

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА, ОРДЕНА ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ И
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА

6 04

6 АПР 1993

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

УДК 574.533:581.526.325.2

БУЛГАКОВ Николай Гурьевич

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ РАЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ
УДОВЕРЕНИЯ РЫБОВОДНЫХ ПРУДОВ

03.00.18 - гидробиология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 1993

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных и общей экологии Биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова.

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор В. Н. Максимов.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор А. С. Константинов;

доктор биологических наук,
профессор Г. Е. Михайловский.

Ведущее учреждение: Всесоюзный заочный институт
пищевой промышленности, кафедра
ихтиологии и рыбоводства.

Защита диссертации состоится "21" мая 1993 г. в
15.30 час. на заседании специализированного совета Д 053.05.71
при Московском государственном университете им. М. В. Ломоно-
сова по адресу: 119899 Москва, Воробьевы горы, МГУ, Биологи-
ческий факультет, ББА.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологическо-
го факультета МГУ.

Автореферат разослан " " 1993 г.

Ученый секретарь
специализированного совета,
кандидат биологических наук

С. И. Дмитриева А. Г. Дмитриева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Роль высокой первичной продукции фитопланктона как фактора увеличения рыбопродуктивности в прудовых хозяйствах несомненна. Рыбопродуктивность водоемов прямо пропорциональна их первичной продукции (Бульон, Бинберг, 1981). По данным тех же авторов, переходящая в уловы рыб доля первичной продукции автотрофов оказывается равной 0.1-0.3% для озер, водохранилищ, внутренних морей и 0.5-2% для прудов. Тем самым, увеличение первичной продукции представляет естественный и гарантированный путь повышения продукции рыб и поэтому является одной из наиболее актуальных проблем в рыбоводстве. В свою очередь, увеличение первичной продукции однозначно связано с трофической ролью дополнительного притока в водоем компонентов минерального питания автотрофов.

Актуальность поставленной задачи увеличения продукции фитопланктона возрастает при выращивании рыб в поликультуре, включающей фитопланктофагов - белых и пестрых толстолобиков.

Научная новизна. Разработана и апробирована биологически обоснованная система минерального удобрения рыбоводных прудов, в основе которой - учет потребностей растительноядных рыб и зоопланктона в микроводорослевых организмах и учет потребностей фитопланктона в компонентах минерального питания. Таким образом, новая схема удобрения направлена на максимальное использование естественной кормовой базы прудов в противовес наращиванию количества задаваемого искусственного корма. При этом следует учитывать, что состав фитопланктонного сообщества пруда крайне разнообразен по своей пищевой ценности, по степени токсикологического воздействия на непосредственных потребителей. Поэтому реша-

лась задача не тотального роста фитомассы, а своего рода оптимизации структуры прудового альгоценоза, рассчитанной на доминирование видов, предпочтительных для питания фитопланктофагов.

Епервые показано, что путем регулярного внесения в водоем минеральных форм азота и фосфора в определенных количественных сочетаниях может привести к существенной перестройке таксономической и размерной структуры природного фитопланктонного сообщества.

Цели и задачи исследования.

1. Теоретическое исследование путей биогенного управления составом альгоценоза и способов минерального удобрения водоема, направленных на повышение его плодородия.

2. Проверка действенности биогенного управления на естественных прудовых альгоценозах в условиях лабораторного накопительного культивирования.

3. Разработка экологически обоснованной (рациональной) системы мероприятий по минеральному удобрению рыбоводных прудов с разнообразной посадкой, включающей рыб-фитопланктофагов, в основе которой - учет потребностей клеток фитопланктона в минеральных азоте и фосфоре и потребности толстолобиков в планктонных водорослях.

4. Изучение влияния рациональной системы удобрения на фитопланктонное сообщество пруда, функционирующего в режиме поликультуры.

Научно-практическая ценность работы. Полученные результаты могут быть использованы для разработки системы интенсификационных мероприятий в прудовых хозяйствах любой зоны рыбоводства, работающих в режиме поликультуры карпа и растительноядных рыб. Элементы рациональной системы удобрения могут быть рекомендованы к приме-

нению в выростных, нагульных прудах, в прудах с непрерывной технологией выращивания рыбы как с нормативной плотностью посадки, так и с более высокой. Способ перераспределения состава фитопланктона может также быть использован в водоемах рекреационного назначения, в системах биологической очистки сточных вод.

Апробация работы. Основные результаты работы были изложены на экологических семинарах кафедры зоологии позвоночных животных и общей экологии Биологического факультета МГУ и на заседании той же кафедры.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, четырех основных глав, заключения, выводов и приложения. Текст изложен на 200 стандартных страницах машинописного текста и содержит 60 рисунков и 25 таблиц. Список цитируемой литературы включает 142 наименования.

Поскольку поставленные задачи требовали разных методов при проведении тех или иных исследований, материал изложен таким образом, что отдельные методики приведены в соответствующих главах диссертации. Такая структура работы позволила сохранить последовательность изложения материалов.

