

Особенности видовой и размерной структуры фитопланктона при разных уровнях контроля “снизу” и “сверху” в эксперименте

Е. Г. САХАРОВА¹, И. Ю. ФЕНЕВА², З. И. ГОРЕЛЫШЕВА³, М. ЖАПЕЦКИЙ⁴,
И. КОСТШЕВСКА-ШЛАКОВСКА⁵, А. В. КРЫЛОВ¹, Н. С. ЗИЛИТИНКЕВИЧ⁶

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: katya.sah@mail.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33

³НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам
220072, Минск, ул. Академическая, 27

⁴Институт экспериментальной биологии им. М. Ненцкого, Гидробиологическая станция
Польша, 11-730, Миколайки, ул. Лесна, 13

⁵Университет Варшавы, факультет биологии
Польша, 02-096, Варшава, ул. Миечникова, 1

⁶Институт физики атмосферы им. А. М. Обухова РАН
119017, Москва, Пыжевский пер., 3

Статья поступила 16.08.2018

После доработки 15.10.2018

Принята к печати 15.10.2018

АННОТАЦИЯ

В исследовании по изучению влияния уровня трофности, жизнедеятельности планктонных беспозвоночных и рыб на структуру фитопланктона показано, что в начале эксперимента видовой и размерный состав водорослей определялся соотношением N : P. Независимо от контроля “сверху”, это определило преобладание в мезотрофных условиях диатомовых, динофитовых и золотистых водорослей, в то время как в эвтрофных – цианобактерий. В дальнейшем во всех вариантах опыта различия в соотношении N : P нивелировались и в составе водорослей преобладали крупные нитчатые обрастатели. Показано, что рыбы ослабляли пресс зоопланктона на фитопланктон и способствовали увеличению биомассы доступных для зоопланктона диатомовых водорослей, что наиболее ярко проявилось в эвтрофных условиях.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, рыбы, мезотрофные и эвтрофные воды, уровень N : P.

Видовая и размерная структура фитопланктона контролируется “снизу” биогенными веществами и “сверху” консументами, как правило, планктонными ракообразными-фильтраторами. Для составления прогнозов изменения экологического состояния экосистем важно знать, действие каких факторов и в какое время определяет формирование структуры первичных продуцентов. При этом необходимо учитывать тот факт, что смена экологических условий может менять и роль основных драйверов в изменении структуры сообществ водорослей. Например, повышение трофического статуса может ослабить контроль “снизу”, так как исчезает лимитирование по биогенным веществам, но, с другой стороны, может усилиться контроль “сверху”.

Концентрация биогенных веществ определяет структуру и развитие фитопланктона. Однако есть свидетельства, что на водоросли влияет не столько абсолютное содержание биогенных веществ, сколько соотношение N : P [Левич, Булгаков, 1995]. Например, показано, что рост обилия цианобактерий в оз. Св. Георгия (США) определяется низким уровнем соотношения нитратного азота к общему фосфору (< 5). И, наоборот, когда это соотношение оказывалось >5, никогда не наблюдалось массового развития цианобактерий [McQueen, Lean, 1987].

Контроль “сверху” для сообществ фитопланктона осуществляется жизнедеятельностью рыб, от которой зависит обилие фильтраторов [Фенева и др., 2007; Semenchenko et al., 2007]. Предполагается, что под влиянием хищничества рыб происходит перестройка видовой структуры сообществ зоопланктона в сторону увеличения его разнообразия [Fott et al., 1980; Korinek et al., 1987; Declerck, De Meester, 2003; Фенева и др., 2007; Semenchenko et al., 2007] и, как следствие этого, будет меняться и структура фитопланктона. Однако рыбы могут оказывать воздействие на водоросли не только “сверху”, но и “снизу”. Так, установлено, что наличие водорослей в кишечнике серебряного карася *Carassius auratus* L. может определять динамику отдельных видов, например, стимулировать рост *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing и ингибировать рост *Anabaena flos-aquae* Brébisson ex Bornet & Flauhault [Kolmakov, Gladyshev, 2003]. Показано так-

же, что рыбы семейства карповых стимулируют развитие цианобактерий в результате хелирования железа [Brabrand et al., 1984].

Цель работы – установить, как меняется видовая и размерная структура фитопланктона в зависимости от уровня трофности и пищевой активности рыб. В проведенной экспериментальной работе наблюдали за динамикой видовой и размерной структуры фитопланктона при двух уровнях трофности (мезотрофные и эвтрофные условия) в присутствии и отсутствии рыб. Предполагалось, что механизмы изменения структуры фитопланктонных сообществ могут отличаться в мезотрофных и эвтрофных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Эксперименты проводили в аквариумах объемом 300 л (0,94 × 0,64 × 0,50 м) в мезотрофных и эвтрофных условиях. Для создания двух уровней трофности аквариумы заполняли водой с содержащимся в ней фито- и зоопланктоном из двух озер, относящихся к системе Мазурских озер (Северо-Восточная Польша) – мезотрофного оз. Майч (площадь 163,5 га, максимальная глубина 16,4 м, средняя – 6,0 м) и эвтрофного оз. Миколайское (площадь 498 га, максимальная глубина 26 м, средняя – 11 м) [Gliwicz et al., 1981]. Опыты включали четыре варианта: 1) мезотрофные условия без рыбы (М); 2) мезотрофные условия с рыбой (МР); 3) эвтрофные условия без рыбы (Э); 4) эвтрофные условия с рыбой (ЭР). В варианте с рыбами в каждый мезокосм добавляли по одной особи молоди ерша *Gymnocephalus cernuus* L. размером 7,5–11 см. Рыб содержали в контейнерах объемом 5 л, подвешенных в аквариумах. В контейнерах имелись крупные поперечные отверстия, через которые планктонные организмы свободно проходили, однако рыбы не могли из них выйти. Мезокосмы находились в открытом состоянии, но в случае дождя их закрывали полиэтиленовой многослойной пленкой во избежание загрязнения извне. Все варианты опыта проводили в трех повторностях. Продолжительность эксперимента составила 50 дней.

