

УДК 574.583+581.526.3

ФОНОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СРЕДЫ И ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В ЭКОСИСТЕМАХ С ГИДРОФИТАМИ

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

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: kurb@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 04.01.10 г.

Фоновые характеристики среды и динамика планктонных сообществ в экосистемах с гидрофитами. – Курбатова С. А., Лаптева Н. А., Ершов И. Ю., Борисовская Е. В. – Установлены сезонные изменения гидрохимических показателей среды, структурных и функциональных характеристик бактерий, фито- и зоопланктона в экспериментальных экосистемах с гидрофитами. Наиболее значимые изменения численности бактерий и их активности, а также первичной продукции фитопланктона происходили в период с середины июля до середины августа. Структура зоопланктонного сообщества и динамика его отдельных компонентов определялись развитием пищевой базы и особенностями пространства, зависящими от вида растения и его экоморфы.

Ключевые слова: гидрофиты, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, бактерии, фитопланктон, зоопланктон, структура сообществ.

Background environmental parameters and planktonic community dynamics in ecosystems with hydrophytes. – Kurbatova S. A., Lapteva N. A., Yershov I. Yu., and Borisovskaya E. V. – Seasonal changes of the hydrochemical indicators of the environment, the structural and functional characteristics of bacteria, phytoplankton and zooplankton in several experimental ecosystems with hydrophytes were established. The most significant changes in the numbers of bacteria, their activity, and the primary phytoplankton production occurred from mid-July to mid-August. The zooplankton community structure and the dynamics of its separate components were judged by the food base development and features of space depending on the species of a plant and its ecomorph.

Key words: hydrophytes, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, bacteria, phytoplankton, zooplankton, community structure.

ВВЕДЕНИЕ

Разрастаясь в большом количестве, особенно на мелководье, водные растения могут оказывать значительное влияние на другие звенья экосистемы. В фитоценозах формируется своеобразная среда для планктона, отличная от таковой на открытых участках. В зоне зарослей происходят изменения гидродинамики и степени взмучивания осадков, меняется круговорот минеральных и биогенных веществ (Mjelde, Faafeng, 1997; Strand, Weisner, 2001), и, как следствие, трофические связи между бактериями, фито- и зоопланктоном имеют свои особенности; возможно аллелопатическое действие на водоросли (Kurner, Nicklisch, 2002; Mulderij et al., 2006) и зоопланктона (Pennak, 1973), а в случае присутствия в фитоценозах хищных растений рода *Utricularia* происходит «выедание» зоопланктона.

Исследований, направленных на изучение средообразующей функции высших водных растений, крайне мало. В природных условиях из множества разнообразных факторов, действующих на планктон, трудно вычлениить влияние именно того «микроклимата», который создается в фитоценозах. Одно из решений этой проблемы – в постановке опытов с использованием экспериментальных экосистем-микроскопов, являющихся промежуточным звеном в методологической цепочке между натурными наблюдениями и одновидовыми биотестами (Crossland et al., 1993).

Особый интерес представляют погруженные, не укореняющиеся растения, все процессы жизнедеятельности которых проходят в водной толще. К их числу относятся такие широкоареальные виды, как *Ceratophyllum demersum* Linnaeus, 1753 и *Utricularia vulgaris* Linnaeus, 1753. Эти гидрофиты имеют схожую пространственную организацию, но различаются по способу получения питательных веществ.

Цель работы – определить влияние *C. demersum* и *U. vulgaris* на некоторые гидрохимические и биологические параметры среды и выявить особенности формирования и развития планктонных сообществ в этих условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Микрокосмы создавали в полевых условиях в квадратных лотках со сторонами 1 м, которые для предотвращения резких суточных колебаний температур помещали в бетонный бассейн, заполненный водой. Заливали отфильтрованную через газ № 76 речную воду до уровня 0.3 м. Из одной ёмкости, с предварительно отловленными из прудов и сконцентрированными организмами, в лотки заселяли зоопланктон. Создавали микрокосмы смешанного типа MFC (mixed flask culture) (Lefler, 1984) – искусственные экосистемы, изначально содержащие все организмы, которые имеются в природном водоёме; и их количество и состав определяется случаем, а не экспериментатором.

В опыте использовали две экоморфы *U. vulgaris*. Растения были взяты из разных местообитаний. Пузырчатка из старицы р. Которосль имела листья до 4 – 4.5 см и побеги 40 – 70 см (крупная форма). Другая, из заболоченного пруда, имела очень короткие побеги от 1.5 до 5 см, листья в основном менее 1.5 см. Лишь отдельные веточки достигали длины 15 – 25 см с листьями до 2.5 см (мелкая форма).

