

ПОДАВЛЕНИЕ ЦВЕТЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОЕМОВ ФИЛЬТРУЮЩИМ ЗООПЛАНКТОНОМ В ПРОТОЧНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2020 г. Т. Н. Герасимова^{а, *}, П. И. Погожев^а, А. П. Садчиков^{б, **}

^аИнститут водных проблем РАН, Москва, 119333 Россия

^бМеждународный биотехнологический центр Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва, 119992 Россия

*e-mail: gerasiming@gmail.com

**e-mail: aquaecotox@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.10.2017 г.

После доработки 03.05.2018 г.

Принята к публикации 26.06.2018 г.

Исследована динамика популяционного состава и трофические взаимоотношения *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776) в отсутствие пищевого пресса ихтиофауны в проточных экосистемах в водоеме Патриаршие пруды. Оценена значимость особей *S. vetulus* в составе растительноядного зоопланктона, подавлении цветения и сохранении высокой прозрачности воды. Показано, что наибольшая величина суточного потребления съедобной биомассы фитопланктона зоопланктоном при проточности составила 102.96 мг/л в конце августа при максимальной биомассе и доминировании *S. vetulus* до 99.8% биомассы растительноядного зоопланктона.

Ключевые слова: подавление цветения, проточность, состав популяций, *Simocephalus vetulus*, ихтиофауна, прозрачность воды.

DOI: 10.31857/S0321059620020054

Загрязнение биогенными веществами водоемов часто приводит к цветению водорослей, развитию потенциально токсичных цианобактерий, снижению прозрачности воды и непригодности водоемов для использования [11]. Исследование трофических взаимоотношений в планктонном сообществе в связи с их ролью в пищевых цепях — важный этап решения данной проблемы [6, 7]. Для подавления цветения водорослей применяется метод биоманипуляции, основанный на изменении структуры пищевых цепей. Удаление планктонядных рыб для освобождения зоопланктона от трофического пресса стоит в основе проводимых мероприятий [18]. Большая численность фильтраторов-фитофагов позволяет влиять на развитие фитопланктона и, соответственно, влиять на качество воды. Поддержание нормальных условий функционирования водных экосистем в водоемах контролируется прозрачностью воды. Благодаря быстрой реакции водных организмов на такое вмешательство (по сравнению с мерами по сокращению биогенной нагрузки) биоманипуляция — основной метод восстановления озер и прудов [15, 16, 19]. К примеру, мероприятия по восстановлению качества воды при биоманипуляции евтрофных прудов в Брюсселе

(Бельгия) позволили выявить факторы, оказывающие влияние на рост фитопланктона, а также выяснить причины успеха и неудач проведенных работ [17]. Показано, что биоманипуляция способствует относительно быстрому восстановлению экологического благополучия прудов и снижению биомассы фитопланктона. Восстановление прозрачности воды зависит от степени трофического пресса рыб на фильтрующий зоопланктон. Исследования на подмосковных прудах показали [3, 5, 9], что при питании рыб искусственными кормами или при поступлении загрязненных стоков с сельскохозяйственных полей растительноядный зоопланктон в отсутствие рыб-планктофагов контролировал развитие цианобактерий. При снижении пресса ихтиофауны на зоопланктон популяции *Daphnia longispina* способны подавлять цветение водоемов и поддерживать высокие показатели прозрачности воды. Исследование вклада массовых видов фильтраторов-фитофагов в подавление цветения водоемов — необходимое условие для управляемого восстановления качества природных вод.

Выбор *S. vetulus* в качестве объекта исследования обусловлен тем, что это широко распространенный массовый вид в прибрежных озерах,

водохранилищах, прудах и лужах. В мелких водоемах он полициклический, в крупных — моноциклический [8].