ГЛАВА 1. ПИТАНИЕ И РОСТ МИКРОБОДОРОСЛЕЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ БИОГЕННЫМИ ЭЛЕМЕНТАМИ. (обзор литературы)

Первый раздел литературного обзора посвящен влиянию соотношения концентраций биогенных элементов (азота, фосфора, кремния) в среде на видовой состав альгоценоза. Описаны отклики природных многовидовых водорослевых сообществ на смену соотношений фоновых

концентраций элементов *in situ* (Pearsall, 1930, 1932; Schindler, 1977; Smith, 1983, 1986; McQueen, Lean, 1987), а также реакции природных альгоценозов и искусственно составленных лабораторных сообществ на внешние добавки минеральных субстратов при культивировании в режиме хемостата (Левич и др., 1981; Tilman, 1977; Holm, Armstrong, 1981; Sommer, 1983; Kilham, 1986).

Во втором разделе приводится обзор существующих подходов к определению термина "потребности" микроводорослей в биогенных элементах (Брагинский, 1961; Sverdrup et al., 1942; Jorgensen, 1979; Tilman, 1982). Подробно описывается концепция "потребности" как видоспецифической величины, изложенная в работах А. П. Левича (1989) и А. П. Левича с соавторами (1986). Приведен также способ вычисления потребностей фитопланктона в световой энергии (Гутельмахер, 1986; Булгаков, 1990).

ГЛАВА II. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ СОЧЕТАНИЙ ДОБАВОК МИНЕРАЛЬНЫХ РЕСУРСОВ НА КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ПРУДОВОГО АЛЬГОЦЕНОЗА ПРИ НАКОПИТЕЛЬНОМ КУЛЬТИВИРОВАНИИ

Методы накопительного культивирования, определения численности и биомассы клеток, измерения концентраций биогенных элементов. Накопительное культивирование не предусматривает притока минеральных веществ и отвода органических веществ. Характер функционирования накопительных культур целиком задается начальными условиями среды и освещенности. Основные принципы накопительного культивирования, на которые ориентировались мы в своей работе, изложены в нескольких работах (Левина, 1964; Царенко, 1980; Ильин, 1984; Dauta, 1983; Wright et al., 1985).

Для анализа роста поликультур в накопительном режиме особое

значение имеет периодический контроль среды, так как концентрации веществ постоянно меняются.

Перед началом опыта вода из одного рыбоводного пруда помещалась в несколько сосудов, в которые затем добавлялись суперфосфат и аммиачная селитра в разных количественных сочетаниях азота и фосфора. Исходные биомассы всех таксонов водорослей в каждом сосуде были одинаковы. Чтобы исключить эффект выедания зоопланктоном, опытную воду перед внесением добавок пропускали через сеть с соответствующим диаметром ячеек и оставляли на двое суток в темноте. В течение опыта все сосуды содержались на открытом воздухе.

Для подсчета численности клеток использовали камеру Наметта, объем которой равен 0.5 мл. Измерения численности проводились в нескольких повторностях. В качестве приближенной оценки использовалось среднее арифметическое значение измерений.

Для определения биомассы водорослей использовался расчетный метод. Он заключается в том, что под микроскопом с помощью окуляр-микрометра определяют индивидуальные линейные размеры каждого вида и принимая конфигурацию клетки за аппроксимирующую геометрическую фигуру, вычисляют её объем, а затем и массу, имея в виду, что плотность вещества клеток равна примерно плотности воды (1 г/куб. см). Суммируя биомассы отдельных видов, получали биомассы порядков и отделов фитопланктона.

Кроме того, изучалась размерная структура прудовых альгоценозов. Анализ размерной структуры велся по двум направлениям.

1) Все виды, независимо от систематической принадлежности, были разбиты на 6 размерных (по массе особи) классов - менее 0.1; от 0.1 до 0.3; от 0.3 до 1; от 1 до 3.2; от 3.2 до 10; более 10 мг/экз. Отдельно определяли биомассы каждого класса.

2) Для всех отделов и суммарного фитопланктона путем деления

общей биомассы на общую численность измеряли среднюю массу особи.

Мы также выделяли внутри отделов доминирующие роды и виды. Критерием отбора в эту группу являлось наличие этого вида или рода в количестве не менее 20 % от общей биомассы сообщества в не менее чем 5 точках отбора проб.

Гидрохимические определения производились по стандартным методикам (Строганов, Бузинова, 1980), использующим качественные реакции на те или иные ионы. Также по стандартным методикам измеряли содержание кислорода в воде (скляночный метод Винклера). Для определения водородного показателя использовали набор индикаторов: бромтимоловый синий, крезоловый красный и тимоловый синий.

Результаты лабораторного культивирования прудового фитопланктона с варьированием исходного соотношения концентраций азота и фосфора. Всего в опыте испытывалось пять уровней исходного отношения азота к фосфору - 2, 5, 20, 50, 100. Наблюдения за динамикой роста водорослей велись в течение 8 суток. Всё это время водоросли не испытывали пресса выедания.

Отношения, большие 5, преобразуют структуру альгоценоза в направлении роста биомассы зеленых (рис. 1). Кривая зависимости для представителей этого отдела имеет один пик, соответствующий самому интенсивному росту. Этот пик приходится на отношение азота к фосфору, равное 20. У диатомей и цианобактерий максимальная биомасса достигается при низких отношениях (2-5). Увеличение азотных добавок влечет за собой угнетение развития.