Растения размещали таким образом, чтобы было покрыто 2/3 площади поверхности: *C. demersum* и крупной *U. vulgaris* по 300 г на лоток (1 г сырой массы/л), мелкой *U. vulgaris* – 135 г (0.45 г/л). Растения погружали в лотки после недельной адаптации зоопланктона к условиям эксперимента. В контрольных микрокосмах гидрофитов не было. Варианты опыта имели 3 или 4 повторности. Поверхность лотков на 1/3 закрывали тканью для создания тени и предотвращения чрезмерной инсоляции гидрофитов, обитающих в природе, как правило, под ряской или в тени воздушно-водных растений. Наблюдения вели 13 недель (19.06.07 – 18.09.07).

Ежедневно регистрировали показатели температуры, pH, содержания O₂. Ежедневно отбирали пробы зоопланктона и бактерий и определяли концентрации основных катионов (Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺), гидрокарбонатов, общую электропроводность, БПК₅, содержание хлорофилла *a* в воде, первичную продукцию, де-

струкцию и темновую ассимиляцию углекислоты гетеротрофными бактериями. Один раз в месяц фиксировали по 50 ловчих пузырьков из каждого микрокосма с *Utricularia* для дальнейшего изучения их содержимого.

Состояние гидрофитов оценивали по уровню потери катионов в дистиллированной воде. Концентрации катионов определяли с помощью пламенного фотометра ПФМ-1 и атомно-абсорбционного спектрофотометра ААС-1.

Численность бактерий и их размер определяли методом прямого счета на фильтрах с использованием эпифлюоресцентной микроскопии. Первичную продукцию и деструкцию органического вещества изучали по изменению кислорода в склянках, гетеротрофную ассимиляцию углерода – радиоуглеродным методом, по ее величинам рассчитывали бактериальную продукцию (Кузнецов, Дубинина, 1989).

Содержание хлорофилла *a* определяли спектрофотометрическим методом (Определение..., 1982).

Пробы зоопланктона фиксировали в 4%-ном формалине и обрабатывали общепринятыми гидробиологическими методами (Методические..., 1982).

Связь между определяемыми параметрами оценивали с помощью коэффициента линейной корреляции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Потери Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Mg^{2+} растениями за вегетационный сезон не претерпевали значительных изменений. Происходило постепенное небольшое увеличение величин потерь всех катионов к концу опыта. Эти данные свидетельствуют о стабильном физиологическом состоянии растений в течение эксперимента.

Температура воды в опыте менялась в пределах от 15 до 23°C, в сентябре происходило ее снижение до 9°C (рис. 1, *a*).

В результате активного фотосинтеза роголистника увеличивалось содержание O_2 в воде и значения рН смещались в щелочную сторону (рис. 1, *б, в*). Общая минерализация, рассчитанная по электропроводности, в микрокосмах с роголистником была близка к контрольной и в среднем за сезон составила 106.3 мг/л (в контроле 107.0 мг/л). При выбранных для эксперимента плотностях посадки растений сезонный ход изменений концентраций всех основных катионов не отличался значительно от наблюдаемых в контроле значений.

Концентрация в воде минерального углерода (гидрокарбонатов) была максимальной в первую неделю опыта и составила 35 мг/л в контроле и 30 – 33 мг/л в экосистемах с гидрофитами. Затем происходило постепенное ее снижение до 23 мг/л в контроле и до 19 мг/л с *Ceratophyllum*. Количество гидрокарбонатов в экосистемах с роголистником было ниже контрольного весь период наблюдений, что свидетельствует об активном их потреблении растениями.

В экосистемах с пузырчаткой динамика содержания O_2 и показателя рН не отличалась значительно от контроля (см. рис. 1, *б, в*). Небольшое подкисление среды наблюдали в экосистемах с мелкой формой (рис. 1, *з*).

Общая минерализация превышала контрольные параметры, начиная с середины июля и до конца опыта, составляя в среднем за весь период наблюдений 111.3 мг/л с крупной пузырчаткой и 113.3 мг/л с мелкой.

Отмечены изменения концентраций K^+ и Ca^{2+} в воде с *U. vulgaris*. До начала августа концентрация K^+ была выше контрольной, а с конца августа – ниже. Вероятно, особенности в динамике K^+ в воде с пузырчаткой связаны с ее способностью к хищничеству. K^+ в растительных клетках выступает как кофактор ферментных реакций, и с его участием осуществляются процессы движения отдельных органов и органелл (Зитте и др., 2008). Возможно, снижение K^+ в среде в конце лета объясняется усилением поглощения его пузырчаткой в связи с более активным, чем в начале лета, ее хищным питанием, что подтверждается анализом содержимого ловушек.

