

ПОТОКИ ЭНЕРГИИ И КРУГОВОРОТ ФОСФОРА В ЭКОСИСТЕМЕ МЕЛКОВОДНОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО СТРЕССА

© 2019 г. С. М. Голубков^{а, *}, В. П. Беляков^б, М. С. Голубков^а, Л. Ф. Литвинчук^а,
В. А. Петухов^а, Ю. И. Губелит^а

^аЗоологический институт РАН, Россия 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

^бИнститут озерадения РАН, Россия 196105 Санкт-Петербург, ул. Севастьянова, 9

*e-mail: golubkov@zin.ru

Поступила в редакцию 12.01.2019 г.

После доработки 06.05.2019 г.

Принята к публикации 23.05.2019 г.

Исследовали величины потоков энергии и интенсивности круговорота фосфора в сообществах планктона и зообентоса в мелководном сильно эвтрофированном водохранилище. Показано, что из-за высокой степени эвтрофирования водоема поток энергии через зоопланктон значительно превышал поток энергии через зообентос. Роль биоты в круговороте фосфора оказалась очень высока. За вегетационный сезон организмами планктона регенерировалось в 1.5 раза больше фосфора, чем внешняя нагрузка за год, и в 5 раз больше, чем внутренняя нагрузка этим элементом. В год с наибольшей скоростью оборота фосфора наблюдалась максимальная величина первичной продукции планктона.

Ключевые слова: баланс энергии, регенерация фосфора, первичная продукция, планктон, бентос, Сестрорецкий Разлив

DOI: 10.1134/S0367059719060052

Согласно современным представлениям [1], в основе функционирования экологических систем водоемов лежит динамическое взаимодействие потоков энергии, вещества и информации, обеспечивающее стабильность экосистемы в конкретных условиях среды. Выяснение величин этих потоков относится к приоритетным задачам современной экологии.

Важным инструментом исследований потоков энергии, позволяющим выяснить закономерности их динамики и устойчивость к факторам среды, является составление биотического баланса водной экосистемы [1], к основным характеристикам которого относится соотношение потока энергии через планктонные и донные сообщества организмов. Это соотношение в значительной степени определяет качество воды в водоеме, его способность к самоочищению и биоресурсный потенциал экосистемы, т.е. способность к созданию полезной для человека продукции, например рыбопродуктивности [1, 2]. К факторам среды, влияющим на баланс энергии в водоеме и соотношение величин потоков энергии через сообщества планктонных и донных организмов, относятся средняя глубина водоема, прозрачность, соленость воды, содержание в воде биогенных элементов и многие другие характеристики [1–4]. Например, показано

[1], что в глубоководных водоемах основной поток энергии часто проходит через планктонные сообщества, а в мелководных — через донные.

Потоки вещества, и в первую очередь потоки биогенных веществ в водных экосистемах, исследованы в меньшей степени, чем потоки энергии. В частности, это относится к оценкам скорости оборота фосфора — основного биогенного элемента в большинстве континентальных водоемов, определяющего их первичную продуктивность. Большинство исследователей ограничивается определением внешней и внутренней нагрузки фосфором на водную экосистему водоема. При этом под внутренней нагрузкой понимается выделение фосфора из донных отложений, происходящего в основном за счет геохимических процессов на границе “донные отложения–вода”. Между тем многочисленные данные указывают на то, что потоки фосфора внутри экосистемы могут составлять весьма значительную величину [2].

Цель настоящей работы состояла в оценке величин потоков энергии и круговорота фосфора в экосистеме мелководного водохранилища Сестрорецкий Разлив, расположенного в пределах г. Санкт-Петербурга и подвергающегося интенсивному антропогенному воздействию. Мы про-

