

Водные растения в период разложения как средообразующий фактор для зоопланктона: эксперимент в микрокосмах

С. А. КУРБАТОВА*, И. Ю. ЕРШОВ, Н. Г. ОТЮКОВА, Я. В. СТРОЙНОВ, Е. В. БОРИСОВСКАЯ

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

*E-mail: kurb@ibiw.ru

Статья поступила 16.07.2021

После доработки 15.09.2021

Принята к печати 07.10.2021

АННОТАЦИЯ

Водные сосудистые растения на разных этапах своего жизненного цикла проявляют неодинаковую физиологическую и метаболическую активность, в результате чего меняются условия обитания для гидробионтов. Гидрохимические параметры среды, концентрации пигментов фитопланктона, обилие бактерий и зоопланктона исследованы в экспериментальных экосистемах (микрокосмах), включающих водные растения, подвергшиеся разной степени разложения. В микрокосмах с роголистником *Ceratophyllum demersum* L., потерявшим половину биомассы, но продолжающим вегетацию, значительно возрастала концентрация P_{tot} и увеличивалось БПК₅, концентрация Mg^{2+} в воде повышалась, а Na^+ и Ca^{2+} – снижалась. В системах с отмирающим стрелолистом *Sagittaria sagittifolia* L. в наибольшей степени увеличивалась концентрация K^+ , в меньшей – P_{tot} , Cl^- , БПК₅, снижались концентрации SO_4^{2-} и растворенного в воде O_2 . В присутствии растений отмечены большие, чем в контроле, концентрации пигментов фитопланктона. Количественные показатели бактериопланктона не различались. Численность и биомасса зоопланктона в целом и доминирующего вида *Daphnia longispina* в микрокосмах с растениями превышали эти показатели в контроле. Роголистник, потерявший половину биомассы, но продолжающий вегетацию, оказывал более сильное стимулирующее влияние на обилие зоопланктона, чем стрелолист, закончивший вегетацию.

Ключевые слова: зоопланктон, водные растения, гидрохимические параметры, бактериопланктон, пигменты фитопланктона.

Водные растения во многом формируют условия жизни для зоопланктона [Espínosa-Rodríguez et al., 2020], определяя структуру сообщества и его функциональное разнообразие [Bolduc et al., 2016]. Разрастаясь в прибрежной зоне водоемов и на мелководье, растения уменьшают свободные объемы водной толщи и увеличивают площади подводных субстратов. В зоопланктоне это обстоятельство вызывает увеличение разнообразия

за счет появления в сообществе факультативно планктонных и зарослевых видов [Kuczyńska-Kippen et al., 2006]. Одновременно снижается обилие облигатно планктонных видов. Сложность формируемого растениями пространства обуславливается видоспецифичной морфологией их листьев и побегов и принадлежностью к одной из экологических групп (погруженные, плавающие или воздушно-водные). На заросших участках водоемов меняется

гидродинамика и степень оседания и взмучивания осадков [Kleeberg et al., 2010], что влияет на обилие планктонных организмов, различающихся по типу питания (фильтраторов и собирателей). Растения в процессе вегетации определяют гидрохимические параметры среды [Joniak et al., 2007]. В первую очередь в результате фотосинтеза меняется газовый режим и связанный с ним показатель pH [Raspopov et al., 2002]. Кроме того, вследствие жизнедеятельности растений могут значительно изменяться концентрации основных катионов и анионов [Brammer, Wetzel, 1984], а также биогенных веществ [Granéli, Solander, 1988; Pieczyńska, 1993; Kočić et al., 2008]. Водные растения обогащают среду органическими веществами, выделяя их при жизни и после отмирания [Stets, Cother, 2008]. Все гидрохимические, гидродинамические и пространственные изменения, вызванные растениями, сказываются на обилии и соотношении кормовых для зоопланктона организмов (бактерий, жгутиконосцев, инфузорий и водорослей) [Rooney, Kalff, 2003; Lürig et al., 2021].

Степень влияния водных растений на зоопланктон зависит от видового состава фитоценозов, принадлежности растений к определенной экологической группе, от плотности зарослей [Kurbatova, Yershov, 2020]. Как правило, исследования зоопланктона среди растений проводят в период их активной вегетации. Однако известно, что метаболическая активность растений меняется в течение их жизненного цикла [Granéli, Solander, 1988; Ratushnyak, 2008]. Можно ожидать, что преобразования среды, индуцированные растениями в период их отмирания, будут иметь отличающийся эффект для показателей разнообразия и обилия зоопланктона.

Цель работы – установить характер изменений гидрохимических параметров среды, трофических условий и структуры зоопланктона в экосистемах, включающих отмирающие водные растения. Для достижения цели использовали модельные экосистемы (микрокосмы), что позволило создать и в значительной мере контролировать необходимые для исследования условия. В эксперименте использовали широко распространенные в Верхневолжском регионе водные растения, относящиеся к разным экологическим группам: погруженный, неукореняющийся ро-

листник *Ceratophyllum demersum* L. и воздушно-водный, укореняющийся стрелолист *Sagittaria sagittifolia* L.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на базе стационара полевых и экспериментальных работ Института биологии внутренних вод РАН (58°02' с. ш., 38°14' в. д.) с 08.08.2019 по 12.09.2019. Моделировали условия неглубоких прибрежных зон водоемов Верхней Волги (водохранилищ, стариц, затонов), в которых могут развиваться водные растения. Для создания микрокосмов использовали пластиковые лотки размером 1 × 1 × 0,5 м, в которые наливали по 300 л речной воды (р. Сунога), отфильтрованной через сито с ячейей 63 мкм. Вместе с водой в экспериментальные экосистемы попадали микроорганизмы и водоросли. Зоопланктон отдельно отлавливали сачком (размер ячеи 71 мкм) в искусственных прудах, заполненных водой из той же реки, концентрировали в одной емкости и затем примерно в равном количестве распределяли по микрокосмам. Начальная численность зоопланктона в микрокосмах составила 426 ± 181 экз./л (среднее $\pm$ стандартное отклонение). Создавали микрокосмы “смешанного типа” (“mixed flask culture” [Lefler, 1984]), когда искусственные экосистемы содержат организмы из природных водоемов и их количество и состав определяются случаем, а не экспериментатором. Микрокосмы располагали на открытом воздухе при естественном освещении. Для предотвращения резких суточных перепадов температур их устанавливали в бассейне с водой. Два варианта опыта включали высшие водные растения – стрелолист *Sagittaria sagittifolia* L. и роголистник *Ceratophyllum demersum* L. Стрелолист для опыта набирали на мелководье Рыбинского водохранилища, роголистник – в пруду-копани. Перед помещением в микрокосмы в течение трех дней растения содержали в бассейне с водой, в котором располагались лотки. В каждый лоток соответствующего варианта помещали по 30 растений стрелолиста (суммарно ~1500 г). Комбинировали растения разного возраста: 17 взрослых растений, имеющих плоды на цветоносах, плавающие и воздушные листья, 13 молодых растений с подводными ли-

ствиями. Роголистник (вегетирующие побеги без цветов и плодов) вносили по 1500 г сырой массы на лоток. Плотности посадки растений в микрокосмах соответствовали показателям, наблюдаемым в естественных водоемах региона Верхней Волги. С целью спровоцировать процесс отмирания растений стрелолист размещали в непитательном грунте (промытые гравий (частицы 5–10 мм) и речной песок в соотношении 1 : 1), а заросли роголистника формировали с большой плотностью, что ограничивало питание всей массы растений в замкнутом объеме лотка. Микрокосмы без растений служили контролем. С учетом опыта ранее проведенных экспериментов, когда при отмирании растений наблюдали увеличение концентрации K^+ в воде, в схему эксперимента включили вариант без растений, где искусственно поддерживали более высокую (в 6 раз), чем в контроле, концентрацию K^+ . Для этого в начале опыта в два этапа (с нарастанием концентрации) внесли K_2SO_4 . Каждый вариант выполняли в трех повторностях.

Один раз в неделю в микрокосмах измеряли температуру, pH, концентрации O_2 , основных катионов и анионов, общего фосфора (P_{tot}), общего азота (N_{tot}), биохимическое потребление кислорода за 5 суток (БПК₅) и химическое потребление кислорода (ХПК). Одновременно отбирали пробы для определения концентраций пигментов фитопланктона, численности и биомассы бактерий и зоопланктона. Эксперимент длился пять недель и завершился после полного отмирания листьев стрелолиста.