Концентрация Ca^{2+} в микрокосмах с пузырчаткой обеих форм, начиная с конца июля, превышала контрольную. Увеличение Ca^{2+} в среде могло быть связано с изменениями в физиологии растений в связи с образованием в августе на вершинах побегов зимующих почек. Известно, что Ca^{2+} – существенный структурный компонент клеток (Зитте и др., 2008). При формировании зимующих почек активный апикальный рост прекращается, а базальная часть постепенно отмирает. В этот период, очевидно, поглощение Ca^{2+} растениями из воды существенно снижается, кроме того, происходит высвобождение Ca^{2+} из разрушающихся клеток. Установление точных причин колебаний концентраций K^+ и Ca^{2+} в воде с *U. vulgaris* требует специальных исследований.

Содержание гидрокарбонатов в экосистемах с пузырчаткой обеих форм в период максимального прогрева воды (июль – середина августа) было, как правило, выше контрольного. Возможно, слабое подкисление воды, более высокие концен-

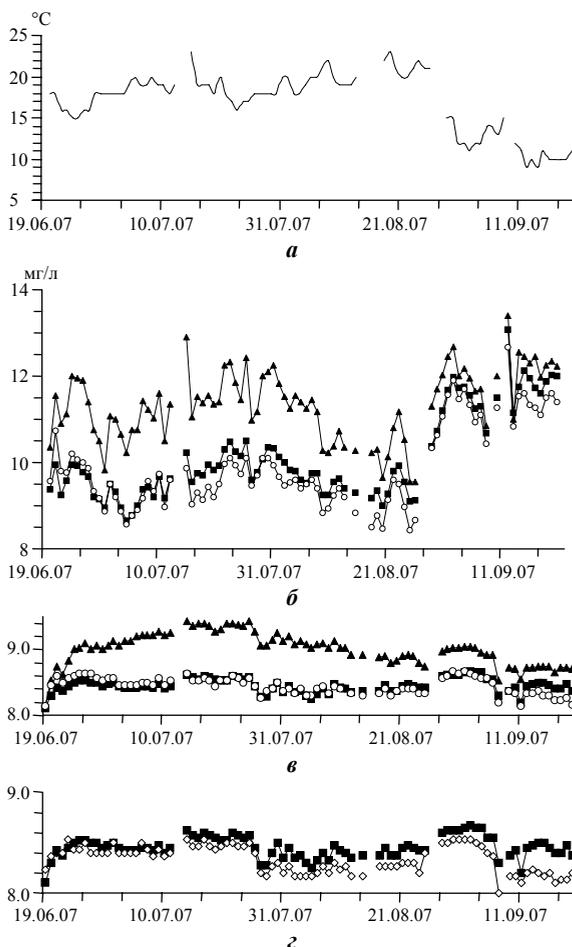


Рис. 1. Фоновые характеристики среды в микрокосмах: а – температура, б – содержание O_2 , в, г – pH; ■ – без растений, ○ – с крупной формой *U. vulgaris*, ▲ – с *C. demersum*, ◇ – с мелкой формой *U. vulgaris*

трации гидрокарбонатов и Ca^{2+} в фитоценозах *Utricularia* связаны с изменением баланса карбонатной системы в результате того, что для своего фотосинтеза пузырчатка использует только растворенный CO_2 , а не HCO_3^- (Adames, 1997).

Биохимическое потребление кислорода (БПК₅) наименьшим колебаниям подвергалось в экосистемах с роголистником, где значения этого показателя в течение всей активной вегетации изменялись от 1.7 мг до 2.5 мг $\text{O}_2/\text{л}$ (среднее 2.1 мг $\text{O}_2/\text{л}$), что косвенно свидетельствует о стабильном выделении растениями легкоусвояемого органического вещества (ЛОВ). В микрокосмах с мелкой формой пузырчатки наибольшее БПК₅ отмечали после первой декады июля до середины августа (сезонные изменения 1.1 – 2.7 мг $\text{O}_2/\text{л}$, среднее 1.9 мг $\text{O}_2/\text{л}$), с крупной *Utricularia* – вторую и третью недели августа (0.7 – 2.7 мг $\text{O}_2/\text{л}$, среднее 1.8 мг $\text{O}_2/\text{л}$). В контроле в отсутствие гидрофитов с конца июля до середины августа наблюдали спад БПК₅. Средняя величина составила 2.1 мг $\text{O}_2/\text{л}$, изменения 1.1 – 2.9 мг $\text{O}_2/\text{л}$.

