

УДК [582.23:574.5] (001.892) (285.3)

П. Д. Клоченко, Т. Ф. Шевченко, Г. В. Харченко

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ФИТОПЛАНКТОНА В ЗАРОСЛЯХ И НА ОТКРЫТЫХ
УЧАСТКАХ ОЗЕР Г. КИЕВА**

Видовой состав, таксономическую структуру и количественные показатели развития фитопланктона, а также его функциональную активность изучали на участках озер, резко отличающихся по интенсивности освещения (на открытых участках и в зарослях высших водных растений). Установлено, что в зарослях складываются неблагоприятные условия для развития планктонных водорослей, в первую очередь в результате резкого снижения интенсивности освещения. Это влечет за собой уменьшение не только количественных показателей развития водорослей (численности — в среднем в 1,8 раза, биомассы — в 2,4 раза), но и их функциональной активности. В результате этого в зарослях высших водных растений существенно изменяется гидрохимический режим: снижаются концентрация растворенного в воде кислорода, рН и содержание гумусовых веществ, но при этом часто повышается концентрация биогенных элементов. Увеличение видового богатства, а также некоторые изменения в таксономической структуре фитопланктона в зарослях происходят в результате попадания в толщу воды эпифитных водорослей, как правило, в массе развивающихся в обрастании высших водных растений. Видов, характерных только для фитопланктона зарослей, не обнаружено.

Ключевые слова: фитопланктон, высшие водные растения, видовой состав, таксономическая структура, численность, биомасса, интенсивность фотосинтеза.

Прибрежная зона играет очень важную роль в функционировании водных экосистем и, прежде всего, в процессе их самоочищения. В зарослях высших водных растений происходит первичная аккумуляция и трансформация разнообразных веществ, поступающих с площади водосбора, а также формируются экологические ниши для развития гидробионтов, включая водоросли. Изучению особенностей развития водорослей, а также их функциональной активности в зарослях макрофитов в водоемах разного типа посвящен целый ряд работ [5, 8, 9, 12, 14, 19—21, 26, 29—32]. Однако механизмы взаимодействия макрофитов и водорослей, а также роль факторов, влияющих на уровень развития фитопланктона в зарослях высших водных растений, остаются недостаточно изученными.

Цель работы состояла в изучении видового состава, таксономической структуры и количественных показателей развития фитопланктона, а также

© П. Д. Клоченко, Т. Ф. Шевченко, Г. В. Харченко, 2015

его функциональных характеристик на участках озер, резко отличающихся по интенсивности освещения (на открытых участках и в зарослях высших водных растений).

Материал и методика исследований. Материалом для настоящей работы послужили альгологические пробы, собранные летом (в июне, июле и августе) 2010—2013 гг. в девяти озерах, расположенных на территории г. Киева: Алмазном, Вербном, Вырлица, Голубом, Иорданском, Пидбирна, Синем, Солнечном и Центральном. Пробы отбирали из толщи воды на открытых участках озер и в зарослях тростника обыкновенного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) и рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.).

Альгологический материал отбирали и обрабатывали с использованием методов, общепринятых в практике гидробиологических исследований [10, 22]. Для отбора проб использовали батометр Рутнера. Объем каждой пробы составлял 0,5 дм³. Сгущение проб проводили осадочным методом, после их предварительной фиксации. Для учета численности водорослей использовали камеру Нажотта объемом 0,02 см³. Биомассу водорослей рассчитывали счетно-объемным методом [22]. К числу доминантов относили виды водорослей, вклад которых в общую численность и биомассу фитопланктона составлял > 10%. Видовой состав планктонных водорослей, найденных на разных участках озер, сравнивали, вычисляя коэффициент флористической общности (КФО) Серенсена [3], а также используя метод мер включения [11]. Таксономический анализ проводили с использованием методов, принятых в сравнительной флористике [1, 24]. Частоту встречаемости водорослей определяли как отношение между количеством проб, в которых найден данный вид, к общему количеству проб, отобранных на определенном участке озер. Латинские названия и объем таксонов водорослей приведены в соответствии с классификационной системой [17, 25, 27].

Интенсивность фотосинтеза, или первичную продукцию, фитопланктона на разных участках озер определяли скляночным методом в кислородной модификации [2, 10, 23], а интенсивность освещения измеряли с помощью люксметра Ю-116.

Результаты исследований

Разные участки озер г. Киева существенно отличались по интенсивности освещения, а также по некоторым гидрохимическим показателям. Так, на открытых участках озер интенсивность освещения изменялась в пределах от 35 до 50 клк, а в зарослях высших водных растений — от 2 до 5 клк. Концентрация органических веществ в зарослях была выше, чем на открытых участках, о чем свидетельствуют величины бихроматной окисляемости, которые в зарослях макрофитов колебались от 38 до 110 мг О/дм³, а на открытых участках — от 34 до 94 мг О/дм³. В то же время содержание растворенного в воде кислорода в зарослях было заметно ниже, чем на открытых участках озер — соответственно 4,42—11,21 и 7,58—15,73 мг О₂/дм³. Та же тенденция была характерна и для активной реакции среды. Так, величина рН воды в зарослях находилась в пределах 7,16—9,02, а на открытых участках она колебалась от 7,19 до 9,33. На разных участках количество аммонийного

азота в большинстве случаев не превышало 0,23 мг N/дм³, нитритного азота — 0,011 мг N/дм³, а фосфатов — 0,150 мг P/дм³. Количество нитратов, как правило, было следовым. Обращает на себя внимание тот факт, что в некоторых озерах (Иорданском, Центральном, Голубом и др.) содержание биогенных элементов в зарослях было выше, чем на открытых участках [6].

Всего за период исследований в толще воды озер г. Киева найдено 156 видов водорослей, представленных 158 внутривидовыми таксонами (включая те, которые содержат номенклатурный тип вида) из 8 отделов, 13 классов, 26 порядков, 43 семейств и 79 родов. Основу видового богатства фитопланктона исследованных водоемов составляли Chlorophyta, Bacillariophyta и Cyanoprokaryota. На их долю приходилось 79,4% общего числа найденных видов. Отделы Euglenophyta и Streptophyta включали по 11 видов каждый, Dinophyta — 7, Cryptophyta — 2 и Chrysophyta — 1 вид (табл. 1).