Сравнение поведения доминирующих видов и родов из этих отделов показывает, что кривая для зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda* практически полностью совпадает с кривой для всего отдела. Для диатомей *Stephanodiscus* и *Nitzschia* оптимальными являются отношения в диапазоне от 5 до 20. Наконец, синезеленая во-

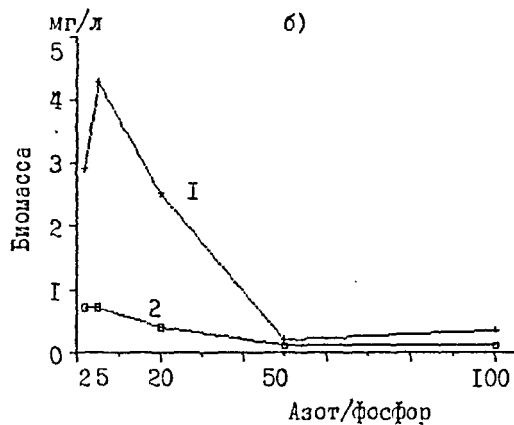
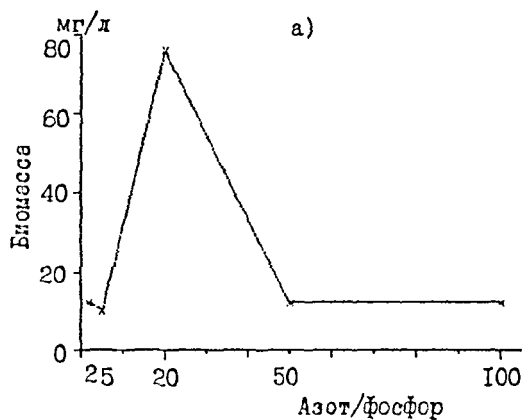


Рисунок I. Зависимость конечных абсолютных биомасс отделов фитопланктона от отношения азота к фосфору. а) - Зеленые, б) - Дiatомовые (I), Синезеленые (2)

доросль *Microcystis* наилучшим образом развивается при отношении $N:P = 2-5$. Более высокие соотношения выступают для нее в качестве ингибирующего фактора.

Самые крупные клетки зеленых обнаружены в колбе с отношением 20. При переходе к более высоким отношениям средние размеры снижаются, но всё же остаются большими, чем при отношениях 2 и 5. Отметим и повышение объема клеток диатомей при стократном превышении азотных концентраций над фосфорными в среде. Цианобактерии имеют монотонную тенденцию к снижению объемов клеток по мере роста отношения азота к фосфору.

Организмы, принадлежащие к среднему весовому классу 1-3 нг, занимают доминирующее положение в сообществе при отношениях 20 и 50, при более высоких и низких отношениях их относительная биомасса понижается. Более крупные клетки массой 3,2-10 нг наиболее обильны при отношении, равном 5. Представительность трех самых мелких размерных классов (менее 0.1 нг, от 0.1 до 0.3 нг и с 0.3 до 1 нг) падает при переходе от отношения 2 к отношению 50, однако при отношении, равном 100, они вновь занимают доминирующее положение.

Лабораторный опыт создал прецедент направленного регулирования таксономического состава такой сложной системы как природное многовидовое фитопланктонное сообщество. Поиск более широких сфер приложения нащупанных путей биогенного управления заставил нас ограничиваться стенками лабораторной колбы, а провести подобные испытания непосредственно в природном водоеме. Выбор в качестве опытного объекта рыбоводного пруда с поликультурой, включающей растительноядных рыб, вывел и на соответствующую цель оптимизации - доминирование в альгоценозе групп водорослей и, преобладающих в рационе рыб.

ГЛАВА III. РАЦИОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА МИНЕРАЛЬНОГО УДОБРЕНИЯ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ЭКОСИСТЕМУ РЫБОВОДНОГО ПРУДА.

Элементы существующих систем минерального удобрения рыбохозяйственных водоемов (лит. обзор).

По принятым нормативам в большинстве хозяйств в рыбоводные пруды вносятся азотно-фосфорные минеральные удобрения из расчета доведения концентраций азота до 2 мг/л, фосфора - до 0.5 мг/л. Удобрения вносят раз в 10 дней (иногда 2-3 раза в месяц) и в промежутках между удобрениями концентрации биогенных элементов имеют значения примерно на два порядка ниже указанных. Приведенный способ удобрения появился в качестве рекомендации в зарубежном опыте рыбоводства (Yashouv, 1959). В 60-е годы Г.Г. Винберг и В.П. Ляхнович (1965) способствовали распространению этого опыта в СССР. В 70-е годы эти нормативы нашли применение в прудовом рыбоводстве Астраханской области (Никонова, Горюнова, 1972).

Анализ некоторых экспериментальных работ по модернизации удобрительных мероприятий позволяет составить представление об отдельных элементах создаваемой рациональной системы удобрения.

Рассчитывая эффективность потребления биогенных элементов в прудах (отношение количества элемента в валовой продукции фито-планктона к его количеству в удобрениях), В.И. Кузьмичева (1970) обнаружила, что при соотношении азота и фосфора 5:1 и приведенных выше нормативах внесения азот усваивается в количестве 96-137 % от внесенного, в то время как фосфор только в количестве 52-90 %. О неэффективности внесения азота и фосфора в указанном соотношении свидетельствуют и другие работы (Наранов, 1952; Егорова, 1954; Сокольская, 1981; Ушакова, 1987).