Среднее за опыт содержание хлорофилла *a* было близко во всех микрокосмах. В контроле и с роголистником оно составило 1.71 мкг/л, с пузырчаткой – 1.98 мкг/л. Превышение контрольных значений регистрировали в лотках с роголистником в период с 24.07 по 21.08. Очевидно, это связано со сменой доминирующих форм водорослей в экосистемах с роголистником. Известно, что *C. demersum* может проявлять альгицидный эффект по отношению к некоторым видам водорослей (Jasser, 1995). Содержание хлорофилла *a* в контроле напрямую зависело от концентраций гидрокарбонатов, Mg^{2+} и Ca^{2+} и находилось в обратной связи с K^+ , численностью зоопланктона (табл. 1) и его отдельных групп. В микрокосмах с гидрофитами достоверной корреляции концентрации хлорофилла с рассматриваемыми параметрами не было (табл. 1, 2).

Таблица 1

Коэффициенты корреляции основных параметров
в контрольных экспериментальных экосистемах и с роголистником

Параметр	Д	П	Хл	ОЧБ	ЧЗП	Na	K	Ca	Mg	C
Контроль										
Д		0.69	0.35	0.19	-0.23	0.22	-0.10	0.23	0.44	0.45
П	0.09		-0.09	0.36	0.19	-0.13	0.02	-0.14	-0.09	-0.19
Хл	0.02	-0.40		-0.64	-0.89	-0.20	-0.75	0.79	0.80	0.82
ОЧБ	-0.02	0.56	-0.48		0.74	-0.04	0.58	-0.69	-0.69	-0.59
ЧЗП	0.18	0.69	-0.58	0.89		0.01	0.85	-0.79	-0.81	-0.77
Na	0.37	-0.30	-0.21	-0.02	0.07		0.40	0.11	0.39	0.36
K	0.11	0.40	-0.62	0.76	0.75	0.49		-0.72	-0.45	-0.44
Ca	0.15	-0.64	0.42	-0.88	-0.78	0.14	-0.74		0.80	0.85
Mg	0.46	-0.72	0.51	-0.68	-0.58	0.35	-0.42	0.80		0.95
C	0.37	-0.60	0.49	-0.68	-0.63	0.13	-0.60	0.91	0.90	
Роголистник										

Примечание. Д – деструкция органического вещества, П – продукция фитопланктона, Хл – содержание хлорофилла *a* в воде, ОЧБ – общая численность бактерий, ЧЗП – численность зоопланктона, Na – концентрация Na^+ в воде, K – концентрация K^+ в воде, Ca – концентрация Ca^{2+} в воде, Mg – концентрация Mg^{2+} в воде, C – концентрация гидрокарбонатов в воде. Жирным шрифтом выделены значения, достоверные при $p < 0.05$, $N = 9$.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции основных параметров
в экспериментальных экосистемах с крупной и мелкой формой пузырчатки

Параметр	Д	П	Хл	ОЧБ	ЧЗП	Na	К	Ca	Mg	С
Пузырчатка (крупная форма)										
Д		0.70	-0.46	0.33	0.01	0.54	0.25	0.35	0.41	0.80
П	0.19		-0.30	0.55	0.09	-0.08	0.26	-0.30	-0.17	0.28
Хл	0.11	-0.50		0.16	-0.41	-0.55	-0.26	0.05	0.10	-0.14
ОЧБ	-0.29	-0.16	-0.68		0.01	-0.24	0.16	-0.10	-0.34	0.26
ЧЗП	0.56	0.19	-0.56	0.37		0.04	0.39	-0.60	-0.49	-0.37
Na	0.52	0.55	-0.59	0.07	0.58		0.50	0.56	0.63	0.51
К	-0.34	0.19	-0.62	0.30	0.22	0.57		-0.27	0.03	-0.13
Ca	0.64	0.67	0.03	-0.51	0.28	0.44	-0.16		0.79	0.79
Mg	0.65	0.38	-0.02	-0.35	0.66	0.29	-0.18	0.75		0.69
С	0.23	0.52	-0.06	-0.19	0.30	0.14	-0.02	0.76	0.70	
Пузырчатка (мелкая форма)										

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения, достоверные при $p < 0.05$, $N = 9$. Условные обозначения см. табл. 1.