Наибольшим количеством видов представлены классы Chlorophyceae — 51 вид, Bacillariophyceae — 27 и Hormogoniophyceae — 16 видов. Порядками, преобладающими по числу видов, были Sphaeropleales (46 видов), Chlorellales и Euglenales (по 11 видов), Chroococcales, Desmidiaceae и Cymbellales (по 10 видов), Nostocales (9), Naviculales (8), Oscillatoriales (7) и Fragilariales (5 видов). К числу ведущих семейств относились Scenedesmaceae (27 видов), Euglenaceae (11), Selenastraceae (9), Desmidiaceae (8), Oscillatoriaceae (7), Chlorellaceae, Hydrodictyaceae, Cymbellaceae и Naviculaceae (по 6 видов), а также Anabaenaceae, Fragilariaceae и Oocystaceae (по 5 видов). Ведущими родами были *Desmodesmus* (Chodat) An et al. (11 видов), *Cosmarium* Corda ex Ralfs (7), *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont и *Navicula* Bory (по 6 видов), *Anabaena* Bory ex Bornet et Flahault и *Trachelomonas* Ehrenb. (по 5 видов), *Monoraphidium* Komárk.-Legn. и *Acutodesmus* (E. Hegew.) P. Tsarenko (по 4 вида), *Microcystis* Kütz. ex Lemmerm. и *Pediastrum* Meyen (по 3 вида).

Распределение планктонных водорослей по участкам озер, отличающимся по интенсивности освещения, было неравномерным. В частности, в зарослях обнаружено большее количество видов фитопланктона (141 вид, представленный 143 внутривидовыми таксонами, из 7 отделов, 11 классов, 25 порядков, 32 семейств и 74 родов), чем на открытых участках (129 видов, представленных 130 внутривидовыми таксонами, из 8 отделов, 12 классов, 26 порядков, 39 семейств и 70 родов). На обоих участках озер основу видового богатства фитопланктона составляли Chlorophyta (41,9 и 40,4% общего количества видов), Bacillariophyta (18,6 и 24,8%) и Cyanoprokaryota (17,8 и 17,0%). На открытых участках доля этих отделов составляла 78,3%, а в зарослях — 82,2%. Следует отметить, что в зарослях вклад диатомовых водорослей в общее количество видов был выше, чем на открытых участках озер (см. табл. 1).

На обоих участках озер наибольшим количеством видов представлены классы Chlorophyceae (44 вида на открытых участках и 48 — в зарослях), Bacillariophyceae (14 и 26) и Hormogoniophyceae (13 и 15). Однако в зарослях класс Bacillariophyceae включал значительно большее количество видов по сравнению с открытыми участками.

1. Количество видов (внутривидовых таксонов) водорослей на разных участках озер г. Киева

Отделы	Открытые участки	Заросли	В целом
Суанoprokaryota	$\frac{23}{17,8}$	$\frac{27}{17,0}$	$\frac{26}{16,6}$
Euglenophyta	$\frac{9}{7,0}$	$\frac{9}{6,4}$	$\frac{11}{7,1}$
Chrysophyta	$\frac{1}{0,8}$	$\frac{1}{0,7}$	$\frac{1}{0,6}$
Bacillariophyta	$\frac{24}{18,6}$	$\frac{35(36)}{24,8}$	$\frac{36(37)}{23,0}$
Dinophyta	$\frac{7}{5,4}$	$\frac{5}{3,6}$	$\frac{7}{4,5}$
Cryptophyta	$\frac{2}{1,5}$	—	$\frac{2}{1,3}$
Chlorophyta	$\frac{54(55)}{41,9}$	$\frac{57(58)}{40,4}$	$\frac{62(63)}{39,8}$
Streptophyta	$\frac{9}{7,0}$	$\frac{10}{7,1}$	$\frac{11}{7,1}$
Всего	$\frac{129(130)}{100}$	$\frac{141(143)}{100}$	$\frac{156(158)}{100}$

Примечание. Над чертой — количество видов в абсолютном выражении, под чертой — то же в %. В скобках указано количество внутривидовых таксонов с учетом тех, которые содержат номенклатурный тип вида.

На открытых участках озер и в зарослях в число ведущих входили те же порядки водорослей: Sphaeropleales (40 и 43 вида), Chlorellales (10 и 9), Chroococcales (10 и 9), Euglenales (9 и 9), Desmidiiales (9 и 8), Nostocales (8 и 9), Cymbellales (5 и 10), Oscillatoriales (5 и 6), Fragilariales (5 и 5) и Naviculales (4 и 8). В то же время обращает на себя внимание тот факт, что в зарослях порядки Cymbellales и Naviculales представлены в два раза большим количеством видов, чем на открытых участках.

На обоих участках озер в число ведущих семейств входили Scenedesma-ceae, Euglenaceae, Selenastraceae, Desmidiaceae, Chlorellaceae, Oscillatoria-ceae, Hydrodictyaceae и Fragilariaceae. При этом первые четыре ранговых места занимали одни и те же семейства. Только на открытых участках в число ведущих входили семейства Anabaenaceae и Oocystaceae, а в зарослях — семейства Naviculaceae и Cymbellaceae (табл. 2).

И на открытых участках озер, и в зарослях в число ведущих входили те же роды водорослей. Однако порядок их расположения по ранговым местам отличался. Только первое, девятое и десятое ранговые места занимали одни

2. Ранговые места, занимаемые ведущими семействами водорослей на разных участках озер г. Киева

Семейства	Открытые участки	Заросли
Scenedesmaceae	1 (22)	1 (26)
Euglenaceae	2 (9)	2 (9)
Selenastraceae	3 (9)	3 (8)
Desmidiaceae	4 (7)	4 (6)
Chlorellaceae	5 (6)	9 (5)
Oscillatoriaceae	6 (5)	5 (6)
Hydrodictyaceae	7 (5)	6 (6)
Fragilariaceae	8 (5)	10 (5)
Anabaenaceae	9 (5)	—
Oocystaceae	10 (4)	—
Naviculaceae	—	7 (6)
Cymbellaceae	—	8 (6)

П р и м е ч а н и е. «—» — семейство не входит в число ведущих. Здесь и в табл. 3: в скобках приведено количество видов водорослей.

и те же роды водорослей. Наиболее сильно различались ранговые места рода *Navicula*, который на открытых участках озер занимал лишь восьмое ранговое место, а в зарослях — второе (табл. 3).

Таксономическая структура фитопланктона на открытых участках озер и в зарослях характеризовалась высокой степенью сходства, о чем свидетельствуют значения коэффициента ранговой корреляции Кендэла, рассчитанного по ведущим семействам ($\tau = 0,73$) и ведущим родам ($\tau = 0,73$).