Цель исследования — оценка степени подавления развития фитопланктона и сохранения высокой прозрачности воды фильтрующим зоопланктоном *Simoscephalus vetulus* в условиях проточных экосистем (без удаления ихтиофауны в водоемах).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились на Патриарших прудах (г. Москва) с 29 мая по 28 августа 2001 г. Площадь поверхности пруда составляла 1 га, средняя и максимальная глубины — 1.5 и 2.5 м соответственно. В составе ихтиофауны доминировали ротан *Perccottus glenii* и карась *Carassius carassius*. Пруд используется для рекреационных целей. В водоеме работали пять проточных плавающих экосистем, изолированных от ихтиофауны [10]. В эксперименте исследовались результаты по двум из них. Пластмассовая установка представляла собой в плане шестиугольную конструкцию, состоящую из трех равных независимых секций. Каждая секция имела форму ромба. Две секции соединялись подводными протоками с третьей. Вода поступала самотеком из водоема в установку с глубины 20 см в две секции и перетекала при помощи насоса в третью секцию, из которой откачивалась в фонтан, затем собиралась в чашу и направлялась в придонные слои водоема [2, 4, 10]. Вода поступала в секции через 12 фильтров диаметром 12 см. Для изоляции зоопланктона от ихтиофауны в качестве фильтра использовалась капроновая сетка с размером ячеек 0.5 мм. Конструкция была заякорена и поддерживалась на плаву с помощью поплавков, находящихся между секциями. Рабочий объем проточной экосистемы составлял 1.5 м³, полная замена объема воды происходила в течение 1 ч. Наибольшая глубина секций, которые имели ступенчатую форму, составляла 0.7 м. Внутри секций по периферии закреплялись соломенные маты, в которых развивались высшие водные растения. В каждую секцию проточных экосистем 29 мая, 13 июля, 3, 9 и 23 августа были помещены особи *Daphnia magna*, выбор которых для подавления цветения водоема обусловлен широким распространением этого вида, его нетребовательностью к условиям среды, крупными размерами [8], способностью активно потреблять фитопланктон [14]. Вселения *D. magna* обусловлено также тем, что дафнии при изоляции ихтиофауны в условиях проточных экосистем в Чистых прудах в Москве способны снижать биомассу фитопланктона в течение всего периода его роста [4]. Отбор проб зоо- и фитопланктона, измерения гидрохимических показателей в водоеме и проточных экосистемах 2 и 4 проводили еженедельно с 19 июня по 28 августа.

Прозрачность воды измеряли с помощью диска Секки. Температуру воды T_w в водоеме измеряли послойно через каждые 20 см от поверхности до дна, в проточных экосистемах — на глубине 20 см с помощью прибора “Water quality checker U-10” (“Hogiba”, Япония). Для определения форм азота и фосфора, численности и биомассы фитопланктона в водоеме пробы воды отбирали батометром с глубины 20 см. С этой же глубины вода поступала в проточные экосистемы. Для оценки тех же показателей проточных экосистем пробы отбирали в батометры на выходе воды из фонтана. Показатели состояния водоема Патриаршие пруды и проточных экосистем представлены в табл. 1. Для оценки ракообразных пробы воды отбирали планктонной сетью Апштейна из капронового газа № 77 с диаметром входного отверстия 11.5 см. Сеть протягивали вертикально от дна водоема до поверхности. Для отбора коловраток применяли трубчатый батометр длиной 1.2 м. Пробы зоопланктона в проточных экосистемах отбирали емкостью объемом 100 мл из двух точек каждой секции, затем они собирались в одну интегральную пробу и переливались в сосуд до объема 0.5 л. Анализ проб зоопланктона проводили в камере Богорова под биноклем (“МБС-9”, Россия). Для оценки состава популяций *S. vetulus* из каждой пробы отбирали подпробу, содержащую от 31 до 100 особей. Определяли минимальную, максимальную и среднюю длину особей *S. vetulus* с помощью окуляра-микрометра с ценой деления 0.05 мм. Все самки, несущие яйца, считались половозрелыми, независимо от размера. Определяли долю ювенильных и половозрелых особей. Подсчитывали численность партеногенетических и эфиппийных самок, общее количество яиц в выводковой камере. Определяли среднюю и максимальную плодовитость размножающихся особей. Биомассу ракообразных вычисляли на основе зависимости массы от длины тела животных [1]. Биомассу фитопланктона определяли по методике в [13]. Фитопланктон по размерному составу был разделен на так называемый “съемный” (<50 мкм) и “несъемный” (>50 мкм) для растительного зоопланктона [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Патриаршие пруды

