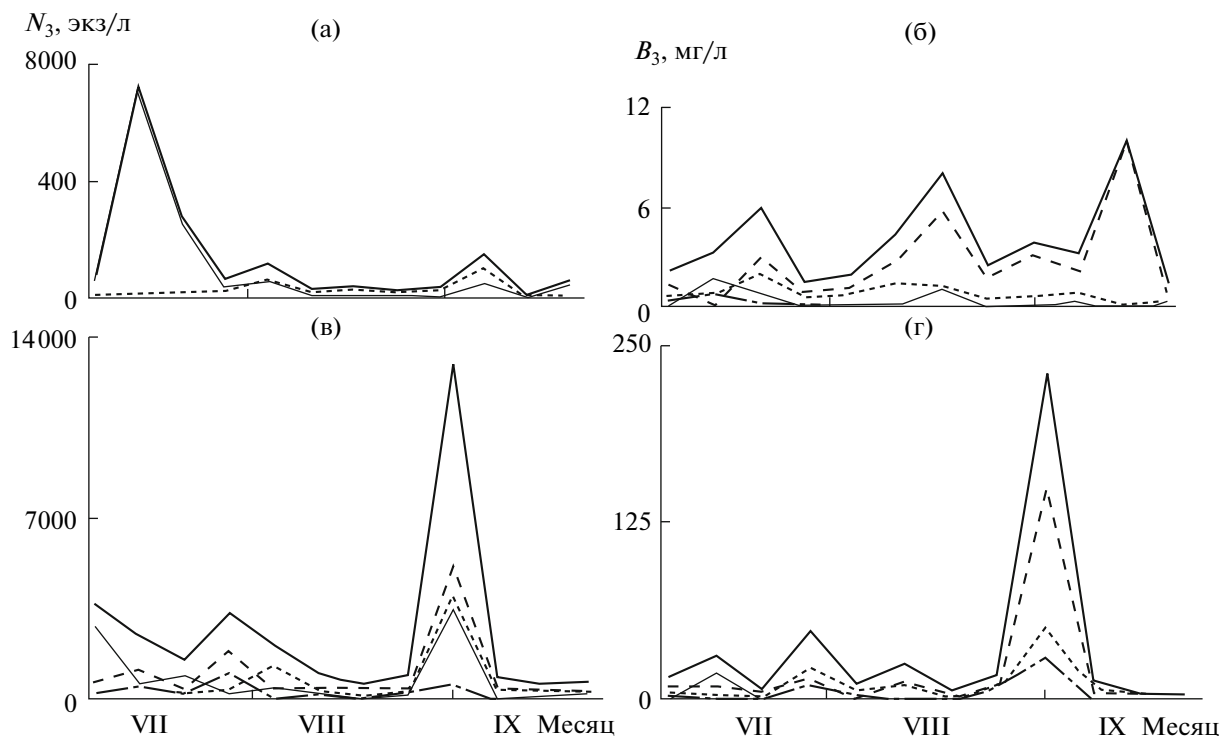


Рис. 6. Численность N_z и биомасса B_z зоопланктона в водоеме (а, б) и вспомогательном водоеме – проточной системе (в, г). Сплошные жирные кривые – общие показатели, тонкие – коловратки, штриховые – кладоцеры, точечные – копеподы, штрихпунктирные – остракоды.

Chlamidomonas sp. – одиночные жгутиковые клетки размером 8 мкм и *Pediastrum boreanum*, ценобии которых имели размеры 5–40 мкм, среднюю длину 22 мкм, составляли соответственно до 66 и 11% биомассы зеленых. Водоросли *Mallomonas* sp. – свободноплавающие, жгутиковые, каплеобразной формы клетки длиной 12 мкм – составляли 100% биомассы хризофитовых.

Анализ динамики B_{ϕ} показывает возрастание несъедобной части водорослей с 3 по 17 августа за счет развития *A. flexuosum*. При биомассе последней 1.97–0.92 мг/л ее съедобная часть составляла лишь 0.7–1.7%. В этот период съедобная биомасса фитопланктона снижалась с 0.76 до 0.16 мг/л, а ее доля – с 30 до 14% B_{ϕ} . Зеленые и диатомовые водоросли составляли соответственно 89–53 и 8–41% съедобной фракции фитопланктона. При этом коккоидные формы с размером клеток 4–5 мкм и *Chlamidomonas* sp. составляли соответственно 80–19 и 43–22% биомассы зеленых, *C. placentula* длиной клеток 40 мкм – 99–94% диатомовых водорослей. В этот период прозрачность воды достигала дна (225–241 см).

