

Вийве КЫВАСК, Ану МИЛИУС

ЛЕТНИЙ ФИТОПЛАНКТОН МАЛЫХ ОЗЕР ЭСТОНИИ

Каждый сезон в озере характеризуется различным фитопланктоном, выражающим состояние и динамику водоема по содержанию водорослей. Более выразительным является образовавшийся в период стагнации летний аспект. Изменения в структуре и численности фитопланктона этого периода указывают на изменившиеся условия в водной экосистеме, в частности на антропогенное эвтрофирование. В данной статье делается попытка охарактеризовать летний фитопланктон 47 озер Эстонии, которые находятся на разных стадиях эвтрофии.

Материал и методика

Наблюдения за видовым составом и количеством (биомасса, хлорофилл *a*) фитопланктона проводились во время экспедиций в 1978—1979 гг. во второй половине июля и в начале августа в озерах Южной и Юго-Восточной Эстонии и в некоторых озерах Центральной Эстонии (в административных районах Выру, Валга, Пылва, Тарту и Йыгева).

Обследованы эвтрофированные олиготрофные озера Пийганди, Удсу, Нохипалу Валгеярв, Кооркюла Валгеярв, мезотрофные озера Саадъярв, Лаватси, Ныуни, Агали, Вийсьяагу, Пулли, Коорасте Сууръярв, Туулъярв, Уйакатси, Васкна и другие. Из озер эвтрофного типа исследовали умеренно-эвтрофные Пикреярв, Кийдъярв, Пюхярв, Вагула, Висси, Васула, Вереви, Вериярв, Йыкси и другие, из более эвтрофных — Пангоди, Тамула, Веллавере Кюляярв, Элиствере, Райгаствере, Кайавере, Эраствере и из высокоэвтрофных Криймани, Паппъярв, Коорасте Линаярв, Отепя Пикаярв, Вяйке Кодиярв, Руусмяэ.

Пробы воды на анализ содержания хлорофилла и биомассы фитопланктона отбирались на глубоководной станции с горизонта 1 м при помощи батометра Руттнера. Качественные пробы фитопланктона отбирались сетью из газа № 71. Пробы объемом 0,5 л фиксировались добавлением формалина и концентрировались общепринятым осадочным способом с последующим отцеживанием до 10 мл. Количественные пробы считали в камере Горяева. При расчете биомассы за основу приняты главным образом размеры видов в исследованных озерах, но использовались и литературные данные (Кумсаре, 1963; Naulapää, 1972; Лаугасте, 1974). Для определения видового состава водорослей фитопланктона пользовались как качественными (сетяные) пробами, так и пробами осадочного планктона. Содержание хлорофилла *a* (поправка на феопигменты) анализировалось спектрофотометрически метанолом и концентрация его рассчитывалась по формулам А. Ф. Х. Маркера (Marker, 1972).

Результаты и обсуждение

Распределение доминирующих видов водорослей в изученных озерах

В отношении трофности многие виды водорослей довольно широкоамплитудные (табл. 1), но пределы доминирования их уже. Наиболее «эвтрофными» являются синезеленые, которые чаще доминируют в эвтрофных и высокоэвтрофных водоемах. Для высокой трофности и даже загрязнения (Palmer, 1969) характерны виды *Oscillatoria*, появившиеся *O. redeckei* в наших озерах указывает на сильное антропогенное эвтрофирование (например, оз. Криймани, Пангоди). Особенно обильным при высокой трофности является *Aphanizomenon flos-aquae*, вызывающий продолжительное и мощное цветение (оз. Отепя Пикаярв, Веллавере Кюляярв и др.). Больше всего в исследованных озерах распространены *Microcystis aeruginosa*, встречаемость и численность которого высокие в умеренно-эвтрофных и эвтрофных водоемах (оз. Тамула, Пюхаяярв и др.). Из рода *Anabaena*, развитие которого в большой степени зависит от температуры (Кондратьева, 1972), весьма распространенным является *A. lemmermannii*. Цветение вида происходит в более мезотрофных условиях. Кроме названных, в исследованных озерах вызывают цветение *Lyngbya limnetica*, некоторые виды *Oscillatoria*, виды и формы *Microcystis* и *Woronichinia naegeliana*.

