

УДК 574.583+581.526.3

СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ ГИДРОФИТОВ В РАЗВИТИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ

С. А. Курбатова, Н. А. Лаптева, И. Ю. Ершов, Е. В. Борисовская

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

В экспериментальных экосистемах исследованы изменения ряда гидрохимических параметров среды и структурно-функциональных характеристик бактерий, фито- и зоопланктона в присутствии гидрофитов различных экологических групп (погруженных и плавающих). Показано преобладание деструкционных процессов, снижение бактериальной продукции и фотосинтеза водорослей, изменение видовой структуры зоопланктона среди водных растений. Выявлена обратная зависимость обилия рачка *Daphnia longispina* от уровня минерализации.

Ключевые слова: гидрофиты; *Hydrocharis morsus-ranae*; *Elodea canadensis*; *Ceratophyllum demersum*; бактерии; фитопланктон; зоопланктон; численность; биомасса; продукция; деструкция.

S. A. Kurbatova, N. A. Lapteva, I. Yu. Yershov, E. V. Borisovskaya. ENVIRONMENTAL ROLE OF HYDROPHYTES IN DEVELOPMENT AND FUNCTIONING OF PLANKTONIC COMMUNITIES

Changes in some hydrochemical parameters of the environment and in the structural and functional characteristics of bacteria, phytoplankton and zooplankton in the presence of different ecological groups of hydrophytes (submerged and floating) were studied in experimental ecosystems. We demonstrate that destructive processes prevailed, bacterial production and photosynthesis of algae decreased, zooplankton species composition changed among the aquatic plants. An inverse relationship was found between the abundance of the crustacean *Daphnia longispina* and the level of mineralization.

Key words: hydrophytes; *Hydrocharis morsus-ranae*; *Elodea canadensis*; *Ceratophyllum demersum*; bacteria; phytoplankton; zooplankton; abundance; biomass; production; destruction.

Введение

Водные растения играют важную роль в создании гидробиологического режима водоема и формировании качества воды [Олейник и др., 1988; Ратушняк, 2002]. В период вегетации и в процессе отмирания высшие водные растения поставляют в водную толщу и грунт синтезированные ими органические соединения и минеральные элементы. Одновременно растения поглощают

минеральные вещества из воды и грунтов [Щепански, 1977]. На зарастающих высшими растениями мелководьях создаются благоприятные условия для развития в воде и илах разнообразных групп бактерий, выполняющих различные физиологические функции [Марголина, Куклин 1976; Кудрявцев, 1978; Якушин, 1987]. Скопление бактерий в этих биотопах привлекает зоопланктон и зообентос, которые служат пищей для молоди и взрослых рыб [Родина, 1959]. В воде зарослей отмечают

богатый видовой состав и высокую биомассу зоопланктона [Семенченко, Разлуцкий, 2009; Kuczyńska-Kippen, Joniak, 2010]. В смежных с зарослями участках открытой воды наблюдают повышенную продуктивность фитопланктона, что свидетельствует о поступлении в эти зоны биогенных веществ [Пырина и др., 1976].

Тем не менее не вполне ясно, как растения влияют на формирование сообществ пелагической пищевой сети. Изучение данной проблемы в значительной степени затруднено ее сложностью и характером приемов и методических подходов. В природных водоемах на функционирование сообществ гидробионтов оказывает влияние множество абиотических и биотических факторов, которые в полном объеме не могут быть учтены исследователями. Поэтому натурные наблюдения не позволяют сделать конкретные заключения о роли водных растений в жизнедеятельности гидробионтов. В связи с этим возникает необходимость проведения эксперимента с использованием модельных экосистем, когда большинство факторов находятся под контролем исследователей.

Цель работы – в условиях эксперимента оценить влияние гидрофитов на изменение гидрохимии воды, развитие и функционирование планктонных сообществ.

Материалы и методы

Экспериментальные экосистемы создавали в полевых условиях в пластиковых лотках, которые для предотвращения резких суточных колебаний температуры помещали в заполненный водой бетонный бассейн. В лотки заливали отфильтрованную через сеть с ячейей 76 мкм речную воду до уровня 0,3 м. Общий объем воды составлял в каждом лотке 300 л. Зоопланктон предварительно отлавливали из прудов и концентрировали в одной емкости. Затем примерно в равном количестве распределяли в опытные лотки. Для адаптации зоопланктона к условиям эксперимента отводили неделю, потом в лотки помещали растения. Плотность посадки погруженных гидрофитов – роголистника *Ceratophyllum demersum* L. и элодеи *Elodea canadensis* Michx. составляла по 1000 г сырой массы на лоток, плавающего на поверхности водокраса *Hydrocharis morsus-ranae* L. – по 250 розеток (400 г на лоток). В контроле растений не было. Каждый вариант опыта выполняли в трех повторностях. Поверхность лотков затягивали сеткой, чтобы исключить попадание насекомых, моллюсков, опада с деревьев, и на 1/3 закрывали тканью для создания тени и предот-

вращения чрезмерной инсоляции гидрофитов, обитающих в природе, как правило, под ряской или в тени воздушно-водных растений. Эксперимент проходил в период активной вегетации растений и длился 2 месяца (2.07.08–2.09.08).