Эффективность удобрения зависит также от частоты внесения минеральной подкормки. Основные преимущества учащения сформулированы в работах Г. М. Лаврентьевой (1985, 1986), исследовавшей процессы, происходящие в малых озерах. При однократном за сезон внесении удобрений в озерах преобладали синезеленые, а при многократном - хлорококковые водоросли. При дробном удобрении сезонная динамика среднесуточной первичной продукции водорослей оказывается выравненной в летний период и возрастает в период максимального роста рыб; на 70-80 % повышается выход рыбной продукции (пеладь) с 1 га озерной площади. При однократном внесении в рыбопродукцию переходило 0.6 % первичной продукции, при многократном же - 1.7 % (без изменения суммарного количества удобрений). Внесение каждой новой порции удобрений вызывает вспышку развития мелких, быстрорастущих форм (в основном зеленых, иногда диатомовых). Поэтому в том случае, когда удобрения вносятся часто, экосистема характеризуется высокой оборачиваемостью веществ и энергии. При разовом за сезон или редком удобрении в фитопланктоне преобладают крупные колониальные формы и оборачиваемость резко снижается. Существуют аналогичные данные об эффективности дробного внесения удобрений в прудовом хозяйстве (Мамонтова и др., 1961; Батенко, Бахтина, 1961; Morihira et al., 1986).

Весной, когда из-за слабого прогрева воды еще недостаточно велика первичная продукция, необходимо обеспечить не только ежесуточные рационы консументов, но и прогрессивное увеличение порождающей биомассы фитопланктона. Длительность лаг-фазы - периода, разделяющего начало внесения питательных субстратов и начало интенсивного деления клеток, - составляет 10-15 суток (Сокольская, 1981; Левич и др., 1986а). В отсутствие роста, однако, происходит интенсивное запасание биогенных элементов клетками (Левич и др.,

1986б). Поэтому внесение удобрений должно на 2-4 недели предв-
рять период бурного роста водорослей, который, в свою очередь,
должен наступить не позже момента посадки рыбы.

Избирательность в питании рыб-фитопланктофагов (лит. обзор).

Сведения, касающиеся селективности питания толстолобиков, доста-
точно противоречивы. Специфика пищеварительной системы толстоло-
биков заключается в процеживании планктонных организмов сквозь
фильтрующее сито, образованное жаберным аппаратом. Поэтому размер
отфильтрованных пищевых частиц определяется диаметром ячеей филь-
тровального аппарата. В этом смысле и понимается многими авторами
избирательность питания толстолобиков (Пушкарь, Стыгар, 1974;
Данченко, 1974; Вечканов, 1976; Константинов, Вечканов, 1980;
Smith, 1989). Существует и иная точка зрения: избирательное отно-
шение рыб зависит не только от размеров водорослей, но и от таких
факторов, как их форма, характер оболочки, вкус. По этим показа-
телям наименее качественной пищей признаются синезеленые водорос-
ли (Савина, 1968; Влияние синезеленых водорослей на обмен веществ
у рыб, 1973; Толачевский и др., 1975; Bitterlich, 1985). В то же
время, в литературе не содержится сведений о непригодности зеле-
ных водорослей для питания. Отсюда возникли основные направле-
ния, по которым строилась стратегия оптимизации структуры фитоп-
ланктонного сообщества.

Материалы и методы прудовых удобрительных экспериментов. На

основании выкладок, приведенных в обзоре литературы, и собствен-
ных исследований была разработана система удобрения прудов с по-
ликультурой рыб, главная задача которой - с помощью рационального
внесения минеральных удобрений создать достаточную кормовую базу
для растительноядных рыб за счет повышения биомассы фитопланкто-
на, сезонная динамика которой примерно совпадает с динамикой ин-

тенсивности нагула растительноядных рыб и зоопланктона; за счет преобладания в общей альгомассе предпочитаемых толстолобиками видов.

На основе максимально возможного учета трофических связей пруда разработан алгоритм расчета потребного количества вносимых веществ (рис. 2). Подставив в алгоритм специфические параметры, легко получить результат для конкретных условий хозяйствования.

Для расчетов использованы следующие формулы:

1) Количество фитопланктона, потребляемое отдельно белым и пестрым толстолобиками за сутки:

$$Г_{рыб} = m \cdot p \cdot Г_{рыб},$$

где m - штучная навеска рыбы, p - плотность рыб в пруду, $Г_{рыб}$ - суточный рацион толстолобиков по фитопланктону.

2) Количество фитопланктона, потребляемое в сутки зоопланктоном:

$$Г_{зоо} = b \cdot Г_{зоо},$$

где b - естественная плотность растительноядного зоопланктона, $Г_{зоо}$ - его суточный рацион.

3) Биомасса фитопланктона, порождающая его суточный прирост, идущий на потребление рыбами и зоопланктоном:

$$B = \frac{Г_{рыб}}{V_{роста}} + \frac{Г_{зоо}}{V_{отмир}}.$$

где $V_{роста}$ и $V_{отмир}$ - соответственно относительные скорости роста и отмирания фитомассы.