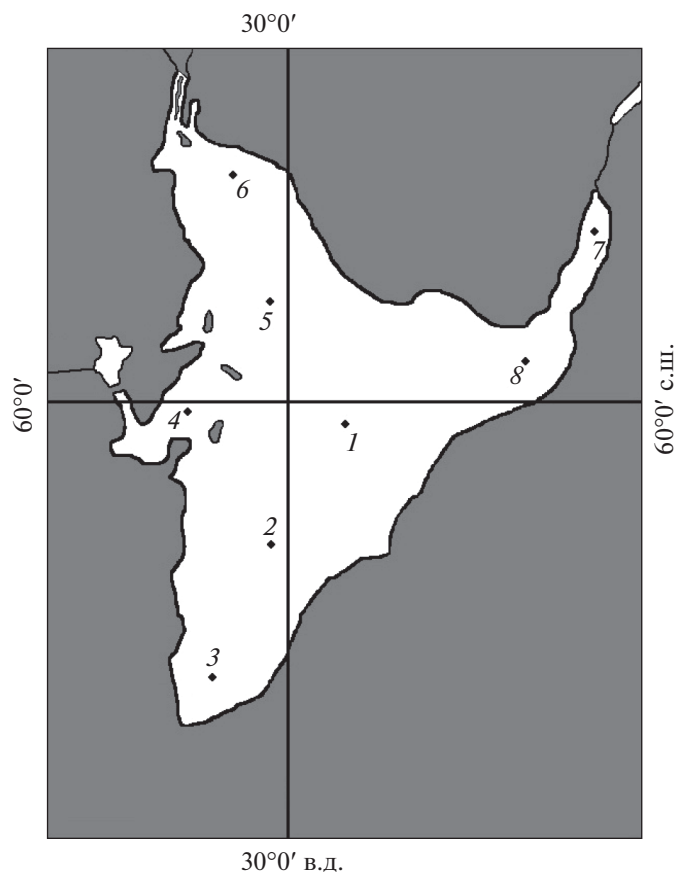


Рис. 1. Расположение станций отбора гидробиологических проб на водохранилище Сестрорецкий Разлив.

веряли следующие гипотезы: 1) что эвтрофирование водоема влияет на соотношение потоков энергии через зоопланктон и зообентос и 2) величины регенерации фосфора внутри экосистемы за счет жизнедеятельности организмов могут превышать его внутреннюю и внешнюю нагрузку на экосистему водоема.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Водохранилище Сестрорецкий Разлив расположено на северо-западе России в черте г. Санкт-Петербурга (рис. 1). Площадь водохранилища составляет 10,3 км², средняя многолетняя глубина — около 2 м, дно ровное и на основной части акватории глубины не превышают 1,5–2,5 м. Водосбор водохранилища занимает площадь 566 км² и дренируется реками Сестра и Черная. Коэффициент условного водообмена равен 10.

Исследования проводили в августе, октябре и декабре 2015 г., в мае, августе и октябре 2016 г., а также в мае и августе 2018 г. На восьми станциях (см. рис. 1) с помощью гидробиологического зонда C-6 Multi-Sensor Platform фирмы TurnerDesignes (США) в столбе воды от поверхности до дна изме-

ряли температуру и содержание хлорофилла *a*. Содержание в воде взвешенного вещества определяли стандартным гравиметрическим методом, содержание взвешенного органического вещества — методом бихроматного окисления, содержание общего фосфора — стандартным методом сжигания нефилтрованной пробы воды с последующим определением содержания минерального фосфора молибдатным методом с использованием аскорбиновой кислоты в качестве восстановителя [5]. Первичную продукцию и скорость деструкции органического вещества планктоном измеряли методом темных и светлых склянок в кислородной модификации [1]. Пробы фитопланктона изучали с помощью светового микроскопа БИМАМ Р-13-1, используя камеру Нажотта объемом 0,05 мл. Пробы зоопланктона собирали с помощью планктонной сети Джели с размером ячеек 125 мкм, при этом делали 2–4 протяжки от дна до поверхности воды, пробы макрозообентоса — с помощью дночерпателя Ван-Вина с площадью захвата 0,025 м². Пробы мейозообентоса собирали почвенным стаканчиком с площадью захвата 1/500 м² из дночерпателя Ван-Вина по 2 пробы на каждой станции.