Прозрачность воды в водоеме была до дна с 4 июня по 7 августа 2001 г. при колебании уровня воды от 1.4 до 1.7 м. С 14 по 28 августа прозрачность воды снижалась с 1.5 до 1.2 м при глубине водоема 1.6 м. Биомасса фитопланктона (B_{ϕ}) с 19 июня по 17 июля изменялась от 0.15 до 0.86 мг/л. С 24 июля по 28 августа при развитии *S. vetulus* в проточных экосистемах B_{ϕ} возрастала от 0.60 до 4.64 мг/л (табл. 2). С 24 июля по 14 августа вся B_{ϕ}

Таблица 1. Состояние воды в водоеме Патриаршие пруды и проточных экосистем (2, 4 – номера проточных экосистем)

Показатели	Водные объекты	Июнь	Июль	Август
Глубина, м	Водоем	1.5–1.6	1.4–1.7	1.4–1.6
	2	0.7	0.7	0.7
	4	0.7	0.7	0.7
Прозрачность воды, м	Водоем	1.5–1.6	1.4–1.7	1.2–1.4
	2	0.7	0.7	0.7
	4	0.7	0.7	0.7
Средняя температура T_w , толщи воды T_w , °C	Водоем	14.1–20.7	21.4–27.7	17.2–22.0
	2	21.7–22.8	21.5–28.5	17.3–24.6
	4	22.7–23.2	21.9–28.5	17.1–23.0
NO_2^- , мг N/л	Водоем	0.000–0.001	0.000–0.013	0.000–0.008
	2	0.000–0.002	0.000–0.003	0.000–0.008
	4	0.002	0.000–0.007	0.002–0.010
NO_3^- , мг N/л	Водоем	0.08–0.26	0.00–0.08	0.00–0.18
	2	0.10–0.26	0.00–0.04	0.01–0.14
	4	0.15–0.27	0.00–0.06	0.01–0.14
$N_{\text{общ}}$, мг N/л	Водоем	0.28–0.42	0.12–0.47	0.12–0.32
	2	0.46–0.48	0.12–0.39	0.10–0.25
	4	0.38–0.40	0.18–0.59	0.12–0.27
$P_{\text{мин}}$, мг P/л	Водоем	0.008–0.040	0.000–0.046	0.003–0.012
	2	0.015–0.020	0.007–0.110	0.004–0.034
	4	0.010–0.046	0.003–0.049	0.005–0.040
$P_{\text{общ}}$, мг P/л	Водоем	0.09–0.28	0.09–0.22	0.03–0.02
	2	0.09–0.16	0.09–0.30	0.03–0.15
	4	0.11–0.19	0.15–1.00	0.03–0.10

Таблица 2. Биомасса фитопланктона B_f , съедобная B_f , мг/л, в водоеме Патриаршие пруды и проточных экосистемах и суточное потребление съедобной B_f растительноядным зоопланктоном C , мг/л сут, в проточных экосистемах (2, 4 – номера проточных экосистем)

Показатели	Водные объекты	Июль			Август			
		17	24	31	7	14	21	28
B_f /съедобная B_f	Водоем	0.86/0.86	0.60/0.60	1.26/1.26	2.30/2.30	2.42/2.42	2.89/2.75	4.64/4.59
	2	0.19/0.16	0.25/0.25	0.69/0.69	0.18/0.18	0.11/0.11	0.11/0.11	0.34/0.30
	4	0.53/0.53	0.22/0.22	0.68/0.68	0.18/0.18	0.15/0.15	0.65/0.65	1.81/1.74
C	2	16.8	8.40	13.68	50.88	55.44	63.36	102.96
	4	7.92	9.12	13.92	50.88	54.48	50.40	68.40

была “съедобной”. В период с 21 по 28 августа несъедобная часть B_f составляла 0.14 и 0.05 мг/л, или 5 и 1% B_f соответственно, за счет биомассы нитей цианобактерий *Anabaena spiroides* длиной >50 мкм. Зеленые водоросли с 17 июля по 14 августа составляли от 58 до 98, с 21 по 28 августа – 42–51% B_f . Диатомовые водоросли, отмечаемые с 17 июля по 28 августа, составляли от 1 до 40% B_f . Эвгленовые водоросли, зарегистрированные с 24 июля по 28 августа, – от 2 до 7% B_f . Динофитовые водоросли, отмеченные с 21 по 28 августа, –

соответственно 36 и 37% B_f . Цианобактерии с 24 июля по 14 августа – 1–2, с 21 по 28 августа – 4–11% B_f .