Концентрацию хлорофилла определяли флуориметром РНУТОРАМ (Walz, Германия) в 1-, 10-, 20-, 30-, 40- и 50-й день опыта. Прибор оценивает суммарную концентрацию как хлорофиллов, так и основного фотосин-

тетического пигмента трех групп фитопланктона: зеленых, диатомовых водорослей и цианобактерий [Phytoplankton Analyzer..., 2003]. Содержание биогенных элементов (P - PO₄, N - NH₄, N - NO₂, N - NO₃) в воде измеряли в 1-, 30- и 50-й день по стандартной методике [Standard Methods, 2005]. Концентрацию общего азота определяли как сумму его соединений.

Пробы фитопланктона собирали в 1-, 10-, 30- и 50-й день опыта с помощью стакана объемом 0,5 л после тщательного перемешивания водной толщи. Для концентрации проб фитопланктона применяли осадочный метод [Кузьмин, 1975]. Пробы фиксировали раствором Утермееля с последующим добавлением формалина. Подсчет численности водорослей проводили под световым микроскопом (Nikon Optiphot 2). Мелких представителей подсчитывали в камере Фукса – Розенталя объемом 3,2 мм³, крупных – на малом увеличении в бороздках камеры Богорова, а наиболее крупных (*Oedogonium* sp., *Mougeotia* sp. и др.) – в самой камере. Оценку биомассы водорослей проводили общепринятым счетно-объемным методом или методом истинных объемов, приравнивая клетку к соответствующей геометрической фигуре [Корнева, 2015]. Размеры клеток измеряли под микроскопом с помощью окуляр-микрометра. Удельный вес их принимали за единицу. Размерная структура фитопланктона представлена пятью диапазонами: <10, 10–29, 30–49, 50–99 и >100 мкм.

Пробы зоопланктона собирали батометром 2,6 л после тщательного перемешивания воды

в 1-, 10-, 20-, 30-, 40- и 50-й день опыта. Для подсчета биомассы ракообразных в каждой пробе было измерено ~100 экз. каждого вида. При переводе численности в биомассу использовали зависимость между размером и массой тела [Балушкина, Винберг, 1979].

Исследуемыми параметрами являлись биогенные вещества, концентрация хлорофилла разных групп водорослей, биомасса ветвистых и веслоногих ракообразных. Достоверность их различий между вариантами опыта устанавливали с помощью метода однофакторного дисперсионного анализа ($p < 0,05$, one-way ANOVA). Корреляционный анализ концентрации хлорофилла с биомассой зоопланктона, а также с концентрацией биогенных элементов проводили с помощью непараметрического рангового коэффициента Спирмена. Статистический анализ экспериментальных данных выполняли с помощью интегрированного пакета Biosystem office [Петросян, 2014] и R 3.3 (R Core Team 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание фосфатов и общего азота между вариантами опыта достоверно не различалось (табл. 1), однако концентрация аммонийного азота оказалась значимо выше в эвтрофных условиях ($F = 37,2$; $p \ll 0,005$, рис. 1). Концентрация общего азота к концу эксперимента в вариантах М и МР снизилась, а в Э и ЭР на протяжении всего опыта не изменялась ($p > 0,05$) (рис. 2). Во всех вариантах опыта отсутствовали значимые изменения содержания общего фосфора ($p > 0,05$). В ме-

Т а б л и ц а 1

Сравнение (one-way ANOVA) исследуемых показателей ($M \pm SD$) между разными вариантами опыта

Показатель	М	Э	МР	ЭР	F	P
PO ₄ - P, мг/л	0,02 ± 0,01	0,02 ± 0,00	0,02 ± 0,02	0,03 ± 0,03	1,1	0,357
N _{общ} , мг/л	0,14 ± 0,23	0,09 ± 0,02	0,12 ± 0,20	0,12 ± 0,04	0,2	0,925
Хлорофилл, мкг/л:						
общий	21,07 ± 5,78 ^A	51,17 ± 16,30 ^B	20,96 ± 5,59 ^A	50,01 ± 16,49 ^B	23,3	<<0,005
диатомовых водорослей	18,16 ± 4,94 ^A	27,07 ± 9,27 ^B	17,60 ± 4,32 ^A	29,18 ± 10,60 ^B	7,1	<<0,005
циановых водорослей	1,70 ± 1,44 ^A	21,32 ± 13,37 ^B	2,00 ± 1,26 ^A	15,35 ± 12,32 ^B	13,9	<<0,005
зеленых водорослей	1,31 ± 1,14 ^A	2,77 ± 2,85 ^{AB}	1,42 ± 1,03 ^A	5,47 ± 6,47 ^B	3,4	0,025
Сорepoda, мг/л	0,16 ± 0,08 ^A	0,53 ± 0,23 ^B	0,25 ± 0,13 ^A	0,42 ± 0,24 ^B	10,5	<<0,005
Cladocera, мг/л	1,37 ± 1,33 ^A	0,48 ± 0,57 ^{BB}	1,09 ± 1,04 ^{AB}	0,29 ± 0,30 ^B	3,7	0,019

П р и м е ч а н и е . Статистически достоверные различия ($p < 0,05$) между вариантами обозначены разными буквами (А, В, В) и выделены жирным шрифтом.