С 24 августа по 21 сентября съедобная часть биомассы фитопланктона снижалась от 0.52 до 0.16 мг/л, а ее доля возрастала с 53 до 100% B_{ϕ} . Диатомовые составляли 71–21% съедобной биомассы фитопланктона, из которых *C. placentula* составляла 94–98%. Вклад зеленых составлял 15–38% съедоб-

ной биомассы водорослей, из них *Chlamidomonas* sp. и коккоидные формы составляли 51–33 и 20–47% соответственно.

В сообществе исследованного зоопланктона водоема зарегистрированы 6 таксономических единиц коловраток, 4 вида кладоцер, 2 – копепод и остракоды. Кладоцеры были представлены мелко-размерными *Alona rectangula*, *Ceriodaphnia affinis*, *Chydorus sphaericus*, длина которых не превышала 0.6 мм, и крупноразмерными фильтраторами *Daphnia longispina*. С 6 по 20 июля коловратки доминировали по численности зоопланктона N_z (рис. 6). Его максимальное количество (7.2 тыс. экз/л) отмечено 13 июля (рис. 6). Коловратки составляли 97% N_z при развитии *Keratella cochlearis cochlearis* (7.0 тыс. экз/л). С 20 июля по 14 сентября копеподы *Eudiaptomus gracilis* и *Mesocyclops leuckarti* составляли 52–73% N_z . Наибольшая численность остракод, зарегистрированная 6 июля, равнялась 19 экз/л, или 2% N_z . Их размеры составляли 0.3–0.6 мм.

Биомасса исследованного зоопланктона B_z изменялась от 1.39 до 10.16 мг/л. Биомасса растительного зоопланктона составляла 43–100% B_z . Крупноразмерные кладоцеры *D. longispina* были зарегистрированы в водоеме в период всего исследования и составляли 49–98% биомассы растительного зоопланктона. Только 13 июля биомасса особей *D. longispina* (0.16 мг/л) составляла 5% B_z и 11% биомассы растительного зоопланктона. В

Биомасса растительного зоопланктона $B_{з\text{раст}}$, съедобной части фитопланктона $B_{ф\text{съед}}$, мг/л, и потребление растительным зоопланктоном съедобной части биомассы фитопланктона C , мг/(л сут), в водоеме в 2006 г. (прочерк — не обнаружены)

| Показатели | 6.07 | 13.07 | 20.07 | 27.07 | 3.08 | 10.08 | 17.08 | 24.08 | 31.08 | 7.09 | 14.09 | 21.09 |
|-------------------------------------|------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|------|-------|-------|
| $B_{з\text{раст}}/B_{ф\text{съед}}$ | 3.9 | 1.2 | 5.1 | 0.6 | 2.4 | 14.1 | 42.2 | 4.4 | 7.4 | 7.4 | 32.2 | 8.5 |
| $B_{ф\text{съед}}$ | 0.55 | 1.12 | 0.83 | 2.14 | 0.76 | 0.28 | 0.16 | 0.53 | 0.52 | 0.44 | 0.32 | 0.16 |
| Зоопланктон растительный (C) | 2.02 | 1.41 | 3.77 | 1.18 | 1.5 | 3.52 | 6.8 | 2.3 | 3.95 | 2.66 | 11.47 | 0.98 |
| <i>D. longispina</i> (C) | 1.44 | 0.18 | 3.45 | 0.87 | 1.35 | 3.32 | 6.64 | 2.08 | 3.22 | 2.5 | 11.44 | 0.79 |
| Мелкие клadoцеры (C) | — | — | 0.01 | 0.09 | 0.06 | 0.07 | 0.02 | 0.05 | 0.66 | 0.03 | 0.001 | 0.002 |
| Остракоды (C) | 0.5 | 1.12 | 0.16 | 0.17 | — | — | — | 0.13 | — | — | — | 0.05 |
| <i>Eu. gracilis</i> (C) | 0.07 | 0.04 | 0.13 | 0.04 | 0.06 | 0.12 | 0.13 | 0.03 | 0.06 | 0.08 | 0.02 | 0.11 |
| Коловратки (C) | 0.01 | 0.07 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.09 | 0.01 | 0.09 |

это время биомасса крупноразмерных хищных *Asplanchna brightwelli* и остракод составляла соответственно 48 и 22% B_3 .