Первичная продукция фитопланктона с конца июня до конца июля в контроле колебалась в пределах 0.4 – 0.6 мг O_2 /л·сут (рис. 2). Менее активно в этот период фотосинтез фитопланктона протекал в экосистемах с крупной пузырчаткой – 0.3 – 0.4 мг O_2 /л·сут. В фитоценозах роголистника и мелкой пузырчатки он изменялся в более широких пределах 0.1 – 0.8 мг O_2 /л·сут. В первой декаде августа во всех микрокосмах регистрировали пик фотосинтеза фитопланктона. В контроле и с крупной пузырчаткой его величина составила 1.4 мг O_2 /л·сут, с роголистником – 1.2 мг O_2 /л·сут.

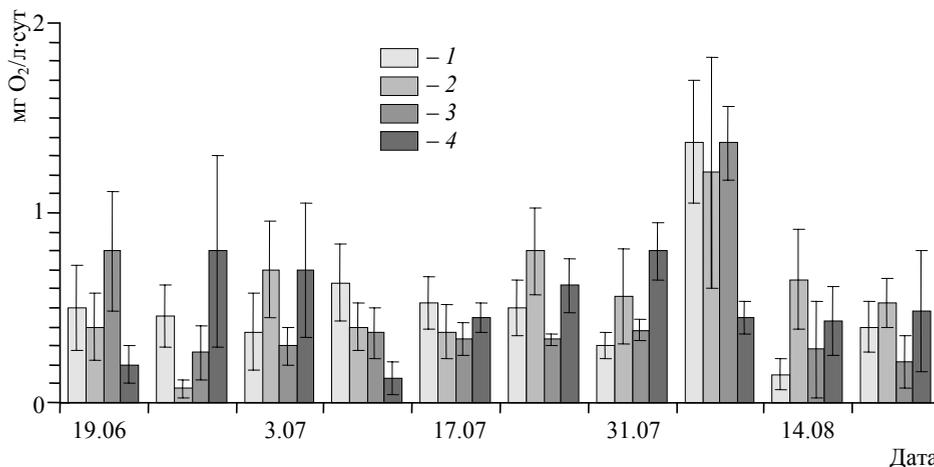


Рис. 2. Продукция фитопланктона в микрокосмах: 1 – без растений, 2 – с *C. demersum*, 3 – с крупной формой *U. vulgaris*, 4 – с мелкой формой *U. vulgaris*. Доверительные интервалы для $P = 0.95$

В экосистемах с мелкой пузырьчаткой подъем первичной продукции отмечали раньше (в конце июля) и он не был таким значительным (0.8 мг O₂/л·сут). Различия между вариантами в большинстве случаев были недостоверны (см. рис. 2). В эксперименте не выявлено ингибирующего действия гидрофитов на продукцию фитопланктона. Средняя за опыт первичная продукция фитопланктона была одинаковой во всех вариантах (0.5 мг O₂/л·сут).

Кривая динамики численности бактериопланктона носила пилообразный характер. Для экосистем с растениями были характерны более резко выраженные

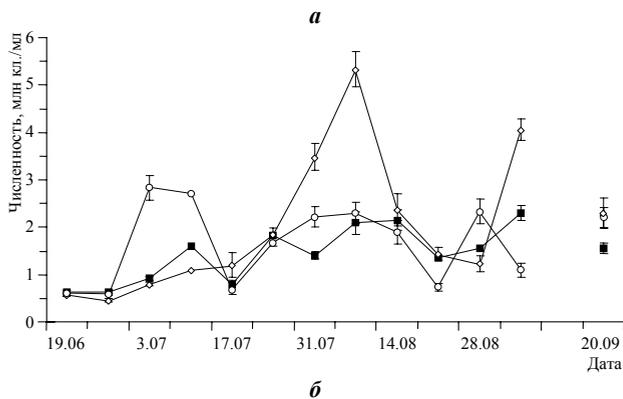
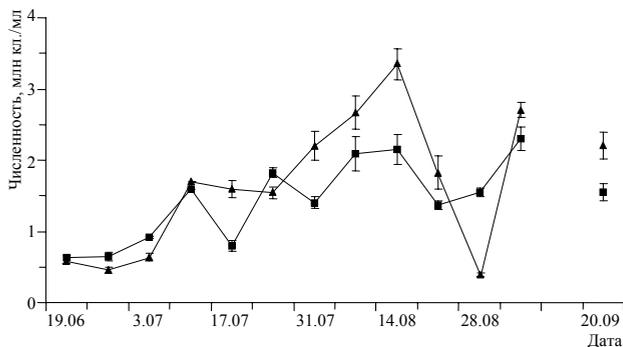