Концентрации K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- и SO_4^{2-} определяли, используя метод капиллярного электрофореза с помощью системы “Капель-105” (“Люмэкс”, Россия) [Методика..., 1999, 2000]. Концентрацию HCO_3^- находили расчетным способом, исходя из разности между суммой мг-экв/л катионов и суммой мг-экв/л измеренных анионов. ХПК устанавливали фотометрическим методом с применением анализатора жидкости “Флюорат-02” (Россия) [Методика..., 2003]. Концентрацию растворенного в воде кислорода измеряли иодометрическим методом [Методика..., 1997]. БПК оценивали по убыли концентрации O_2 в склянках, выдержанных в термостате при 20 °C в течение пяти суток. N_{tot} определяли титриметрическим методом [Методика..., 2004], валовый P_{tot} – в нефилтрованной воде, после минерализации пробы

до ортофосфатов и последующим окислением персульфатом [Методика..., 1997].

Количество пигментов фитопланктона (хлорофиллов *a*, *b*, *c*, феопигментов и суммарного содержания каротиноидов) измеряли спектрофотометрическим методом в ацетоновой вытяжке [Сиренко, Курейшев, 1982], используя спектрофотометр Lambda 25 (PerkinElmer Inc., США). Оптическую плотность определяли на длинах волн 430, 450, 480, 630, 647, 664, 665 и 750 нм. Для установления содержания феопигментов пробы подкисляли соляной кислотой.

Пробы для оценки общей численности бактериопланктона фиксировали формалином до конечной концентрации 2 % и до начала обработки хранили в холодильнике при температуре 4 °C. Численность и средние объемы бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохромов DAPI [Porter, Feig, 1980]. На каждом фильтре определяли размеры не менее 100 клеток бактерий. Объемы бактерий, в зависимости от формы их клеток, вычисляли по формулам объема цилиндра, эллипсоида или шара. Затем для каждой пробы рассчитывали средний объем бактериальной клетки. Сырую биомассу бактерий вычисляли исходя из численности бактерий и среднего объема клеток. Удельный вес принимали равным единице. Содержание углерода в сырой биомассе бактерий (*C*, фгC/кл) рассчитывали согласно уравнению $C = 120 \times V^{0,72}$, где *V* – объем бактериальной клетки, мкм³ [Norland, 1993]. Удельную скорость роста бактерий (*μ*) определяли методом делящихся клеток, используя формулу: $\ln \mu = 0,299 \times FDC - 4,961$, где FDC – частота встречаемости делящихся клеток [Newell, Christian, 1981]. Продукцию бактериопланктона определяли как произведение удельной скорости роста и биомассы.

Зоопланктон отбирали оригинальным пробоотборником типа “штмпель-пипетки” на 0,5 л в шести точках каждого микрокосма (всего 3 л). Пробу концентрировали, проливая воду через сачок из планктонной сети со стаканчиком, и фиксировали 70%-м этанолом. В дальнейшем обрабатывали, используя общепринятые в гидробиологии методы. Определяли видовой состав, численность и биомассу зоопланктона. Рассчитывали индекс видового разнообразия Шеннона.

Принимая во внимание небольшое количество повторностей каждого варианта эксперимента, для статистической оценки данных использовали непараметрические методы. Различия между вариантами в обилии зоопланктона и бактерий, концентрации пигментов фитопланктона, а также гидрохимических факторов среды анализировали, применяя тест Фридмана (непараметрический аналог ANOVA с повторными измерениями). Парное сравнение проводили с помощью теста Вилкоксона с поправкой Бонферрони. Расчеты вели в программе PAST v.2.23. Для анализа связей биологических переменных (численности основных групп и доминирующих видов зоопланктона, численности, биомассы и продукции бактерий, количества пигментов фитопланктона) и гидрохимических параметров среды (рН, БПК, ХПК, концентраций растворенного кислорода, основных катионов, гидрокарбонатов и общего фосфора) применили метод главных компонент (Principal Component Analysis), используя для этого программу Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Водные растения. В ходе эксперимента отмирание стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*) происходило в большей степени, чем роголистника (*Ceratophyllum demersum*). Разрушение листьев стрелолиста стало заметно спустя 10 суток от начала эксперимента. К концу опыта зелеными сохранялись только зачатки листьев. Масса стрелолиста к концу эксперимента снизилась более чем в 10 раз относительно первоначальной и составила 141 ± 18 г на лоток. Масса роголистника уменьшилась примерно вдвое и к концу опыта составляла 713 ± 14 г на микрокосм, но оставшиеся побеги роголистника продолжали вегетацию.

Гидрохимические параметры. В воде микрокосмов со стрелолистом при отмирании растений происходило постепенное увеличение концентраций основных катионов. В наибольшей степени возрастала концентрация K^+ , которая в конце эксперимента превышала контрольные значения в 3 раза (тест Фридмана: $\chi^2 = 42,27$; $p < 0,001$) (табл. 1). Кроме того, в воде увеличивались концентрации хлоридов ($\chi^2 = 26,87$; $p < 0,05$), карбонатов ($\chi^2 = 13,92$; $p < 0,01$) и общего фосфора ($\chi^2 = 31,57$;

$p < 0,01$) (см. табл. 1). Отмечено снижение содержания сульфатов ($\chi^2 = 34,47$; $p < 0,05$). Регистрировали более низкие, чем в контроле, концентрации растворенного в воде кислорода ($\chi^2 = 13,62$; $p < 0,01$) и значения рН ($\chi^2 = 40,72$; $p < 0,001$) (см. табл. 1). Показатели БПК ($\chi^2 = 3,27$; $p < 0,05$) в течение всего эксперимента (см. табл. 1) превышали контрольные. По степени изменений, относительно контрольных величин, статистически значимо в наибольшей мере менялась концентрация K^+ (в среднем + 109 %), затем P_{tot} (+ 48 %), Cl^- (+34 %), БПК₅ (+33 %), SO_4^{2-} (-11 %) и O_2 (-9 %).

В микрокосмах с роголистником, потерявшим половину биомассы, но продолжающим вегетировать, на протяжении всего эксперимента отмечали большую, чем в контроле, концентрацию Mg^{2+} ($\chi^2 = 14,87$; $p < 0,05$) (см. табл. 1). Во второй половине эксперимента снизились концентрации Ca^{2+} (на 7 %) и Na^+ (на 11 %). Концентрации K^+ , сульфатов и гидрокарбонатов не отличались от контрольных показателей. В микрокосмах с роголистником содержание P_{tot} в воде неуклонно возрастало и к концу эксперимента превышало контрольные величины в 2 раза ($\chi^2 = 31,57$; $p < 0,001$) и отмечаемую в микрокосмах со стрелолистом концентрацию в 1,5 раза ($\chi^2 = 31,57$; $p < 0,01$). Показатель рН в момент отбора проб (9 утра) значимо превышал контрольный ($\chi^2 = 40,72$; $p < 0,001$) (см. табл. 1). В первую половину опыта регистрировали более низкие ($7,5 \pm 0,3$ мг/л), чем в контроле ($8,7 \pm 0,7$ мг/л), концентрации растворенного в воде кислорода, во вторую – более высокие ($10,4 \pm 0,7$ и $9,6 \pm 0,3$ мг/л соответственно). Подобной динамикой характеризовалось ХПК. БПК было выше, чем в контроле ($\chi^2 = 15$; $p < 0,001$) и в микрокосмах со стрелолистом ($\chi^2 = 3,27$; $p < 0,05$).

Концентрации N_{tot} в контроле и в лотках с растениями значимо не различались (см. табл. 1).

В варианте с искусственно поддерживаемой более высокой концентрацией K^+ ($11,1 \pm 0,3$ мг/л), помимо K^+ и SO_4^{2-} , вносимой соли, другие измеряемые гидрохимические параметры не отличались от контрольных величин (см. табл. 1).