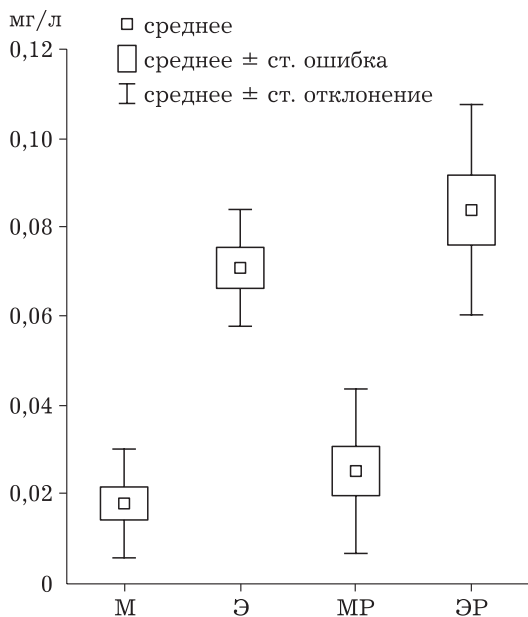


Рис. 1. Концентрация ионов аммония в разных вариантах опыта. М – мезотрофные условия; Э – эвтрофные условия; МР и ЭР – мезотрофные и эвтрофные условия в присутствии рыб

зотрофных условиях максимальное соотношение N : P отмечено в начале эксперимента, и оно достоверно снизилось к его окончанию (табл. 2). В варианте ЭР наибольшее значение

N : P отмечено на 30-й день эксперимента, а в варианте Э достоверных изменений в течение всего времени проведения опыта не наблюдалось. Статистически значимая разница соотношения N : P между вариантами опыта в мезотрофных условиях с соответствующими вариантами в эвтрофных отмечена только в начале эксперимента ($F = 7,8; p = 0,01$).

Концентрации общего хлорофилла, хлорофилла цианобактерий и диатомовых водорослей в эвтрофных условиях были значимо выше, чем в мезотрофных (см. табл. 1). Присутствие рыб не влияло на концентрацию общего хлорофилла, однако содержание основного фотосинтетического пигмента зеленых водорослей в варианте ЭР оказалось достоверно выше, чем в вариантах М и МР, но не отличалось от величин в варианте Э (см. табл. 1).

В мезотрофных условиях независимо от присутствия рыб основу биомассы (24–98 %) на протяжении всего опыта составляли диатомовые водоросли (табл. 3), представленные *Fragilaria capucina* Desmazières, *F. crotonensis* Kitton, *F. virescens* Ralfs, *Rhizosolenia longiseta* O. Zacharias. Золотистые и динофитовые водоросли первые 10 дней также были многочисленны и составля-

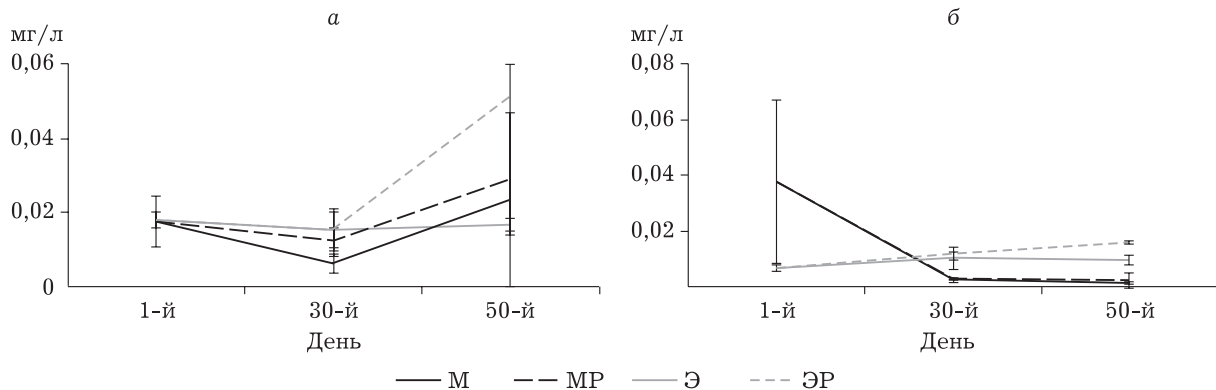


Рис. 2. Динамика концентрации общего фосфора (а) и азота (б). Обозн. см. на рис. 1

Т а б л и ц а 2
Соотношение N : P в разные дни в различных вариантах опыта

Вариант опыта	День			F	p
	1-й	30-й	50-й		
М	20 ± 8 ^A	5 ± 2 ^B	1 ± 1 ^B	13,0	0,01
МР	20 ± 8 ^A	3 ± 1 ^B	3 ± 4 ^B	10,7	0,01
Э	4 ± 1	8 ± 6	6 ± 1	0,8	0,51
ЭР	4 ± 1 ^A	8 ± 1 ^B	4 ± 3 ^A	4,4	0,05

П р и м е ч а н и е . Статистически достоверные ($p < 0,05$) различия между вариантами обозначены разными буквами (А, В) и выделены жирным шрифтом.