Максимальная биомасса хищных особей *M. leuckarti*, возможных регуляторов численности фильтраторов-фитофагов, была зарегистрирована 20 июля и составляла 0.92 мг/л. В остальной период биомасса последних не превышала 0.49 мг/л. В водоеме личинки стрекоз и гидры обнаружены не были.

На основе полученных данных по динамике численности и биомассы фито- и зоопланктона оценивалась способность растительного зоопланктона контролировать съедобную часть фитопланктона в водоеме в отсутствие прессы ихтиофауны. При расчете потребления зоопланктоном фитопланктона принималось, что особи *D. longispina* и *Ch. sphaericus* сырой массой 1 мг способны за сутки потребить 1.150 и 1.563 мг съедобного фитопланктона соответственно [9]. Суточное потребление фитопланктона — 1 мг мелкоразмерных особей *A. gestangula*, *C. affinis* и *Ostracoda* приравнивалось к показателям для *Ch. sphaericus*. Суточный рацион *Eudiaptomus gracilis* соответствовал 12.5, мелких коловраток — 33.5% их веса [4, 11]. Рассчитанные значения суточного потребления водорослей растительным зоопланктоном C были выше биомассы съедобной фракции фитопланктона в 1.2–42.5 раз, лишь 27 июля данное отношение составляло 0.6 (таблица). Полученные значения свидетельствуют о том, что зоопланктон за сутки способен был потребить съедобную биомассу планктонных водорослей. Основную долю (71–100%) в потреблении последней составляли особи *D. longispina*. Только 13 июля вклад особей *D. longispina* и остракод составлял соответственно 13 и 79% суточного потребления съедобной биомассы фитопланктона растительным зоопланктоном. В период исследования мелкие клadoцеры, особи *Eu. gracilis* и коловратки способны были потребить за сутки лишь 0–17, 0.2–5 и 0.1–9% съедобной части фитопланктона соответственно. В популяции

D. longispina особи длиной 1.5–2.1 мм составляли до 14–77% размерного состава. В высокотрофных водоемах Чистые и Патриаршие пруды в условиях прессы рыб наибольший размер особей *D. longispina* не превышали 1.1 мм [2, 8].

Анализ состава особей *D. longispina* в исследуемом водоеме показал, что их средняя плодовитость не превышала одного, максимальная — двух яиц на самку. Последняя была зарегистрирована 3 августа при наибольшем развитии *A. flexuosum*. В то же время повышение плодовитости могло происходить за счет повышения пищевой обеспеченности для *D. longispina* и связано с тем, что со сдвигом в неделю назад, 27 июля, отношение биомассы растительного зоопланктона к съедобной биомассе фитопланктона (0.6) было минимальным (таблица).

Зарегистрированное наибольшее количество нитей *A. flexuosum* (417 нитей/мл) при наибольшей биомассе этих водорослей и прозрачности воды, достигающей дна, не было критическим для остановки роста и репродукции и, в конечном счете, вымирания *D. longispina*. Исследованиями показано, что скорость роста у четырех видов *Daphnia* становится отрицательной при возрастании концентраций нитей до 67 тыс/мл [13]. Количество последних было в 160 раз выше по сравнению с максимальным числом нитей в исследуемом водоеме. В гиперэвтрофных озерах количество нитей водорослей может достигать 150 тыс/мл [14].

Низкая плодовитость *D. longispina* в исследуемом водоеме — отклик популяции на низкую пищевую обеспеченность. В эвтрофном водоеме (Ярославская обл.) при биомассе фитопланктона 35 мг/л и доминировании зеленых водорослей (до 84% $B_{ф}$) плодовитость особей *D. longispina* достигала 8 яиц на самку, биомасса — 16 мг/л. Далее, после нереста при выходе большого количества молоди рыб происходило выедание особей *D. longispina* и развитие биомассы *Anabaena flos-aquae* (до 11.2 мг/л), что привело к снижению прозрачности воды в три раза — до 15 см [7].