Бактерии. Показатели численности, биомассы и продукции бактерий в микрокосмах

Т а б л и ц а 1
Гидрохимические параметры в микрокосмах

Концентрация, мг/л	Вариант			
	Контроль	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	+K ⁺	<i>Ceratophyllum demersum</i>
K ⁺	$\frac{1,76^a}{1,67-1,85}$	$\frac{3,42^b}{1,68-6,32}$	$\frac{10,87^c}{2,77-11,62}$	$\frac{1,77^a}{1,66-2,08}$
Na ⁺	$\frac{4,02^a}{3,64-4,35}$	$\frac{4,18^{a, b}}{3,96-5,04}$	$\frac{3,74^{a, c}}{3,56-4,05}$	$\frac{3,72^{a, c}}{3,31-3,99}$
Mg ²⁺	$\frac{7,93^a}{7,33-8,31}$	$\frac{8,01^{a, b}}{7,79-8,31}$	$\frac{7,65^{a, c}}{7,32-7,82}$	$\frac{8,3^d}{8,05-8,71}$
Ca ²⁺	$\frac{22,46^a}{21,17-23,45}$	$\frac{23,08^a}{22,02-23,38}$	$\frac{22,74^a}{21,93-23,25}$	$\frac{21,62^a}{20,01-25,11}$
Cl ⁻	$\frac{3,85^a}{3,61-4,97}$	$\frac{5,21^b}{3,77-7,11}$	$\frac{4,12^a}{3,98-5,07}$	$\frac{4,97^b}{4,02-6,33}$
SO ₄ ²⁻	$\frac{4,94^a}{4,5-6,06}$	$\frac{4,41^b}{3,97-5,4}$	$\frac{11,4^c}{6,77-12,34}$	$\frac{5,4^a}{4,76-7,47}$
HCO ₃ ⁻	$\frac{108,9^a}{101,3-116,6}$	$\frac{112,5^b}{109,2-116,1}$	$\frac{105,5^{a, c}}{97,6-109,4}$	$\frac{104,8^a}{98,2-119,4}$
P _{tot}	$\frac{0,097^a}{0,03-0,303}$	$\frac{0,135^b}{0,05-0,417}$	$\frac{0,063^a}{0,037-0,273}$	$\frac{0,232^c}{0,05-0,623}$
N _{tot}	$\frac{1,01^a}{0,95-1,25}$	$\frac{1,16^a}{0,89-1,22}$	$\frac{1,27^a}{1,26-1,45}$	$\frac{1,22^a}{1,01-1,3}$
O ₂	$\frac{9,31^a}{7,89-9,78}$	$\frac{8,47^b}{7,79-8,63}$	$\frac{8,94^a}{8,31-9,47}$	$\frac{8,62^a}{7,15-10,94}$
БПК	$\frac{0,98^a}{0,63-1,79}$	$\frac{1,47^b}{1,36-1,57}$	$\frac{1,05^a}{0,74-1,48}$	$\frac{2,1^c}{1,26-2,43}$
ХПК	$\frac{23,85^a}{19,0-28,67}$	$\frac{23,85^a}{20,57-27,3}$	$\frac{23,68^a}{19,7-24,43}$	$\frac{24,08^a}{22,97-30,5}$
pH	$\frac{8,67^a}{8,37-8,8}$	$\frac{8,2^b}{7,8-8,43}$	$\frac{8,53^a}{8,27-8,7}$	$\frac{9,57^c}{8,6-9,9}$

П р и м е ч а н и е. В числителе – медиана, в знаменателе – минимум–максимум. Значимые различия между вариантами (тест Фридмана, $p < 0,05$) отмечены разными буквами.

всех вариантов эксперимента значимо не различались (рис. 1). По численности (>71 %) и по биомассе (>70 %) в бактериопланктоне преобладали небольшие одиночные клетки. В экспериментальных экосистемах с отмирающим стрелолистом чаще, чем в других вариантах, регистрировали увеличение численности нитевидных бактерий, палочек и колоний. В микрокосмах с роголистником в большей степени, чем в других вариантах, отмечали бактерий, ассоциированных с детритными частицами. Численность таких бактерий могла составлять 17–26 % общего количества.

Пигменты фитопланктона. В микрокосмах со стрелолистом суммарные концентрации хлорофиллов фитопланктона в среднем превышали контрольные показатели (рис. 2). Первые две недели эксперимента, когда сохранялись листья, отмечали большее, чем

в контроле, содержание хлорофилла с (Хл с), характерного для диатомовых, динофитовых, криптофитовых, золотистых и желтозеленых водорослей, а также каротиноидов. На протяжении всего периода наблюдений концентрации хлорофилла b (Хл b), который обычно связывают с зелеными и эвгленовыми водорослями [Минеева, 2004], были выше в варианте со стрелолистом, чем в контроле ($\chi^2 = 12,68$; $p < 0,05$, табл. 2). Доля феопигментов в течение эксперимента менялась незначительно (см. табл. 2). Пигментный индекс E_{480}/E_{665} , отражающий соотношение желтых и зеленых пигментов, высокий в начале эксперимента, снизился в течение двух недель и впоследствии был наименьшим в сравнении с другими вариантами (рис. 3).

Фитопланктон микрокосмов с роголистником характеризовался более высокими, чем в

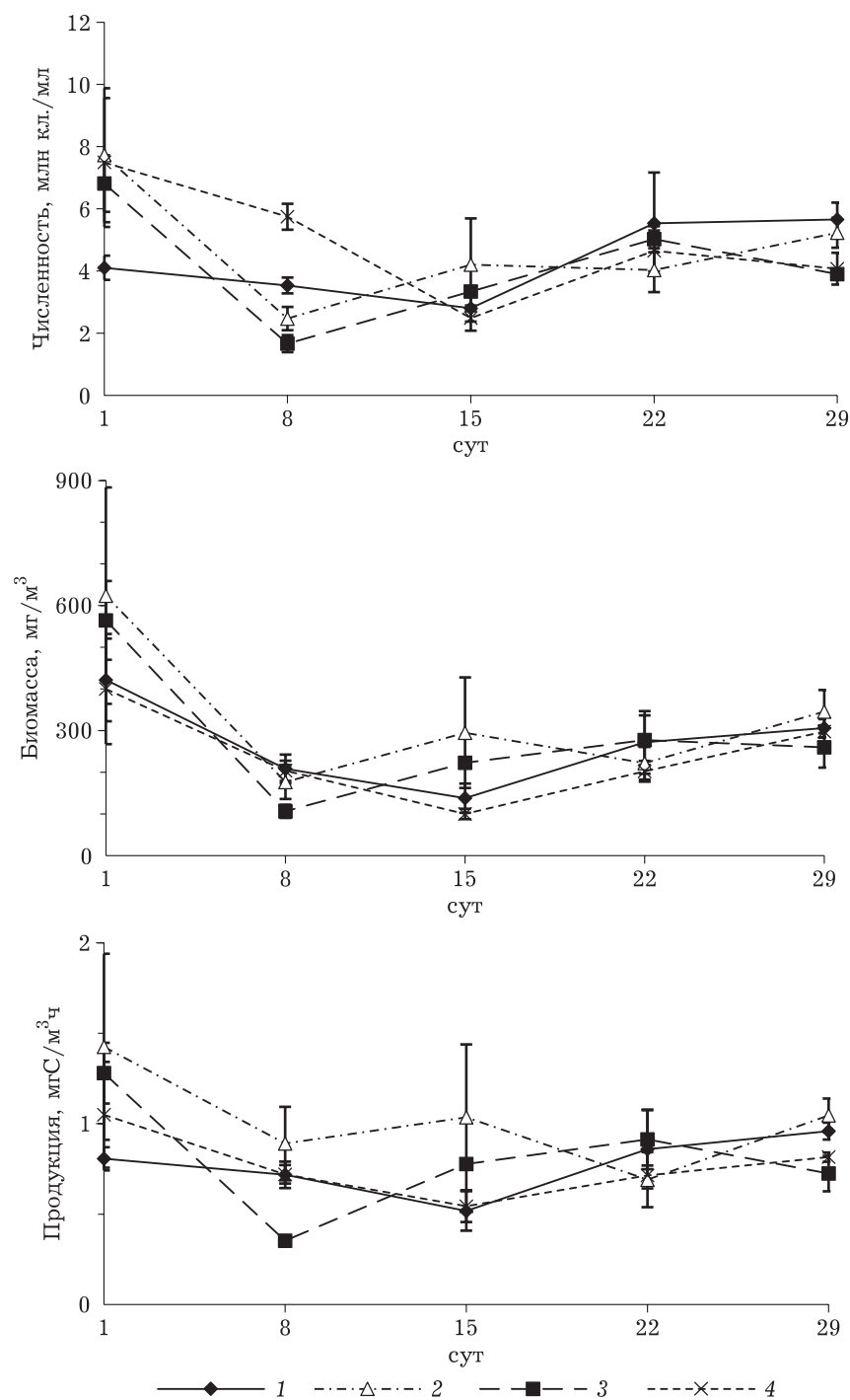


Рис. 1. Численность, биомасса и продукция бактерий (средние значения и доверительные интервалы ($p = 0,95$)): 1 – контроль, 2 – микрокосмы со стрелолистом, 3 – микрокосмы с роголистником, 4 – микрокосмы с добавлением калия

контроле, концентрациями хлорофиллов *a* (Хл *a*) и Хл *c* в первую половину эксперимента (см. рис. 2). Во вторую половину эксперимента концентрация Хл *a* значительно уменьшилась и не превышала 0,8 мкг/л. Поэтому, несмотря

на низкие концентрации каротиноидов, пигментный индекс в микрокосмах с роголистником показывал наибольшие относительно других вариантов эксперимента значения (см. рис. 3). Концентрация каротиноидов в микро-