Большая часть видов водорослей, найденных в озерах г. Киева, встречалась редко. Так, частота встречаемости 104 видов, найденных на открытых участках, и 107 видов, обнаруженных в зарослях, составляла $\leq 20\%$, а 16 и 27 видов, соответственно, — ≥ 21 и $\leq 40\%$. И на открытых участках, и в зарослях довольно часто (в 5—6 озерах) встречалось лишь семь видов водорослей — *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs (соответственно 54,5 и 45,4%), *Dictyosphaerium pulchellum* Wood (54,5 и 45,4%), *Chlamydomonas* sp., *Tetraedron minimum* (Bréb.) Hansg., *Snowella lacustris* (Chodat) Komárek et Hindák, *Monoraphidium contortum* (Thur.) Komárk.-Legn. и *M. griffithii* (Berk.) Komárk.-Legn. (по 45,4% на обоих участках). Наиболее часто (в 8—9 озерах) и на открытых участках, и в зарослях встречался *Trachelomonas volvocina* Ehrenb. (72,7 и 81,8%), а на открытых участках — кроме того, *Synedra acus* Kütz. (63,6%) и *Desmodesmus communis* (E. Hegew.) E. Hegew. (63,6%).

Видовой состав планктонных водорослей на разных участках озер характеризовался очень большим сходством (КФО 84%). При этом наибольшее

3. Ранговые места, занимаемые ведущими родами водорослей на разных участках озер г. Киева

Роды	Открытые участки	Заросли
<i>Desmodesmus</i> (Chodat) An et al.	1 (9)	1 (11)
<i>Oscillatoria</i> Vaucher ex Gomont	2 (5)	3 (5)
<i>Anabaena</i> Bory ex Bornet et Flahault	3 (5)	4 (5)
<i>Cosmarium</i> Corda ex Ralfs	4 (5)	5 (5)
<i>Trachelomonas</i> Ehrenb.	5 (5)	6 (4)
<i>Monoraphidium</i> Komárk.-Legn.	6 (4)	7 (4)
<i>Acutodesmus</i> (E. Hegew.) P. Tsarenko	7 (4)	8 (3)
<i>Navicula</i> Bory	8 (3)	2 (6)
<i>Microcystis</i> Kütz. ex Lemmerm.	9 (3)	9 (3)
<i>Pediastrum</i> Meyen	10 (3)	10 (3)

сходство установлено между видовым составом Cyanoprokaryota (КФО 89%), Chlorophyta (88%), Streptophyta (84%) и Dinophyta (83%). Несколько меньшим сходством отличался видовой состав Euglenophyta (78%) и Bacillariophyta (75%).

Сравнение видового состава фитопланктона, развивающегося на разных участках озер, с использованием метода мер включения показало, что в зарослях встречалась большая часть видов планктонных водорослей, вегетирующих на открытых участках (К 88%). В то же время на открытых участках найдено несколько меньше видов фитопланктона, развивающегося в зарослях (К 80%). При этом в зарослях обнаружены почти все виды Bacillariophyta (К 96%), Cyanoprokaryota (К 91%), Chlorophyta (К 91%) и большая часть видов Streptophyta (К 80%), Euglenophyta (К 78%) и Dinophyta (К 71%), встречающихся на открытых участках озер. На открытых участках найдены все виды Dinophyta (К 100%), зарегистрированные в зарослях, и большая часть видов Streptophyta (К 89%), Cyanoprokaryota (К 88%), Chlorophyta (К 86%) и Euglenophyta (К 78%). Однако следует отметить, что только чуть больше половины видов диатомовых водорослей, найденных в зарослях, были обнаружены на открытых участках озер (К 61%). Только на открытых участках озер обнаружено 16 видов водорослей. Среди них шесть видов Chlorophyta и по два вида Cyanoprokaryota, Euglenophyta, Dinophyta, Cryptophyta и Streptophyta. Лишь в зарослях найдено 28 видов водорослей, представленных преимущественно Bacillariophyta (14 видов), а также Chlorophyta (8), Cyanoprokaryota (3), Euglenophyta и Streptophyta (по 2 вида). Важно подчеркнуть, что 18 видов водорослей родов *Calothrix* C. Agardh ex Bornet et Flahault (Cyanoprokaryota), *Cymbella* C. Agardh, *Encyonema* Kütz., *Gomphonema* (C. Agardh) Ehrenb., *Cocconeis* Ehrenb., *Pinnularia* Ehrenb., *Navicula*, *Gyrosigma* Hassall, *Nitzschia* Hassall и *Epithemia* Bréb. (Bacillariophyta) и *Cosmarium* (Streptophyta), найденных только в зарослях, относятся к бентосным (в широком смысле) организмам. Следует подчеркнуть, что виды водорослей, зарегистрированные в толще воды только на открытых участках или только в зарослях, встречались редко

и в небольшом количестве. Частота их встречаемости была ниже 20%, а вклад в общую численность и биомассу фитопланктона — менее 10%.

Доминирующий комплекс планктонных водорослей представлен 40 видами. Среди них 17 видов относятся к отделу Cyanoprokaryota, 8 — Chlorophyta, 6 — Bacillariophyta, 5 — Dinophyta, 2 — Streptophyta и по 1 виду — к отделам Euglenophyta и Chrysophyta. На открытых участках озер в состав доминантов входило 32, а в зарослях — 36 видов. На разных участках озер комплекс доминирующих видов фитопланктона характеризовался очень большим сходством (КФО 88%). Наиболее часто в толще воды обследованных озер доминировали *Snowella lacustris*, *Microcystis pulverea* (Wood) Forti emend. Elenkin, *Oscillatoria amphibia* J. Agardh ex Gomont, *O. planctonica* Wołosz., *O. pseudogeminata* G. Schmid, *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanoprokaryota), *Trachelomonas volvocina* (Euglenophyta), *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen (Bacillariophyta), *Ceratium hirundinella* (O. Müll.) Bergh, *Peridinium aciculiferum* Lemmerm., *Peridiniopsis quadridens* (F. Stein) Bourr. (Dinophyta) и *Chlamydomonas* sp. (Chlorophyta). Только на открытых участках доминировали *Microcystis wesenbergii* (Komárek) Komárek, *Chroococcus limneticus* Lemmerm. и другие типично планктонные организмы, тогда как только в зарослях — *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., *Cymbella lanceolata* (Ehrenb.) Kirch. и *Cosmarium punctulatum* Bréb., относящиеся к бентосным (в широком смысле) организмам. В зарослях частота доминирования *Snowella lacustris*, *Trachelomonas volvocina*, *Dinobryon divergens* O.E. Imhof, *Chlamydomonas* sp. и *Eudorina elegans* Ehrenb. была выше, чем на открытых участках озер. В то же время на открытых участках частота доминирования *Aphanizomenon flos-aquae*, *Ceratium hirundinella* и *Peridiniopsis quadridens* была выше, чем в зарослях.