Вспомогательный водоем — проточная система

Динамика изменения T_w в поверхностном слое воды вспомогательного водоема — проточной системы была сходной с таковой для водоема. Значения O_2 в поверхностном слое с 27 июля по 31 августа были меньше зарегистрированных в водоеме на 2.7–4.4 мг/л. Минимальные концентрации O_2 в толще воды (2.9–2.3 мг/л) были отмечены 20 июля (рис. 1). Различия между глубиной и прозрачностью воды (10 см) отмечены 13 июля и 7 сентября. В остальной период исследования прозрачность воды достигала дна.

Наибольшее значение $P_{\text{общ}}$ (0.17 мг P/л) и $P_{\text{мин}}$ (0.09 мг P/л) было отмечено 6 июля. Концентрации $P_{\text{мин}}$, как и в водоеме, постоянно регистрировались в период исследования. Значения $P_{\text{мин}}$ 6 и 27 июля составляли 0.09 и 0.08 мг P/л, с 3 по 10 августа — 0.03 мг P/л и превышали таковые в водоеме. При этом концентрация $P_{\text{мин}}$ с 20 июля по 10 августа составляла 100 — 81% $P_{\text{общ}}$ (рис. 3).

Максимальные значения $N_{\text{общ}}$ и NO_3^- 10 августа были соответственно в 1.6 и 1.8 раза выше, чем в то же время в водоеме. Наибольшие значения NH_4^+ (1.24 мг N/л) и NO_2^- (0.06 мг N/л), определенные 27 июля, были в два раза выше, чем в то же время в водоеме (рис. 4). 6 июля соотношение N : P равнялось 7. Наибольшая концентрация феофитина (13.0 мкг/л) зарегистрирована 10 августа.

Численность фитопланктона с 6 по 27 июля увеличивалась с 2.8 до 26.6 млн. кл/л, 3 августа достигала 2460.3 млн. кл/л. В это время отмечен пик численности водорослей *A. flexuosum* (2453.7 млн. кл/л) и наибольшее число их нитей (55.5 тыс. нитей/мл). Количество последних в 133 раза превосходило таковых в водоеме (рис. 5).

Значения $B_{\text{ф}}$ с 6 по 27 июля изменялись от 0.96 до 3.41 мг/л. Увеличение биомассы в 62 раза (до 168.7 мг/л) по сравнению с максимальным значением $B_{\text{ф}}$ в водоеме было зарегистрировано 3 августа. При этом биомасса *A. flexuosum* была в 85 раз выше, чем в водоеме, и составляла 166.8 мг/л, или 99% $B_{\text{ф}}$. Крупноразмерные нити последних длиной от 150 до 600 мкм достигали наибольшего развития и составляли 47% их общего количества и 88% биомассы. Через неделю, 10 августа, биомасса *A. flexuosum* (0.20 мг/л) и значения $B_{\text{ф}}$ (0.80 мг/л) уменьшились в 830 и 220 раз соответственно. При этом численность и биомасса фитопланктона с 10 августа до 14 сентября снижались с 4.5 до 0.7 млн. кл/л и с 0.76 до 0.20 мг/л и были ниже таковых в водоеме. В этот период вклад диатомовых водорослей достигал 66% $B_{\text{ф}}$ за счет развития *C. placentula*.

В сообществе зоопланктона проточной системы были зарегистрированы 6 таксономических единиц коловраток, 16 видов кладоцер и 3 вида копепод. Число видов кладоцер было в 4 раза выше, чем тако-

вое в водоеме. Кладоцеры состояли из мелкоразмерных и двух представителей крупноразмерных фильтраторов — *D. longispina* и *S. vetulus*. При этом последний в водоеме зарегистрирован не был. Помимо мелкоразмерных кладоцер, отмеченных в водоеме, были зарегистрированы *Alona quadrangularis*, *Alonella nana*, *Alonopsis ambigua*, *A. elongate*, *Ceriodaphnia megalops*, *Graptoleberis testudinaria*, *Oxyurella tenuicaudis*, *Pleuroxus similis*, *P. striatus* и *P. trigonellus*.