Таблица 1. Средняя температура (T), прозрачность (S), содержание общего фосфора (P), взвешенного сухого (SDM) и органического (SOM) вещества и хлорофилла a (Chl) в воде водохранилища Сестрорецкий Разлив в 2015–2016 и 2018 гг.

Дата	T , °C	S , м	P, мг/м ³	SDM, г/м ³	SOM, г/м ³	Chl, мг/м ³
04.08.2015	18.8 ± 0.1	0.27 ± 0.02	337 ± 33	50.0 ± 6.6	22.4 ± 2.7	124 ± 14
20.10.2015	5.1 ± 0.1	0.76 ± 0.05	133 ± 7	8.0 ± 1.3	4.9 ± 0.8	24 ± 3
01.12.2015	0.8 ± 0.1	0.58 ± 0.02	118 ± 3	10.3 ± 0.6	5.7 ± 0.6	10 ± 2
16.05.2016	16.0 ± 0.1	0.51 ± 0.05	99 ± 14	12.9 ± 2.2	6.1 ± 0.3	56 ± 4
10.08.2016	20.1 ± 0.3	0.32 ± 0.02	281 ± 5	14.3 ± 2.4	9.6 ± 0.8	74 ± 11
17.10.2016	5.8 ± 0.1	0.48 ± 0.04	255 ± 7	11.6 ± 0.7	3.7 ± 0.3	12 ± 1
15.05.2018	19.6 ± 0.6	0.54 ± 0.05	46 ± 7	4.3 ± 0.5	—	62 ± 5
07.08.2018	20.8 ± 0.1	0.37 ± 0.02	153 ± 11	34.6 ± 3.3	—	212 ± 25

Продукцию зоопланктона (P_{zp}) определяли физиологическим методом [1] с использованием коэффициента K_2 , который для коловраток, кладоцер и копепод принимали равным 0.4, 0.3 и 0.2 соответственно [6]. При этом затраты на метаболизм рассчитывали по уравнениям, взятым из [1], а продукцию макро- и мейзообентоса — по величинам удельной продукции животных с использованием литературных источников [1, 7–9]. Скорость регенерации фосфора зоопланктоном и зообентосом рассчитывали по уравнениям зависимости удельной скорости экскреции фосфора от массы тела животных [10, 11]. Для расчета скорости регенерации фосфора всем планктонным сообществом скорость деструкции органического вещества планктоном делили на отношение Редфилда: среднее отношение углерода и фосфора в теле гидробионтов 41 : 1 (в весовых единицах) [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрация общего фосфора в воде водохранилища Сестрорецкий Разлив в 2015–2016 и 2018 гг. значительно превышала 100 мг/м³, а концентрация хлорофилла — 70 мг/м³ (табл. 1), что характерно для эвтрофно-гиперэвтрофных водоемов [3]. Наибольшее содержание хлорофилла в воде в годы исследований наблюдались летом 2018 г.

Среди фитопланктона по биомассе наибольшую роль в летний период играли крупные диатомовые *Aulacoseira muzzanensis* (F. Meister) Krammer и цианобактерии *Microcystis wesenbergii* Kom.: в целом на долю диатомовых приходилось около 80%, а на долю цианобактерий — 18% биомассы фитопланктона. Осенью в фитопланктоне доминировали цианобактерии *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis et Komárek и криптофитовые. Зимой доминировали криптофитовые *Cryptomonas obovata* Skuja, составлявшие около 40% биомассы фитопланктона. Весной в планктоне резко доминировали диатомовые *A. muzzanensis*, на долю ко-

торых приходилось около 50% биомассы фитопланктона.

В 2015–2018 гг. в зоопланктоне водохранилища было обнаружено 67 видов, в том числе 29 видов коловраток (Rotifera), 22 — ветвистоусых (Cladocera) и 16 — веслоногих ракообразных (Copepoda). Средняя численность зоопланктона за все годы исследований составляла 152 ± 51 тыс. экз/м² (табл. 2). Наиболее многочисленными были мелкие панцирные коловратки *Keratella cochlearis* (Gosse) и *Kellicottia longispina* (Kellicott), ветвистоусые ракообразные *Bosmina coregoni thersites* Poppe и *Daphnia cristata* Sars. Средняя биомасса зоопланктона составляла 1.77 ± 0.67 г/м³. В состав доминирующего комплекса на разных станциях входили *B. coregoni thersites*, *D. cristata*, а также молодь копепод.