Что касается количественных показателей развития водорослей, то они колебались в очень широких пределах. Так, на открытых участках озер общая численность планктонных водорослей варьировала от 4205 до 553 710 тыс. кл/дм³. Практически во всех обследованных водоемах ее основу составляли синезеленые (в среднем 81,1%) и только в оз. Пидбирна — зеленые водоросли (77,8%). Значения численности Суаноргокарыота изменялись от 291 до 532 080 тыс. кл/дм³ (в среднем 167 637 тыс. кл/дм³). Второе место принадлежало зеленым водорослям. Их вклад в общую численность фитопланктона в среднем составлял 16,4%, а ее абсолютные значения варьировали от 444 до 20 850 тыс. кл/дм³, в среднем составляя 5458 тыс. кл/дм³. Вклад водорослей, относящихся к другим отделам, в общую численность фитопланктона в целом не превышал 3,0%, а ее абсолютные значения изменялись от 12 до 1890 тыс. кл/дм³.

Распределение биомассы фитопланктона также было очень неравномерным. На открытых участках озер общая биомасса планктонных водорослей изменялась от 2,107 до 23,039 мг/дм³. Основу биомассы, так же как и численности, составляли Суаноргокарыота. Их вклад в общую биомассу фитопланктона в среднем составлял 35,7%. Абсолютные значения биомассы синезеленых водорослей варьировали от 0,020 до 16,621 мг/дм³ (в среднем 4,881 мг/дм³). Второе место по биомассе занимали зеленые водоросли. Их вклад в среднем составлял 25,5%, а абсолютные значения биомассы колеба-

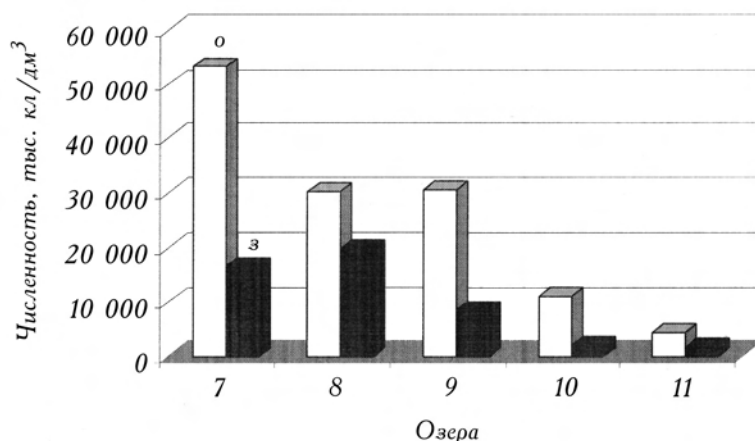
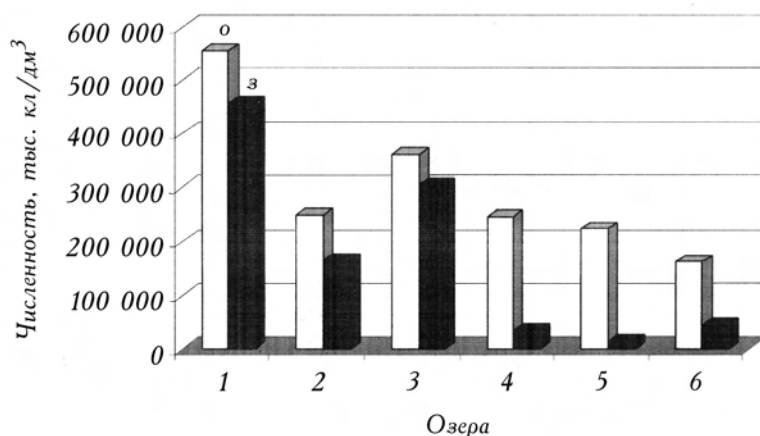
лась от 0,154 до 7,263 мг/дм³ (в среднем 1,993 мг/дм³). Третье место принадлежало динофитовым водорослям (в среднем 25,1%). Биомасса Dinophyta колебалась от 0,059 до 8,446 мг/дм³ (в среднем 2,702 мг/дм³). Вклад водорослей из других отделов в общую биомассу фитопланктона в целом составлял 13,7%, а ее абсолютные значения изменялись от 0,006 до 1,640 мг/дм³.

В зарослях высших водных растений распределение количественных показателей развития планктонных водорослей также было очень неравномерным. Так, общая численность фитопланктона изменялась от 1580 до 455 420 тыс. кл/дм³. Так же как и на открытых участках озер, основу численности в большинстве случаев составляли Суанорпрокарыота (в среднем 81,6%) и только в оз. Пидбирна — зеленые водоросли (48,7%). Абсолютные значения численности синезеленых водорослей колебались от 166 до 443 000 тыс. кл/дм³ (в среднем 93 304 тыс. кл/дм³). Второе место принадлежало зеленым водорослям (в среднем 12,4%). Численность Chlorophyta изменялась от 192 до 11 970 тыс. кл/дм³ (в среднем 3243 тыс. кл/дм³). Вклад водорослей из других отделов в общую численность фитопланктона в целом не превышал 6%, а ее абсолютные значения изменялись от 9 до 3210 тыс. кл/дм³.

Распределение биомассы фитопланктона в зарослях высших водных растений также было очень неравномерным. Так, общая биомасса планктонных водорослей изменялась от 0,640 до 16,675 мг/дм³. Ее основу составляли Суанорпрокарыота (в среднем 39,8%). Абсолютные значения биомассы синезеленых водорослей варьировали от 0,012 до 9,580 мг/дм³ (в среднем 2,199 мг/дм³). Второе место занимали зеленые водоросли (в среднем 27,7%). Биомасса Chlorophyta составляла 0,037—3,717 мг/дм³ (в среднем 1,085 мг/дм³). Третье место принадлежало Bacillariophyta (в среднем 12,8%). Биомасса диатомовых водорослей изменялась от 0,036 до 2,742 мг/дм³ (в среднем 0,518 мг/дм³). На долю динофитовых водорослей в среднем приходилось лишь 7,2%. Абсолютные значения их биомассы варьировали от 0,059 до 1,323 мг/дм³ (в среднем 0,287 мг/дм³). Вклад водорослей из других отделов в общую биомассу фитопланктона не превышал 12,4%, а абсолютные значения их биомассы изменялись от 0,005 до 0,750 мг/дм³.

Сравнительный анализ полученных данных показал, что на открытых участках озер количественные показатели развития фитопланктона были значительно выше, чем в зарослях высших водных растений. Так, на открытых участках средние значения численности планктонных водорослей в 1,8 раза превышали аналогичные показатели в зарослях (соответственно 175 049 и 97 172 тыс. кл/дм³). Такой же характер распределения численности фитопланктона наблюдали и в каждом из обследованных озер. На открытых участках значения численности планктонных водорослей превышали аналогичные показатели в зарослях в 1,2—15,7 раза. Наибольшая разница отмечена в озерах Алмазном (в 15,7 раза) и Солнечном (в 7,0 раза) (рис. 1).