В составе зоопланктона Патриарших прудов с 19 июня по 28 августа было зарегистрировано 10 видов коловраток, 9 кладоцер и 4 вида copepod. Фауна коловраток составляла до 97% численности и до 98% биомассы зоопланктона (B_z). В составе кладоцер доминировали мелкие виды – *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Diaphanosoma brachyurum*. Наибольшая биомасса

клагоцер (1.3 мг/л) наблюдалась 3 июля при развитии *Daphnia longispina*. Размеры особей не превышали 1.1 мм. В планктоне водоема *S. vetulus* был отмечен лишь 10 и 24 июля: численность 1.7 и 0.1 экз/л и биомасса 0.09 и 0.01 мг/л соответственно. Размеры особей составляли <1 мм. Биомасса растительного зоопланктона ($B_{з\text{ раст}}$) в период исследования менялась от 0.35 до 3.06 мг/л.

Фитопланктон проточных экосистем

Прозрачность воды в проточных экосистемах в период исследования достигала дна (табл. 1). В проточной экосистеме 2 с 24 июля по 28 августа (при развитии *S. vetulus*) $B_{ф}$ менялась от 0.11 до 0.69 мг/л и была ниже таковой в пруду (табл. 2). С 24 июля по 21 августа вся биомасса планктонных водорослей входила в группу съедобных. Несъедобная часть биомассы (за счет развития нитей *A. spiroides* длиной >50 мкм) была зарегистрирована 28 августа — на неделю позже таковой в водоеме и составляла всего 1% $B_{ф}$ (или 0.04 мг/л). С 24 июля по 28 августа зеленые, диатомовые и эвгленовые водоросли составляли 41–82, 2–16 и 1–49% $B_{ф}$ соответственно. Динофитовые водоросли были зарегистрированы 28 августа, составили 15% $B_{ф}$. Биомасса цианобактерий с 24 июля по 21 августа составила 2–10%, 28 августа — 35% $B_{ф}$.

В проточной экосистеме 4 при развитии особей *S. vetulus* (с 17 июля по 28 августа) $B_{ф}$ менялась от 0.15 до 1.81 мг/л и была ниже таковой в пруду (табл. 2). С 17 июля по 21 августа вся биомасса планктонных водорослей была съедобной. Несъедобная фракция фитопланктона экосистемы 4, как и экосистемы 2, формировалась за счет *A. spiroides* с длиной нитей >50 мкм (4% $B_{ф}$, или 0.07 мг/л) и была зарегистрирована на неделю позже таковой в водоеме. С 17 июля по 7 августа зеленые водоросли составили от 85 до 96% $B_{ф}$, а с 14 по 28 августа — от 47 до 67% $B_{ф}$. Диатомовые водоросли с 17 июля по 28 августа составили от 1 до 16% $B_{ф}$, эвгленовые с 31 июля по 28 августа — от 1 до 31% $B_{ф}$. Динофитовые водоросли, отмеченные с 21 по 28 августа, составили 29–31% $B_{ф}$. Цианобактерии с 17 июля по 21 августа составили 1–3%, 28 августа — 11% $B_{ф}$.

Зоопланктон проточных экосистем

В проточной экосистеме 2 с 19 июня по 28 августа клadoцеры доминировали по биомассе и составляли от 96.1 до 99.9% $B_{з\text{ раст}}$, или от 97.0 до 99.9% $B_{з\text{ раст}}$. С 19 июня по 24 июля биомасса клadoцер превышала $B_{з\text{ раст}}$ в 8–576 раз. При этом вселенные особи *D. magna* составили от 45 до 98% $B_{з\text{ раст}}$. Особи *S. vetulus* впервые отмечены 24 июля и со-

ставляли 1.3% $B_{з\text{ раст}}$ (табл. 3, 4). Смена доминирования в составе клadoцер зарегистрирована 31 июля. Особи *C. quadrangula*, *S. vetulus* и *D. magna* составляли соответственно 75.1, 11.2 и 2.7% $B_{з\text{ раст}}$. Однако особи *D. magna* 7 августа составляли <1% $B_{з\text{ раст}}$, а затем не регистрировались. Численность и биомасса особей *S. vetulus* с 24 июля по 28 августа возрастали с 4 до 11760 экз/л и с 1.4 до 2087.9 мг/л соответственно (табл. 3).