Средняя численность макрозообентоса в водохранилище за все годы исследований составила 1438 ± 313 экз./м², а средняя биомасса — 2.12 ± 0.47 г/м². Всего в макрозообентосе обнаружено 116 видов и форм донных животных, из которых 55 видов относились к двукрылым насекомым сем. Chironomidae, 34 — к малощетинковым червям (Oligochaeta) и 14 — к ручейникам. Среди последних обычными были личинки *Molanna angustata* Curt. и *Polycentropus flavimaculatus* F.J. Pictet. Немногочисленными в зообентосе были пиявки *Helobdella stagnalis* (L.), двустворчатые моллюски *Anodonta subcircularis* Clessin, *Unio pictorum* (L.), *Sphaerium* sp. и *Euglesa* sp., водные клещи, водные клопы, личинки поенок и двукрылых насекомых сем. Ceratopogonidae и *Chaoborus crystallinus* De Geer (Chaoboridae).

Основную роль в зообентосе играли личинки хирономид: они составляли 55% от общей численности и 51% от общей биомассы донных животных. К доминирующим видам относились *Chironomus plumosus* (L.) и *Procladius ferrugineus* (Kieffer). Вместе с ними практически во всех биотопах водохранилища встречались *Pr. choreus* (Meigen), *Einfeldia carbonaria* (Meigen), *Tanytarsus*

Таблица 2. Численность (N) и биомасса (B) зоопланктона и макрозообентоса в водохранилище Сестрорецкий Разлив в 2015–2016 и 2018 гг.

Дата	Зоопланктон		Макрозообентос	
	N , тыс. экз/м ³	B , г/м ³	N , экз/м ²	B , г/м ²
04.08.2015	428 ± 84	3.95 ± 0.74	783 ± 425	2.27 ± 0.73
20.10.2015	164 ± 33	1.48 ± 0.52	2474 ± 628	4.05 ± 1.53
01.12.2015	85 ± 26	0.14 ± 0.05	2926 ± 749	3.50 ± 0.99
16.05.2016	304 ± 90	5.29 ± 1.86	1950 ± 536	3.00 ± 1.29
10.08.2016	130 ± 37	1.87 ± 0.66	641 ± 220	1.01 ± 0.37
17.10.2016	25 ± 7	0.23 ± 0.08	1123 ± 301	1.98 ± 0.85
15.05.2018	50 ± 11	0.42 ± 0.15	700 ± 121	0.65 ± 0.29
07.08.2018	35 ± 8	0.77 ± 0.27	910 ± 237	0.46 ± 0.13

Таблица 3. Первичная продукция планктона (A), минерализация органических веществ (M), отношения скорости регенерации фосфора зоопланктоном (Ez) и макрозообентосом (Ezb) к скорости его регенерации всем планктоном (Epl) в водохранилище Сестрорецкий Разлив

Дата	A , гC/(м ² сут)	D , гC/(м ² сут)	Ez/Epl , %	Eb/Epl , %	Epl , мг P/(м ² сут)
04.08.2015	1.10 ± 0.09	0.69 ± 0.16	25.5	1.1	16.92
20.10.2015	0.82 ± 0.14	0.54 ± 0.05	10.0	1.0	13.17
01.12.2015	0.15 ± 0.05	0.42 ± 0.03	2.7	1.0	10.24
16.05.2016	0.68 ± 0.03	0.35 ± 0.03	45.0	3.1	8.54
10.08.2016	0.60 ± 0.10	0.46 ± 0.08	14.0	1.1	11.28
17.10.2016	0.11 ± 0.02	0.12 ± 0.02	7.9	2.6	3.01
15.05.2018	0.27 ± 0.03	0.33 ± 0.04	4.9	0.6	7.99
07.08.2018	2.89 ± 0.23	2.59 ± 0.25	0.8	0.2	63.26

veralli Goetghebuer и часто являлись субдоминантными видами. Кроме хирономид, повсеместно были распространены олигохеты — в среднем за 2015–2016 гг. на них приходилось 43% от численности и 22% от биомассы донных животных. Доминировали *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. и *Potamothenrix hammoniensis* (Michaelsen).