Ежедневно в утренние часы (9^{00} – 10^{00}) регистрировали показатели температуры и pH. Ежедневно определяли содержание O_2 , концентрации основных катионов (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}), гидрокарбонатов, общую минерализацию, БПК₅ [Алекин и др., 1973]. Концентрации катионов устанавливали с помощью пламенного фотометра Flarno-4 и атомно-абсорбционного спектрофотометра AAS-1. Общую минерализацию рассчитывали по методике [Хлебович, 1974]. Одновременно отбирали пробы для анализа структурно-функциональных характеристик бактерий, фито- и зоопланктона. Общую численность бактерий (ОЧБ) определяли с использованием метода эпифлуоресцентной микроскопии с флуорохромом Дафи [Porter, Feig, 1980]. Биомассу бактерий рассчитывали исходя из численности и средних размеров клеток, которые измеряли окулярной линейкой. Удельный вес бактерий принимали за единицу. Определяли скорость гетеротрофной ассимиляции $^{14}CO_2$ бактериями и по ее значениям рассчитывали бактериальную продукцию. Первичную продукцию и деструкцию ОВ изучали по изменению кислорода в темных и светлых склянках в течение суток [Кузнецов, Дубинина, 1989]. Содержание хлорофилла *a* измеряли спектрофотометрическим методом [Определение..., 1982]. Зоопланктон отбирали пробоотборником на 0,5 л в шести точках лотка и фиксировали в 4%-м формалине. Пробы обрабатывали, пользуясь общепринятыми гидробиологическими методами [Методические..., 1982].

Рассчитывали средние по повторностям величины, стандартные отклонения и доверительные интервалы. Связь между определяемыми параметрами оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена.

Результаты

Гидрохимические характеристики. В период наблюдений средняя температура воды в утренние часы составляла 18 °С, изменяясь от 11 до 22 °С.

В экспериментальных экосистемах с водокрасом показатель pH на протяжении опыта был близок к нейтральным значениям, а концентрация кислорода была меньше, чем в других вариантах. В лотках с погруженными гидрофитами отмечали более сильное насыщение воды кислородом и смещение pH в щелочную сторону (табл.).

Изменение гидрохимических показателей в присутствии различных видов растений (среднее за опыт значение показателя (минимальное–максимальное))

	O ₂ , мг/л	pH	HCO ₃ ⁻ , мг/л	Общая минерализация, мг/л	Na ⁺ , мг/л	K ⁺ , мг/л	Ca ²⁺ , мг/л	Mg ²⁺ , мг/л	БПК ₅ , мг O ₂ /л
Без растений	10,2 (8,8–12,2)	8,7 (8,2–9,1)	19,3 (10,1–26,3)	78,1 (63,9–105,9)	3,7 (2,7–5,2)	1,5 (1,1–2,1)	35,5 (26,7–54,9)	20,6 (17,3–26,2)	2,3 (1,6–3,3)
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	8,4 (6,9–10,5)	7,6 (7,1–8,1)	19,6 (12,2–26,5)	72,2 (58,1–92,6)	3,8 (3,1–5,3)	1,4 (0,6–2,4)	33,5 (20,3–52,5)	20,4 (17,1–25,8)	2,1 (1,3–3,2)
<i>Ceratophyllum demersum</i>	11,0 (9,2–12,9)	9,4 (8,8–9,7)	16,8 (10,8–28,0)	72,8 (59,9–93,7)	4,1 (3,3–5,1)	2,3 (1,6–3,0)	31,4 (24,4–51,7)	19,1 (15,3–25,6)	2,9 (1,3–4,9)
<i>Elodea canadensis</i>	11,4 (10,0–13,6)	9,6 (9,2–9,9)	11,4 (8,0–14,6)	47,0 (40,3–62,4)	2,6 (1,8–4,9)	0,2 (0,03–0,6)	15,9 (12,4–27,2)	17,9 (13,5–25,1)	1,9 (1,0–3,2)

В присутствии всех растений происходило уменьшение общей минерализации воды. В экспериментальных экосистемах с элодеей значительно ниже становилась концентрация всех измеряемых катионов и гидрокарбонатов, общая минерализация была почти в 2 раза меньше, чем в контроле. В присутствии роголистника увеличивалась концентрация K⁺ в воде. Наименьшим изменениям в экспериментальных экосистемах с растениями подвергалась концентрация Mg²⁺ (табл.).

В экосистемах с растениями БПК₅ в течение первой недели эксперимента превышало контрольные значения, затем снизилось. Увеличение БПК₅ к концу эксперимента (со второй половины августа) происходило в лотках с роголистником.

Структурно-функциональные характеристики микроорганизмов и водорослей. Кривые динамики численности и биомассы бактерий носили пилообразный характер, особенно в вариантах с гидрофитами (рис. 1). Минимальное количество бактерий отмечали в начале опыта: в экосистемах без растений ~0,5 млн кл./мл, с растениями 0,8–1 млн кл./мл. Через 2 недели опыта численность бактерий в контроле и в варианте с роголистником достигла 2 млн кл./мл, в присутствии элодеи и водокраса она оставалась на уровне 1 млн кл./мл. Численность бактерий в лотках с элодеей была ниже контрольной на протяжении всего опыта (рис. 1: б). Лишь в конце лета она увеличилась до 2 млн кл./мл и ее значения приблизились к нижнему уровню контрольных. В присутствии водокраса развитие бактерий было скачкообразным (рис. 1: а). Отмечали три пика в динамике ОЧБ. Первый, в конце июля, достигал 3,3 млн кл./мл, что выше контроля в три раза. Затем произошел спад численности до 0,8 млн кл./мл. Рост ОЧБ вновь зафиксирован в конце второй декады августа (2,1 млн кл./мл) с максимумом в начале сентября (3,5 млн кл./мл). В экспериментальных экосистемах с роголистником первый подъем ОЧБ

до 1,9 млн кл./мл был растянут с середины до конца июля (рис. 1: в), второй (2,9 млн кл./мл) отмечали в конце августа – начале сентября.