В проточной экосистеме 4 с 19 июня по 28 августа биомасса клadoцер составляла от 97.1 до 100% $B_{з\text{ раст}}$, или от 98.0 до 100% $B_{з\text{ раст}}$. С 19 июня по 24 июля биомасса клadoцер превышала $B_{з\text{ раст}}$ водоема в 33–218 раз. При этом вселенные особи *D. magna* составляли от 38.5 до 99.9% $B_{з\text{ раст}}$. 31 июля они отмечены не были, а с 7 по 14 августа составляли <1% $B_{з\text{ раст}}$, с 21 августа не были обнаружены. Смена доминирования в составе клadoцер зарегистрирована (как и в проточной экосистеме 2) с 31 июля. Особи *S. vetulus* составляли основу $B_{з\text{ раст}}$ — от 97.1 до 99.9% с 31 июля по 28 августа — на неделю раньше, чем в проточной экосистеме 2 (табл. 4). Численность и биомасса особей *S. vetulus* с 17 июля по 28 августа возрастали от 100 до 4960/л и от 2.1 до 1182.4 мг/л соответственно (табл. 3).

Популяционный состав *S. vetulus* в проточных экосистемах

В проточной экосистеме 2 популяция *S. vetulus* 24 июля состояла из ювенильных особей размером 1.3–1.7 мм. Через неделю (31 июля) максимальная длина особей достигала 2.0 мм. При этом в составе популяции были зарегистрированы самцы, составляющие 33% численности особей. Их появление было зарегистрировано через неделю после прогрева поверхностных слоев воды в водоеме до 28.3–28.5°C.

В проточной экосистеме 4 длина особей *S. vetulus* 17 июля составляла 0.6 мм, через неделю их размеры были 0.7–1.4 мм. Самцы в составе популяций отмечены не были в период работы экосистемы.

Средняя длина особей в проточных экосистемах с 24 июля по 28 августа менялась от 0.8 ± 0.2 до 1.5 ± 0.3 мм. С 31 июля в экосистемах развивались ювенильные и размножающиеся особи. В августе минимальный размер особей составил 0.4–0.6 мм. Минимальная длина половозрелых самок с 21 по 28 августа составляла 1.3–1.4, максимальная — 2.1–2.4 мм. Наибольшая средняя и максимальная плодовитость размножающихся самок была отмечены 7 августа и составила 10.4–12.9 и 20–27 яиц соответственно. Эфиопиальные самки в проточной экосистеме 2 зарегистрированы 21 августа, в проточной экосистеме 4 — с 14 по 21 августа.

Таблица 3. Структура популяций *Simoccephalus vetulus* в проточных экосистемах в Патриарших прудах (2, 4 – номера проточных экосистем, прочерк – не обнаружено; доверительный интервал рассчитан при уровне значимости 95%)

Показатели	Водные объекты	Июль			Август			
		17	24	31	7	14	21	28
Средняя длина тела, мм	2	—	1.5 ± 0.3	1.5 ± 0.3	1.0 ± 0.2	1.0 ± 0.2	1.1 ± 0.1	1.2 ± 0.1
	4	0.6	1.1 ± 0.2	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.2	1.0 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.3 ± 0.1
Минимальная длина тела, мм	2	—	1.3	1.0	0.5	0.6	0.4	0.5
	4	0.6	0.7	0.8	0.4	0.5	0.5	0.6
Минимальная длина тела половозрелых самок, мм	2	—	—	1.7	1.6	1.9	1.3	1.4
	4	—	1.4	1.5	1.5	1.4	1.3	1.4
Максимальная длина тела, мм	2	—	1.7	2.0	2.1	2.2	2.4	2.4
	4	0.6	1.4	1.7	2.2	2.2	2.2	2.1
Численность, экз/л	2	—	4	120	4200	9380	11880	11760
	4	100	240	1440	6000	9600	5200	4960
Биомасса, мг/л	2	—	1.4	40.2	434.8	910.8	1554.2	2087.9
	4	2.1	33.6	394.8	860.2	926.5	251.1	1182.4
Средняя плодовитость, количество яиц/самку	2	—	—	2.5	10.4	1.0	4.2	5.0
	4	—	4.0	2.2	12.9	1.3	5.0	3.8
Доля половозрелых самок, %	2	—	—	33.3	20.6	9.4	39.4	34.5
	4	—	25.0	41.7	36.0	23.8	7.1	41.9
Доля эфиппидальных самок от числа половозрелых, %	2	—	—	—	—	—	10.3	—
	4	—	—	—	—	10.0	33.3	—
Максимальная плодовитость, количество яиц/самку	2	—	—	5	20	2	12	17
	4	—	4	4	27	9	13	13