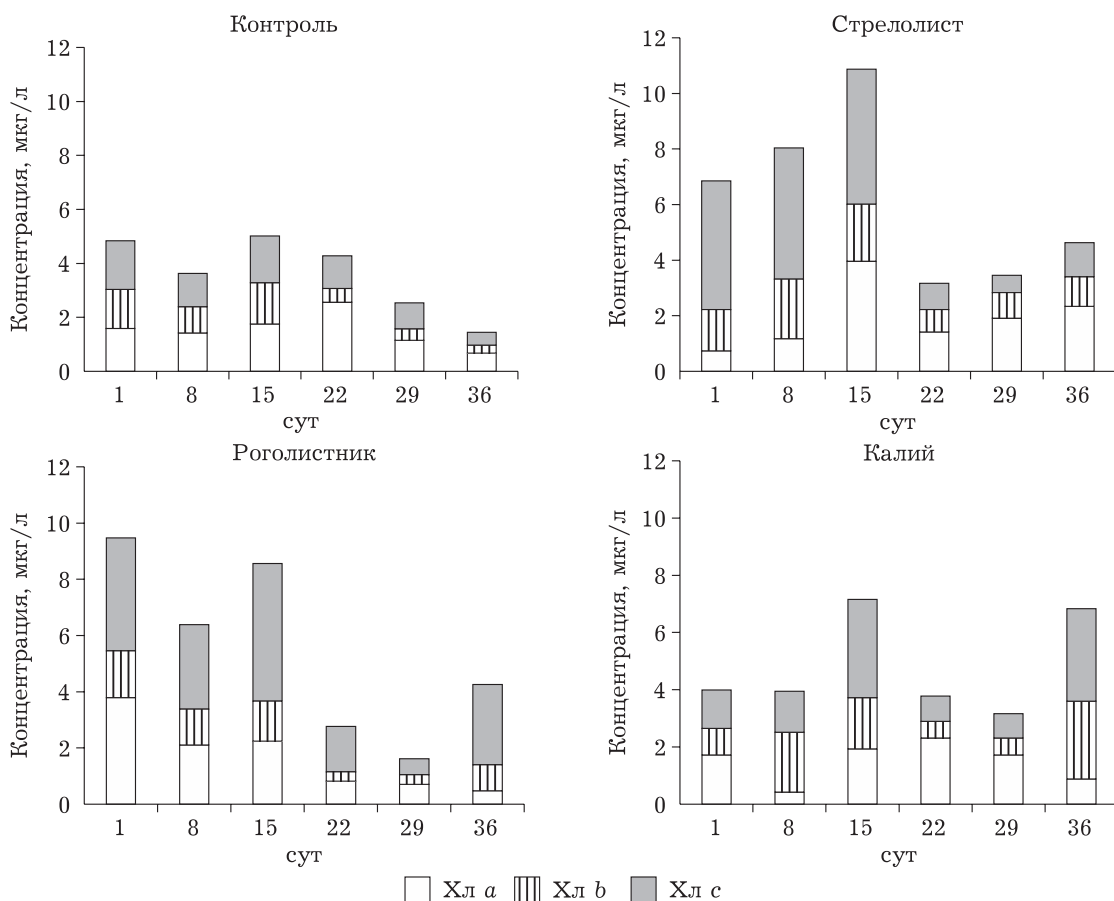


Рис. 2. Суммарное содержание и концентрации различных типов хлорофиллов в фитопланктоне микрокосмов

Т а б л и ц а 2
Концентрации пигментов фитопланктона (мкг/л) и доля феопигментов (%) в микрокосмах

Пигмент	Вариант			
	Контроль	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	+K ⁺	<i>Ceratophyllum demersum</i>
Хл а	1,51 ^a 0,68–2,56	1,66 ^a 0,74–3,96	1,72 ^a 0,43–2,32	1,46 ^a 0,48–3,79
Хл b	0,74 ^a 0,30–1,53	1,27 ^b 0,81–2,14	1,35 ^{a, b} 0,58–2,71	0,34 ^{a, b} 0,16–1,42
Хл с	1,22 ^a 0,47–1,80	2,93 ^b 0,62–4,85	1,39 ^{a, b} 0,85–3,43	2,93 ^{a, b} 0,57–4,89
Каротиноиды	5,39 ^a 2,05–6,88	5,99 ^{a, b} 3,88–11,77	5,12 ^{a, b, c} 3,94–8,38	3,94 ^{a, c} 1,73–8,39
Феопигменты	43,6 ^a 27,3–89,8	46,2 ^a 30,4–51,3	57,5 ^a 56,9–78,4	57,4 ^a 32,9–65,8

П р и м е ч а н и е. В числителе – медиана, в знаменателе – минимум–максимум. Значимые различия между вариантами (тест Фридмана, $p < 0,05$) отмечены разными буквами.

космах с роголистником была значимо ниже, чем в системах со стрелолистом ($\chi^2 = 10,73$; $p < 0,05$, см. табл. 2). Доля феопигментов большую часть эксперимента превышала 50 %.

В варианте с дополнительным внесением калия наблюдали подъемы концентраций Хл b и Хл с в начале и в конце эксперимента (см. рис. 2). Максимальные значения относительно-

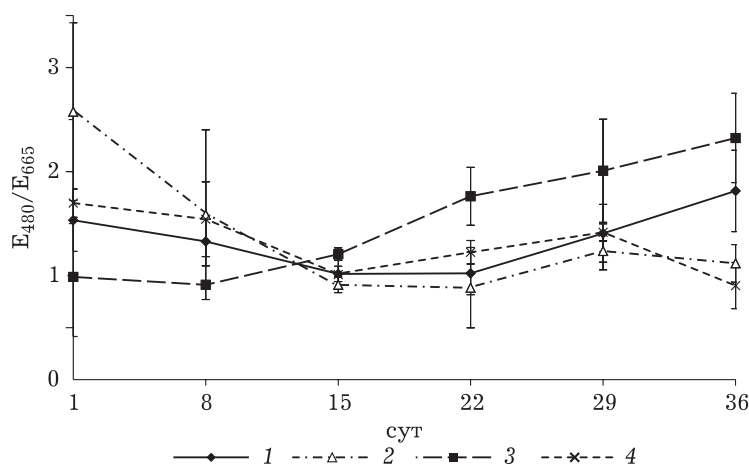


Рис. 3. Пигментный индекс E_{480}/E_{665} (средние значения и доверительные интервалы ($p = 0,95$)). Обозначения вариантов, как на рис. 1

го количества феопигментов, как и в контроле, отмечали в конце эксперимента.

Зоопланктон. В микрокосмах обнаружено 35 видов Rotifera, 16 – Cladocera, 11 – Copepoda и 2 – Calanoida. Коловратки, обильные во всех вариантах в начале эксперимента (> 200 экз./л), впоследствии встречались

в малом количестве (1–7 экз./л). В основном зоопланктонное сообщество состояло из ракообразных. Общая численность зоопланктона в микрокосмах с растениями была выше, чем без растений (табл. 3). Доминировал ветвистый рачок *Daphnia longispina* O. F. Müller. В среднем за эксперимент во всех вариан-

Т а б л и ц а 3
Численность (экз./л) зоопланктона в эксперименте

Таксон	Вариант			
	Контроль	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	+K ⁺	<i>Ceratophyllum demersum</i>
Cladocera	19,1 ^a 5,7–55,7	26,0 ^a 15,3–146,3	17,8 ^a 3,8–92,0	74,7 ^b 66,2–326,3
<i>Daphnia</i>	11,9 ^a 4,7–43,7	25,8 ^b 14,7–52,3	16,3 ^a 3,2–50,2	71,6 ^c 32,5–96,2
Chydoridae	0,4 ^a 0–1,7	0 ^a 0–0,3	0,1 ^a 0–0,2	2,2 ^b 0–31,8
Copepoda	26,3 ^a 11,2–64,3	44,8 ^a 13,3–78,3	26,7 ^a 7,7–53,3	81,4 ^b 38,3–139,7
Cyclopoida взрослые	0,9 ^a 0,2–1,8	1,1 ^a 0,3–2,2	0,5 ^a 0–1,8	4,3 ^b 3,3–8,2
Cyclopoida науплиусы	20,5 ^a 5,8–57,5	35,3 ^{a, b} 7,2–73,3	19,2 ^c 3,2–37,0	56,7 ^{b, d} 20,5–86,8
Cyclopoida копепоидиты	2,7 ^a 1,2–9,7	2,6 ^a 2,0–8,0	2,8 ^a 0–13	10,9 ^b 8,2–77,0
Calanoida взрослые + копепоидиты	2,0 ^a 1,3–3,2	2,3 ^a 0,5–4,7	2,0 ^a 1,2–3,7	0,8 ^b 0–1,5
Rotifera	3,3 ^a 0,8–216,8	3,2 ^a 1–242,8	1,5 ^a 0,3–226,2	9,5 ^b 5–320
Общая	67,1 ^a 28,2–283,7	81,5 ^a 62,2–402,5	56,9 ^a 40,8–330,0	179,2 ^b 122,2–687,5

П р и м е ч а н и е. В числителе – медиана, в знаменателе – минимум–максимум. Значимые различия между вариантами (тест Фридмана, $p < 0,05$) отмечены разными буквами.