4) Суточный прирост фитопланктона, необходимый для наращивания его порождающей биомассы:

$$Г_{фито} = \frac{B_{конечная} - B_{начальная}}{\Delta t}.$$

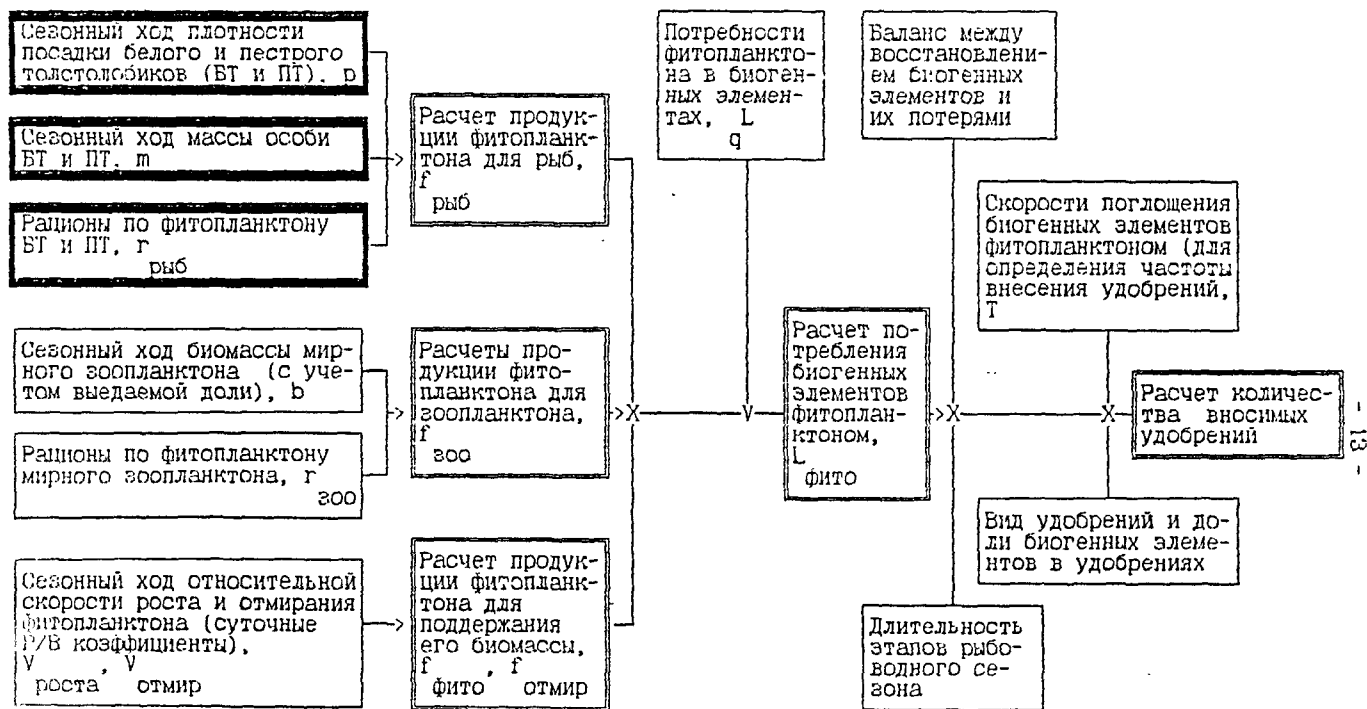


Рисунок 2. Блок-схема алгоритма расчета количества вносимых удобрений в рыбоводные пруды. Блоки с одинарной рамкой включают входные параметры алгоритма, выделенные блоки - входные рыбоводные характеристики, определяющие запланированный урожай ихтиомассы, блоки в двойной рамке - расчетные величины.

5) Общий суточный прирост фитопланктона:

$$r = r_{\text{рыб}} + r_{\text{зоо}} + r_{\text{фито}} + r_{\text{отмир}},$$

где $r_{\text{отмир}} = B \cdot V_{\text{отмир}}$ - количество перешедшего за сутки в детрит фитопланктона.

6) Количество биогенных элементов, потребленное фитопланктоном за сутки:

$$L_{\text{фито}} = r \cdot q^L,$$

где q^L - потребность единицы биомассы фитопланктона в субстрате L .

7) Величина $L_{\text{фито}}$ рассчитывается с размерностью $\frac{\text{кг элемента}}{\text{га сутки}}$.

Доза, задаваемая в одно внесение:

$$L_{\text{внес}} = L_{\text{фито}} \cdot T,$$

где T - интервал между внесениями в сутках, который равен 3.5, исходя из того, что пруд удобряется два раза в неделю.

Значения параметров, использованных при расчетах, взяты из литературы и из собственных опытов. Поскольку в течение сезона меняются навески рыб, плотности зоопланктона, скорости роста популяций, клеточные потребности водорослей, весь период вегетации разбивается на несколько временных интервалов (обычно 4 или 5) и расчет ведется по каждому из них в отдельности.

Таким образом, можно выделить четыре основных действующих элемента рациональной системы удобрения: повышенное в течение большей части сезона (с июня по сентябрь) отношение азота к фосфору во вносимых удобрениях (20-50), соответствующее соотношению потребностей в этих элементах массовых видов протококковых; увеличение частоты удобрения (2 раза в неделю), внесение ударной дозы удобрений перед зарыблением прудов для "разгонки" роста водо-

рослей с отношением азота к фосфору 4, равным отношению потребностей протококковых в период лаг-фазы; неравномерная по сезону динамика внесения веществ, согласованная с меняющейся биомассой рыб, зоопланктона и их рационами. Контрольные пруды удобряли по стандартной методике. А именно, в течение сезона раз в десять дней вносили равные дозы удобрений (примерно 20 кг/га азота и 5 кг/га фосфора, то есть с отношением азота к фосфору, равным 4) без весенней "разгонки". О результатах опытов судили, сравнивая динамику биомассы и среднесезонные биомассы отделов, порядков, доминирующих видов и размерных групп фитопланктона в опыте и контроле.