Таблица 4. Биомасса растительного зоопланктона $B_{з\text{ раст}}$ в водоеме Патриаршие пруды и проточных экосистемах и доля *S. vetulus* в биомассе растительного зоопланктона в проточных экосистемах (2, 4 – номера проточных экосистем, прочерк – не обнаружено)

Показатели	Водные объекты	Июль			Август			
		17	24	31	7	14	21	28
$B_{з\text{ раст}}$, мг/л	Водоем	0.35	0.93	0.81	1.69	0.89	1.08	1.86
	2	202.15	110.55	359.11	539.60	931.76	1609.64	2092.70
	4	76.87	69.51	400.95	877.85	941.50	258.66	1182.75
Доля <i>S. vetulus</i> в $B_{з\text{ раст}}$, %	Водоем	—	1.1	—	—	—	—	—
	2	—	1.3	11.2	80.6	97.8	96.6	99.8
	4	2.7	48.3	98.5	98.0	98.4	97.1	99.8

В августе в проточных экосистемах 2 и 4 $B_{з\text{ раст}}$ превышала таковую в водоеме в 319–1490 и 240–1058 раз соответственно. При этом биомасса особей *S. vetulus* составила 80.6–99.8 и 96.6–99.8% $B_{з\text{ раст}}$ (табл. 4). В этот период съедобная фракция B_{ϕ} в проточных экосистемах 2 и 4 снижалась за 1 ч в 12.8–25.0 и 12.8–16.4 раза соответственно по отношению к таковой в поступающих в них водных массах водоема (табл. 2). Разность между значениями съедобной B_{ϕ} в водоеме и на

выходе из проточной экосистемы за 1 ч (время пребывания воды в проточной экосистеме) пересчитывали на 1 сут и получали величину суточного потребления съедобной B_{ϕ} растительным зоопланктоном (C , мг/л сут) в проточных экосистемах. Значения C в проточных экосистемах 2 и 4 в августе составляли соответственно 50.88–102.96 и 50.40–68.40 мг/л сут, или 22.1–23.0 и 14.9–21.9 съедобных B_{ϕ} , зарегистрированных на момент отбора проб в водоеме (табл. 2). Макси-

мальные значения C в проточных экосистемах 2 и 4 отмечены при наибольшей биомассе съедобного фитопланктона (4.59 мг/л) в водоеме и максимальных биомассах особей *S. vetulus* (2087.9 и 1182.4 мг/л), составляющих 99.8% $B_{з\text{ раст}}$ в проточных экосистемах (табл. 2, 3). При этом съедобная часть B_{ϕ} в проточных экосистемах 2 и 4 снижалась за 1 ч в 15.3 и 2.6 раза соответственно. В составе популяций особей развивались как ювенильные особи (минимальный размер 0.4 мм), так и размножающиеся самки (максимальный размер 2.4 мм).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