Доля таксономических групп и доминирующие по биомассе виды фитопланктона (% от общей биомассы $\pm SD$) в разных вариантах опыта

Таксон	День						
	1-й	10-й	30-й		50-й		
	Мезотрофные условия						
	М	М	МР	М	МР	М	МР
Диатомовые							
<i>Fragilaria capucina</i>	0	6 \pm 10	9 \pm 9	0	0	17 \pm 17	24 \pm 35
<i>F. crotonensis</i>	29 \pm 34	12 \pm 4	23 \pm 21	59 \pm 38	74 \pm 47	16 \pm 26	4 \pm 8
<i>F. virescens</i>	0	0	0	0	0	10 \pm 18	2 \pm 3
<i>Rhizosolenia longiseta</i>	0	1 \pm 1	4 \pm 4	20 \pm 22	9 \pm 13	0	0
Другие диатомовые	16 \pm 12	5 \pm 1	17 \pm 8	6 \pm 3	15 \pm 3	35 \pm 5	23 \pm 20
Диатомовые в целом	45 \pm 43	24 \pm 15	53 \pm 34	93 \pm 46	98 \pm 38	83 \pm 52	53 \pm 48
Зеленые							
<i>Oedogonium</i> sp.	0	17 \pm 29	20 \pm 35	0	0	0	7 \pm 11
<i>Rhizoclonium hieroglyphicum</i>	0	0	6 \pm 6	0	0	13 \pm 12	20 \pm 21
<i>Mougeotia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	18 \pm 25
Другие зеленые	6 \pm 4	2 \pm 1	3 \pm 5	1 \pm 1	2 \pm 2	2 \pm 1	1 \pm 1
Зеленые в целом	6 \pm 4	19 \pm 29	29 \pm 35	1 \pm 1	2 \pm 2	15 \pm 13	46 \pm 46
Динофитовые							
<i>Peridinium</i> sp.	26 \pm 1	25 \pm 25	14 \pm 12	5 \pm 10	0	2 \pm 3	0
<i>Gymnodinium</i> sp.	0	24 \pm 42	0	0	0	0	0
Другие динофитовые	0	0	0	0	0	0	0
Динофитовые в целом	26 \pm 1	49 \pm 24	14 \pm 13	5 \pm 10	0	2 \pm 3	0
Криптофитовые	1 \pm 0	1 \pm 1	2 \pm 1	0	2 \pm 1	2 \pm 3	0
Цианобактерии	7 \pm 4	1 \pm 1	2 \pm 2	5 \pm 10	0	0	0
Эвгленовые	0	2 \pm 4	0	0	0	0	1 \pm 1
Золотистые	15 \pm 11	4 \pm 5	0	0	0	0	0
Эвтрофные условия							
	Э	Э	ЭР	Э	ЭР	Э	ЭР
Диатомовые	3 \pm 2	3 \pm 5	1 \pm 2	15 \pm 6	45 \pm 16	5 \pm 4	10 \pm 9
Зеленые							
<i>Mougeotia</i> sp.	0	0	9 \pm 16	32 \pm 28	33 \pm 11	79 \pm 34	68 \pm 9
<i>Oedogonium</i> sp.	0	0	0	0	7 \pm 12	10 \pm 17	3 \pm 2
Другие зеленые	23 \pm 1	15 \pm 9	8 \pm 7	32 \pm 4	9 \pm 5	3 \pm 0	12 \pm 3
Зеленые в целом	23 \pm 1	15 \pm 9	17 \pm 8	64 \pm 32	49 \pm 26	92 \pm 20	83 \pm 24
Динофитовые	7 \pm 3	5 \pm 6	5 \pm 5	3 \pm 1	0	1 \pm 1	3 \pm 4
Криптофитовые	0	0	1 \pm 2	0	0	1 \pm 1	1 \pm 1
Цианобактерии							
<i>Limnothrix (redeckii + planctonica)</i>	51 \pm 6	65 \pm 1	63 \pm 14	15 \pm 11	2 \pm 1	0	1 \pm 0
<i>Planktothrix agardhii</i>	11 \pm 5	9 \pm 8	6 \pm 4	3 \pm 5	3 \pm 2	1 \pm 1	0
Другие цианобактерии	2 \pm 1	1 \pm 1	8 \pm 2	0	1 \pm 1	0	2 \pm 1
Цианобактерии в целом	64 \pm 2	75 \pm 8	77 \pm 17	18 \pm 3	6 \pm 3	1 \pm 1	3 \pm 1
Эвгленовые	0	0	0	0	0	0	0
Золотистые	3 \pm 2	2 \pm 1	2 \pm 2	0	0	0	0

ли > 20 % от общей биомассы. Среди динофитовых водорослей в начале опытов массового развития достигали представители родов *Gymnodinium* и *Peridinium* (26–49 %). Зеленые водоросли (15–46 %) появились в конце эксперимента, их основу составляли обрастатели *Rhizoclonium hieroglyphicum* (C. Agardh)

Kützing, *Mougeotia* sp. и *Oedogonium* sp. Цианобактерии в мезокосмах с мезотрофными условиями были немногочисленны (1–7 % от общей биомассы фитопланктона).

В эвтрофных условиях независимо от присутствия рыб доминировали цианобактерии. Первые 10 дней их биомасса составляла от 64

до 77 % от общей биомассы фитопланктона (см. табл. 3). Цианобактерии в основном были представлены *Limnothrix planctonica* (Woloszynska) Meffert, *L. redekei* (Goor) Meffert, *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek. На 30-й и 50-й день эксперимента наибольший вклад в биомассу фитопланктона вносили зеленые водоросли – от 49 до 92 % за счет крупноклеточных форм представителей родов *Mougeotia* и *Oedogonium*. Доля диатомовых водорослей в варианте Э достигала незначительных величин (1–15 %), однако в варианте ЭР на 30-й и 50-й день их доля увеличивалась до 10–45 %. Золотистые и динофитовые водоросли составляли <10 % от суммарной биомассы фитопланктона.

В начале эксперимента в мезотрофных условиях наибольшая доля водорослей относилась к размерной группе 30–50 мкм (табл. 4). Присутствие рыб способствовало укрупнению фитопланктона к 10-му дню опыта (50–100 мкм), в то время как в варианте без рыб доминировали мелкие водоросли в диапазоне 10–30 мкм. На 30-й и 50-й день в обоих вариантах с мезотрофными условиями преобладали водоросли, относящиеся к размерной фракции 50–100 мкм.