При этом на открытых участках средняя численность Суанорпрокарыота была выше, чем в зарослях почти в 1,8 раза, Euglenophyta — в 4,2, Chryso-phyta — в 2,5, Chlorophyta — в 1,7 и Streptophyta — в 1,3 раза. Наиболее сильно (в 7,2 раза) различались средние значения численности Dinophyta (195 и 27 тыс. кл/дм³, соответственно на открытых участках и в зарослях). Пред-

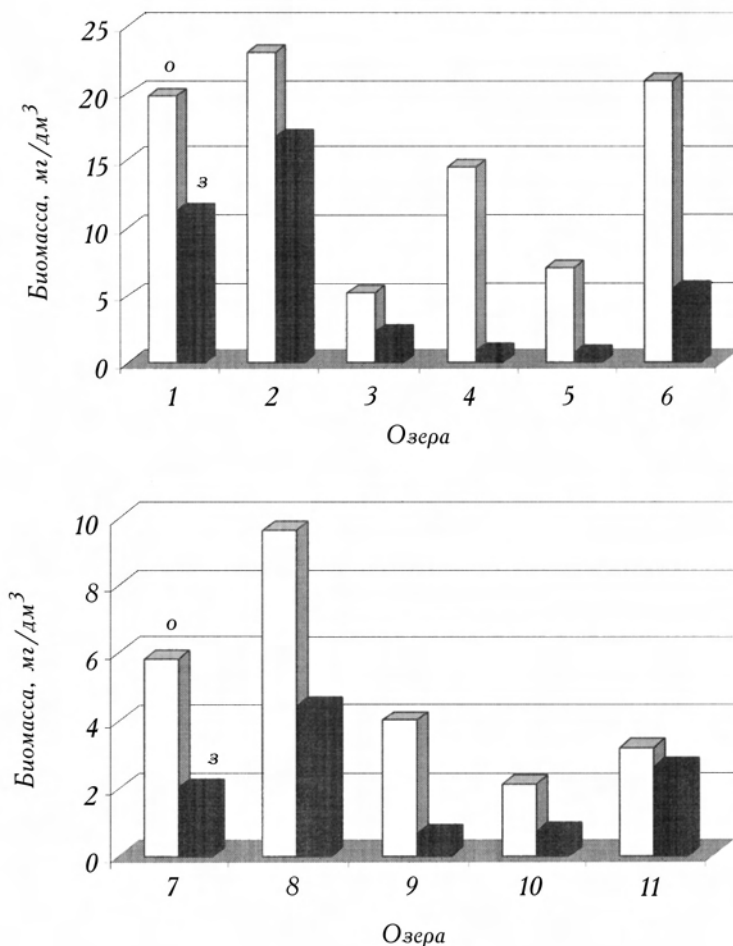


1. Общая численность фитопланктона на разных участках озер г. Киева. Здесь и на рис. 2: 1 — Вербное; 2 — Иорданское; 3 — Синее; 4 — Солнечное; 5 — Алмазное; 6 — Центральное; 7 — Вырлица; 8 — Иорданское; 9 — Вербное; 10 — Голубое; 11 — Пидбирна; o — открытые участки, з — заросли вышших водных растений (*Typha angustifolia* — озера № 1, 2, 11, *Phragmites australis* — озера № 3—10).

ставители Cryptophyta в зарослях не обнаружены. В то же время обращает на себя внимание тот факт, что в зарослях средняя численность Bacillariophyta (473 тыс. кл/дм³) была в 1,7 раза выше, чем на открытых участках озер (283 тыс. кл/дм³).

Те же закономерности отмечены и в распределении биомассы планктонных водорослей. Так, на открытых участках ее средние значения в 2,4 раза превышали аналогичные показатели в зарослях (соответственно 10,475 и 4,338 мг/дм³). То же наблюдали и в каждом из обследованных озер. На открытых участках и в зарослях биомасса фитопланктона различалась в 1,2—16,0 раза. Наибольшие различия наблюдали в озерах Солнечном (в 16,0 раза), Алмазном (в 9,3 раза) и Вербном (в 6,2 раза) (рис. 2).

Следует подчеркнуть, что при этом на открытых участках средняя биомасса Cyanoprokaryota была выше, чем в зарослях, в 2,2 раза, Euglenophyta



2. Общая биомасса фитопланктона на разных участках озер г. Киева.

— в 3,2, Chrysophyta — в 1,3, Chlorophyta — в 1,8 и Streptophyta — в 1,9 раза. Наибольшая разница (в 9,4 раза) отмечена между средними значениями биомассы Dinophyta на открытых участках (2,702 мг/дм³) и в зарослях (0,287 мг/дм³). Исключение составляли лишь диатомовые водоросли, средние величины биомассы которых в зарослях (0,518 мг/дм³) были в 1,5 раза выше, чем на открытых участках (0,339 мг/дм³).

Важно отметить, что заросли высших водных растений влияли не только на распределение численности и биомассы фитопланктона, но и на его функциональные характеристики, в первую очередь на интенсивность фотосинтеза. В ходе проведенных экспериментов удалось установить, что на открытых участках озер физиологическая активность фитопланктона была значительно выше, чем в зарослях (рис. 3). При этом в зарослях, по сравнению с открытыми участками, интенсивность фотосинтеза либо резко сни-

жалась (в 9,5 и 5,4 раза) (рис. 3, б, в), либо процесс фотосинтеза вообще не регистрировался (рис. 3, а, г, д).