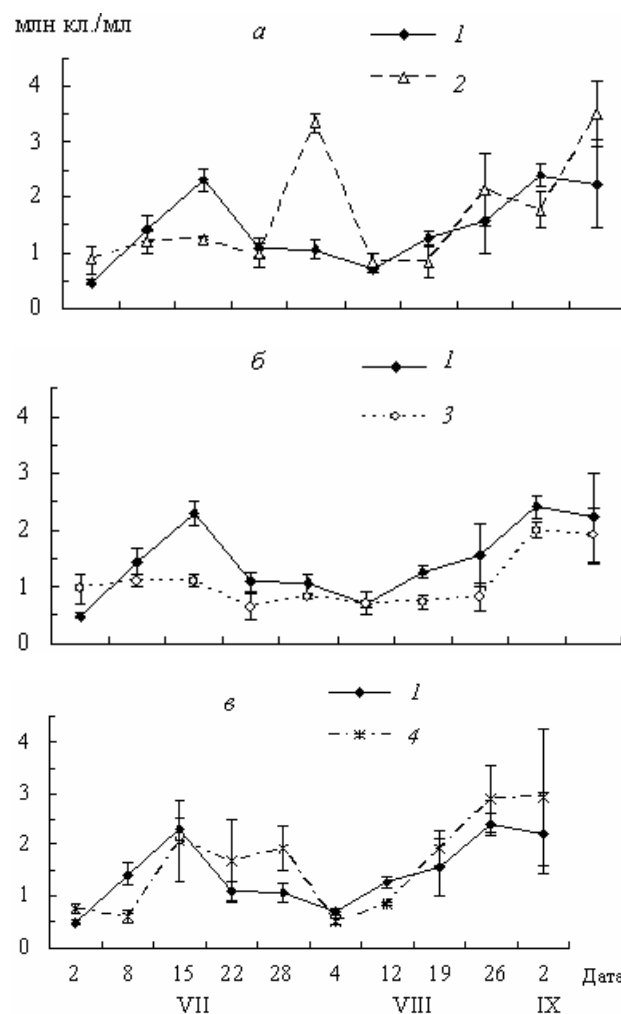


Рис. 1. Численность бактерий в эксперименте: 1 – контроль, 2 – с водокрасом, 3 – с элодеей, 4 – с роголистником

Биомасса бактерий соответствовала динамике их численности. Ее величины варьировали в течение эксперимента от минимальных 0,03–0,08 мг/л в начале опыта и в первой декаде

августа до максимальных 0,1–0,4 мг/л во вторую и третью декады июля и августа. Наименьшие значения биомассы бактерий характерны для экосистем с элодеей (0,06–0,16 мг/л). В контроле максимальная биомасса 0,22 мг/л наблюдалась в середине июля, а в лотках с водокрасом и роголистником значительное повышение биомассы (до 0,28 мг/л) происходило в конце августа – начале сентября.

Через 7 дней опыта активность гетеротрофных бактерий была наименьшей в вариантах с элодеей и в контроле (1,2 и 1,9 мкг С/(л·сут) соответственно), наибольшей – с водокрасом (3,7 мкг С/(л·сут)) и с роголистником (3,4 мкг С/(л·сут)). В последующие сроки в экосистемах с водокрасом и элодеей в среднем ассимилировалось 1,4 мкг С/(л·сут), в присутствии роголистника – 1,8 мкг С/(л·сут), в контроле – 2,5 мкг С/(л·сут).

Бактериальная продукция, рассчитанная по гетеротрофной ассимиляции, была невелика и значительно варьировала в течение опыта. Через неделю она была максимальной в экосистемах с водокрасом и роголистником (62–56 мкг С/(л·сут)), меньшей – с элодеей и в контроле (20–30 мкг С/(л·сут)). Со второй декады августа и до начала сентября величины бактериальной продукции во всех экспериментальных экосистемах с растениями были в 2 раза ниже контрольных.

Максимальная скорость деструкции ОВ (рис. 2) через неделю опыта в лотках с водокрасом составляла 1,73 мг O_2 /(л·сут), в присутствии элодеи – 1,5 мг O_2 /(л·сут), с роголистником – 0,47 мг O_2 /(л·сут), в контроле – 1,16 мг O_2 /(л·сут). Далее в середине июля наблюдалось снижение скорости деструкции в вариантах с водокрасом (до 0,28 мг O_2 /(л·сут)) и с элодеей (до 0,13 мг O_2 /(л·сут)), чуть позже, в последней декаде июля – в присутствии роголистника (до 0,13 мг O_2 /(л·сут)). В контроле в этот период скорость распада ОВ составляла 0,43–0,63 мг O_2 /(л·сут), а ее снижение происходило в период с конца июля до второй декады августа (0,23 мг O_2 /(л·сут)), затем в конце августа скорость вновь увеличилась (0,67 мг O_2 /(л·сут)). В начале сентября при снижении температуры воды скорость деструкции ОВ существенно уменьшилась. Наиболее неравномерно деструкция ОВ протекала в экспериментальных экосистемах с водокрасом и элодеей. Изменение ее величин варьировало в пределах 0,09–1,73 мг O_2 /(л·сут) и 0–1,5 мг O_2 /(л·сут) соответственно. В вариантах с роголистником изменение деструкции было плавным и скорость распада ОВ приближалась к контрольным значениям.