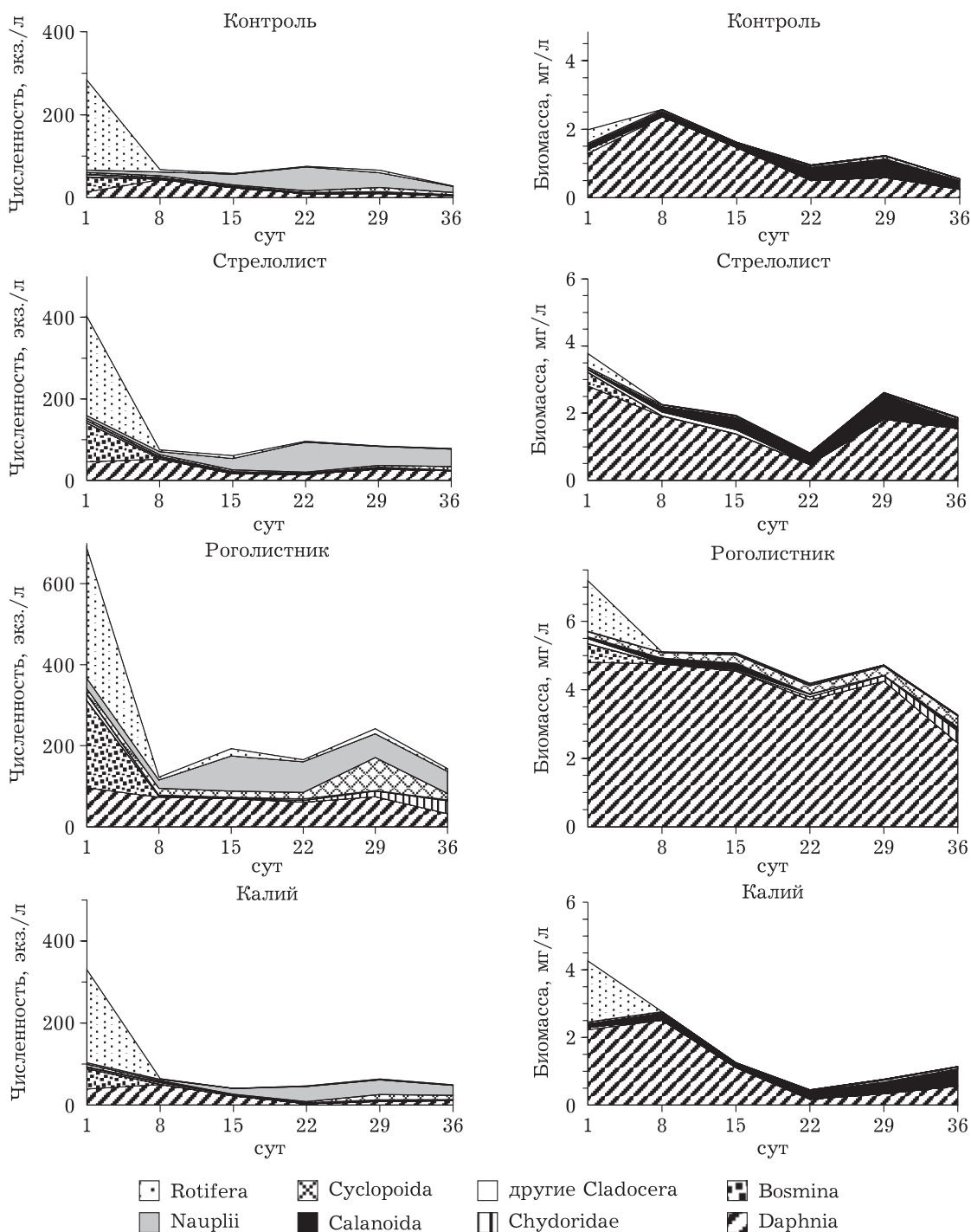


Рис. 4. Численность и биомасса зоопланктона в разных вариантах эксперимента

тах доля *D. longispina* превышала 25 % общей численности и 60 % общей биомассы зоопланктона (рис. 4).

Большинство изменений в зоопланктоне микрокосмов с отмирающими растениями стрелолиста не имели достоверных различий с контролем. Однако в конце эксперимен-

та наблюдали увеличение общей численности и биомассы зоопланктона (см. рис. 4), что в основном обуславливалось ростом количества доминирующего вида *D. longispina* ($\chi^2 = 22,47$, $p < 0,05$). Другие Cladocera не достигали массового развития. Индекс видового разнообразия менялся от 0,77 до 2,72 бит/экз. Наименьшие