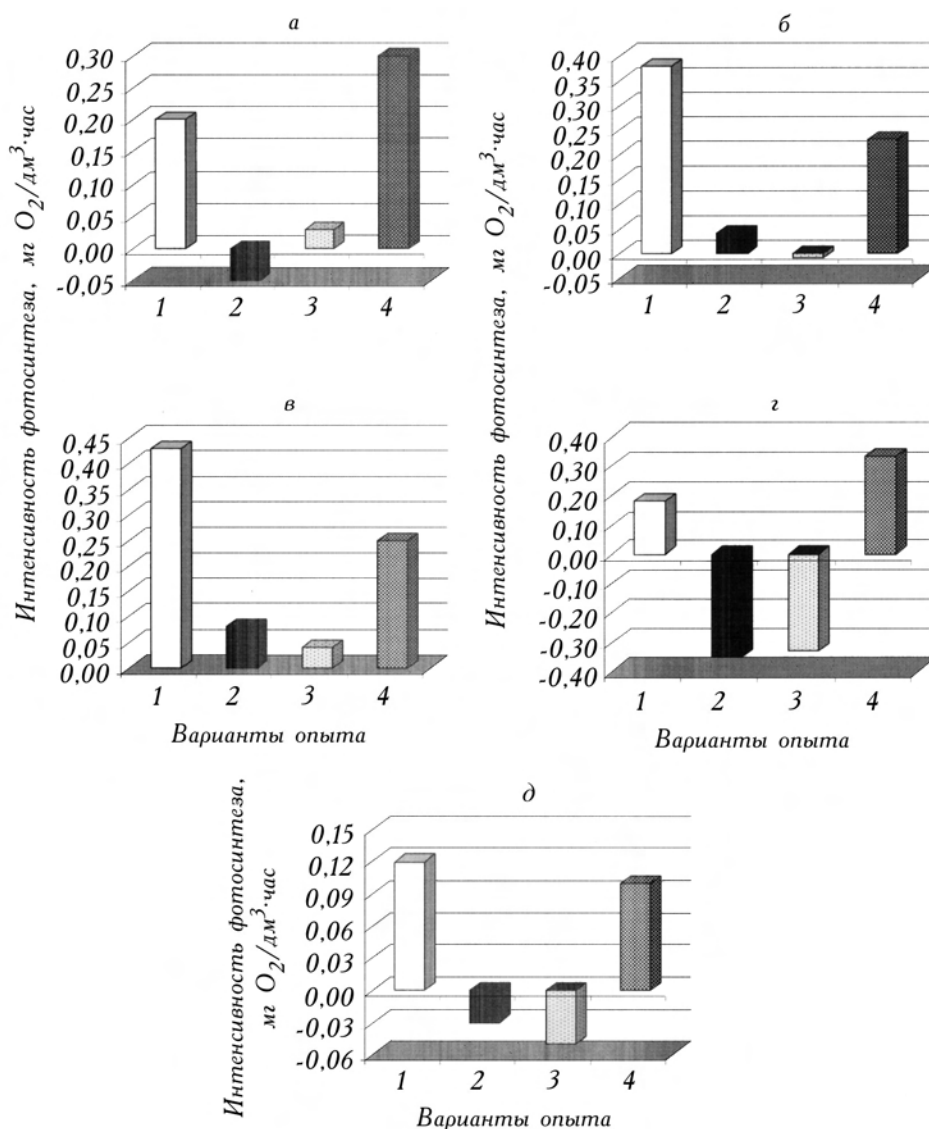
Интересно было также проследить поведение фитопланктона при его перемещении с открытых участков в заросли и наоборот, — из зарослей на участки озер, свободные от макрофитов. При перемещении планктонных водорослей с открытых участков в заросли интенсивность фотосинтеза либо резко снижалась (например, в 6,7 и 10,7 раза — в зарослях *Typha angustifolia* в озерах Центральном и Иорданском, соответственно) (рис. 3, а, в), либо процесс потребления кислорода превалировал над его продукцией (например, в зарослях *Phragmites australis*) (рис. 3, б, г, д). Довольно неожиданные результаты были получены при перемещении фитопланктона из зарослей на открытые участки озер. В воде, отобранной в зарослях, при достаточном освещении процесс фотосинтеза фитопланктона возобновлялся (рис. 3). Так, в оз. Центральном при перемещении фитопланктона из зарослей *Phragmites australis* на открытый участок его фотосинтетическая активность увеличилась в 5,8 раза, а фитопланктона из зарослей *T. angustifolia* в оз. Иорданском — в 3,1 раза (рис. 3, б, в).

Обсуждение результатов исследований

Таким образом, выше изложенные данные свидетельствуют о том, что распределение планктонных водорослей по участкам озер неравномерно. В зарослях обнаружено большее количество видов фитопланктона, чем на открытых участках. Те же закономерности наблюдали и при изучении распределения планктонных водорослей в Можайском [12, 13], Кременчугском [15, 16] и Рыбинском [14] водохранилищах, а также в водоемах другого типа [4]. При этом наибольшее видовое богатство фитопланктона, по сравнению с открытыми участками, зарегистрировано в разреженных зарослях высших водных растений [14—16].

Таксономическая структура фитопланктона на открытых участках озер и в зарослях довольно сходна, о чем свидетельствуют значения коэффициента ранговой корреляции Кендэла, рассчитанного по ведущим семействам и ведущим родам. Различие состоит в том, что в зарослях вклад диатомовых водорослей в общее количество видов значительно выше, чем на открытых участках.

Видовой состав планктонных водорослей на разных участках озер характеризовался очень большим сходством. При этом наибольшее сходство установлено между видовым составом Cyanoprokaryota, Chlorophyta, Streptophyta и Dinophyta. Несколько меньшим сходством отличался видовой состав Euglenophyta и Bacillariophyta. Сравнение видовой состава фитопланктона, развивающегося на разных участках озер, с использованием метода мер включения показало, что в зарослях обитает большая часть видов планктонных водорослей, вегетирующих на открытых участках. В то же время на открытых участках найдено несколько меньше видов фитопланктона, развивающегося в зарослях. При этом только чуть больше половины видов диатомовых водорослей, найденных в зарослях, было обнаружено на открытых участках озер. Важно подчеркнуть, что многие виды водорослей, найденных



3. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона на разных участках озер г. Киева: а, б — Центральное; в, г — Иорданское; д — Вербное; 1 — открытые участки; 2 — заросли высших водных растений (а, в — *Typha angustifolia*; б, г, д — *Phragmites australis*), 3 — фитопланктон открытых участков в зарослях высших водных растений; 4 — фитопланктон зарослей на открытых участках.

только в зарослях, относятся к бентосным (в широком смысле) организмам. Ранее проведенные нами исследования свидетельствуют о том, что в обрастании высших водных растений частота встречаемости и/или обилие этих видов значительно выше, чем в толще воды [28]. В первую очередь это касается таких видов, как *Cymbella cistula* (A. Hempel) Kirchn., *Encyonema elginense* (Krammer) D.G. Mann, *Gomphonema truncatum* Ehrenb., *Cocconeis placentula* Ehrenb., *Navicula tripunctata* (O. Müll.) Bory, *Epitemia adnata* (Kütz.) Bréb. и *E. sorex* (Kütz.) Bréb. Как правило, частота их встречаемости в обраст-

тании высших водных растений была выше 50%, а вклад в общую биомассу фитозеопифитона — более 25%. В то же время следует подчеркнуть, что в более крупных водоемах, особенно в водохранилищах, видовой состав фитопланктона в зарослях мелководных и на открытых глубоководных участках существенно отличается [14].

На разных участках озер комплекс доминирующих видов фитопланктона характеризовался очень большим сходством. При этом только на открытых участках доминировали *Microcystis wesenbergii*, *Chroococcus limneticus* и другие типично планктонные организмы, тогда как только в зарослях — *Tabellaria flocculosa*, *Symbella lanceolata* и *Cosmarium punctulatum*, относящиеся к бентосным (в широком смысле) организмам.