Таблица 1

Распространение водорослей в озерах разных типов, %

Вид водорослей	Число местонахождений	Эвтрофированные олиготрофные	Мезотрофные	Умеренно-эвтрофные	Эвтрофные	Высоко-эвтрофные
Синезеленые						
<i>Anabaena lemmermannii</i>	23	75	50	53	50	16
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	24	25	33	58	75	50
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>	23	50	66	58	50	0
<i>Microcystis aeruginosa</i>	36	50	83	88	87	12
<i>Oscillatoria redeckei</i>	3	0	0	0	25	12
Хризофитовые						
<i>Dinobryon divergens</i>	22	25	58	63	37	0
<i>D. sertularia</i>	20	75	50	47	37	0
<i>D. sociale</i>	14	25	41	23	50	0
Диатомовые						
<i>Asterionella formosa</i>	32	25	91	70	87	0
<i>Fragilaria crotonensis</i>	32	75	66	77	100	0
<i>Melosira granulata</i>	14	0	25	41	50	0
<i>Tabellaria fenestrata</i>	16	50	50	35	25	0
Пиррофитовые						
<i>Ceratium hirundinella</i>	45	100	100	100	100	50
Зеленые						
<i>Pediastrum boryanum</i>	25	50	75	83	62	33
<i>P. duplex</i>	25	50	41	64	75	16
<i>Staurastrum cingulum</i> var. <i>obesum</i>	15	25	33	52	12	0
<i>S. smithii</i> var. <i>verrucosum</i>	14	0	8	47	62	0

Хризофитовые в планктоне наблюдаются главным образом весной, но некоторые из них характерны и для летнего сезона. Широко распространены в исследованных озерах *Dinobryon divergens*, встречаемость которого максимальная в умеренно-эвтрофных озерах. *D. sertularia* явно предпочитает водоемы более низкой трофности. В высокоэвтрофных водоемах виды *Dinobryon* отсутствуют.

Диатомовым в сообществах водорослей озер Эстонии принадлежит важная роль. Они более распространены весной и осенью. Из видов, относительно индифферентных в отношении трофности, самыми частыми являются *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis*, численность которых выше при умеренной эвтрофии. Для эвтрофных водоемов характерны виды *Melosira*, особенно *M. granulata* (Pork, 1967). Высокую трофность планктонные диатомовые не выдерживают.

Самое широкое распространение среди всех видов (в 98% исследованных озерах) имеет **пирофитовая** водоросль *Ceratium hirundinella*. По-видимому, вид в отношении трофности сравнительно индифферентен, но массовое развитие его наблюдается чаще в умеренно-эвтрофных водоемах. Высокоэвтрофных водоемов *Ceratium* избегает. В литературе (Spodnievska, 1978) предполагается антагонизм между синезелеными и *Ceratium*, причем обилие последнего может препятствовать распространению массово развивающихся синезеленых. Отрицательная корреляция между биомассой синезеленых и биомассой пирофитовых отмечена и в озерах Эстонии (Ott, 1980).

Зеленые водоросли являются разнообразными по видовому составу, но биомасса их небольшая. Значение их в летнем планктоне при повышении трофности увеличивается, но, за исключением некоторых видов (*Tetraedron minimum*, виды *Scenedesmus*), сильную эвтрофию они не выдерживают. Наиболее распространенными в наших малых озерах являются *Pediastrum boryanum* и *P. duplex*, последний интересен многими переходными формами.

Десмидиевые ценны с точки зрения типизации озер. Водоемы эвтрофного типа предпочитают лишь некоторыми десмидиевыми, например, *Staurastrum smithii* var. *verrucosum*, *S. tetracerum* и *S. cingulum* var. *obesum*.