Биомасса мейзообентоса была низкой и в среднем за сезон 2016 г. составила лишь 0.017 г/м² при средней численности 400 экз/м². В пробах были обнаружены только копеподы *Thermocyclops oithonoides* (Sars), которые также встречались в планктоне.

Наибольшие количественные показатели зоопланктона наблюдались весной и летом, по окончании вегетационного сезона (в декабре 2015 г.) они значительно снизились (см. табл. 2). При этом количественные показатели зообентоса остались достаточно высокими, что связано с более длительным жизненным циклом донных животных. Численность и биомасса как планктонных, так и донных животных в мае и августе 2018 г. оказались намного ниже, чем в те же месяцы 2015–2016 гг.

Первичная продукция планктона весной и летом достигала величин, соответствующих эвтрофно-гиперэвтрофным водам, и была выше, чем скорость минерализации органического вещества планктоном (табл. 3). Максимальная величина первичной продукции измерена летом 2018 г.

Величины скорости продукции, затраты энергии на метаболизм, рацион и скорость экскреции (регенерации) фосфора зоопланктоном и макрозообентосом были наибольшими в весеннее и летнее время 2015–2016 гг. (табл. 4). В 2018 г. эти величины значительно снизились. Еще больше снизилась доля участия беспозвоночных животных в регенерации фосфора. Если в 2015–2016 гг. доля экскреции этого биогенного элемента зоопланктоном в весенние и летние месяцы составляла от 14 до 45% от скорости его регенерации всем планктоном, то в 2018 г. она составила всего лишь 0.8–4.9% (см. табл. 3). Также заметно уменьшилась скорость экскреции фосфора зообентосом: если весной и летом 2015–2016 гг. она составляла от 1 до 3% от скорости его регенерации всем планктоном, то в 2018 г. она составила 0.2–0.6% (см. табл. 3). С учетом концентрации фосфора в воде время оборота фосфора в экоси-

Таблица 4. Скорость продукции (P), затраты энергии на метаболизм (R), рацион (C) и скорость экскреции (регенерации) фосфора (E) нехищным и хищным зоопланктоном и макрозообентосом в водохранилище Сестрорецкий Разлив в 2015–2016 и 2018 гг.

Показатели	Авг. 2015	Окт. 2015	Дек. 2015	Май 2016	Авг. 2016	Окт. 2016	Май 2018	Авг. 2018
Нехищный зоопланктон								
P , кал/(м ² сут)	604	49	4	296	217	12	38	79
R , кал/(м ² сут)	1517	119	11	767	449	30	129	176
C , кал/(м ² сут)	3510	267	22	1419	1097	69	244	424
E , мкг Р/(м ² сут)	4087	1255	276	3734	1500	222	368	454
Хищный зоопланктон								
P , кал/(м ² сут)	38	6	1	31	20	1	3	9
R , кал/(м ² сут)	114	10	1	53	42	2	12	17
C , кал/(м ² сут)	228	25	2	139	103	5	22	42
E , мкг Р/(м ² сут)	232	58	2	110	78	13	25	28
Нехищный макрозообентос								
P , кал/(м ² сут)	65	27	6	70	30	15	20	16
R , кал/(м ² сут)	69	51	41	95	40	29	33	31
C , кал/(м ² сут)	229	131	78	280	117	74	90	78
E , мкг Р/(м ² сут)	174	127	101	229	109	75	42	98
Хищный макрозообентос								
P , кал/(м ² сут)	7.0	4	1	20	4	1	2	1
R , кал/(м ² сут)	7.2	4	2	27	5	2	2	1
C , кал/(м ² сут)	17.4	10	4	72	11	4	4	4
E , мкг Р/(м ² сут)	17.2	11	6	38	10	4	4	4

стеме за счет жизнедеятельности всего планктона и зообентоса в весенне-летнее время 2016 г. составило около 33 сут. В 2018 г. оно снизилось до 9 сут.