На открытых участках озер количественные показатели развития фитопланктона были значительно выше, чем в зарослях высших водных растений. На открытых участках средние значения численности планктонных водорослей в 1,8 раза превышали аналогичные показатели в зарослях. Те же закономерности отмечены и в распределении биомассы планктонных водорослей. На открытых участках ее средние значения в 2,4 раза превышали аналогичные показатели в зарослях. Только численность и биомасса диатомовых водорослей в зарослях высших водных растений были соответственно в 1,7 и 1,5 раза выше, чем на открытых участках озер. Более высокие количественные показатели развития Bacillariophyta в зарослях, по сравнению с открытыми участками, подтверждают и литературные данные [13].

Полученные результаты в целом согласуются с данными, имеющимися в литературе. И другие авторы отмечают, что в зарослях высших водных растений количественные показатели развития фитопланктона и его функциональная активность снижаются [4, 12, 13]. Среди причин, лимитирующих развитие планктонных водорослей, указывают не только на ухудшение условий освещения в зарослях высших водных растений [13, 18, 31], но и на конкуренцию макрофитов и фитопланктона при потреблении биогенных элементов [4, 26] и негативное влияние их экзометаболитов на планктонные водоросли [4, 30]. Важную роль играет также плотность зарослей [4, 8, 12—16]. Однако проведенные нами исследования свидетельствуют о том, что в густых зарослях главную роль играет снижение интенсивности освещения, а не химизм воды. В воде, отобранной в зарослях, при достаточном освещении процесс фотосинтеза фитопланктона возобновлялся, а иногда его интенсивность была выше, чем на открытых участках озер. В то же время, как свидетельствуют литературные данные [13], даже более высокая, чем на открытых участках, концентрация фосфора в зарослях высших водных растений не стимулировала интенсивное развитие фитопланктона с преобладанием *Suaenorganozoa*. Хотя именно содержание фосфора является одним из основных факторов, лимитирующих их развитие. Следовательно, наблюдаемые отличия в распределении фитопланктона в зарослях высших водных растений и на открытых участках обследованных озер напрямую связаны с интенсивностью освещения. Кроме того, уменьшение количества света в густых зарослях воздушно-водных растений является основной причиной нарушения процесса фотосинтеза фитопланктона. Снижение фотосинтетической активности фитопланктона может быть одной из при-

чин более низкого содержания растворенного кислорода, а также более высокой концентрации биогенных элементов в зарослях по сравнению с открытыми участками водоемов. В то же время, резкое снижение количественных показателей развития планктонных водорослей в зарослях является одной из причин уменьшения значений рН воды, а также концентрации гумусовых веществ в зарослях по сравнению с открытыми участками водоемов, что было установлено нами при изучении альгофлоры озер г. Киева [6, 7].

Следует обратить внимание на то, что в водохранилищах не всегда удается проследить характер распределения планктонных водорослей, вследствие значительного перемешивания водных масс, вызванного ветро-волновым воздействием и периодическими попусками. Спорадическое повышение количественных показателей развития фитопланктона в зарослях высших водных растений объясняется нагонными явлениями [13].

Заключение

Проведенные исследования показали, что в целом видовой состав фитопланктона в зарослях высших водных растений и на открытых участках озер характеризуется значительным сходством, о чем свидетельствуют высокие значения коэффициента флористической общности. Увеличение видового богатства, а также некоторые изменения в таксономической структуре фитопланктона в зарослях происходят в результате попадания в толщу воды эпифитных водорослей родов *Calothrix* (Cyanoprokaryota), *Cymbella*, *Encyonema*, *Gomphonema*, *Cocconeis*, *Pinnularia*, *Navicula*, *Gyrosigma*, *Nitzschia*, *Epithemia* (Bacillariophyta) и *Cosmarium* (Streptophyta), как правило, в массе развивающихся в обрастании высших водных растений. Видов, характерных только для фитопланктона зарослей, не обнаружено.

В количественном отношении фитопланктон в зарослях значительно беднее, чем на открытых участках (по численности — в среднем в 1,8 раза, по биомассе — в 2,4 раза). Наиболее резко в зарослях высших водных растений снижаются количественные показатели развития Dinophyta (численность в среднем — в 7,2 раза и биомасса — в 9,4 раза), Euglenophyta (в 4,2 и 3,2 раза), Cyanoprokaryota (в 1,8 и 2,2 раза), Chrysophyta (в 2,5 и 1,3 раза), Chlorophyta (в 1,7 и 1,8 раза) и Streptophyta (в 1,3 и 1,9 раза). Представители Cryptophyta в зарослях вообще не обнаружены. Исключение составляют лишь диатомовые водоросли, средние значения численности и биомассы которых в зарослях в 1,7 и 1,5 раза выше, чем на открытых участках. Это в основном бентосные (в широком смысле) организмы, которые смываются из обрастаний высших водных растений и попадают в толщу воды.

Следовательно, в густых зарослях складываются неблагоприятные для развития планктонных водорослей условия, в первую очередь в результате резкого снижения интенсивности освещения. Это влечет за собой снижение не только количественных показателей развития водорослей, но и их функциональной активности. В этих условиях роль эпифитных водорослей как первичных продуцентов и агентов самоочищения водоемов увеличивается.

Полученные данные еще раз подтверждают ранее высказанное нами [28] предположение о том, что отдельные экологические группы водорослей четко приурочены и адаптированы к определенным, присущим только им, биотопам. Планктонные водоросли, попадая в заросли высших водных растений, перестают не только размножаться (о чем свидетельствует резкое снижение их численности и биомассы), но и фотосинтезировать. В результате этого в зарослях высших водных растений существенно изменяется гидрохимический режим: снижаются концентрация растворенного в воде кислорода, величина рН и содержание гумусовых веществ, но при этом часто повышается концентрация биогенных элементов. Это влечет за собой изменения в протекании ряда микробиологических, радиохимических и гидрохимических процессов (в частности, миграции и накопления радионуклидов и тяжелых металлов), а также в структуре сообществ гидробионтов (элиминации оксифильных организмов).

**

Видовий склад, таксономічну структуру та кількісні показники розвитку фітопланктону, а також його функціональну активність досліджували на ділянках озер, що значно відрізняються за інтенсивністю освітлення (на відкритих ділянках та у заростях вищих водних рослин). Встановлено, що в заростях створюються несприятливі для розвитку планктонних водоростей умови, в першу чергу в результаті значного зниження інтенсивності освітлення. Як наслідок зменшуються не тільки кількісні показники розвитку водоростей (чисельність в середньому у 1,8 разу, а біомаса — у 2,4 разу), а й їхня функціональна активність. Збільшення видового багатства, а також деякі зміни в таксономічній структурі фітопланктону в заростях відбуваються в результаті потрапляння у водну товщу епіфітних водоростей, які, як правило, масово розвиваються в обростанні вищих водних рослин. Видів, характерних тільки для фітопланктону заростей, не виявлено.