В эвтрофных условиях первые 10 дней в обоих вариантах преобладали водоросли размером >100 мкм. В варианте Э водоросли размером >100 мкм доминировали до конца эксперимента, в то время как в варианте ЭР во второй половине эксперимента на первый план вышли водоросли размером от 50 до 100 мкм.

Средняя биомасса *Copepoda* в эвтрофных мезокосмах оказалась статистически значимо выше, чем в мезотрофных, а биомасса *Cladocera*, напротив, достоверно ниже (см. табл. 1). Наиболее ярко это проявлялось в течение 30 дней. Далее в вариантах Э и ЭР биомасса *Copepoda* снизилась и не отличалась от таковой в М и МР, а в М и МР содержание *Cladocera* уменьшилось и достоверно не отличалось от Э и ЭР (рис. 3).

В варианте МР зарегистрирована прямая связь между концентрацией хлорофилла и N : P, а в эвтрофных условиях между концентрацией хлорофилла и общим азотом, а также соотношением N : P выявлена отрицательная корреляция (табл. 5). Независимо от трофического статуса и контроля со стороны рыб обнаружена достоверная отрицатель-

Т а б л и ц а 4

Доля размерных групп водорослей (% от общей биомассы) в разных вариантах опыта

День	Размер, мкм	М	МР	Э	ЭР
1-й	>100	1	–	48–88	–
	50 – 99	17–25	–	2–5	–
	30 – 49	56–70	–	6–39	–
	10 – 29	3–7	–	6–11	–
	<10	6–15	–	0	–
10-й	>100	0–1	0	78–80	69–79
	50 – 99	30–39	38–91	0–2	1–5
	30 – 49	0–13	34–59	0–10	4–6
	10 – 29	53–65	2–6	8–18	14–21
	<10	0–2	0	1–0	0–9
30-й	>100	2–12	0	44–77	7–27
	50 – 99	66–89	85–94	1–3	43–80
	30 – 49	4–30	2–10	3–39	6–26
	10 – 29	1–4	2–5	13–45	4–14
	<10	0–1	0–1	0–3	0–1
50-й	>100	1–4	28–53	50–99	4–84
	50 – 99	55–94	41–92	0	11–87
	30 – 49	3–34	2–9	0–46	3–9
	10 – 29	1–26	1–6	1–7	3–9
	<10	0	0	0	0

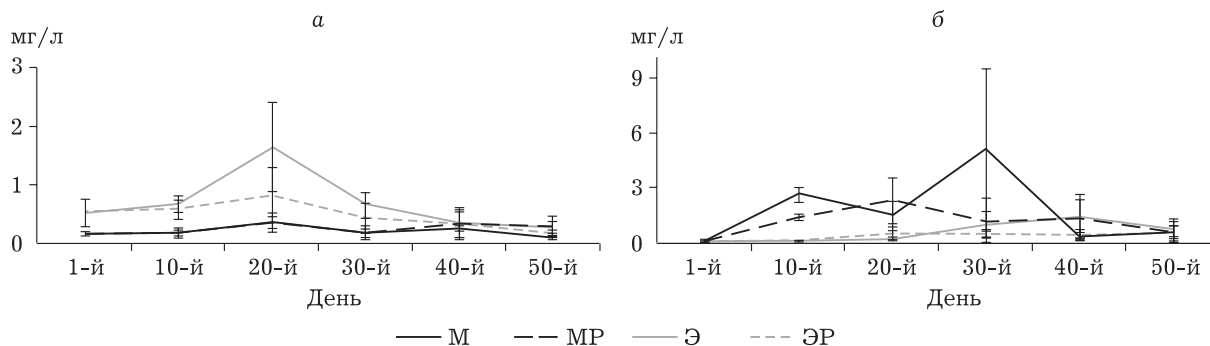


Рис. 3. Динамика биомассы Copepoda (а) и Cladocera (б). Обозн. см. на рис. 1

ная связь между концентрацией хлорофилла и биомассой Cladocera (см. табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Более высокие концентрации фитопланктона в эвтрофных условиях по сравнению с мезотрофными, наблюдающимися в опыте, вполне закономерны [Trifonova, 1998; Naselli-Flores, Barone, 2000; Ляшенко, 2003], как и преобладание цианобактерий, которое в них отмечено в первой половине эксперимента [Downing et al., 2001; Chen et al., 2003; Бабаназарова и др., 2011]. Цианобактерии *Limnothrix redekei*, *Planktothrix agardhii*, *Pseudanabaena limnetica* характерны для высокопродуктивных систем [Reynolds et al., 2002; Nixdorf et al., 2003; Wiśniewska et al., 2007; Бабаназарова и др., 2011]. По эколого-функциональной классификации К. Рэйнольдса [Reynolds et al., 2002] эти виды относятся к планктотрихетовому (осцилляториевому) комплексу.

Развитие золотистых водорослей характерно для вод более низкого трофического статуса [Rosén, 1981; Negro et al., 2000], что подтверждается результатами настоящего эксперимента: они составляли >20 % от общей биомассы фитопланктона в мезотрофных условиях, но были немногочисленны

в эвтрофных. В мезотрофных мезокосмах также доминировали диатомеи *Rhizosolenia longiseta* и динофлагелляты, которые развиваются преимущественно в мезо- [Reynolds et al., 2002] и олигомезотрофных озерах [Ilmavirta, 1975; Rosén, 1981]. Тем не менее водорослевые комплексы, характерные для условий низкой трофности, в эксперименте сменились со временем на зеленые крупнонитчатые *Mougeotia* sp. и *Oedogonium* sp.