В целом в мелководном водохранилище Сестрорецкий Разлив роль зоопланктона в потоке энергии от первичных продуцентов к консументам и его роль в регенерации фосфора была значительно вы-

ше, чем зообентоса. Так, суммарная величина продукции нехищного зоопланктона за вегетационный сезон 2016 г. составила 34.3 ккал/м² (табл. 5), или 3.7% от первичной продукции планктона, тогда как продукция нехищного зообентоса составила лишь 6.7 ккал/м², или 0.7% от первичной продукции планктона. Роль мейозообентоса в потоке энергии через донные сообщества была незначительной: его продукция за сезон 2016 г. оказалась равной лишь 0.064 ккал/м², а затраты на метаболизм — 0.064 ккал/м². Доля зоопланктона в регенерации фосфора всем планктоном в 2016 г. составила 21.5%, при этом зоопланктон за вегетационный сезон регенерировал в 12.5 раза больше фосфора, чем зообентос (см. табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как было показано ранее [1], в озерах, как правило, основные потоки энергии проходят через сообщества планктона, а в водохранилищах — через сообщества зообентоса. Это связано с относительной мелководностью водохранилищ по сравнению с озерами и осадением в них аллохтонных взве-

Таблица 5. Биотический баланс энергии экосистемы водохранилища Сестрорецкий Разлив за вегетационный сезон 2016 г. (P — продукция, R — затраты на метаболизм, C — рацион, E — экскреция фосфора)

Сообщество	P	R	C	E , мг Р/м ²
	ккал/м ²			
Планктон	916.8	637.1		1563.0
Зоопланктон:				
нехищный	34.3	78.6	170.1	323.5
хищный	3.3	6.4	16.2	12.9
Макрозообентос:				
нехищный	6.7	9.4	27.2	24.1
хищный	1.4	1.8	4.6	2.9

шенных органических веществ, приносимых речными водами и служащих пищей для зообентоса.

Для экосистемы водохранилища Сестрорецкий Разлив такой закономерности не наблюдалось. За все время исследований, за исключением декабря 2015 г. и октября 2016 г., продукция и рацион зообентоса были ниже, чем у зоопланктона (см. табл. 4). Соотношение между продукцией фитопланктона и нехищного зообентоса было в 5 раз ниже, чем между продукцией фитопланктона и нехищного зоопланктона. По-видимому, это было вызвано экологическим стрессом экосистемы водохранилища из-за высокой степени эвтрофирования водоема. В летние месяцы содержание общего фосфора и хлорофилла *a* в столбе воды соответствовало эвтрофному-гиперэвтрофному статусу [3]. На высокую степень эвтрофирования водохранилища указывал и состав населяющих его гидробионтов: в фитопланктоне большую роль играли цианобактерии, в зообентосе — виды, характерные для загрязненных вод: личинки комаров *Ch. plumosus*, а также олигохеты *L. hoffmeisteri* и *P. hammoniensis*.

Быстрое эвтрофирование водохранилища произошло в конце прошлого века. В начале 1980-х годов его трофический статус оценивали как мезотрофный, а в начале 2000-х уже как гиперэвтрофный. Биомасса фитопланктона за этот период увеличилась в 6–7 раз, возросла роль цианобактерий [13].

Несмотря на мелководность и отсутствие стратификации, на некоторых станциях в 2015–2016 и 2018 гг. встречались черные илы — признак гипоксии в донных отложениях, характерной для эвтрофных водоемов. На периодическую гипоксию у дна также указывает значительное повышение содержания общего фосфора в столбе воды в летние месяцы по сравнению с остальными периодами (см. табл. 1). Такое повышение содержания фосфора летом обычно происходит при восстановительных условиях (аноксии) в донных отложениях, при которых депонированный в них фосфор выделяется в толщу воды [3, 12].