Рис. 3. Численность бактерий в воде микрокосмов: *а* – в контроле и с роголистником, *б* – в контроле и с пузырьчаткой; ■ – без растений, ▲ – с *C. demersum*, ○ – с крупной формой *U. vulgaris*, ◇ – с мелкой формой *U. vulgaris*

скачки численности (рис. 3). В период с конца июля до середины августа численность бактерий в лотках с гидрофитами достигала 3 – 5.3 млн кл. / мл и с роголистником превышала контроль в 1.6 раз, с крупной формой пузырьчатки – в 1.4 раза, с мелкой пузырьчаткой – в 2.3 раз. В контроле была выявлена высокая степень корреляции общей численности бактерий с численностью зоопланктона и обратная с концентрациями Ca²⁺ и Mg²⁺ (см. табл. 1). В фитоценозах роголистника эти связи сохранились, с крупной пузырьчаткой достоверных линейных связей численности бактерий с другими исследуемыми параметрами не выявлено (см. табл. 2), а с мелкой *Utricularia* установлены прямые связи с численностью Copepoda ($r = 0.83$) и Rotatoria ($r = 0.86$). Биомасса бактерий

достигала в вариантах с растениями 0.15 – 0.22 мг/л, в контроле 0.09 мг/л.

Темновая ассимиляция углекислоты, показывающая активность гетеротрофных бактерий, была наибольшей в начале опыта во всех вариантах, причем в экосистемах с растениями ее значения были выше, чем в контроле. С гидрофитами в первой декаде августа отмечали второй пик. В последующем активность бактерий возрастала в контроле и снижалась в экосистемах с растениями. В среднем за се-

зон темновая ассимиляция углекислоты в микрокосмах с растениями составляла 3.7 – 4.5 мкг С/л·сут, в контроле – 1.7 мкг С/л·сут. Бактериальная продукция была в среднем 43 – 54 мкг С/л·сут.

Величины деструкции органического вещества значительно варьировали в течение сезона. В контроле в экосистемах с роголистником и крупной пузырчаткой они изменялись от 0.2 до 1.2 мг O_2 /л·сут, с мелкой *U. vulgaris* – от 0.1 до 0.8 мг O_2 /л·сут. Сезонный ход деструкции в микрокосмах с роголистником совпадал с контролем, а уровень деструкции в экосистемах с пузырчаткой обеих форм был ниже. В фитоценозах крупной *U. vulgaris* наиболее высокие пики деструкции по срокам совпадали с таковыми в контроле. Их отмечали в конце июня и первой декаде августа. В среднем за сезон во всех вариантах распада подвергалось около 30% ЛОВ. Эта величина была несколько выше с гидрофитами (30 – 36%), чем в контроле (28%).

Отношение первичной продукции к деструкции органического вещества в период их максимальных величин было равно 1.2 – 1.3, что свидетельствует о сбалансированности этих процессов в экосистемах.

В целом динамика планктонных микроорганизмов в экспериментальных экосистемах с растениями была аналогична наблюдаемой в зоне зарослей водоёмов (Лаптева, Рыбакова, 2007; Марголина, Куклин, 1976).

В пробах зоопланктона было отмечено 24 вида Rotatoria, 19 – Cladocera и 13 – Soropoda.

Численность зоопланктона в микрокосмах с роголистником превышала контрольную весь период активной вегетации – до конца августа. Общая биомасса зоопланктона была сопоставима с контрольными значениями. С конца августа биомасса ракообразных снижалась.

В экосистемах с *U. vulgaris* численность (рис. 4, а) и биомасса зоопланктона были ниже контрольных.

В присутствии растений через месяц от начала эксперимента увеличилась доля коловраток в зоопланктонном сообществе.

Динамика численности доминирующего в контроле рачка *Daphnia longispina* O. F. Müller, 1785 изменялась под влиянием гидрофитов (рис. 4, б). В экосистемах с пузырчаткой в течение первых четырех недель дафния регистрировалась с меньшей, чем в контроле, численностью, а затем отсутствовала в пробах или встречались единичные особи. В микрокосмах с роголистником во второй половине июля в период, когда отмечали превышение в сравнении с контролем содержания хлорофилла в воде, численность дафний была выше контрольной. Коэффициент корреляции между численностью дафний и содержанием хлорофилла в этот период был значительным ($r = 0.72$). В то время как в целом за весь вегетационный сезон связь не прослеживалась ($r = 0.01$).