Значение B_3 изменялось от 4.63 до 232.48 мг/л. Биомасса коловраток составляла <1% B_3 при максимальной численности мелкоразмерных *Keratella cochlearis* (2640 экз/л) и *K. quadrata* (3500 экз/л) соответственно 6 июля и 31 августа. Наибольшая биомасса особей крупноразмерной хищной коловратки *A. brightwelli* — 18.4 мг/л, составляющая 58% B_3 , была отмечена 13 июля. Биомасса кладоцер изменялась от 1.2 до 13.5 мг/л. Только 31 августа их биомасса возросла до 150.3 мг/л, 99% ее были представлены мелкоразмерными фильтраторами. В это время были отмечены максимальная численность (13.0 тыс. экз/л) и биомасса зоопланктона (рис. 6). В составе кладоцер доля биомассы крупноразмерных фильтраторов с 6 по 27 июля снижалась с 63 до 35%, в сентябре — не превышала 30%.

Особи *D. longispina* были зарегистрированы с 6 по 20 июля. Их численность снижалась от 80 до 2 экз/л, биомасса — от 2.1 до 0.9 мг/л. Наибольшее число яиц (3) в выводковой камере *D. longispina* было отмечено 6 июля.

Наибольшая численность (44 экз/л) и биомасса (9.5 мг/л) особей *S. vetulus* были отмечены 10 августа (после вылета личинок стрекоз с 3 по 10 августа). Средний размер *S. vetulus* в период исследования изменялся от 1.0 до 1.6 мм. Минимальный размер особей составлял 0.4, максимальный — 2.2 мм. Минимальный размер половозрелых самок *S. vetulus* составлял 1.5 мм. Наибольшее число яиц (9) в выводковой камере *S. vetulus* было зарегистрировано 27 июля — в начале интенсивного цветения *A. flexuosum*. Среди хищных копепод развивались особи *Acanthocyclops vulgaris*, которые в водоеме отмечены не были. Биомасса последних достигала 3.7 мг/л. Биомасса хищных особей *M. leuckarti* была выше таковой в водоеме и достигала максимальных значений — 23.6 и 48.6 мг/л 27 июля и 31 августа соответственно. Наибольшая численность хищных личинок стрекоз (12 экз/л) была зарегистрирована 14 сентября, гидр (200 экз/л) — 24 августа.

В период интенсивного цветения *A. flexuosum*, 3 августа, численность и биомасса кладоцер была минимальной за весь период исследования. В их составе были отмечены *A. rectangula* и *Ch. sphaericus* численностью 80 и 240 экз/л и биомассой 0.2 и 1.1 мг/л соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Обычно, при избыточной концентрации в воде Р и соотношении $N : P < 11$, преимущественное развитие получают цианобактерии, поскольку некоторые виды этой группы способны утилизировать свободный азот [16]. Исследование Чистых и Патриарших прудов показало, что в условиях высокой биогенной нагрузки и трофического пресса рыб на зоопланктон последний не контролировал развитие фитопланктона. В Чистых прудах с 7 по 14 августа 2000 г. при соотношении $N : P = 10.0-9.8$ биомасса фитопланктона достигала максимума — 44.72 и 37.23 мг/л. При этом доля цианобактерий достигала 97% B_{ϕ} , из них *Anabaena spiroides* составляла соответственно 88 и 68% B_{ϕ} . В этот период прозрачность воды была наименьшей — 60–58 см при средней глубине водоема 2 м. Биомасса растительного зоопланктона составляла лишь 0.41–0.94, а особой *D. longispina* — 0.15–0.03 мг/л, максимальный размер кладоцер не превышал 0.6 мм. В то же время концентрация P_{\min} равнялась нулю, что свидетельствует о его полном расходе на создание биомассы водорослей. При этом мелкозернистый растительный зоопланктон способен был потребить за сутки лишь 0.6–1.5 мг/л съедобной биомассы фитопланктона, или 1–4% B_{ϕ} . Таким образом, имеющийся мелкозернистый зоопланктон не способен был подавлять развитие фитопланктона, не контролировал прозрачность воды [2]. В эвтрофном водоеме Патриаршие пруды в условиях пресса рыб в конце августа 2000 г. при соотношении $N : P = 1.8-2.0$ и концентрации $P_{\min} = 0.17-0.11$ мг/л при нулевой концентрации NO_3^- биомасса нитчатых цианобактерий *Anabaena hassalii* составляла 19.8 мг/л, или 97% B_{ϕ} . В это время особи *D. longispina* в планктоне зарегистрированы не были. Биомасса хищных особей *A. brightwelli* и растительных особей *Ch. sphaericus* составляла 46.0 и 0.47 мг/л, или 96% B_3 . Мелкозернистый растительный зоопланктон способен был потребить за сутки лишь 0.7 мг/л съедобной фракции фитопланктона, или 3% B_{ϕ} . В то же время прозрачность воды не превышала 66 см при глубине водоема 2 м. В данной ситуации, как и в Чистых прудах, зоопланктон не контролировал биомассу планктонных водорослей [8].