Периодическая гипоксия у дна оказывает повреждающее влияние на сообщества зообентоса, снижая численность и биомассу донных животных [14]. Особенно сильно от гипоксии страдает мейозообентос: в эвтрофных озерах его биомасса обычно составляет лишь несколько процентов от биомассы макрозообентоса [15]. Этим, по-видимому, объясняется крайне низкая биомасса мейозообентоса в водохранилище Сестрорецкий Разлив. Следовательно, низкая эффективность передачи энергии от первичных продуцентов к донным консументам может быть вызвана высокой степенью эвтрофирования водохранилища. Такое снижение эффективности передачи энергии от продуцентов к донным консументам при высокой

первичной продукции планктона ранее была отмечена в мелководных озерах Крыма [4].

Еще более значимой была роль зоопланктона в регенерации фосфора: скорость его регенерации во много раз превышала скорость регенерации фосфора зообентосом (см. табл. 5). В целом роль биоты в круговороте этого биогенного элемента оказалась очень высока. Внешняя нагрузка фосфором с водосбора на водохранилище в 2016 г. составила 11 т Р, или 1068 мг Р/м² в год, а внутренняя нагрузка (геохимическое выделение Р из донных отложений) — 3.2 т Р, или 311 мг Р/м² в год [16]. По нашим данным, только за вегетационный сезон организмами планктона регенерировалось в 1.5 раза больше фосфора (1563 мг Р/м² за сезон — табл. 5), чем внешняя нагрузка за год, и в 5 раз больше, чем внутренняя нагрузка этим элементом. Существенная роль в данном процессе принадлежала организмам зоопланктона: величина регенерации фосфора зоопланктоном (323 мг Р/м² за сезон) была выше, чем внутренняя биогенная нагрузка.

В течение вегетационного сезона 2016 г. время оборота фосфора в толще воды водохранилища за счет жизнедеятельности организмов составляло около месяца, а с усилением степени эвтрофирования этого водоема в 2018 г. оно сократилось более чем в 3 раза. При этом если в 2016 г. значительную роль в регенерации фосфора играли животные зоопланктона и зообентоса, то в более продуктивном 2018 г. их доля в его регенерации была невелика, а основная роль, по-видимому, принадлежала организмам “микробиальной петли”: бактериопланктону и простейшим.

Важно принимать во внимание, что повышение скорости оборота фосфора стимулирует первичную продукцию водоема, поэтому ускорение круговорота этого элемента за счет снижения роли беспозвоночных животных и повышения роли в его регенерации бактериопланктона и протозойного зоопланктона, обладающих благодаря малым размерам гораздо более высокой скоростью оборота фосфора в своей биомассе, должно формировать положительную обратную связь, повышающую первичную продукцию и степень эвтрофирования водоема. Например, несмотря на более низкое содержание фосфора в воде первичная продукция летом 2018 г. была выше, чем летом 2016 г. (см. табл. 1, 3), что, по-видимому, объясняется в 3 раза более высокой скоростью его оборота в воде водохранилища в 2018 г. по сравнению с 2016 г. Таким образом, чем выше роль беспозвоночных животных в круговороте фосфора в водоеме по сравнению с микроорганизмами, тем ниже первичная продукция водоема. Ранее [2] уже указывалось на необходимость учитывать структуру сообществ гидробионтов при выяснении причин эвтрофирования водоемов. Важная роль зообентоса в регенерации фосфора была от-

мечена в озерах разного типа и трофического статуса [17–19].

Таким образом, проведенные исследования показали, что эвтрофирование водоема отрицательно влияет на поток энергии через сообщества донных животных. Даже в таком мелководном водохранилище, как Сестрорецкий Разлив, поток энергии через зоопланктон значительно превышал поток энергии через зообентос. Особенно низкие величины продукции и разрушения органического вещества зообентосом оказались в год, когда показатели эвтрофирования были самыми высокими. В тот же год наблюдалась наиболее высокая скорость круговорота фосфора за счет жизнедеятельности организмов микропланктона. В целом суммарная скорость регенерации фосфора планктоном и зообентосом значительно превосходила величины как внутренней, так и внешней нагрузки этим биогенным элементом на экосистему водохранилища, что указывает на необходимость учитывать эти процессы при выяснении причин эвтрофирования водоемов.