В фитоценозах с роголистником и крупной формой пузырчатки происходило увеличение численности видов сем. Chydoridae (рис. 4, в).

Зоопланктон микрокосмов с мелкой формой пузырчатки отличался от такового с крупной формой меньшей численностью *D. longispina* и отсутствием увеличения численности рачков сем. Chydoridae.

Снижение численности зоопланктона в микрокосмах с *Utricularia* нельзя объяснить только ее способностью к хищному питанию. Быстрое снижение количества

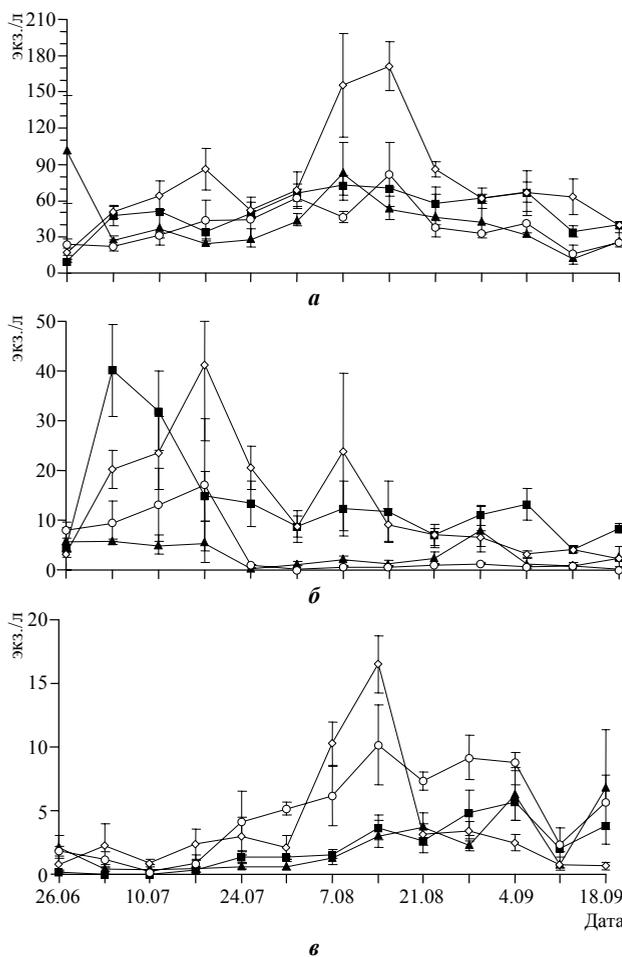


Рис. 4. Численность зоопланктона в микрокосмах: *a* – общая, *б* – *D. longispina*, *в* – рачков сем. Chydoridae; ■ – без растений, ○ – с крупной формой *U. vulgaris*, ▲ – с *C. demersum*, ◇ – с мелкой формой *U. vulgaris*

вывалились в экосистемах с пузырчаткой (см. табл. 1, 2), что говорит об установлении более сложных взаимосвязей в экосистемах.

Проведенный эксперимент показал, что наибольшая активность гидрофитов по продуцированию и выделению в среду ЛОВ и других значимых для развития гидробионтов соединений проявляется в период с середины июля до середины августа. В это время численность и биомасса бактерий, а также их функциональ-

ва *D. longispina* в экспериментальных экосистемах происходило при отсутствии дафний в ловушках пузырчатки. Одновременно, несмотря на активное изъятие хидорид при хищном питании растений, их численность в зоопланктоне была более высокой, чем в контроле. Увеличение плотности потенциальных жертв в среде с пузырчаткой, лишенной возможности хищничать (с удаленными ловчими пузырьками), отмечали другие исследователи (Harms, 2002).

Индекс видового разнообразия зоопланктона, рассчитанный по численности, был выше в экосистемах с гидрофитами. В присутствии хищной *Utricularia* его значения были больше.

Прямые корреляционные связи численности зоопланктона с факторами среды и некоторыми показателями бактерий и фитопланктона незначительно изменялись в микрокосмах с роголистником и существенно преобразо-

ные характеристики достигают максимальных за вегетационный сезон величин и значительно превосходят эти показатели в подобных условиях при отсутствии растений.