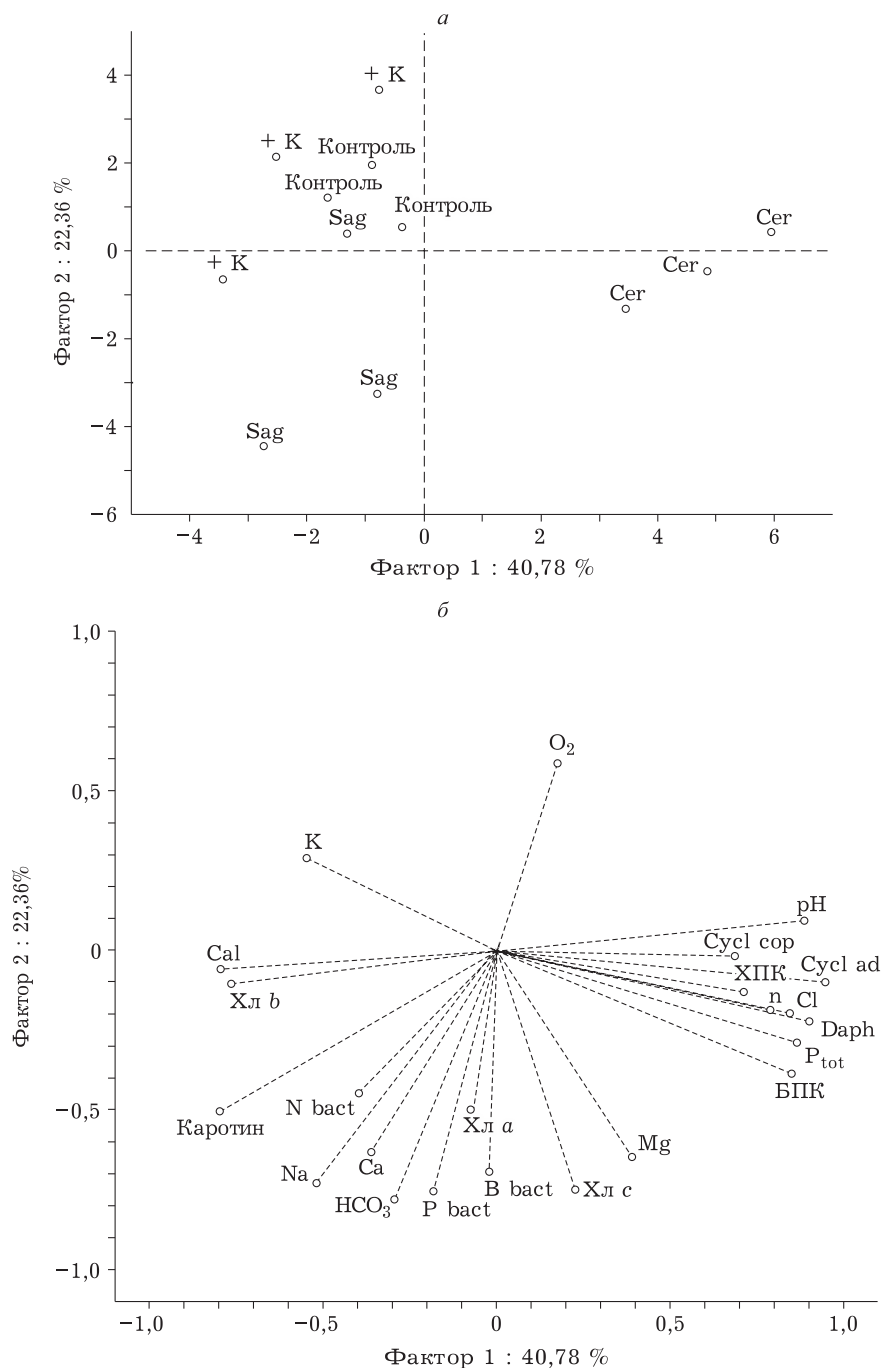


Рис. 5. Результаты анализа с использованием метода главных компонент (РСА): а – рейтинг всех экспериментальных микрокосмов в системе двух главных компонент (Контроль – контрольные микрокосмы, Cer – микрокосмы с роголистником; Sag – микрокосмы со стрелолистом; +К – микрокосмы с дополнительным внесением калия); б – рейтинг биотических переменных и параметров среды в системе двух главных компонент (Cal – численность Calanoida; Cycl cop – численность копепоидов Cyclopoida; Cycl ad – численность взрослых Cyclopoida; n – численность науплиусов Cyclopoida; Cl – численность Cladocera; Daph – численность *Daphnia longispina*; N bact – численность бактерий; B bact – биомасса бактерий; P bact – продукция бактерий; Каротин – концентрация каротиноидов; Xл a – концентрация хлорофилла a; Xл b – концентрация хлорофилла b; Xл c – концентрация хлорофилла c; K, Na, Ca, Mg и HCO₃ – концентрации ионов K⁺, Na⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ и HCO₃⁻ соответственно; O₂ – концентрация кислорода в воде; P_{tot} – концентрация общего фосфора; БПК – биохимическое потребление кислорода; ХПК – химическое потребление кислорода; pH – значения pH)

значения отмечены во вторую половину эксперимента при увеличении доминирования *D. longispina*. В контроле индекс видового разнообразия принимал значения от 1,27 до 2,59 бит/экз.

В микрокосмах с частично отмершим, но продолжающим вегетацию роголистником обилие всех групп зоопланктона превышало контрольные значения (тест Фридмана для Rotifera: $\chi^2 = 16,38$, $p < 0,01$, для Cladocera: $\chi^2 = 24,92$, $p < 0,001$ и для Copepoda: $\chi^2 = 20,62$, $p < 0,001$) (см. табл. 3). Численность доминирующего вида *D. longispina* превосходила контроль в среднем в 5 раз ($\chi^2 = 22,47$, $p < 0,001$). Дафнии достигали более крупных размеров ($\chi^2 = 10,67$, $p < 0,05$). Во вторую половину эксперимента значимо увеличивалась численность рачков сем. Chydoridae ($\chi^2 = 6,72$, $p < 0,05$). Взрослые и ювенильные Cyclopoida были обильнее в микрокосмах с роголистником. Однако Calanoida развивались в меньшей степени, чем в микрокосмах других вариантов (см. табл. 3). В сравнении с зоопланктоном микрокосмов с отмирающим стрелолистом отмечены более высокие показатели численности и биомассы Cladocera ($\chi^2 = 10,89$, $p < 0,01$) и взрослых Cyclopoida ($\chi^2 = 14,22$, $p < 0,001$). Индекс видового разнообразия составлял 1,37–2,51 бит/экз.

Намеренное повышение концентрации K^+ не отразилось на показателях зоопланктона. Общая численность, биомасса, обилие доминирующего вида оставались схожими с контрольными показателями (см. рис. 4). Индекс видового разнообразия менялся от 0,88 до 2,50 бит/экз.

Метод главных компонент. На долю двух основных компонентов (Фактор 1 и Фактор 2) приходилось 63 % дисперсии данных (рис. 5). С Фактором 1, обуславливающим 41 % дисперсии данных, в значительной степени положительно коррелировали концентрация общего фосфора, ХПК, БПК и pH, а также численность Cladocera, доминирующего в зоопланктоне вида *D. longispina* и Cyclopoida всех возрастных стадий (табл. 4, рис. 5, б). Отрицательная связь обнаружена между Фактором 1 и концентрациями одновалентных катионов, пигментов Хл b и каротиноидов и численностью Calanoida. С Фактором 2 оказалось связано 22 % дисперсии данных. Положительная связь Фактора 2 выявлена с концентраци-

Т а б л и ц а 4
Факторные координаты переменных, основанные на корреляциях (метод главных компонент)

Переменная	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
K	-0,54	0,29	-0,28
Na	-0,52	-0,73	0,32
Mg	0,40	-0,65	0,54
Ca	-0,36	-0,64	0,33
HCO ₃	-0,29	-0,78	0,45
P _{tot}	0,87	-0,29	0,03
O ₂	0,18	0,58	-0,19
БПК	0,85	-0,39	-0,06
ХПК	0,72	-0,13	0,28
pH	0,89	0,09	-0,04
Cl	0,85	-0,20	-0,17
Daph	0,91	-0,23	-0,13
Cal	-0,79	-0,06	-0,15
Cycl ad	0,95	-0,10	-0,09
Cycl cop	0,69	-0,02	-0,09
n	0,79	-0,19	-0,14
Хл a	-0,07	-0,50	0,60
Хл b	-0,76	-0,11	-0,27
Хл c	0,23	-0,75	-0,37
Каротин	-0,79	-0,50	-0,11
N bact	-0,40	-0,45	-0,62
B bact	-0,01	-0,70	-0,62
P bact	-0,18	-0,76	-0,58

П р и м е ч а н и е. Обозначения переменных, как на рис. 5. Жирным шрифтом отмечены значения, когда переменная ≥ 50 % определяется соответствующим фактором.

ей растворенного кислорода, отрицательная – с концентрациями Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , гидрокарбонатов, Хл a, Хл c и каротиноидов, а также с биомассой и продукцией бактерий (см. табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

В экспериментальных экосистемах с водными растениями, подвергшимися разной степени разложения, формировались условия, различающиеся по гидрохимическим параметрам. Ранее было показано, что на первом этапе разложения растений (примерно в течение первых четырех дней) за счет физического вымывания происходит быстрое поступление биогенных и минеральных веществ из тканей растений в воду, затем следует более медленная фаза высвобождения биогенных веществ с участием грибов и бактерий. Разные виды водных растений в различной степени подвергаются колонизации первичными деструкторами, что определяется их физической и химической структурой [Zhao et al.,

2021]. В микрокосмах со стрелолистом, отмирание верхней надгрунтовой части которого произошло полностью, из всех показателей в наибольшей степени менялась концентрация K^+ , которая к концу эксперимента втрое превышала контрольные значения. В микрокосмах с роголистником, половина биомассы которого подверглась разложению, но продолжила вегетацию, самые заметные изменения отмечены для концентрации P_{tot} , которая неуклонно возрастала и превысила к концу наблюдений контрольный показатель в 2 раза (см. табл. 1).

Быстрое вымывание катионов из тканей растений в воду характерно для разлагающихся растений [Sommaruga et al., 1993]. Одновалентные катионы (K^+ и Na^+) появляются в воде быстрее двухвалентных ионов (Ca^{2+} и Mg^{2+}) [Кудрявцев, Кудрявцева, 1982]. Описывают, что высокие концентрации K^+ в среде могут негативно сказываться на зоопланктоне [Mount et al., 2016]. K^+ , Mg^{2+} и Ca^{2+} обнаруживают как специфическую токсичность к чувствительным видам зоопланктона, так и имеют неспецифическое действие через изменение осмотичности. Определено, что степень проявления токсического действия K^+ зависит не только от величины концентрации катиона, но и от соотношения концентраций K^+/Na^+ в среде [Erickson et al., 2017]. В эксперименте это соотношение в воде контрольных микрокосмов и с роголистником на протяжении всего периода наблюдений составляло 0,5, а со стрелолистом увеличивалось и к концу эксперимента достигло 1,3. Еще большее (в 3 раза) преобладание концентрации ионов K^+ над концентрацией Na^+ отмечено в микрокосмах с добавлением K^+ . Однако в проведенном исследовании ни в микрокосмах со стрелолистом, ни в лотках со специально поддерживаемой высокой концентрацией K^+ не отмечено негативного влияния на показатели обилия и разнообразия зоопланктона в целом и доминирующего вида *Daphnia longispina*. Показано, что виды зоопланктона, обитающие в водоемах с изменчивым гидрологическим и гидрохимическим режимом, высокотолерантны к минеральному загрязнению [Kalinkina, Kulikova, 2009]. Некоторые виды Cladocera успешно акклимируются к повышенным концентрациям K^+ , становятся устойчивыми и впоследствии проявляют высокую плодовитость [Калинкина, Пименова, 2002].