Индексы фитопланктона

Наряду с видовым составом для характеристики фитопланктона используются разные индексы (Thunmark, 1945; Nygaard, 1949; Pork, 1967), которые для части озер Эстонии приведены в сборнике «Озера Эстонии» (Eesti järved, 1968). Исследованные нами озера почти все можно отнести к эвтрофному типу, так как средний сводный индекс их выше 1; у эвтрофированных олиготрофных 1,5, у мезотрофных и умеренно-эвтрофных около 4, у эвтрофных 6,3 и высокоэвтрофных 4,1. Индексы ниже единицы только в глубоководных эвтрофированных олиготрофных озерах Кооркюла Валгеярв и Удсу. Очень высокие значения индексов считаются характерными для нетоксичного загрязнения (Nygaard, 1949), но в высокоэвтрофных озерах Эстонии, находившихся под влиянием органического загрязнения, сводный индекс в результате общей бедности видами снижается.

С применением индексов связаны некоторые недостатки (например, географическая ограниченность), однако в Дании они были успешно использованы в мониторинге изменения фитопланктона (Kristiansen, 1977).

Биомасса исследованных озер

Летняя биомасса фитопланктона исследованных озер изменяется в пределах 0,1—66,8 г/м³. Биомасса ниже 1 г/м³ у всех эвтрофированных олиготрофных и некоторых мезотрофных озер, средняя биомасса их соответственно 0,4 и 1,7 г/м³. В умеренно-эвтрофных озерах показатели летней биомассы (за исключением некоторых пиков) также сравнительно низкие, в среднем 2,6 г/м³. Средняя биомасса эвтрофных озер 6,7 г/м³, в высокоэвтрофных даже 14,3 г/м³. Следовательно, с повышением трофности кроме увеличения максимальной биомассы (табл. 2) наблюдается расширение и пределов колебания ее.

Таблица 2

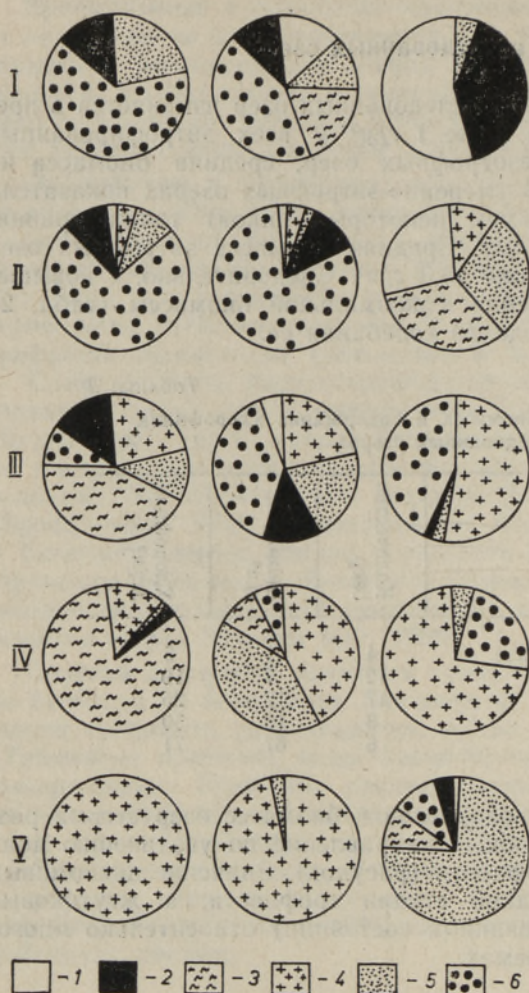
Максимальная летняя биомасса и содержание хлорофилла в исследованных озерах

Тип озера	Количество озер	Биомасса, г/м ³	Хлорофилл, мг/м ³
Эвтрофированное олиготрофное	4	1	5
Мезотрофное	12	7	10
Умеренно-эвтрофное	17	12	25
Эвтрофное	8	16	50
Высокоэвтрофное	6	67	71

Значение отдельных групп водорослей в биомассе озер весьма различное, но бросается в глаза общее направление по увеличению доли синезеленых с повышением трофности (рисунок). Значение диатомовых и пиррофитовых больше в средней стадии трофности, а жгутиковые (трудно определимы в фиксированном состоянии) относительно многочисленны в олиготрофных водоемах.