Между гидрофитами и фитопланктоном, являющимися конкурентами за ресурсы, связь более определенная, эволюционно выработанная и зависит от таксономической принадлежности тех и других. Так, роголистник, подавляя сине-зеленые водоросли (Jasser, 1995), в определенный период дает возможность развиваться другим группам фитопланктона в большем (судя по содержанию хлорофилла *a*), чем в контроле, количестве. Но продукция фитопланктона не достигает контрольных значений. У пузырчатки выявляются различия во взаимодействии с водорослями в зависимости от экоморфы. Продукция фитопланктона в микрокосмах с мелкой *Utricularia* была меньше, чем с крупной, несмотря на более низкую ее плотность в экспериментальных экосистемах.

Динамика зоопланктона во многом определяется развитием пищевой базы. Состав зоопланктонного сообщества зависит от той организации пространства, которая создается гидрофитами (Kuczyńska-Kippen, Nagengast, 2006). В фитоценозах погруженных растений облигатно планктонные виды рачков замещаются факультативно планктонными, обильнее развиваются коловратки. Очевидно, существуют механизмы влияния (подавления или стимулирования) гидрофитов на отдельные виды зоопланктона, как в случае с *Utricularia*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Погруженные водные растения оказывают значительное влияние на функционирование планктонных сообществ. Даже при небольшой плотности гидрофитов в воде экосистем меняется содержание гидрокарбонатов, уровень pH, показатели БПК₅, деструкция органического вещества, численность и биомасса бактерий, количество, состав и разнообразие зоопланктона, перестраиваются и усложняются связи между бактериями, фито- и зоопланктоном. Особенности формирования и развития планктона обнаруживаются как в экосистемах с различными видами растений, так и с разными экоморфами одного вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зитте П., Вайлер Э. В., Кадерайт Й. В., Брезински А., Кернер К. Ботаника : в 4 т. Т. 2. Физиология растений. М. : Академия, 2008. 496 с.
- Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М. : Наука, 1989. 285 с.
- Лаптева Н. А., Рыбакова И. В. Микроорганизмы и деструкционные процессы в перифитонном сообществе макрофитов и в воде смешанных зарослей // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ : материалы 2-го Байкальского микробиологического симпозиума / Ин-т геогр. им. В. Б. Сочавы СО РАН. Иркутск, 2007. С. 139.
- Марголина Г. Л., Куклин В. В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутренних вод АН СССР.

Вып. 33. Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Борок, 1976. С. 74 – 83.

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

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

Adamec L. Mineral nutrition of carnivorous plants: a review // *Bot. Rev.* 1997. Vol. 63. P. 213 – 299.

Crossland N. O., Heimbach F., Hill I. R., Boudou A., Leeuwangh P., Matthiessen P., Persoone G. Summary and recommendations of the European Workshop on Freshwater Field Tests, Potsdam (Germany), June 25 – 26, 1992 // *Freshwater Field Tests for Hazard Assessment of Chemicals* / eds I. R. Hill, F. Heimbach, P. Leerwangh, P. Matthiessen. Michigan : Lewis Publishers, 1993. 37 p.

Harms S. The effect of bladderwort (*Utricularia*) predation on microcrustacean prey // *Freshwater Biol.* 2002. Vol. 47, № 9. P. 1608 – 1617.

Jasser I. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions // *Hydrobiologia.* 1995. Vol. 306. P. 21 – 32.

Kuczyńska-Kippen N. M., Nagengast B. The influence of the spatial structure of hydro-macrophytes and differentiating habitat on the structure of rotifer and cladoceran communities // *Hydrobiologia.* 2006. Vol. 559. P. 203 – 212.

Kurner S., Nicklisch A. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes // *J. Phycology.* 2002. Vol. 38, № 5. P. 862 – 871.

Lefler J. W. The use of self-selected, generic aquatic microcosm for pollution effects assessment // *Concepts in marine pollution measurements* / ed. H. H. White. Maryland : University of Maryland, 1984. P. 139 – 147.

Mjelde M., Faafeng B. *Ceratophyllum demersum* hampers phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide rang of phosphorus concentrations and geographical latitude // *Freshwater Biol.* 1997. Vol. 37, № 2. P. 355 – 365.

Mulderij G., Smolders A. J. P., Van Donk E. Allelopathic effect of aquatic macrophyte, *Stratiotes aloides*, on natural phytoplankton // *Freshwater Biol.* 2006. Vol. 51, № 3. P. 554 – 561.

Pennak R. H. Some evidence for aquatic macrophytes as repellents for a limnetic species of *Daphnia* // *Intern. Rev. Ges. Hydrobiol.* 1973. Vol. 58. P. 569 – 576.

Strand J. A., Weisner S. E. B. Dynamics of submerged macrophyte populations in response to biomanipulation // *Freshwater Biol.* 2001. Vol. 46, № 10. P. 1397 – 1408.