К концу опыта в присутствии разлагающегося стрелолиста наблюдали большую, относительно контроля, численность *D. longispina* и более крупные размеры рачков. Маловероятно, что этот эффект прямо или косвенно был связан с наиболее изменившимся в системах гидрохимическим параметром – концентрацией K^+ . В варианте с искусственно увеличенной концентрацией K^+ без растений роста количества *D. longispina* не происходило и размеры рачков были меньше в сравнении с микрокосмами со стрелолистом (тест Фридмана: $\chi^2 = 10,67$; $p < 0,05$). По-видимому, стимулирующее влияние отмирающих растений на *D. longispina* связано с формированием лучшей кормовой базы. В первую половину эксперимента концентрации всех пигментов фитопланктона в микрокосмах со стрелолистом превышали контрольные показатели (см. рис. 2). Относительно небольшая доля феопигментов свидетельствовала об активном физиологическом состоянии клеток фитопланктона [Бульон, 1978; Минеева, 2004]. Во вторую половину эксперимента концентрации хлорофиллов снизились, что могло быть следствием выедания зоопланктонными фильтраторами. Более высокие в сравнении с контролем значения БПК₅ и пониженные концентрации растворенного в воде кислорода указывают на интенсивные деструкционные процессы, а следовательно, высокую активность микроорганизмов. Ранее другими исследователями было показано увеличение численности и продукции бактерий и водорослей в результате декомпозиции отмирающих тканей растений и выделения органического вещества [Belova, 1993]. В проведенном эксперименте не зафиксировано значимого изменения количества бактериопланктона. По-видимому, рост численности бактерий уравнивался их потреблением.

В микрокосмах с роголистником концентрация общего фосфора увеличивалась в значительно большей, чем в других вариантах опыта, степени. Такой результат согласуется с данными исследования 12 небольших водоемов, где также в воде среди роголистника отмечали высокие концентрации P_{tot} [Joniak et al., 2007]. Различные соединения фосфора попадают в воду при декомпозиции растительных тканей. Этот процесс протекал как с роголистником, так и со стрелолистом, но концентрация P_{tot} в системах с ро-

голистником возрастала больше, чем в системах со стрелолистом. Так как часть растений роголистника продолжала вегетацию, вторым источником фосфора могло быть прижизненное выделение растениями вторичных фосфорсодержащих метаболитов. Например, установлено, что роголистник выделяет в среду аденозинмонофосфат [Francko, Wetzel, 1981]. Таким образом, в микрокосмах с роголистником повышалась степень трофности среды, и, вероятно, следствием этого процесса должно было стать обильное развитие кормовых организмов – водорослей, простейших и бактерий. Сам роголистник, как и все растения, нуждается в минеральном фосфоре. Водные растения конкурируют с водорослями за биогенные вещества. Это одна из причин, почему иногда отмечают слабое развитие фитопланктона среди растений [Rooney, Kalff, 2003]. Однако на примере роголистника показано [Lombardo, Cooke, 2003], что поглощение растениями фосфора имеет предел. При достижении определенных концентраций фосфора в среде поглощение его высшими растениями прекращается. В таком случае “избыточный” фосфор начинает потребляться водорослями и микроорганизмами. Иногда не снижение обилия фитопланктона, а, наоборот, высокие концентрации пигментов фитопланктона регистрируют в зарослях высших водных растений [Joniak et al., 2007]. Как активно вегетирующие, так и отмирающие водные растения существенно влияют на цикл фосфора в водоемах [Granéli, Solander, 1988]. Подсчитано, что 1 г продукции водных растений содержит такое количество фосфора, которое обеспечивает более 6 г продукции фитопланктона [Granéli, Solander, 1988]. Сосудистые растения, формируя среду с повышенным содержанием различных соединений фосфора, субсидируют бактериопланктон не только литоральной зоны водоемов, но даже пелагиали [Rooney, Kalff, 2003], повышая продукцию бактериопланктона и функциональную активность микроорганизмов.

В проведенном эксперименте не зафиксировали рост показателей обилия бактерий и концентраций пигментов фитопланктона, но одновременно регистрировали большие численности всех основных групп зоопланктона в микрокосмах с роголистником. Численность доминирующего вида *D. longispina* превыша-

ла контрольные показатели в среднем в 5 раз, а его биомасса – в 4 раза. Вероятно, в условиях замкнутого объема микрокосма большая часть образованной биомассы микроорганизмов и водорослей сразу потреблялась зоопланктоном. Интенсивное выедание зоопланктоном могло быть одной из причин, по которой фитопланктон в микрокосмах с роголистником обнаруживал признаки сообщества, находящегося в угнетенном состоянии. Об этом свидетельствовали высокий пигментный индекс и значительная доля феопигментов на протяжении всего эксперимента. Положительная связь между биомассой зоопланктона и концентрацией феопигментов показана в работах [Glooschenko et al., 1972; Бульон, 1978].

Проведение анализа данных с использованием метода главных компонент показало, что при проекции всех микрокосмов на фактор-план экспериментальные экосистемы с роголистником имели положительную корреляцию с Фактором 1 (см. рис. 5, а). Кроме того, многие изменения гидрохимических параметров среды и показателей зоопланктона, которые отмечали в микрокосмах с роголистником, также показали связь с Фактором 1. Это дает основание полагать, что именно наличие роголистника в экспериментальных экосистемах, его физиологическая и метаболическая активность на 41 % определяли дисперсию показателей среды и зоопланктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водные растения в зависимости от видовой принадлежности и степени их разложения формировали различные гидрохимические условия среды. В микрокосмах с отмершим стрелолистом в наибольшей мере менялась концентрация K^+ (в среднем за эксперимент +109 % относительно контроля). Второй по степени изменения показателя была концентрация общего фосфора (+ 48 %). В микрокосмах с роголистником максимальные изменения отмечены для концентрации P_{tot} (+123 % относительно контроля) и величины БПК₅ (+76 %). Как в системах с растениями, у которых полностью отмерла надгрунтовая часть (со стрелолистом), так и с растениями, утратившими половину массы живых побегов, но продолжающих вегетацию (с роголистником), в той или иной мере отмечено увеличение

численности и биомассы зоопланктона. Наиболее позитивным для роста обилия зоопланктона оказалось повышение концентрации общего фосфора в среде, что через увеличение трофности связано с развитием кормовых организмов. В проведенном эксперименте в микрокосмах с роголистником, потерявшим половину биомассы, но продолжающим расти, концентрация P_{tot} увеличилась в большей степени относительно контроля, чем в микрокосмах с отмершим стрелолистом. Одновременно численность и биомасса зоопланктона достигали наибольших величин.

Негативного для зоопланктона влияния высоких концентраций K^+ , образующихся в среде в ходе отмирания растений, обнаружено не было. Большинство изменений в зоопланктоне в системах со стрелолистом и в микрокосмах с искусственно повышенной в воде концентрацией K^+ не имело статистически значимых различий с контрольными показателями.

Таким образом, водные растения не только во время активной вегетации, но и в период разложения способствуют повышению обилия зоопланктона, образуя фитогенный детрит и выделяя в среду биогенные вещества, что потенциально создает благоприятные условия для развития кормовых для зоопланктона организмов.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100109-1, № 121051100104-6, № 121051100102-2.