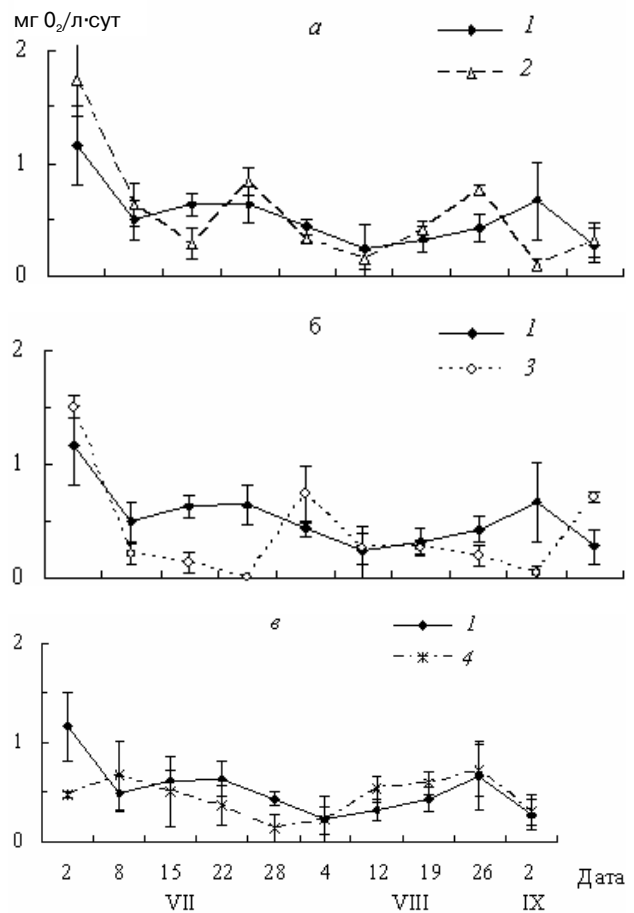


Рис. 2. Скорость деструкции органического вещества в экспериментальных экосистемах. Обозначения 1–4 как на рис. 1

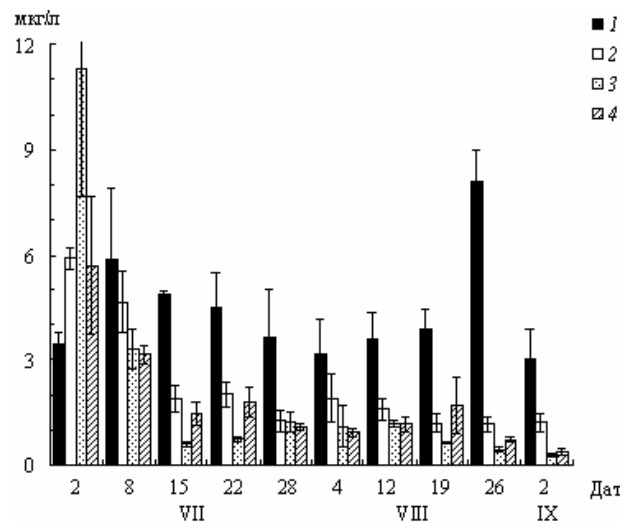


Рис. 3. Содержание хлорофилла а в воде экспериментальных экосистем. Обозначения 1–4 как на рис. 1

Концентрация хлорофилла а спустя неделю от начала эксперимента во всех вариантах с гидрофитами снизилась (рис. 3). Средние показатели за период наблюдений составили

в контроле 4,5 мкг/л, с водокрасом – 1,9 мкг/л, с элодеей – 1,1 мкг/л, с роголистником – 1,4 мкг/л. Во всех экспериментальных экосистемах с растениями прослеживалась тесная корреляционная зависимость концентрации хлорофилла от содержания основных катионов и общей минерализации воды.

В контроле дважды происходил подъем величин фотосинтеза фитопланктона. В начале опыта фотосинтез составил 1,27 мг O_2 /(л·сут), в третьей декаде июля – 1,1 мг O_2 /(л·сут), затем до конца эксперимента не превышал 0,5 мг O_2 /(л·сут) с минимумом в начале августа. В присутствии растений фотосинтез фитопланктона, как правило, протекал с более низкой, чем в контроле, скоростью. В среднем фотосинтез был максимальным в контрольных экосистемах (0,64 мг O_2 /(л·сут)), минимальным – с элодеей (0,2 мг O_2 /(л·сут)). В присутствии водокраса и роголистника средняя величина фотосинтеза составила 0,47 и 0,32 мг O_2 /(л·сут) соответственно. Отношение фотосинтеза к деструкции, рассчитанное по средним за период наблюдений данным, было наибольшим в контроле (1,2). В экспериментальных экосистемах с растениями деструкция ОВ шла интенсивнее, чем образование первичной продукции. Величина отношения фотосинтеза к деструкции убывала в ряду: водокрас (0,8) – роголистник (0,6) – элодея (0,5).

Зоопланктон. В зоопланктоне экспериментальных экосистем определено 44 вида. Из них 22 вида – Rotifera, 12 – Cladocera, 10 – Copepoda. Изначально зоопланктон всех вариантов включал хищную каляниду *Heterocope saliens* Lilljeborg. Это наиболее существенный фактор, влияющий на обилие других видов зоопланктонного сообщества. При доминировании *H. saliens*, когда этот рачок составлял 60–100 % биомассы зоопланктона, общая численность оставалась на низком уровне. Она начинала увеличиваться после исчезновения *H. saliens* из сообщества (рис. 4). Между численностью *H. saliens* и остального зоопланктона во всех вариантах опыта установлены высокие коэффициенты корреляции ($r = -0,7...-0,8$; $p < 0,05$). Срок доминирования *H. saliens* в экспериментальных экосистемах с различными видами растений и в контроле отличался. Постепенное снижение численности этого рачка наблюдали во всех вариантах. Наибольший период времени (6 недель) *H. saliens* отмечали в контрольных пробах и с водокрасом, затем, очевидно, происходило естественное завершение жизненного цикла рачка [Рылов, 1930]. В лотках с погруженными растениями *H. saliens* выбывала из сообщества значительно раньше: через 4 недели – с роголистником и через 2 недели – с элодеей.