Содержание хлорофилла

В гидробиологической практике концентрация хлорофилла водорослей часто используется, с одной стороны, как показатель уровня первичной продукции, с другой, как мера биомассы водорослей в водоемах. Содержание хлорофилла, как и биомасса, в летний период минимально в эвтрофированных олиготрофных и мезотрофных озерах (табл. 2). Относительное содержание хлорофилла в сырой биомассе фитопланктона изменяется от 0,3 до 0,5% в эвтрофированных олиготрофных озерах; в биомассе фитопланктона около 50% диатомовых. Полученные данные об относительном содержании хлорофилла *a* в планктоне близки к данным, приведенным В. А. Елизаровой (1974), А. Толстой (Tolstoy, 1977) и И. С. Трифионовой (1979) для диатомового планктона. При доминировании в фитопланктоне хризифитовых содержание хлорофилла в биомассе сравнительно высокое — до 0,8%. В большинстве мезотрофных озер содержание хлорофилла колеблется от 3 до 6 г/м³, только в некоторых озерах, как Вийсьяагу и Агали, количество хлорофилла достигает 10—15 мг/м³. В мезотрофных озерах относительное содержание хлорофилла было 0,2—0,3%, а в умеренно-эвтрофных оно колебалось в сравнительно больших пределах — от 0,1 до 0,9%. Относитель-



Состав фитопланктона в разнотипных озерах. I — эвтрофированные олиготрофные, II — мезотрофные, III — умеренно-эвтрофные, IV — эвтрофные, V — высокоэвтрофные озера; 1 — хризифитовые; 2 — жгутиковые; 3 — пиррофитовые; 4 — синезеленые; 5 — зеленые; 6 — диатомовые водоросли.

ное содержание хлорофилла значительное в оз. Пюхаряв (0,5%), Вигула (0,6%), Вереви (0,7%), Вериярв (0,7%) и Кавади (0,9%) и состав фитопланктона в них разнообразен. Если в этом типе озер в биомассе фитопланктона установлено около 50% синезеленых, то относительное содержание хлорофилла там наименьшее — 0,1—0,2%. При доминировании синезеленых водорослей получено довольно различное процентуальное содержание хлорофилла в сырой биомассе. По данным А. Толстой (Tolstoy, 1977), при доминировании синезеленых в оз. Мэларен относительное содержание хлорофилла составляет 0,5—0,6%, в оз. Ельмарен — 0,3—0,6%. Наименьшее содержание хлорофилла в биомассе при доминировании синезеленых обнаружено в Рыбинском водохранилище — 0,25—0,28% (Елизарова, 1974) и летом в оз. Красное — 0,07—0,10% (Трифенова, 1979).

Максимальное содержание хлорофилла отмечено в высокоэвтрофных озерах, где преобладают синезеленые (98—100% биомассы), а также в некоторых озерах, где распространены зеленые водоросли. Концентрация хлорофилла составляла 46—71 мг/м³, относительное содержание хлорофилла в это время было минимальным. Установлено, что хлорофилл наиболее остро реагирует на дефицит нитратного азота в водоеме

(Rodhe, 1948; Talling, 1966). В то же время наименьшее относительное содержание хлорофилла совпадало с периодом минимального содержания биогенных элементов и в первую очередь нитратного азота в воде. Согласно нашим данным, относительное содержание хлорофилла в фитопланктоне колеблется в довольно широких пределах и зависит главным образом от видового состава, а также от физиологического состояния водорослей, обусловленного целым комплексом факторов в первую очередь обеспеченностью биогенными элементами.

Данные об относительном содержании каротиноидов (желтые пигменты) могут служить критерием оценки физиологического состояния популяций планктонных водорослей и, таким образом, их продукционных возможностей (Margalef, 1960). Известно, что распад пигментной системы при нарушении жизненных функций клетки начинается с хлорофилла. В результате этого соотношение содержания каротиноидов и хлорофилла a возрастает. Если в нормальной клетке это обычно меньше 1, т. е. содержание хлорофилла a преобладает над содержанием каротиноидов, то в стареющих или подверженных распаду клетках это соотношение изменяется и преобладающими становятся каротиноиды.