**

The species composition, taxonomic structure, and quantitative indices of phytoplankton development, and also its functional activity, were studied in the sections of the lakes significantly differing in the intensity of illumination (in the open sections and in the thickets of higher aquatic plants). It has been found that in the thickets the conditions for the development of plankton algae are unfavorable primarily as a result of a sharp decrease in the intensity of illumination. This resulted in the decrease in the quantitative indices of phytoplankton development (numbers — on the average by a factor of 1.8, whereas biomass — by a factor of 2.4), and also in the decrease in its functional activity. The increase in the number of species and some changes in the taxonomic structure of phytoplankton in the thickets of higher aquatic plants were conditioned by the influx of epiphyton algae occurring in the fouling of higher aquatic plants into water column. Algae species typical to phytoplankton of the thickets were not found.

**

1. Барина С.С., Мегведгева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. — Тель-Авив: Pilies Studio, 2006. — 498 с.
2. Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. — Л.: Наука, 1983. — 150 с.
3. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. — Л.: Наука, 1969. — 232 с.

4. Губина Г.С. Макрофиты — экологический фактор, влияющий на продукцию фитопланктона Кубанских лиманов // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах: Тез. докл. II съезда ВГБО. — Кишинев, 1970. — С. 104.
5. Девяткин В.Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. — 1983. — Вып. 48 (51). — С. 52—70.
6. Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Мегведь В.О. и др. Особенности формирования структуры угруповань епіфітних водоростей // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біологія. — 2011. — 1(46). — С. 47—52.
7. Клоченко П.Д., Шевченко Т.Ф., Васильчук Т.А. и др. К экологии фитозпи-фитона водоемов бассейна р. Днепр // Гидробиол. журн. — 2014. — Т. 50, № 1. — С. 44—59.
8. Костікова Л.Є. Вплив вищої водної рослинності на розвиток фітопланк-тону в придунайських лиманах // Матеріали Четвертої наук. конф. мо-лодих учених Ін-ту гідробіології АН УРСР. — К.: Наук. думка, 1972. — С. 28—30.
9. Макаревич Т.А. Таксономическая структура альгофлоры планктона и пе-рифитона небольшого димиктического озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы II Междунар. науч. конф., Минск — Нарочь, 22—26 сент. 2003 г. — Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 2003. — С. 305—308.
10. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В. Д. Ро-маненка. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
11. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоцено-логии. — М.: Наука, 1983. — 133 с.
12. Мохамад Али С. Изменчивость структурно-функциональных характери-стик фитопланктона в зарослях макрофитов (на примере Можайского водохранилища): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1993. — 22 с.
13. Мохамад Али С.А., Хромов В.М., Ходжаев М.Н. Взаимоотношения фито-планктона и двух видов погруженных макрофитов в Можайском водо-хранилище // Водн. ресурсы. — 1993. — Т. 20, № 3. — С. 354—359.
14. Приймаченко А.Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водо-хранилища // Тр. ин-та биологии водохранилищ. — 1959. — Вып. 1(4) — С. 82—101.
15. Пугач В.І. Фітопланктон мілководь Кременчуцького водоймища // Ма-теріали Четвертої наук. конф. молодих учених Ін-ту гідробіології АН УРСР. — К.: Наук. думка, 1972. — С. 51—54.
16. Пугач В.І. Розвиток фітопланктону у заростях вищих водних рослин на мілководдях Кременчуцького водоймища // Гідробіологічні дослідження водойм України: Матеріали V наук. конф. — К.: Наук. думка, 1976. — С. 39—40.
17. Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С. П. Вассера, П. М. Царе-нко // Альгология. — 2000. — Т. 10, № 4. — 309 с.
18. Растопчинова Е.С. Фитопланктон зарослевых сообществ озера Кубен-ского (Вологодская область) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы II

- Международ. науч. конф., Минск — Нарочь, 22—26 сент. 2003 г. — Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 2003. — С. 342—345.
19. *Скорик Л.В., Гошовська Г.А.* Вплив вищої водної рослинності на розвиток фітомікробентосу Київського та Кременчуцького водоймищ // Матеріали Четвертої наук. конф. молодих учених Ін-ту гідробіології АН УРСР. — К.: Наук. думка, 1972. — С. 55—56.
 20. *Сысова Е.А.* Таксономическая структура фитоперифитона озер разного типа // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы III Междунар. науч. конф., Минск — Нарочь, 17—22 сент. 2007 г. — Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 2007. — С. 184—185.
 21. *Сысова Е.А.* Структура и динамика сообществ фитоперифитона в озерах разного трофического статуса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Минск, 2008. — 21 с.
 22. *Топачевский А.В., Масюк Н.П.* Пресноводные водоросли Украинской ССР. — Киев: Вища шк., 1984. — 333 с.
 23. *Хромов В.М.* Методы определения первичной продукции в водоемах. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. — 124 с.
 24. *Шмигд В.М.* Статистические методы в сравнительной флористике. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. — 176 с.
 25. *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 1.* Cyanoprokaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, and Rhodophyta / Ed. by P. M. Tsarenko, S. P. Wasser, E. Nevo. — Ruggell: Gantner Verlag, 2006. — 713 p.
 26. *Bicudo D.C., Fonseca B.M., Bini L.M. et al.* Undesirable side-effects of water hyacinth control in a shallow tropical reservoir // *Freshwater Biol.* — 2007. — Vol. 52, N 6. — P. 1120—1133.
 27. *Bukhtiyarova L.* Diatoms of Ukraine. Inland waters. — Kyiv, 1999. — 134 p.
 28. *Klochenko P.D., Shevchenko T.F., Kharchenko G.V.* Structural organization of phytoplankton and phytoepiphyton of the lakes of Kiev // *Hydrobiol. J.* — 2013. — Vol. 49, N 4. — P. 47—63.
 29. *Fonseca B.M., Bicudo C.E.M.* How important can be the presence/absence of macrophytes be in determining phytoplankton strategies in two tropical shallow reservoirs with different trophic status // *J. Plankton Res.* — 2010. — Vol. 32, N 1. — P. 31—46.
 30. *Gross E.M., Hilt S., Lombardo P. et al.* Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton — state of the art and open questions // *Hydrobiologia.* — 2007. — Vol. 584. — P. 77—88.
 31. *O'Farrell I., Pinto P.T., Izaguirre I.* Phytoplankton morphological response to the underwater light conditions in a vegetated wetland // *Ibid.* — 2007. — Vol. 578. — P. 65—77.
 32. *O'Farrell I., Pinto P.T., Rodriguez P.L. et al.* Experimental evidence of the dynamic effect of free-floating plants on phytoplankton ecology // *Freshwater Biol.* — 2009. — Vol. 54, N 2. — P. 363—375.