В дальнейшем структура зоопланктона экспериментальных экосистем различных вариантов опыта имела свои особенности. В присутствии всех растений увеличивалось видовое разнообразие. В контроле индекс видового разнообразия (Шеннона) был небольшим и не превышал 2 бит/экз. В экспериментальных экосистемах с гидрофитами он изменялся в пределах 2–3 бит/экз. Индекс видового сходства (Серенсена) между вариантами с погруженными растениями (элодеей и роголистником) был высоким и в течение эксперимента принимал значения от 0,6 до 0,9. Наименьшее видовое сходство отмечено между контролем и экосистемами с водокрасом. В этом случае индекс колебался в пределах от 0,2 до 0,6. В контроле после периода доминирования *H. saliens* общая численность зоопланктона возрастала за счет мелкоразмерных организмов: науплиусов Copepoda, хидорид *Alona rectangula* Sars и *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller). Из коловраток более многочисленной была *Lecane luna* Müller. Биомасса зоопланктона составляла 0,18–0,44 мг/л.

В экспериментальных экосистемах с водокрасом небольшая численность сохранялась на протяжении всего опыта (рис. 4: б). Биомасса изменялась в пределах 0,09–0,58 мг/л. Доминировали ювенильные Cyclopoida (науплиусы и копеподиты). В меньшем, чем в контроле, количестве развивались хидориды. В отличие от контроля в пробах постоянно присутствовал рачок *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) (в среднем за опыт – 1 экз./л). Отмечалась более высокая численность коловраток (в среднем 2 экз./л против 0,7 экз./л в контроле). Наибольшее развитие получили *Lecane luna*, *L. (M.) lunaris* Ehrenberg, *Mytilina mucronata* Müller, *M. ventralis* Ehrenberg, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *Testudinella patina* (Hermann), *Trichotria pocillum* Müller.

Для экосистем с погруженными растениями характерно развитие обычных для литорали и зарослей водных растений Copepoda: *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Eucyclops serrulatus* (Fisch.), *E. macruroides* (Lill.), *Megacyclops viridis* (Jur.). Как с роголистником, так и с элодеей количество Cladocera было выше, чем в контроле и с водокрасом. В присутствии роголистника численность рачков сем. Chydoridae достигала в среднем 12 экз./л. Обильно развивались *Graptoleberis testudinaria* (Fischer) и *C. sphaericus*. С большей, чем с водокрасом, численностью в пробах присутствовал *S. vetulus* (в среднем 4 экз./л). К концу опыта отмечалось появление единичных особей *Daphnia longispina* O. F. Müller. Численность и биомасса коловраток превышали контрольные значения первые 7 недель опыта. Наиболее массовыми