В исследуемом водоеме наличие P_{\min} в воде показывает, что фитопланктон находился под контролем зоопланктона. P_{\min} недоиспользовался съедобным фитопланктоном, поскольку подавлялся крупноразмерными особями *D. longispina*. Даже при максимальной биомассе *A. flexuosum* в водоеме прозрачность воды достигала дна. Концентрация $P_{\min} = 0.01$ мг Р/л не была пороговой для дальнейшего наращивания биомассы *A. flexuosum* со второй половины августа.

Роль бактериопланктона в деструкции планктонного органического вещества была высокой в

периоды низких концентраций растворенного O_2 , о чем свидетельствует высокая прозрачность воды.

Критерий производительности проточной системы — разность между значениями B_{ϕ} в водоеме и на выходе из нее в течение определенного отрезка времени. Время пребывания воды в проточной системе не превышало 2 ч. При значении $\Delta B_{\phi} > 0$ происходит очищение водоема за счет потребления фитопланктона водоема зоопланктоном проточной системы. 13 июля и с 10 августа по 19 сентября при значении B_{ϕ} от 1.4 до 0.35 мг/л значения ΔB_{ϕ} были положительными и составляли 0.69–0.14 мг/л. Таким образом, зоопланктон снижал биомассу фитопланктона в проточной системе. 6 июля и с 20 по 27 июля значения ΔB_{ϕ} были отрицательными и составляли от –0.54 до –0.76 мг/л. При “цветении” *A. flexuosum* в проточной системе 3 августа значение ΔB_{ϕ} составляло –166.0 мг/л. Зоопланктон проточной системы в этот период не очищал водоем, не снижал биомассу планктонных водорослей.

Пресс хищных беспозвоночных ограничивал развитие крупных фильтраторов зоопланктона. Отсутствие в планктоне проточной системы *D. longispina* с 27 июля — следствие выедания особей хищными личинками стрекоз и особями *M. leuckarti* [5, 15]. Развитие особей *S. vetulus* с плотным хитиновым карапаксом происходило в проточной системе благодаря их меньшей уязвимости к хищничеству беспозвоночных по сравнению с особями *D. longispina* [2, 8]. Фильтрационная способность особей *S. vetulus* в снижении B_{ϕ} , поступающей в проточную систему в результате низкой пищевой обеспеченности и пресса хищных беспозвоночных, не была реализована. В проточных экосистемах Патриарших прудов в августе 2001 г. при изоляции ихтиофауны, отсутствии пресса хищных беспозвоночных, значения биомассы съедобной части фитопланктона 2.3 мг/л, составляющей 100% B_{ϕ} , и доминировании зеленых водорослей до 79% B_{ϕ} численность и биомасса особей *S. vetulus* составляли 6 тыс. экз/л и 860 мг/л соответственно, или 98% B_3 . В это время максимальная плодовитость особей *S. vetulus* достигала 27 яиц на самку, что было в три раза выше их максимума, зарегистрированного во вспомогательном водоеме — проточной системе. При этом особи *S. vetulus* за 1 ч в проточной экосистеме Патриарших прудов снижали биомассу фитопланктона в 12.8 раз — до 0.18 мг/л [8].