В водоеме Патриаршие пруды трофический пресс ихтиофауны подавлял развитие крупных фильтраторов-фитофагов, также подавлял их возможности в качестве природного фильтра планктонных водорослей. Зарегистрированные особи *S. vetulus* в июле при крайне низкой численности и биомассе (0.1–1.7 экз/л и 0.01–0.09 мг/л) были мало значимы для подавления процессов цветения. Условия для развития особей *S. vetulus* в водоеме оказались неблагоприятные, так как их съела рыба и они не смогли успешно выполнить свою функцию в подавлении цветения водорослей и поддержания высокой прозрачности воды. Ювенильные особи *S. vetulus* способны проникать в проточные экосистемы и в отсутствие прессы ихтиофауны за счет поступления фитопланктона с водными массами наращивать высокую биомассу (до 2087.9 мг/л). Доминирование (до 99.8%) биомассы особей *S. vetulus* в сообществе растительноядного зоопланктона при снижении съедобной B_{ϕ} с 4.59 до 0.3 мг/л в проточной экосистеме в течение 1 ч предотвращало цветение воды и сохраняло высокую прозрачность в экосистеме пруда (без удаления ихтиофауны). Широкий спектр размеров у популяций *S. vetulus* в проточных экосистемах — от ювенильных особей до крупных размножающихся самок (от 0.4 до 2.4 мм), высокая средняя (12.9 яиц) и максимальной (27 яиц) плодовитость самок свидетельствуют об условиях, близким к оптимальным для *S. vetulus* при проточности.

Исследования показали, что *S. vetulus* потребляет максимальное количество пищи при биомассе хлореллы 10–12 мг/л [14]. Данные результаты показывают, что особи *S. vetulus* способны более чем в два раза снижать биомассу водорослей, отмеченную максимальной для водоема Патриаршие пруды. В условиях проточных экосистем значительную часть пищевого рациона *S. vetulus* могут составлять бактерии и детрит [7, 12].

Несмотря на то, что вселенные в проточные экосистемы особи *D. magna* в июне–июле доми-

нировали по биомассе среди растительноядного зоопланктона, в августе их биомасса снизилась до нулевых значений. Отсутствие особей *D. magna*, вероятно, связано с их высокой уязвимостью к хищничеству беспозвоночных (численность личинок стрекоз составляла до 2 экз/л). Особи *S. vetulus*, по сравнению с *D. magna* имеющие более плотный карапакс, менее уязвимы к прессу хищных беспозвоночных. Это свидетельствует о том, что особи *D. magna* менее приспособлены к условиям проточности по сравнению с особями *S. vetulus* и не всегда могут выполнять роль природного фильтра в подавлении процессов цветения водоемов.

В июле–августе — период исследования Патриарших прудов концентрации растворенного фосфора ($P_{\text{мин}}$) были зарегистрированы в среде проточных экосистем (табл. 1). При этом в водоеме в конце июля $P_{\text{мин}}$ отмечен не был. Постоянное присутствие $P_{\text{мин}}$ в проточных экосистемах показывает, что фитопланктон (особенно его “съедобная” часть) находится под контролем фильтраторов-фитофагов зоопланктона. Даже при максимальной B_{ϕ} в водоеме в проточных экосистемах планктонные водоросли выедались особями *S. vetulus*, что сопровождалось высокой прозрачностью воды. При исследовании Патриарших прудов в конце августа за год до работы проточных экосистем было отмечено массовое цветение нитчатых цианобактерий *Anabaena hassallii* при прозрачности воды ≤ 0.7 м, а в установленных в это время проточных экосистемах — 0.2 м.

Способность особей *S. vetulus* подавлять цветение цианобактерий в условиях проточных экосистем отмечена также на примере Чистых прудов в Москве. В период максимального цветения в водоеме цианобактерий *Microcystis aeruginosa* (в конце августа) снижение B_{ϕ} с 36.6 мг/л в 6.3 раза (до 5.8 мг/л), в том числе биомассы *M. aeruginosa* с 24.1 мг/л в 12.9 раза (до 1.87 мг/л), в проточной экосистеме было зарегистрировано при доминировании в ней биомассы особей *S. vetulus* (96.3 мг/л), составляющей до 99% B_{ϕ} . При этом, несмотря на то, что во все секции проточной экосистемы вводились особи *D. magna*, в конце августа они отмечены не были [2].