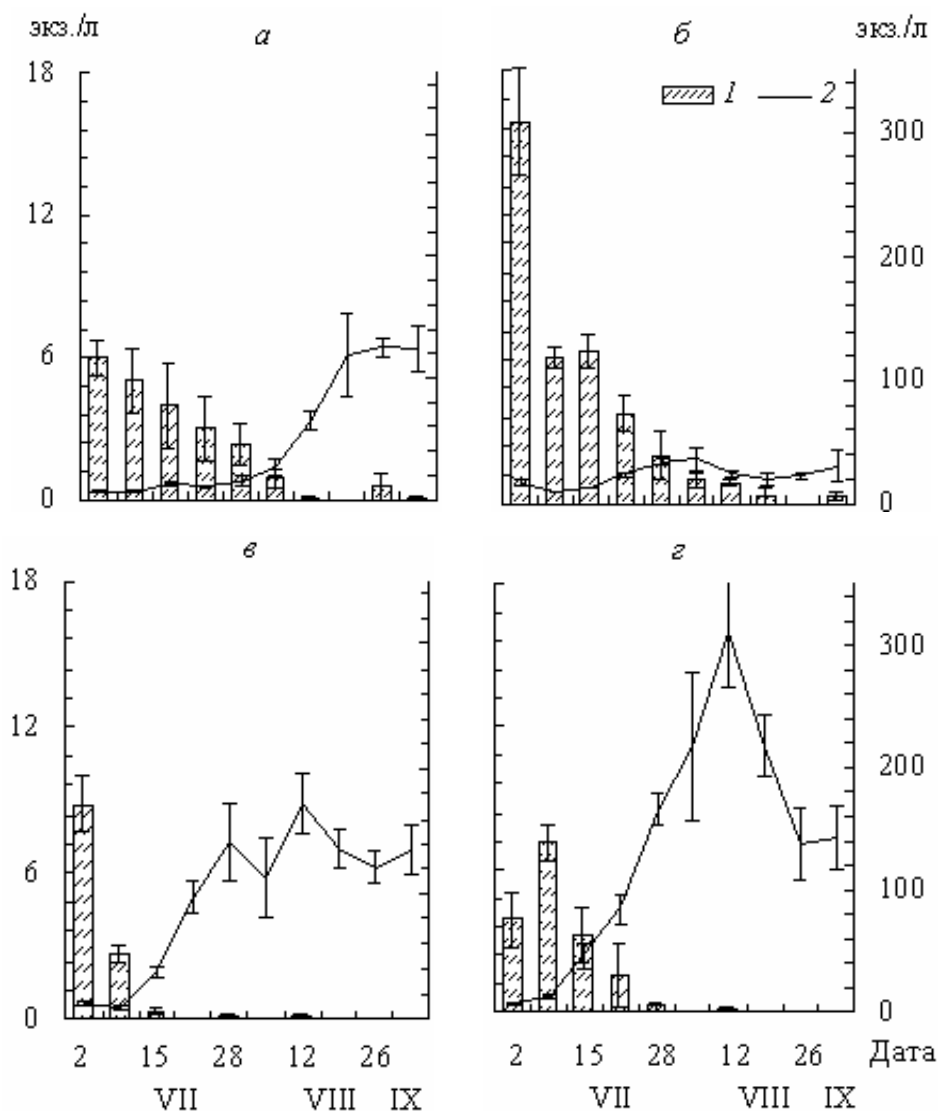


Рис. 4. Динамика численности *Heteroscope saliens* (1) (левая ось ординат) и общей численности зоопланктона (2) (правая ось ординат): а – в контроле, б – с водокрасом, в – с элодеей, г – с роголистником

были *Lecane (M.) arcuata* (Bryce), *Mytilina ventralis*, *T. patina*. После исчезновения *H. saliens* из сообщества биомасса зоопланктона среди роголистника составляла от 0,43 до 1,17 мг/л.

В лотках с элодеей многочисленнее, чем в других вариантах опыта, были крупноразмерные Cladocera – *S. vetulus* и *D. longispina*, достигавшие в отдельные даты 16 и 19 экз./л (в среднем за эксперимент 5 и 6 экз./л) соответственно. Средняя за опыт численность хидорид составляла 13 экз./л. Преобладание *A. rectangulara* в начале эксперимента сменялось в последующем массовым развитием *C. sphaericus*. Наибольших величин по сравнению с другими вариантами достигала биомасса зоопланктона (0,59–2,00 мг/л). Коловратки в экспериментальных экосистемах с элодеей развивались слабо.

Обсуждение

Гидрофиты существенно меняют ряд гидрохимических показателей среды. В результате активного фотосинтеза погруженных растений (элодеи, роголистника), насыщения воды кислородом и изменения карбонатного равновесия значения pH в опыте смещались в щелочную сторону (табл.). У плавающего на поверхности водокраса увеличения концентрации O_2 в воде не происходило, так как газообмен осуществляется в основном в воздушной среде. Кроме того, плавающие листья водокраса создают тень для фитопланктона, снижая фотосинтез водорослей [Dvořák, 1987]. Средняя за опыт величина фотосинтеза и концентрация хлорофилла в лотках с водокрасом были ниже, чем в контроле. В результате в эксперимен-

тальных экосистемах с водокрасом отмечены наименьшие в опыте концентрации O_2 и близкие к нейтральным значения pH.

Влияние растений на минеральный состав воды в наибольшей степени прослеживалось в экспериментальных экосистемах с элодеей, где общая минерализация снизилась почти в 2 раза по сравнению с контролем. Значительно меньше становились концентрации Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , HCO_3^{2-} . Для элодеи характерен интенсивный обмен веществ и быстрый рост [Антропогенное..., 1980; Pokorný et al., 1984]. Только этот вид из трех, выбранных для опыта, к концу периода наблюдений увеличил свою массу в среднем на 27 %. Масса двух других видов уменьшилась. В естественном водоеме из-за постоянного обмена водных масс разница минерального состава воды внутри зарослей элодеи и вне их не столь заметна [Pokorný et al., 1984].

Уменьшение минерализации в экосистемах с гидрофитами может происходить не только в результате поглощения минеральных веществ, но также вследствие осаждения $CaCO_3$ при повышении pH [Алекин, 1970]. Появление значительного количества кристаллов углекислого кальция на листьях растений и стенках лотков было особенно заметно в варианте с роголистником. Существует мнение, что этот процесс может усиливать седиментацию фитопланктона и способствовать смене доминирующих в нем форм [van Donk, van de Bund, 2002].

В лотках с водокрасом минерализация значительно коррелировала с концентрацией гидрокарбонатов ($r = 0,98$; $p < 0,05$), что косвенно свидетельствует о слабом использовании высшими растениями и водорослями в этих системах минерального углерода.

Уровень минерализации и pH могут определять развитие отдельных видов гидробионтов. К примеру, известно, что у *C. sphaericus* два оптимума развития: при pH 5 и pH 9 [Мануйлова, 1964]. В эксперименте именно среди погруженных растений, где происходило защелачивание среды, *C. sphaericus* достигал максимальной численности. В присутствии элодеи и роголистника отмечали обратную зависимость количества рачков *D. longispina* от общей минерализации ($r = -0,84$ и $-0,76$ соответственно, $p < 0,01$). С элодеей при наименьшем в опыте уровне общей минерализации воды *D. longispina* была многочисленнее, чем в других вариантах. Увеличение численности *D. longispina* на фоне снижения минерализации наблюдали ранее в другом эксперименте [Курбатова, 2005].

В лотках с элодеей в условиях низкой минерализации отмечены минимальное содержание хлорофилла и малая скорость фотосинтеза.

Очевидно, небольшие показатели численности и функциональной активности бактерий в этих экосистемах также обуславливались минимальным содержанием минеральных и органических веществ, щелочной pH среды, а также прессом со стороны фильтраторов Cladocera.