Во вспомогательном водоеме — проточной системе снижение концентраций O_2 до 2.9–2.3 мг/л и возрастание P_{\min} до 0.09 мг Р/л, вероятно пополняемого из придонных слоев, при низкой биомассе растительных кладоцер (1.3 мг/л) были причиной вспышки цветения *A. flexuosum*.

ВЫВОДЫ

Обобщение результатов проведенных исследований показало, что в условиях биогенной нагрузки, при высоких концентрациях форм N и P, отношении N : P, равном 7.9 в начале лета, и отсутствии рыб планктофагов крупноразмерные фильтраторы зоопланктона подавляют “цветение” фитопланктона и определяют высокую прозрачность воды в водоеме. Постоянное присутствие в воде водоема $P_{мин}$ свидетельствует о том, что он полностью не используется съедобной частью фитопланктона при трофическом прессе фильтраторов-фитофагов. Показано, что даже при максимальном значении биомассы фитопланктона прозрачность воды оставалась высокой (>2 м) и достигала дна. В данных условиях зоопланктон основного водоема в летне-осенний период снижал развитие фитопланктона и определял высокую прозрачность воды.

Вспомогательные водоемы – проточные системы, служащие для увеличения численности фитофагов, могут быть использованы для снижения биомассы фитопланктона в водоемах при изменении состава БВ и трофическом прессе ихтиофауны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем Л.: Наука, 1979. С. 169–172.
2. *Герасимова Т.Н., Погожев П.И.* Снижение трофического статуса водоемов с помощью крупноразмерного зоопланктона // Вод. ресурсы. 2002. Т. 29. № 4. С. 450–459.
3. *Герасимова Т.Н., Погожев П.И.* Изучение потенциала фильтраторов пищевых цепей в процессах деэвтрофирования водоемов // Вод. ресурсы. 2008. Т. 35. №3. С. 370–379.
4. *Маловицкая Л.М., Сорокин Ю.И.* Экспериментальное исследование питания *Diatomus* (Crustacea, Соперода) с помощью C^{14} // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1961. № 4 (7). С. 262–272.
5. *Монаков А.В.* Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепоид. Л.: Наука, 1976. 170 с.
6. *Погожев П.И., Герасимова Т.Н.* Исследование условий обитания зоопланктона эвтрофного озера в мезокосмах с различной проницаемостью стенок // Вод. ресурсы. 1997. Т. 24. № 2. С. 218–223.
7. *Погожев П.И., Герасимова Т.Н.* Влияние зоопланктона на цветение микроводорослей при евтрофировании вод // Вод. ресурсы. 2001. Т. 28. № 4. С. 461–469.
8. *Погожев П.И., Герасимова Т.Н.* Роль фильтрующего зоопланктона при деэвтрофировании водоемов // Вод. ресурсы. 2005. Т. 32. № 3. С. 371–379.
9. *Суценыя Л.М.* Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.
10. *Bernardi R., Guissani G.* Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview // *Hydrobiologia*. 1990. V. 200/201. P. 29–41.
11. *Duncan A.* Assessment of factors influencing the composition, body size and turnover rate of zooplankton in Paracrama Samudra, an irrigation reservoir in Sri Lanka // *Hydrobiologia*. 1984. V. 113. P. 201–215.
12. *Gliwicz Z.M.* Daphnia growth at different concentrations of blue-green filaments // *Arch. Hydrobiol.* 1990. V. 120. № 1. P. 51–65.
13. *Gliwicz Z.M.* Why do cladocerans fail to control algal blooms? // *Hydrobiologia*. 1990. V. 200/201. P. 83–97.
14. *Gulati R.D., Sieversten K., Postema G.* Zooplankton structure and grazing activities in relation to food quality and concentration in Dutch Lakes // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1985. V. 21. P. 91–102.
15. *Norlin J.I., Bayley S.E., Ross C.M.* Submerget macrophytes, zooplankton and predominance of lowover high-chlorophyll states in western boreal, shallow-water wetlands // *Freshwater Biol.* 2005. V. 50. № 5. P. 868–881.
16. *Schindler D.W.* Evolution of phosphorus limitation in lake // *Science*. 1977. V. 195. № 4275. P. 260–262.