Работа выполнена и подготовлена к публикации в рамках государственных тем № АААА-А17-117021310121-0 и АААА-А19-119020690091-0 и при поддержке Программы Президиума Российской академии наук № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России” (проект № АААА-А18-118042390186-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 2013. 343 с.
2. Алимов А.Ф., Голубков М.С. Эвтрофирование водоемов и структура сообщества гидробионтов // Биол. внутр. вод. 2014. № 3. С. 5–11.
3. Rast W., Thornton J.A. The phosphorus loading concept and the OECD eutrophication programme: origin, application and capabilities // The Lake Handbook. V. 1. Limnology and Limnetic Ecology. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. P. 354–385.
4. Голубков С.М., Шадрин Н.В., Голубков М.С. и др. Пищевые цепи и их динамика в экосистемах мелководных озер с различной соленостью воды // Экология. 2018. № 5. С. 391–398. [Golubkov S.M., Shadrin N.V., Golubkov M.S. et al. Food chains and their dynamics in ecosystems of shallow lakes with different water salinities // Rus. J. of Ecology. 2018. V. 49. № 5. P. 442–448. doi 10.1134/S1067413618050053]
5. Wetzel R.G., Likens G. Limnological Analyses. New York: Springer-Verlag, 2000. 429 p.
6. Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
7. Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с. (Труды ЗИН АН СССР. Т. 142).
8. Голубков С.М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Труды Зоол. ин-та РАН. 2000. Т. 284. 294 с.
9. Курашов Е.А. Методы и подходы для количественного изучения пресноводного мейобентоса // Актуальные вопросы изучения микро-, мейо-, зообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 5–35.
10. Голубков С.М., Березина Н.А. Экскреция фосфора донными беспозвоночными континентальных водоемов // Докл. РАН. 2012. Т. 444. № 5. С. 580–582.
11. Голубков С.М. Масса тела и экскреция фосфора водными беспозвоночными // Изв. РАН. Серия биологич. 2014. № 1. С. 86–91.
12. Wetzel G.R. Limnology. Lake and river ecosystems. San Diego: Academic Press, 2001. 1006 p.
13. Трифонова И.С., Павлова О.А., Афанасьева А.Л., Станиславская Е.В. Летний фитопланктон водохранилища Сестрорецкий Разлив по многолетним наблюдениям // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2015. Т. 17. №5(2). С. 522–527.
14. Beresina N.A., Golubkov S.M. Effect of drifting macroalgae *Cladophora glomerata* on benthic community dynamics in the easternmost Baltic Sea // J. of Marine Systems. Supplement. 2008. V. 74. P. S80–S85.
15. Курашов Е.А. Мейобентос в пресноводных экосистемах. Его роль и перспективы исследования // Актуальные вопросы изучения микро-, мейо-, зообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 36–71.
16. Кондратьев С.А., Игнатьева Н.В., Каретников С.Г. Внешняя и внутренняя фосфорная нагрузка на водоем на примере водохранилища Сестрорецкий Разлив // Региональная экология. 2016. № 4. С. 59–70.
17. Beresina N.A., Maximov A.A., Umnova L.P. et al. Excretion by benthic invertebrates as important source of phosphorus in oligotrophic ecosystem (Lake Krivoe, Northern Russia) // J. of Siberian Federal University. Biology. 2017. V. 10. № 4. P. 485–501.
18. Ji L., Beresina N.A., Golubkov S.M. et al. Phosphorus flux by bottom macroinvertebrates in a shallow eutrophic Lake Donghu // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2011. V. 402. № 11. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011073>
19. Дракובה В.Г., Стравинская Е.А. (ред.) Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер. Л.: Наука, 1989. 268 с.