Изменение БПК₅ в экспериментальных экосистемах с гидрофитами – это следствие изменения функционирования сообществ гидробионтов различных уровней. Так, снижение БПК₅ через неделю от начала эксперимента происходило одновременно с падением концентрации хлорофилла и, вероятно, связано с уменьшением продуцирования лабильного органического вещества (ЛОВ) фитопланктоном. Прямая зависимость БПК₅ от содержания хлорофилла *a* ($r = 0,72$; $p < 0,05$) установлена в лотках с водокрасом. Усиление БПК₅ в экосистемах с роголистником к концу эксперимента совпадало по времени с накоплением отмерших листьев и стеблей и увеличением численности и биомассы бактерий. В свою очередь численность бактерий связана ($r = 0,7$; $p < 0,05$) с концентрацией K^+ , которая в 1,5–2,3 раза превышала контрольные значения в присутствии роголистника.

В лотках с роголистником трофические связи усложнялись, так как большое значение приобретал детрит, накапливающийся в результате отмирания базальной части побегов. В этих условиях, по-видимому, возросло значение простейших, численность которых в эксперименте не контролировалась. Отличительной чертой зоопланктона экспериментальных экосистем с роголистником было обильное развитие рачка-детритофага *G. testudinaria* и фитофильных коловраток.

Немаловажную роль в изменении структурно-функциональных показателей водорослей и микроорганизмов играют вторичные метаболиты высших водных растений, выделяемые ими в период активной вегетации и при отмирании. Показано, что погруженные растения секретируют ЛОВ, которое быстро включается в биотический круговорот [Wetzel, Manny, 1972]. Большое количество выделенных органических веществ утилизируется эпифитными бактериями и перифитонном до того, как поступят в воду литоральной или пелагической зоны [Wetzel, Manny, 1972]. Активность эпифитов высока, и организмы, составляющие перифитон, усиливают дефицит питательных веществ для фито- и бактериопланктона. У плавающих растений продуцирование органического вещества значительно ниже [Wetzel, Manny, 1972]. Известно альгицидное действие гидрофитов, в частно-

сти роголистника и элодеи, на отдельные виды водорослей [Коган, Чиннова, 1972; Wium-Andersen, 1987; van Donk, van de Bund, 2002; Gross et al., 2003]. Установлено также выраженное бактерицидное действие эфирного масла роголистника [Курашов и др., 2010]. Чувствительность водорослей к аллелопатическим веществам, а также состав и концентрации летучих низкомолекулярных органических веществ эфирного масла водных растений зависят от фазы развития растений и условий среды, в частности от температуры и содержания фосфора [Fitzgerald, 1969; Mjelde, Faafeng, 1997; Курашов и др., 2010]. Перечисленные обстоятельства, по-видимому, внесли вклад в снижение бактериальной продукции и фотосинтеза фитопланктона в экспериментальных экосистемах с растениями. В среднем за период наблюдений бактериальная продукция в лотках с водокрасом снижена на 32 % по сравнению с контролем, с роголистником – на 20 %, с элодеей – на 42 %. Величина фотосинтеза была ниже контрольной на 40 % с водокрасом, на 58 % с роголистником и на 74 % с элодеей.

Несмотря на снижение бактериальной продукции, в присутствии водокраса и роголистника численность бактерий в отдельные даты превышала контрольные значения (рис. 1), что, очевидно, связано с процессами разложения растительных остатков. В лотках с водокрасом от биомассы бактерий напрямую зависела численность колониальных ($r = 0,7$; $p < 0,05$). Среди роголистника численность бактерий имела обратную корреляцию с биомассой зоопланктона ($r = -0,64$; $p < 0,05$).

Скорость деструкционных процессов определялась абиотическими и биотическими факторами среды. В контроле деструкция ОВ коррелировала с биомассой зоопланктона ($r = 0,71$; $p = 0,02$) и одновременно с концентрациями катионов K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} ($r = 0,66-0,76$; $p < 0,05$). Последняя зависимость, вероятно, обусловлена опосредованно через связь функциональной активности деструкторов с минеральным составом среды. В лотках с водокрасом и роголистником скорость деструкции напрямую связана с активностью водорослей, то есть с величиной фотосинтеза ($r = 0,87$ и $0,8$ соответственно; $p < 0,01$). В экспериментальных экосистемах с элодеей в условиях наименьшего развития бактерий и фитопланктона, а также низкой минерализации значимой зависимости величины деструкции от других определяемых в опыте параметров установлено не было.

Превышение деструкции над фотосинтезом в присутствии гидрофитов наблюдали и в природных условиях [Рыбакова, 2010]. Это объясняется повышенным содержанием ЛОВ и минеральных веществ, выделяемых растениями прижизненно и в процессе их бактериального разложения [Майстренко и др., 1969]. По-видимому, в зарослях фотосинтез планктонных водорослей в значительно меньшей степени, чем высшие водные растения, обеспечивает энергетические потребности бактериопланктона.

Выводы

В условиях эксперимента гидрофиты изменяют газовый режим в воде, значения pH, концентрации основных катионов и уровень общей минерализации. В среднем за период наблюдений отмечено снижение бактериальной продукции, содержания хлорофилла *a* в воде и фотосинтеза фитопланктона. Большинство характеристик бактериопланктона претерпевают значительные колебания величин, которые иногда превосходят контрольные. Наименьшее количество и функциональная активность бактерий и фитопланктона характерны для экспериментальных экосистем с элодеей. Среди гидрофитов (в большей степени в присутствии погруженных растений – элодеи, роголистника, в меньшей – с плавающим на поверхности водокрасом) деструкционные процессы преобладают над продукционными. Одно из проявлений прямого действия гидрофитов на зоопланктон, как результат изменения ряда гидрохимических показателей среды, – увеличение обилия видов, для которых создаются оптимальные условия. На количественные характеристики отдельных групп и видов зоопланктона гидрофиты влияют опосредованно через развитие кормовых объектов (водорослей, бактерий, детрита).