Прудовые опыты проводили на экспериментальном рыбозаводе Астраханского института рыбного хозяйства под Астраханью, в дельте Волги, в течение 3-х сезонов (с 1987 по 1989 г.). Использовали нагульные и выростные пруды, в которых выращивалась поликультура карпа, белого и пестрого толстолобиков. Определение численности и биомассы фитопланктона, измерение концентрации биогенных элементов осуществлялись по методикам, описанным в главе II.

Результаты прудовых опытов. Новая система удобрения благоприятно влияет на развитие представителей протококковых водорослей в нагульных прудах (рис.3 для опыта 1989 г.). Преимущество эксперимента над обычной системой по биомассе протококковых характерно и для двух других сезонов. Отметим, что эффект распределен по сезону неравномерно: стимулирование протококковых проявляется только летом, то есть именно тогда, когда отношение азота к фосфору достигает максимальных величин (20-50), что и приводит к наиболее значительным откликам. Очевидно, весенняя "разгонка" не приводит к ожидаемым эффектам роста биомассы протококковых в апреле-мае. Приведенные данные совпадают с данными других авторов о благопри-

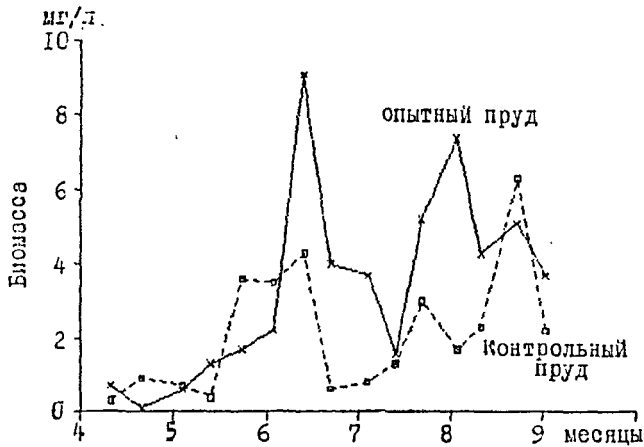


Рисунок 3. Динамика биомассы протококковых в нагульных прудах (1989 год).

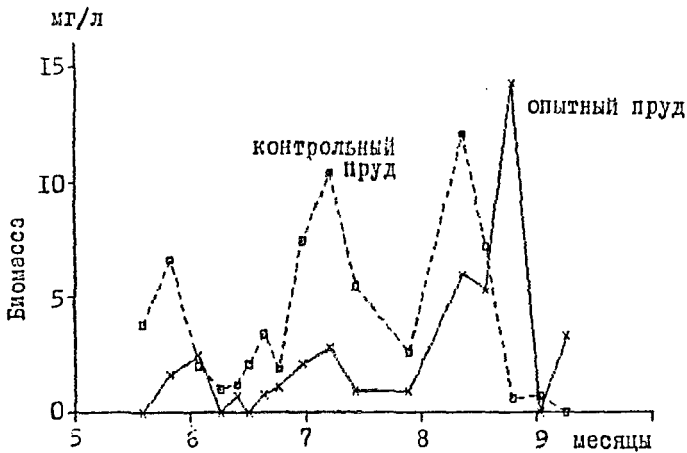


Рисунок 4. Динамика биомассы синезеленых в нагульных прудах (1987 год).

ятном влиянии повышенной азотной нагрузки, высокого отношения азота к фосфору, учащенного внесения минеральных ресурсов на рост протококковых (Ляхович, 1973; Schindler, 1977; Tilman, 1982; Лаврентьева и др., 1985, 1986). Среди более мелких таксономических единиц (видов, родов) наиболее чувствительны к новой системе удобрения, как нам представляется, виды *Chlorella* sp. и *Scenedesmus quadricauda*.

Биомасса синезеленых в нагульных прудах подавлялась все три года при помощи модификации удобрения (рис. 4 для опыта 1987 г.), чему опять-таки в наибольшей степени способствовали высокие отношения азота к фосфору (McQueen, Lean, 1987; Findley, Kazian, 1987; Pick, Lean, 1987 и др.). При этом большая биомасса синезеленых в опыте в основном определялась наличием некрупных форм (например, *Aphanothese*), тогда как нитчатых форм (род *Phormidium*), не пригодных для питания растительноядных рыб, было значительно меньше, чем в контроле.

Стимулирования или, наоборот, подавления развития клеток диатомовых не происходит (по крайней мере, если принимать в расчет весь отдел в целом). Однако такой род как *Melosira* практически регулярно имеет в опытных прудах биомассу больше, чем в контрольных. Видимо, в пределах этого отдела существует сильная физиологическая неоднородность видов в отношении потребностей в азоте и фосфоре.