ВЫВОДЫ

Исследования Патриарших прудов показали, что различия качественного и количественного состава зоопланктона в пруду и проточных экосистемах определяются трофическим прессом ихтиофауны на фильтрующий зоопланктон. Проточность в экосистемах при разделении звена ихтиофауны способствует наращиванию биомассы фильтрующего зоопланктона *S. vetulus* за счет поступления фитопланктона с водными массами из

водоема. Большая биомасса фильтраторов снижает B_{ϕ} водных масс, поступающих из проточных экосистем в водоем. Оказалось, что *D. magna* менее приспособлена к условиям проточности по сравнению с *S. vetulus*. Динамика популяций фильтраторов-фитофагов *S. vetulus* и B_{ϕ} показывает, что этот вид хорошо приспособлен к условиям жизни в проточных экосистемах в отсутствие пищевого пресса ихтиофауны. Это проявляется в увеличении спектра размеров, плодовитости, высокой численности, большой биомассе особей в составе популяций, в отличие от водоема при пищевом прессе ихтиофауны. В пищевом рационе *S. vetulus* значительную часть могут составлять бактерии и детрит. В процессе фильтрации при проточности *S. vetulus* активно участвует в формировании качества воды в водоеме, осуществляет процесс биологического очищения воды. Таким образом, с помощью фильтраторов *S. vetulus* можно воздействовать на развитие фитопланктона и, соответственно, влиять на качество вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 169–172.
2. *Герасимова Т.Н., Погожев П.И.* Изучение потенциала фильтраторов пищевых цепей в процессах деэвтрофирования водоемов // Вод. ресурсы. 2008. Т. 35. № 3. С. 370–379.
3. *Герасимова Т.Н., Погожев П.И.* Роль зоопланктона в снижении биомассы фитопланктона и регулировании прозрачности воды при высокой органической и минеральной нагрузке на водоем // Вод. ресурсы. 2010. Т. 37. № 6. С. 671–681.
4. *Герасимова Т.Н., Погожев П.И.* Снижение трофического статуса водоемов с помощью крупноразмерного зоопланктона // Вод. ресурсы. 2002. Т. 29. № 4. С. 450–459.
5. *Герасимова Т.Н., Погожев П.И., Садчиков А.П.* Подавление цветения водорослей фильтраторами зоопланктона в небольших водоемах // Вод. ресурсы. 2018. Т. 45. № 2. С. 164–170.
6. *Герасимова Т.Н., Садчиков А.П.* Продукция фитопланктона и ее выедание зоопланктоном // Докл. МОИП. Т. 62. Растения. Экология. Окружающая среда. М.: МАКС Пресс, 2016. С. 143–146.
7. *Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г.* Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. 1988. Т. 6. 155 с.
8. *Мануйлова Е.Ф.* Ветвистоусые рачки (CLADOCERA) фауны СССР. М.: Наука, 1964. 326 с.
9. *Погожев П.И., Герасимова Т.Н.* Регулирование зоопланктоном роста биомассы фитопланктона и прозрачности воды водоемов, загрязненных биогенами // Вод. ресурсы. 2011. Т. 38. № 3. С. 373–381.
10. *Погожев П.И., Герасимова Т.Н.* Роль фильтрующего зоопланктона при деэвтрофировании водоемов // Вод. ресурсы. 2005. Т. 32. № 3. С. 371–379.
11. *Россолимо Л.Л.* Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука, 1977. 144 с.
12. *Садчиков А.П.* Гидробиология: планктон (трофические и метаболические взаимоотношения). М.: ПКЦ “Альтекс”, 2013. 240 с.
13. *Садчиков А.П.* Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство. М.: Ун-т и шк., 2003. 157 с.
14. *Суцень Л.М.* Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.
15. *Gulati R., van Donk E.* Lakes in The Netherlands, their origin, eutrophication and restoration: State-of-the-art review // Hydrobiologia. 2002. V. 478. P. 73–106.
16. *Jeppessen E., Jensen J.P., Kristensen P., Søndergaard M., Mortensen E., Sortkjaer O.* Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes. 2. Threshold levels, long-term stability and conclusions // Hydrobiologia. 1990. P. 219–227.
17. *Peretyatko A., Teissier S., Backer S., Triest L.* Biomanipulation of hypereutrophic ponds: when it works and why it fails // Environ. Monit. Assess. 2012. V. 184. № 3. P. 1517–1531.
18. *Shapiro J., Wright D.I.* Lake restoration by biomanipulation — round Lake, Minnesota, the first 2 years // Freshwater Biol. 1984. V. 14. P. 371–383.
19. *Van Wichelen J., Declerck S., Muylaert K. et al.* The importance of dawn and sediment removal for the restoration of the eutrophied shallow Lake Kraenepoel (Belgium) // Hydrobiologia. 2007. V. 584. P. 291–303.