Поскольку переход к крупнонитчатым водорослям наблюдался и в эвтрофных условиях, где они сменили цианобактерии, то можно предположить, что нитчатые водоросли более эффективно потребляют биогенные вещества, чем планктонные. Очевидно, такой переход в природных водоемах более характерен для мелководных участков в литоральной зоне, где доступны субстраты и нет дефицита биогенных веществ [Сахарова, Корнева, 2018]. По всей видимости, эта группа растений получает конкурентные преимущества благодаря большой площади поверхности в использовании биогенных элементов.

Независимо от состава доминирующих видов, в мезотрофных условиях преобладали виды меньших размеров, чем в эвтрофных. Это согласуется с утверждением о том, что размеры водорослей увеличиваются с ростом

Т а б л и ц а 5

Коэффициент корреляции Спирмена концентрации хлорофилла с биомассой ветвистоусых и веслоногих ракообразных, а также с концентрацией биогенных элементов в разных вариантах опыта

Вариант опыта	Copepoda	Cladocera	PO ₄ - P	N _{общ}	N : P
М	-0,39	-0,74*	0,57	0,42	0,47
Э	0,38	-0,63*	0,53	-0,77	-0,78
МР	-0,25	-0,71*	0,27	0,54	0,68
ЭР	0,15	-0,55*	0,15	-0,53	-0,58

П р и м е ч а н и е. Жирным шрифтом выделены достоверные коэффициенты корреляции ($p < 0,05$).

трофического уровня [Watson, Kalff, 1981]. Показано, что увеличение размеров водорослей в эвтрофных озерах связано с конкурентными преимуществами нитчатых зеленых водорослей в потреблении биогенных веществ [Cattaneo, 1987; Carrick, Lowe, 1989].

Отсутствие значимых различий в содержании нитратов, нитритов и фосфатов в опытных мезокосмах может определяться активным использованием фитопланктоном биогенных элементов. Отмечено достоверное превышение ионов аммония в эвтрофных условиях относительно мезотрофных. Высокие концентрации аммонийного азота свойственны водоемам, испытывающим на себе высокую органическую нагрузку [Даценко, 2007]. Однако для развития водорослей часто более важно соотношение $N : P$, чем их абсолютные концентрации [Левич, Булгаков, 1995]. По всей видимости, значительные различия в доминирующих таксонах между мезотрофными и эвтрофными условиями в начале эксперимента могли определяться разницей в соотношении $N : P$ в воде, которое статистически различалось между мезотрофными и эвтрофными условиями. Известно, что цианобактерии доминируют при низком соотношении $N : P$ [Havens et al., 2003]. В этих условиях они получают конкурентное преимущество перед другими видами. Действительно, в начале эксперимента в эвтрофных условиях $N : P$ было значимо ниже, чем в мезотрофных. Низкие значения данного отношения сохранялись в эвтрофных условиях весь период эксперимента, однако наблюдаемый переход доминирования от цианобактерий к зеленым нитчатым водорослям из родов *Mougeotia* и *Oedogonium* объясняется конкурентными преимуществами последних [Schindler, 1975; Carrick, Lowe, 1989]. Развиваясь в эвтрофных водоемах, представители данного рода способны образовывать плотные скопления [Simons, 1994; Gerrath, 2003; John, 2003]. Понижение $N : P$ в мезотрофных условиях также привело к доминированию крупных нитчатых зеленых водорослей.

Отрицательная корреляция между содержанием хлорофилла и значением $N : P$ в эвтрофных мезокосмах показала, что сообщество водорослей контролировалось ракообразными не только “сверху”, но и “снизу”, что приводило к доминированию видов, при-

способленных к низким значениям $N : P$. Увеличение биомассы крупноклеточных нитчатых обрастателей, из-за своих размеров малодоступных для беспозвоночных планктона, приводит к снижению количества зоопланктона [Burns, 1968; Lampert et al., 1986]. Поэтому биомасса *Cladocera* к концу эксперимента снизилась во всех вариантах. О том, что фитопланктон определял биомассу ветвистоусых ракообразных, свидетельствует отрицательная корреляция между их биомассой и концентрацией хлорофилла. Очевидно, с этим также связано изначальное преобладание веслоногих ракообразных в эвтрофных условиях, где обилие “кормового” фитопланктона было ниже.

Рыбы способны выделять в воду биогенные вещества [Feniova et al., 2016], однако в настоящем опыте их достоверного увеличения не произошло. Соотношение $N : P$ в вариантах МР и ЭР не отличалось от такового в М и Э. Присутствие рыб не оказывало значимого влияния на концентрацию и количественное развитие фито- и зоопланктона. Возможно, что активное потребление биогенных элементов фитопланктоном нивелировало различия между вариантами эксперимента. В ряде исследований показано, что рыбы ослабляют пресс ракообразных [Gliwicz, 2002; Semenchenko et al., 2007; Feniova et al., 2015]. Так, в эвтрофных условиях в присутствии рыб на 30-й и 50-й день опытов среди доминантов отмечались диатомовые водоросли, составляющие фракцию 50–100 мкм, в то время как в эвтрофных вариантах без рыб продолжали лидировать нитчатые зеленые водоросли размером >100 мкм. Следовательно, рыбы ослабляли пресс зоопланктона и способствовали увеличению биомассы доступных для зоопланктона диатомовых водорослей.

Таким образом, главным драйвером формирования видовой и размерной структуры фитопланктона, по всей видимости, является соотношение $N : P$, которое определяло различия в структуре водорослевых сообществ в начале эксперимента. При исчезновении различий в $N : P$ между вариантами опыта произошло формирование сходной структуры фитопланктона, представленного крупными нитчатыми водорослями-обрастателями. Отсюда можно заключить, что в мелководье или в литоральной зоне планктонные мелкие водо-

росли заменят крупные более конкурентоспособные зеленые водоросли.