В удобряемых по модифицированной схеме прудах растет и общая биомасса фитопланктона, что не противоречит выводам других авторов (Кабанова, Ломанов, 1985), которые считают, что общая продукция водорослей увеличивается с ростом соотношения азота и фосфора.

Увеличение соотношения биогенных элементов и учащение удоб-

рения в опытных нагульных прудах приводят к смене размерной структуры водорослевого сообщества в сторону повышения среднего размера особи протококковых, эвгленовых. Зарегистрировано снижение биомассы мелких (менее 0.1 нг) и увеличение биомассы средних (от 0.3 до 1 и от 1 до 3.2 нг) клеток в эксперименте. Более крупные фитопланктонные организмы весом 3.2-10 нг преобладают в контроле.

В опытных нагульных прудах отмечено более интенсивное развитие веслоногих и ветвистоусых ракообразных. Это означает, что зоопланктеры обладают сходной с растительноядными рыбами пищевой избирательностью (Гусынская, 1988; Hanazato, Yasuno, 1988). Поэтому увеличение биомассы зеленых предпочтительно как для толстолобиков, так и для растительноядных ракообразных.

Модифицированная система удобрения оказывает влияние и на гидрохимические показатели нагульных прудов. Так, в опытных водоемах по сравнению с контрольными постоянно повышен уровень содержания растворенного кислорода. В 1988 году в опытном пруду наблюдали сильный сдвиг pH в щелочную сторону. Вероятнее всего это явление было связано не с внесением удобрений, а с причинами климатического и физического характера. Хотя не исключено, что использование в качестве азотного удобрения вместо аммиачной селитры карбамида в весенний период понижает pH (Панченко, 1988), что и было доказано в 1989 году, когда внесение в апреле карбамида в экспериментальный пруд не привело к аномально высокому защелачиванию воды. Так или иначе, и в 1988 году кратковременный рост водородного показателя не повлиял отрицательным образом на состояние гидробионтов опытного пруда.

В опытных нагульных прудах практически постоянно оказывается выше как продуктивность по растительноядным рыбам, так и общая

рыбопродуктивность (толстолобики + карп) (таблица). Исключение составляет опыт 1989 г. Возможная причина более низкой продуктивности в экспериментальном пруду здесь кроется в эффекте последствия. Дело в том, что контрольный пруд в предыдущем, 1988 г., использовался, наоборот, как опытный и сохранил спустя год те плодородные качества, которые были заложены в него интенсификацией удобрения. Если исключить данные за 1989 год, то в среднем за два года общая рыбопродуктивность в опыте выше на 16 %, а по фитопланктофагам - на 19 %.

Таблица. Рыбопродуктивность опытных и контрольных прудов.

Рыбопродуктивность	1987 год		1988 год		1989 год	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
Нагульные пруды						
Белый толстолобик	6.9	4.8	10.6	8.9	3.9	6.7
Пестрый толстолобик	11.1	11.1	5.8	4.3	3.6	4.5
Растительная рыба	18.0	15.9	16.4	13.2	7.5	11.1
Общая рыбопродукт.	34.9	29.5	24.9	22.7	17.8	22.1
Выростные пруды						
Белый толстолобик	15.1	12.0	23.2	17.2	14.2	14.7
Пестрый толстолобик	6.3	3.2	2.7	3.8	3.8	2.9
Растительная рыба	21.4	20.2	25.9	21.0	18.0	17.6
Общая рыбопродукт.	45.2	45.3	46.3	42.6	40.0	29.4

Большинство описанных эффектов справедливы и для выростных опытных прудов. Исключение составляет отсутствие преобладания биомассы протококковых и зоопланктона в сравнении с контролем. В качестве объяснения этого феномена высказывается гипотеза, что в условиях высоких плотностей посадки личинок белого толстолобика последние вместе с годовиками (при разновозрастной посадке) создают избыточный по сравнению с нагульными прудами пресс выедания фитопланктона, в первую очередь представителей порядка протококковых как излюбленного корма. Поэтому видимая биомасса клеток,

даже при высокой первичной продукции, оказывается ниже, чем в контроле и чем в нагульных прудах. В пользу данного предположения свидетельствуют рыбоводные показатели выростных прудов (таблица): модифицированной системе удобрения соответствует большая рыбопродуктивность (в среднем за три года испытания общая рыбопродуктивность понижена на 12 %, по растительным - на 11 %).

ГЛАВА IV. ПОИСК СОПРЯЖЕННЫХ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ КОМПОНЕНТАМИ ЭКОСИСТЕМЫ РЫБОВОДНОГО ПРУДА ПРИ ПОМОЩИ МНОГОМЕРНОГО ДЕТЕРМИНАЦИОННОГО АНАЛИЗА

В результате работы было включено выявление закономерных взаимообусловленных связей между различными химическими и биологическими переменными экосистемы пруда безотносительно к тому, был ли он опытным или контрольным в смысле применявшейся системы удобрения, посредством детерминационного анализа как метода статистической обработки данных (Чесноков, 1982; Замолотчиков и др., 1992). Конкретно, определялась степень сопряженности между высокой рыбной продукцией с одной стороны и количеством внесённых удобрений, концентрацией минеральных элементов в воде, их соотношением, содержанием растворённого кислорода, абсолютной и относительной биомассой таксонов фитопланктона и зоопланктона - с другой. Для подготовки ввода данных в систему детерминационного анализа весь массив значений для каждой переменной был разделен на два условных класса - "мало" и "много". Разбиение в каждом случае происходило так, чтобы в каждом классе оказалось не менее четырех и не более восьми значений. При этом граница между классами "мало" и "много" для каждой конкретной переменной принималась исходя из гидрохимических нормативов для рыбоводных прудов, а также из

общих представлений о том, какая биомасса фито - и зоопланктона считается высокой, а какая - низкой. Программа позволяет вычислить частоту совпадения рыбопродуктивности в классе "много" (объясняемая переменная) с любой другой (объясняющей) переменной отдельно в классах "много" и "мало". Отбор значимых сопряженностей проводился по критерию существенности.