Исследования поддержаны Программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

- Алекин О. А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1970. 444 с.
- Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 272 с.
- Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. 172 с.
- Коган Ш. И., Чиннова Г. А. О взаимоотношениях *Ceratophyllum demersum* L. с некоторыми сине-зелеными водорослями // Гидробиол. журн. 1972. Т. 8, № 5. С. 21–27.

Кудрявцев В. М. Численность бактерий в зарослях и обрастаниях высших водных растений // Гидробиол. журн. 1978. Вып. 14, № 6. С. 14–20.

Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 285 с.

Курашов Е. А., Крылова Ю. В., Митрукова Г. Г. Теоретические и практические аспекты изучения метаболитов макрофитов и их роли в пресноводных экосистемах // Матер. I (VII) междунар. конф. по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010». Ярославль: Принт Хаус, 2010. С. 176–178.

Курбатова С. А. Ответ зоопланктона микрокосмов на закисление // Известия АН. Сер. биологическая. 2005. № 1. С. 100–108.

Майстренко Ю. Г., Денисова А. И., Багнюк В. М., Арямова Ж. М. К роли высшей водной растительности в накоплении органических и биогенных веществ в водоемах // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5, № 6. С. 28–39.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 328 с.

Марголина Г. Л., Куклин В. В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1976. Вып. 33 (36). С. 74–83.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.

Олейник Г. Н., Якушин В. М., Цаплина Е. Н. Влияние разложения высших водных растений на содержание органического вещества в воде // Водные ресурсы. 1988. № 2. С. 135–143.

Определение содержания хлорофилла в планктоне пресных водоемов. Киев: Наукова думка, 1982. 52 с.

Пырина И. Л., Башкатова Е. Л., Сигарева Л. Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971–1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1976. Вып. 33 (36). С. 106–132.

Ратушняк А. А. Оценка роли сообществ макрофитов в формировании качества воды мелководий Куйбышевского водохранилища (на примере Свяжского и Мешинского заливов) // Экологическая химия. 2002. Т. 11, № 2. С. 133–139.

Родина А. Г. Бактериопланктон зон зарослей в озерах – кормовая база водных беспозвоночных // Доклады АН СССР. 1959. Т. 127, № 6. С. 1286–1290.

Рыбакова И. В. Численность, биомасса и активность бактерий в воде зарослей и обрастаниях высших водных растений // Биология внутр. вод. 2010. № 4. С. 15–24.

Рылов В. М. Определители организмов пресных вод СССР. Пресноводная фауна. Пресноводные Calanoida СССР. Л.: Всесоюз. акад. с.-х. наук, 1930. 288 с.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещение зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер (обзор) // Журн. Сибирского федерального университета. Сер. «Биология». 2009. № 2. С. 191–225.

Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.

Щепански А. О макрофитах озер и их роли в круговороте веществ // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 6. С. 23–27.

Якушин В. М. Бактериальная флора и каталазная активность обрастаний высших водных растений // Гидробиол. журн. 1987. Вып. 23, № 3. С. 45–47.

Dvořák J. Production-ecological relationships between aquatic vascular plants and invertebrates in shallow waters and wetlands – a review // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1987. Vol. 27. P. 181–184.

Fitzgerald G. P. Some factors in the competition or antagonism among bacteria, algae, and aquatic weeds // J. Phycol. 1969. N 5. P. 351–359.

Gross E. M., Erhard D., Iványi E. Allelopathic activity of *Ceratophyllum demersum* L. and *Najas marina* ssp. *intermedia* (Wolfgang) Casper // Hydrobiologia. 2003. Vol. 506–509, N 1–3. P. 583–589.

Kuczyńska-Kippen N., Joniak T. The impact of water chemistry on zooplankton occurrence in two types (field versus forest) of small water bodies // Internat. Rev. Hydrobiol. 2010. Vol. 95, N 2. P. 130–141.

Mjelde M., Faafeng B. A. *Ceratophyllum demersum* hampers phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide range of phosphorus concentrations and geographical latitude // Freshwater Biol. 1997. Vol. 37, N 2. P. 355–365.

Pokorný J., Kvěť J., Ondok J. P., Ostrý I. Production-ecological analysis of a plant community dominated by *Elodea canadensis* Michx // Aquatic Botany. 1984. Vol. 19, N 3–4. P. 263–292.

Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25, N 5. P. 943–948.

van Donk E., van de Bund W. J. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms // Aquatic Botany. 2002. Vol. 72, N 3–4. P. 261–274.

Wetzel R. G., Manny B. A. Secretion of dissolved organic carbon and nitrogen by aquatic macrophytes // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1972. Vol. 18, Pt. 1. P. 162–170.

Wium-Andersen S. Allelopathy among aquatic plants // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1987. Vol. 27. P. 167–172.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Курбатова Светлана Анатольевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, Россия, 152742
эл. почта: kurb@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24486

Лаптева Нина Андреевна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, Россия, 152742
эл. почта: lap@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24486

Ершов Игорь Юрьевич

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, Россия, 152742
эл. почта: ershov@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24486

Борисовская Елена Витальевна

младший научный сотрудник
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, Россия, 152742
эл. почта: boris@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24486

Kurbatova, Svetlana

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: kurb@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (48547) 24486

Lapteva, Nina

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: lap@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (48547) 24486

Yershov, Igor

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: ershov@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (48547) 24486

Borisovskaya, Elena

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: boris@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (48547) 24486