ЛИТЕРАТУРА

- Бульон В. В. Содержание феопигментов в планктоне (Обзор) // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, № 3. С. 62–70.
- Калинкина Н. М., Пименова И. В. Увеличение резистентности *Simoccephalus serrulatus* Koch при акклимации к повышенным концентрациям ионов калия // Биол. внутр. вод. 2002. № 3. С. 93–96.
- Кудрявцев В. М., Кудрявцева Н. А. Разложение *Potamogeton lucens* L. в литорали Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18, № 5. С. 82–87.
- Методика выполнения измерений массовой концентрации общего азота в природных и сточных водах титриметрическим методом. ПНД Ф 14.1:2.206-04. Москва, 2004.
- Методика выполнения измерений массовой концентрации фосфора общего в пробах природных и очищенных сточных вод фотометрическим методом после окисления персульфатом. ПНД Ф 14.1:2.106-97. Москва, 1997.
- Методика выполнения измерений массовых концентраций хлорид-ионов, нитрит-ионов, сульфат-ионов, нитрат-ионов, фторид-ионов и фосфат-ионов в пробах природных, питьевых и очищенных сточных вод с применением системы капиллярного электрофореза “Капель”. ПНД Ф 14.1:2.4.157-99. Москва, 1999.
- Методика выполнения измерений содержания растворенного кислорода в пробах природных и очищенных сточных вод иодометрическим методом. ПНД Ф 14.1:2.101-97. Москва, 1997.
- Методика измерений бихроматной окисляемости (химического потребления кислорода) в пробах природных, питьевых, и сточных вод фотометрическим методом с применением анализатора жидкости “Флюорат-02”. ПНД Ф 14.1:2.4.190-2003. Москва, 2003.
- Методика измерений массовой концентрации катионов аммония, калия, натрия, лития, магния, стронция, бария и кальция в пробах питьевых, природных (в том числе минеральных) и сточных вод методом капиллярного электрофореза с использованием системы капиллярного электрофореза “Капель”. ПНД Ф 14.1:2.4.167-2000. Москва, 2000.
- Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ М.: Наука, 2004. 156 с.
- Сиренко Л. А., Курейшев А. В. Определение содержания хлорофилла в планктоне пресных водоемов. Киев: Наукова думка, 1982. 52 с.
- Belova M. Microbial decomposition of freshwater macrophytes in the littoral zone of lakes // Hydrobiologia. 1993. Vol. 251. P. 59–64.
- Bolduc P., Bertolo A., Pinel-Alloul B. Does submerged aquatic vegetation shape zooplankton community structure and functional diversity? A test with a shallow fluvial lake system // Hydrobiologia. 2016. Vol. 778. P. 151–165.
- Brammer E. S., Wetzel R. G. Uptake and release of K^+ , Na^+ and Ca^{2+} by the water soldier, *Stratiotes aloides* L. // Aquat. Bot. 1984. Vol. 19. P. 119–130.
- Erickson R. J., Mount D. R., Highland T. L., Hockett J. R., Hoff D. J., Jenson C. T., Norberg-King T. J., Peterson K. N. The acute toxicity of major ion salts to *Ceriodaphnia dubia*: II. Empirical relationships in binary salt mixtures. Environ. Toxicol. Chem. 2017. Vol. 36, N 6. P. 1525–1537. doi: 10.1002/etc.3669
- Espinosa-Rodríguez C. A., Sarma S. S. S., Nandini S. Zooplankton community changes in relation to different macrophyte species: Effects of *Egeria densa* removal // Ecohydrology & Hydrobiology. 2020. <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2020.08.007>
- Francko D. A., Wetzel R. G. Synthesis and release of cyclic adenosine 3':5'-monophosphate by aquatic macrophytes // Physiologia Plantarum. 1981. Vol. 52, N 1. P. 33–36.
- Glooschenko W. A., Moore J. E., Vollenweider R. A. The seasonal cycle of pheopigments in Lake Ontario with a particular emphasis on the role of zooplankton grazing // Limnol. Oceanogr. 1972. Vol. 17, N 4. P. 597–605.
- Granéli W., Solander D. Influence of aquatic macrophytes on phosphorus cycling in lakes // Hydrobiologia. 1988. Vol. 170. P. 245–266.
- Joniak T., Kuczyńska-Kippen, Nagengast B. The role of aquatic macrophytes in microhabitat transformation of physical-chemical features of small water bodies // Hydrobiologia. 2007. Vol. 584. P. 101–109. doi: 10.1007/s10750-007-0595-8
- Kalinkina N. M., Kulikova T. P. Evolutionary conditioning of response to changes in ionic composition of water in hydrobionts: An example of freshwater zooplankton // Biol. Bull. 2009. Vol. 36, N 2. P. 199–204.

- Kleeberg A., Köhler J., Sukhodolova T., Sukhodolov A. Effects of aquatic macrophytes on organic matter deposition, resuspension and phosphorus entrainment in a lowland river // *Freshwater Biol.* 2010. Vol. 55. P. 326–345. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02277.x
- Koćić A., Hengl T., Horvatić J. Water nutrient concentrations in channels in relation to occurrence of aquatic plants: a case study in eastern Croatia // *Hydrobiologia.* 2008. Vol. 603. P. 253–266. doi: 10.1007/s10750-007-9276-x
- Kuczyńska-Kippen N., Arczyńska-Chudy E., Goldyn H. Comparison of the Rotifera and crustacean community structure of two post-excavation peat pits near Turew, Wielkopolska region, Poland // *Teka Kom. Ochr. Kszt. Środ. Przyr.* 2006. N 3. P. 96–103.
- Kurbatova S. A., Yershov I. Y. The importance of aquatic plants in maintaining zooplankton diversity and abundance: An experimental approach // *Regulatory Mechanisms in Biosystems.* 2020. Vol. 11, N 4. P. 531–535. doi: 10.15421/022081
- Lefler J. W. The use of self-selected, generic aquatic microcosm for pollution effects assessment. In: *Concepts in marine pollution measurements* / ed. H. H. White. Maryland: University of Maryland, 1984. P. 139–147.
- Lombardo P., Cooke D. *Ceratophyllum demersum* – phosphorus interactions in nutrient enriched aquaria // *Hydrobiologia.* 2003. Vol. 497, N 1–3. P. 79–90.
- Lürig M. D., Best R. J., Dakos V., Matthews B. Submerged macrophytes affect the temporal variability of aquatic ecosystems // *Freshwater Biology.* 2021. Vol. 66, N 3. P. 421–435. doi: 10.1111/fwb.13648
- Mount D. R., Erickson R. J., Highland T. L., Hockett J. R., Hoff D. J., Jenson C. T., Norberg-King T. J., Peterson K. N., Polaske Z. M. The acute toxicity of major ion salts to *Ceriodaphnia dubia*: I. Influence of background water chemistry // *Environ. Toxicol. Chem.* 2016. Vol. 35, N 12. P. 3039–3057. doi:10.1002/etc.3487
- Newell S. Y., Christian R. R. Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity // *Appl. Environ. Microbiol.* 1981. Vol. 42, N 1. P. 23–31.
- Norland S. The relationships between biomass and volume of bacteria // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / Eds. P. Kemp, B. Sherr, E. Sherr, J. Cole. Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 303–308.
- Pieczynska E. Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes: a review // *Hydrobiologia.* 1993. Vol. 251. P. 49–58.
- 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.
- Raspopov I. M., Adamec L., Husák Š. Influence of aquatic macrophytes on the littoral zone habitats of the Lake Ladoga, NW Russia // *Preslia.* 2002. Vol. 74, N 4. P. 315–321.
- Ratushnyak A. A. The investigation of exometabolism of some aquatic macrophytes // *Global J. Environ. Res.* 2008. Vol. 2, N 2. P. 92–95.
- Rooney N., Kalff J. Interactions among epilimnetic phosphorus, phytoplankton biomass and bacterioplankton metabolism in lake of varying submerged macrophyte cover // *Hydrobiologia.* 2003. Vol. 501. P. 75–81.
- Sommaruga R., Crosa D., Mazzeo N. Study on the decomposition of *Pistia stratiotes* L. (Araceae) in Cisne Reservoir, Uruguay // *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph.* 1993. Vol. 78, N 2. P. 263–272.
- Stets E. G., Cothier J. B. Littoral zones as sources of biodegradable dissolved organic carbon in lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2008. Vol. 65, N 11. P. 2454–2460.
- Zhao B., Xing P., Wu Q. L. Interactions between bacteria and fungi in macrophyte leaf litter decomposition // *Environ. Microbiol.* 2021. Vol. 23, N 2. P. 1130–1144. doi:10.1111/1462-2920.15261

Aquatic plants during decomposition as an environment-forming factor for zooplankton: an experiment in microcosms

S. A. KURBATOVA*, I. Yu. YERSHOV, N. G. OTYUKOVA, Ya. V. STROYNOV, E. V. BORISOVSKAYA

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters of RAS
152742, Yaroslavl region, Borok
E-mail: kurb@ibiw.ru

Aquatic vascular plants at different stages of their life cycle exhibit different physiological and metabolic activity, resulting in changing habitat conditions for hydrobionts. The hydrochemical parameters of the environment, the concentrations of phytoplankton pigments, the abundance of bacteria and zooplankton were studied in experimental ecosystems (microcosms), including actively vegetating and completing the vegetation of aquatic plants. In microcosms with actively vegetating hornwort *Ceratophyllum demersum* L. the concentration of P_{tot} , Mg^{2+} and BOD_5 increased, and Na^+ and Ca^{2+} decreased. In systems with a dying arrowhead *Sagittaria sagittifolia* L. the concentration of K^+ increased to the greatest extent, P_{tot} , Cl^- , and BOD_5 to a lesser extent, and the concentrations of SO_4^{2-} and O_2 dissolved in water decreased. In the presence of plants, higher concentrations of phytoplankton pigments were observed in comparison with the control. The quantitative indicators of bacterioplankton did not differ. The number and biomass of zooplankton in general and the dominant species *Daphnia longispina* in microcosms with plants exceeded these indicators in the control. The hornwort, which lost half of the biomass, but continued vegetation, had a stronger stimulating effect on the abundance of zooplankton than the arrowhead, which finished vegetation.

Key words: zooplankton, aquatic plants, hydrochemical parameters, bacterioplankton, phytoplankton pigments.