Формальный анализ данных в целом подтверждает большинство описанных в главе III закономерностей: высокая продуктивность по растительным рыбам связана с перераспределением таксономической структуры фитопланктона в сторону преобладания протококковых и зелёных в целом и снижения роли синезелёных, с повышением биомассы зоопланктона в первую очередь за счёт копепод и кладоцер, с достаточной азириванностью воды, с высоким фоном минерального азота и высоким соотношением азота и фосфора, достигаемым соответствующим подбором количеств удобрений. Вместе с тем обнаружены и некоторые новые эффекты. Среди них - неодинаковый вклад в рыбопродуктивность конечной навески и выживаемости рыбы, влияние водородного показателя на общую рыбопродуктивность, независимость продуктивности по пёстрому толстолобику от количества фитопланктона (по крайней мере, от его видимой биомассы) и др.

Таким образом, модифицированная система минерального удобрения, главными элементами которой, с нашей точки зрения, стали повышенное отношение азота к фосфору во вносимых в воду субстратах и увеличенная частота внесения, приводит к существенной перестройке структуры альгоценоза, которая, в свою очередь, становится вероятной причиной роста рыбной продукции.

ВЫВОДЫ

1. Структуру фитопланктона можно искусственно менять путем добавок в среду основных лимитирующих субстратов (азота и фосфора) в определенных количественных пропорциях. Повышенные отношения азота к фосфору (20-50), равные или близкие к отношению потребностей доминирующих видов протококковых, стимулируют развитие этого таксона при лабораторном накопительном культивировании и создают вероятность доминирования протококковых в прудах. Низкие отношения (4-10) более благоприятны для синезелёных.

2. С изменением структуры фитопланктона в указанном направлении увеличивается вторичная продукция растительноядного зоопланктона, главным образом, колепод и кладоцер.

3. На таксономический, а также на размерный состав фитопланктона, влияет периодичность внесения в питательную среду кормовых ресурсов. Учащение удобрения рыбоводных прудов до двух раз в неделю способствует развитию видов протококковых и клеток средних размерных классов (0.3-1 мг и 1-3.2 мг).

4. Более равномерное по сезону распределение аллохтонных биогенных ресурсов при учащенном удобрении способствует улучшению кислородного режима пруда за счет снижения эффекта эвтрофирования.

5. Повышение продукции растительноядных рыб в прудах Астраханской области связано с доминированием в альгоценозе видов протококковых, вольвоксовых, эвгленовых, которые являются здесь излюбленной пищей для толстолобиков, а также с ростом концентрации растворенного в воде кислорода.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Булгаков Н.Г., Горщикова Е.И., Ревкова Н.В. Использование ионоселективных электродов при культивировании планктонных водорослей // Биол. науки. 1985. N 11. С.105-109.

2. Ревкова Н.В., Булгаков Н.Г., Левич А.П. Сравнение роста четырёх видов планктонных водорослей в моно- и поликультурах и попытка расчёта видовой структуры // Биол. науки. 1985. 11 с. (рукопись депонирована в ВИНТИ. N 7259-B85).

3. Левич А.П., Ревкова Н.В., Булгаков Н.Г. Процесс "потребление - рост" в культурах микроводорослей и потребности клеток в компонентах минерального питания // Экологический прогноз. М.: Изд-во МГУ, 1986. С.132-139.

4. Булгаков Н.Г., Левич А.П., Саломатина Т.В. Гидробиологическое состояние рыбоводного пруда в результате учащенного внесения минеральных удобрений // Сб. трудов ГосНИОРХ. 1988. Вып. 280. С. 143-149.

5. Булгаков Н.Г. Светозависимые характеристики роста микроводорослей // Биол. науки. 1990. N 7. С.58-64.

6. Левич А.П., Худоян А.А., Булгаков Н.Г., Артюхова В.И. О возможности управления видовой и размерной структурами сообщества в экспериментах с природным фитопланктоном *in vitro* // Биол. науки. 1992. N 7. С.17-23.

7. Булгаков Н.Г., Левич А.П., Никонова Р.С., Саломатина Т.В. О связи между экологическими параметрами и продукционными показателями выростного рыбоводного пруда // Вестник МГУ. Серия биол. 1992. N 2. С.57-62.

8. Levich A.P., Bulgakov N.G. Regulation of species and size composition in phytoplankton communities *in situ* by N:P ratio // Russian J. of Aquatic Ecology. 1992. N 2. P.149-159.

9. Левич А.П., Булгаков Н.Г. О возможности регулирования видовой структуры лабораторного альгоценоза // Известия РАН. Серия биол. 1993 (в печати).