Проведение экспериментов и сбор биологического материала выполнены при поддержке Национального центра науки Польши (UMO-506 2016/21/W/NZ8/00434). Обработка зоопланктона осуществлялась за счет гранта Российского научного фонда (проект № 16-14-10323). Статистическая обработка, интерпретация полученных результатов, обзор литературы и подготовка материалов для публикации выполнены за счет гранта РФФИ 18-54-00002 Бел_a.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабаназарова О. В., Кармайер Р., Сиделев С. И., Александрина Е. М., Сахарова Е. Г. Структура фитопланктона и содержание микроцистинов в высокоэвтрофном озере Неро // Водн. ресурсы. 2011. Т. 38, № 2. С. 223–231 [Babanazarova O. V., Kurmayer R., Sidellev S. I., Alexandrina A. M., Sakharova E. G. Phytoplankton structure and microcystine concentration in the highly eutrophic Nero Lake // Water Res. 2011. Vol. 38, N 2. P. 229–236].
- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных и коловраток // Эколого-физиологические основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. С. 169–172.
- Даценко Ю. С. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС, 2007. 252 с.
- Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома, 2015. 284 с.
- Кузьмин Г. В. Фитопланктон // Методика изучения биогеоценоза внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 73–87.
- Левич А. П., Булгаков И. Г. Биогенные элементы в среде и фитопланктон: отношение азота к фосфору как самостоятельный регулирующий фактор // Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 15, № 1. С. 13.
- Ляшенко О. А. Сравнительный анализ планктонных альгофлор озер Неро и Плещеево // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 3. С. 30.
- Петросян В. Г. Интегрированная система управления базами данных и статистического анализ биологических данных / Biosystem office. Федеральная служба по интеллектуальной собственности России. Свидетельство 2014663194. Дата регистрации – 18.12.2014. [http://www1.fips.ru/fips_serv1/fips_servlet? DB=EV M&DocNumber=2014663194&TypeFile=html](http://www1.fips.ru/fips_serv1/fips_servlet?DB=EV M&DocNumber=2014663194&TypeFile=html).
- Сахарова Е. Г., Корнева Л. Г. Фитопланктон литорали и пелагиали Рыбинского водохранилища в годы с разными температурным и уровнем режимами // Биология внутр. вод. 2018. № 1. С. 11–18 [Sakharova E. G., Korneva L. G. Phytoplankton in the littoral and pelagial zones of the Rybinsk Reservoir in years with different temperature and water-level regimes // Inland Water Biol. 2018. Vol. 11, N 1. P. 6–12].
- Фенева И. Ю., Разлуцкий В. И., Палаш А. Л. Экспериментальное изучение влияния хищничества и конкуренции на видовую структуру сообществ ветвистых ракообразных // Биология внутр. вод. 2007. № 3. С. 41–47.
- Brabrand A., Bjorn F., Torsten K., Nilssen P. J. Can iron defecation from fish influence phyto-plankton production and biomass in eutrophic lakes? // Limnol. Oceanogr. 1984. Vol. 29. P. 1330–1334.
- Burns C. W. The relationship between the body size of filter-feeding *Cladocera* and the maximum size of particle ingestion. // Limnol. Oceanogr. 1968. Vol. 13. P. 675–678.
- Carrick H. J., Lowe R. L. Benthic algal response to N and P enrichment along a pH gradient // Hydrobiologia. 1989. Vol. 179. P. 119–127.
- Cattaneo A. Periphyton in lakes of different trophic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44. P. 296–303.
- Chen Y., Qin B., Teubner K., Dokulil M. T. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: Microcystis-dominance in Lake Taihu, a large shallow lake in China // J. Plankton Res. 2003. Vol. 25. P. 445–453.
- Declerck S., de Meester L. Impact of fish predation on co-existing *Daphnia* taxa: a partial test of the temporal hybrid superiority hypothesis // Hydrobiologia. 2003. Vol. 500, N 1-3. P. 83–94.
- Downing J. A., Watson S. B., McCauley E. Predicting Cyanobacteria dominance in lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. Vol. 58. P. 1905–1908. DOI: 10.1139/cjfas-58-10-1905.
- Feniova I., Dawidowicz P., Gladyshev M. I., Kostrzewska-Szlakowska I., Rzepecki M., Razlutskiy V., Sushchik N. N., Majsak N., Dzialowski A. R. Experimental effects of large-bodied *Daphnia*, fish and zebra mussels on *Cladoceran* community and size structure // J. of Plankton Res. 2015. Vol. 37. P. 611–625. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv022>
- Feniova I. Y., Petrosyan V. G., Rzepecki M., Kostrzewska-Szlakowska I., Zilitinkevich N. S., Krylov A. V., Majsak N. N., Razlutskiy V. I., Dzialowski A. R. Experimental impacts of fish on small and large *Cladoceran*s under eutrophic conditions // Inland Water Biol. 2016. Vol. 9, N 4. P. 375–381.
- Fott J., Desortova B., Hrbacek J. A comparison of the growth of flagellates under heavy grazing stress with a continuous culture // Contin. Cultiv. Microorganisms. Proc. 7th Symp. Prague, 1980. P. 395–401.
- Gerrath J. F. Conjugating green algae and desmids // Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification. Elsevier Sc.: Academic Press, 2003. P. 353–381.
- Gliwicz Z. M. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs // Freshwater Biol. 2002. Vol. 47. P. 2296–2312.
- Gliwicz Z. M., Ghilarov A., Pijanowska J. Food and predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cucullata* Sars // Hydrobiologia. 1981. Vol. 80. P. 205–218.
- Havens K. E., James R. T., East T. L., Smith V. H. N. : P ratios, light limitation, and cyanobacterial dominance in a subtropical lake impacted by non-point source nutrient pollution // Environ. Pollution. 2003. Vol. 122, N 3. P. 379–390.
- Ilmavirta V. Dynamics of phytoplanktonic production in the oligotrophic lake Рддјrvi, southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1975. Vol. 12. P. 45–54.
- John D. M. Filamentous and plantlike Green algae // Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification. Elsevier Sc.: Academic Press, 2003. P. 311–352.
- Kolmakov V. I., Gladyshev M. I. Growth and potential photosynthesis of cyanobacteria are stimulated by viable gut passage in crucian carp // Aquatic Ecol. 2003. Vol. 37. P. 237–242.