Наши данные показывают, что в большинстве исследованных озер соотношение каротиноидов и хлорофилла a в летний период колеблется мало — от 0,6 до 0,9. Таким образом, физиологическое состояние летнего фитопланктона разных озер можно считать относительно нормальным. Полученные данные об относительном содержании каротиноидов близки к данным, приведенным в литературе (Пырина и др., 1973; Елизарова, Сигарева, 1976). Только в некоторых высокоэвтрофных озерах, где наблюдается бурное цветение водорослей, каротиноиды преобладают над хлорофиллом (оз. Паппярв, Отепя Пикаярв, Криймани). Относительно много каротиноидов в озерах, где распад хлорофилла очень интенсивен, т. е. феопигменты преобладают над хлорофиллом. Таким образом, соотношение каротиноидов и хлорофилла, наряду с содержанием хлорофилла, может использоваться для характеристики уровня развития фитопланктона.

Более обоснованные данные о состоянии и динамике водоема по фитопланктону получают в результате исследований, охватывающих весь вегетационный период. Из отдельных сезонов наиболее подходящим является летний период, когда сообщество водорослей почти полностью сформировалось. Доминирование отдельных видов в фитопланктоне обусловлено целым комплексом факторов, из которых наиболее важными считаются температурные и световые условия, динамика водных масс и концентрация биогенных элементов (Трифенова, 1979).

На основании исследованного материала можно утверждать, что в летнем планктоне озер доминируют синезеленые, значение которых увеличивается с повышением трофности водоема. В бедном планктоне эвтрофированных олиготрофных озер встречается сообщество *Dinobryon*—*Ceratium* с малочисленными синезелеными, а в мезотрофных озерах синезеленые могут доминировать наряду с *Ceratium* и диатомовыми. В этих группах синезеленые еще не оказывают отрицательного влияния, но добавление биогенных веществ может скоро превратить такие озера в высокоэвтрофные. Совместное нахождение разных групп водорослей характеризует умеренно-эвтрофные озера, состояние которых сравнительно удовлетворительное, где доминирование синезеленых не нарушает равновесия экосистемы. В эвтрофных озерах постоянно преобладают синезеленые и наблюдается частое цветение *Microcystis* и *Aphanizomenon*. Видовое богатство водорослей, характерное для пресыщенной группы, значительно уступает. Высокоэвтрофные озера можно

уже с полным правом назвать «озерами синезеленых», в которых кроме *Arhanizomenon* встречаются лишь одиночные виды других групп водорослей.

По нашим данным, средняя биомасса и содержание хлорофилла во время вегетационного периода (Милиус, Кываск, 1979; Милиус, 1981) сравнимы с приведенными в литературе (Sakamoto, 1966; Михеева, 1975; Dobson и др., 1974; Трифонова, 1979), однако среди летних данных бывают и слишком низкие для эвтрофных водоемов значения, так как не всегда летом образуются максимальная биомасса.

По фитопланктону лучше характеризуются предельные стадии трофности, т. е. олиготрофия и высокая эвтрофия. При эвтрофировании в связи с изменением концентрации биогенов в водоеме фитопланктонные сообщества проходят ряд последовательных стадий. Чисто олиготрофные озера с преобладанием десмидиевых в Эстонии уже почти отсутствуют. Через стадию доминирования хризофитовых эвтрофированные олиготрофные озера Эстонской ССР переходят в начальную стадию диатомовых. В результате деятельности антропогенного фактора увеличивается опасная для водоема высокая эвтрофия с полным доминированием синезеленых.

ЛИТЕРАТУРА

- Елизарова В. А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, 46—66.
- Елизарова В. А., Сигарева Л. Е. Содержание пигментов в мелководной зоне Рыбинского водохранилища. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, 133—147.
- Кондратьева Н. В. Морфология и систематика гормогониевых водорослей, вызывающих «цветение» воды в Днепре и Днепровских водохранилищах. Киев, 1972.
- Кумсаре А. Я. Расчет биомассы фитопланктона по суммарному объему клеток. — В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Прибалтики. Рига, 1963, 67—75.
- Лаугасте Р. Размеры и вес наиболее распространенных водорослей в озерах Чудско-Псковском и Выртъярв. — В кн.: Биология пресноводных организмов Эстонии. Тарту, 1974, 7—25.
- Милиус А. Содержание хлорофилла *a* фитопланктона в малых разнотипных озерах Эстонии. — Изв. АН ЭССР Биол., 1981, 30, 147—157.
- Милиус А. Ю., Кываск В. О. О количественных показателях фитопланктона как индикатора трофности. — В кн.: Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии, ч. 2. Рига, 1979, 16—19.
- Михеева Т. М. Оценка величин биомассы фитопланктона в озерах мира. — Гидробиол. ж., 1975, 11, 90—104.
- Пырина И. Л., Елизарова В. А., Николаев И. И. Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне Онежского озера и их значение для оценки уровня продуктивности этого водоема. — В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, 108—122.
- Трифопова И. С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979.
- Dobson, H. F. H., Gilbertson, M., Sly, P. J. A summary and comparison of nutrients and related water quality in lakes Erie, Ontario, Huron, and Superior. — J. Fish. Res. Board Can., 1974, 31, 731—738.
- Eesti järved. Tln., 1968.
- Kristiansen, J. A survey of the investigation of freshwater phytoplankton in Denmark. — Danish Limnology, 1977, 17, 37—44.
- Margalef, R. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. — Rapp. et proc. verb. réun. Commiss. Int. Explor. Sci. Mer Méditerran., 1960, 15, 278—281.
- Marker, A. F. H. The use of acetone and methanol in the estimation of chlorophyll in the presence of phaeophytin. — Freshwater Biol., 1972, 2, 361—385.

- Naulapää, A. Eräiden Suomessa esiintyvien planktereiden filavuuksia. — Nat. Board of Waters, 1972, 40, 1—47.
- Nygaard, G. Hydrobiological studies on some Danish ponds and lakes. II. The quotient hypothesis and some new or little known phytoplankton organisms. — Vid. Selsk. Biol. Skr., 1949, 7, 1—293.
- Ott, I. Mõnede Eesti järvede suvise fütoplanktoni võrdlus. — Diplomitöö, 1980 (TRÜ, taimesüsteemataitika kateeder).
- Palmer, C. M. A composite rating of algae tolerating organic pollution. — J. Phytol., 1969, 5, 78—82.
- Pork, M. Eesti NSV järvede ränivetiktaimed (*Bacillariophyta*). — Kandidaadidissertatsioon. Tartu, 1967.
- Rodhe, W. Environmental requirements of freshwater plankton algae. — Symb. Bot. Upsal., 1948, X, 1—149.
- Sakamoto, M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. — Arch. Hydrobiol., 1966, 62, 1—28.
- Spodniewska, I. Phytoplankton as the indicator of lake eutrophication. I. Summer situation in 34 Masurian lakes in 1973. — Ekol. Pol., 1978, 26, 53—70.
- Talling, J. F. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). — Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol., 1966, 51, 545—621.
- Thunmark, S. Zur Soziologie des Süßwasserplanktons. Eine methodologisch-ökologische Studie. — Fol. Limnol. Scand., 1945, 3, 1—66.
- Tolstoy, A. Chlorophyll *a* as a measure of phytoplankton biomass. — Acta Univ. Upsal., 1977, 416, 1—30.

Эстонский научно-исследовательский институт
лесного хозяйства и охраны природы

Поступила в редакцию
26/XI 1980

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Viive KOVASK, Anu MILIUS

EESTI VÄIKEJÄRVEDE SUVINE FÜTOPLANKTON

On esitatud andmeid 1978. ja 1979. aasta suvisel stagnatsiooniperioodil uuritud 47 Eesti väikejärve fütoplanktoni kvantitatiivse ja kvalitatiivse koostise kohta ning iseloomustatud fütoplanktonit domineerivate liikide leviku ja fütoindeksite kaudu. Nimetatud andmete põhjal on uuritud järved jaotatud 5 tüüpi.

Viive KOVASK, Anu MILIUS

SUMMER PHYTOPLANKTON IN SMALL ESTONIAN LAKES

Phytoplankton was examined in 47 small lakes of Estonia at the peak of summer stagnation in 1978—1979. The biomass, chlorophyll content and qualitative composition of phytoplankton were analyzed. The lakes were divided into oligotrophic with eutrophic features, mesotrophic, moderately eutrophic, eutrophic and hypereutrophic ones.