- Korinek V., Fott J., Fuksa J., Lellák J., Prazáková M. Carp ponds in Central Europe. Managed aquatic ecosystems. Amsterdam: Elsevier, 1987. P. 29–62.
- Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B. E. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase // *Limnol. Oceanogr.* 1986. Vol. 31. P. 478–490.
- McQueen D.J., Lean D. R. S. Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of Blue-Green Algae in Lake St. George, Ontario // *Canad. Journ. Fish and Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, N 3. P. 598–604.
- Naselli-Flores L., Barone R. Phytoplankton dynamics and structure: A comparative analysis in natural and man-made water bodies of different trophic state // *Hydrobiologia.* 2000. Vol. 438. P. 65–74.
- Negro A. I., de Hoyos C., Vega J. C. Phytoplankton structure and dynamics in Lake Sanabria and Valparaíso reservoir (NW Spain) // *Hydrobiologia.* 2000. Vol. 424. P. 25–37.
- Nixdorf B., Mischke U., Rucker J. Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales // *Hydrobiologia.* 2003. Vol. 502. P. 111–121.
- Phytoplankton Analyzer PHYTO-PAM and Phyto-Win. Software V 1.45. System Components and Principles of Operation. Heinz Walz GmbH, 2003. 135 S.
- Reynolds C. S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // *J. Plankton Res.* 2002. Vol. 24, N 5. P. 417–428.
- Rosén G. Phytoplankton indicators and their relations to certain chemical and physical factors // *Limnologia.* 1981. Vol. 13. P. 2263–2290.
- Schindler D. W. Whole-lake eutrophication experiments with phosphorus, nitrogen, and carbon // *Verh. Int. Ver. Limnol.* 1975. Vol. 19. P. 3221–3231.
- Semenchenko V. P., Razlutskiy V. I., Feniova I. Yu., Aibulatov D. N. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // *Hydrobiologia.* 2007. Vol. 579. P. 219–231.
- Simons J. Field ecology of freshwater macroalgae in pools and ditches, with special attention to eutrophication // *Netherlands Journ. Aquatic Ecol.* 1994. Vol. 28 (1). P. 25–33.
- Standard Methods, 2005. Standard methods for the examination of water and wastewater / American Public Health Association, Washington.
- Trifonova I. S. Phytoplankton composition and biomass structure in relation to trophic gradient in some temperate and subarctic lakes of northwestern Russia and the Prebaltic // *Hydrobiologia.* 1998. Vol. 369/370. P. 99–108.
- Watson S., Kalff J. Relationships between nannoplankton and lake trophic status // *Can. Journ. Fish. Aquat. Sci.* 1981. Vol. 38. P. 960–967.
- Wiśniewska M., Krupa D., Pawlik-Skowrońska B., Kornijów R. Development of toxic *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. Et Kom. and potentially toxic algae in the hypertrophic Lake Syczyńskie (Eastern Poland) // *Oceanological and Hydrobiological Studies.* 2007. Vol. 36. P. 173–179.

Feature of the species and size structure of phytoplankton at different levels of “Bottom-Up” and “Top-Down” effect in the experiment

E. G. SAKHAROVA¹, I. YU. FENIOVA², Z. I. GORELYSHEVA³, M. RZEPECKI⁴,
I. KOSTSHEVSKA-SHLAKOVSKA⁵, A. V. KRYLOV¹, N. S. ZILITINKEVICZ⁶

¹*I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of RAS
152742, Yaroslavskaia obl., Borok
E-mail: katya.sah@mail.ru*

²*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS
119071, Moscow, Leninskiy ave., 33*

³*NPC NAS of Belarus on Bioresources
220072, Minsk, Akademicheskaya str., 27*

⁴*Nencki Institute of Experimental Biology, Hydrobiological Station
11-730, Mikołajki, Les'na str., 13*

⁵*University of Warsaw, Faculty of Biology
02-096, Warszawa, Miecznikowa str., 1*

⁶*A. M. Obukhov Institute of Atmospheric Physics of RAS
119017, Moscow, Pyzhevskiy per., 3*

In the experiment to study impact of trophic conditions, the activity of zooplankton and fish on phytoplankton structure was shown, at the beginning of the experiment the species and size structure of algae was determined by the N: P ratio. Independently of "top-down" control, this determined the dominance of diatoms, dinoflagellates and chrysophytes algae in mesotrophic conditions, while in eutrophic – cyanobacteria. Further in all variants of the experiment the differences in the ratio N: P were leveled, the phytoplankton was dominated by large filamentous green algae. Fish weakened the press of zooplankton for phytoplankton and contributed to the increase in biomass available for zooplankton diatoms, this is most clearly manifested in eutrophic conditions.

Key words: phytoplankton, zooplankton, fish, mesotrophic and eutrophic waters, N : P ratio.