

Primary production and consumption of organic matter by zooplankton in the Curonian Lagoon during the period of water de-eutrophication

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGYAleksandrov S.V.^{1*}, Semenova A.S.^{2,3} ¹ Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, 36 Nakhimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia² Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Atlantic Branch ("AtlantNIRO"), 5, Dm. Donskogo St., Kaliningrad, 239029, Russia³ Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, 109, Borok, Yaroslavl Oblast, 152742, Russia

ABSTRACT. The Curonian Lagoon is a waterbody with intensive development of freshwater phytoplankton and zooplankton species. The article considers the features of long-term dynamics of chlorophyll, phytoplankton production, structure, abundance, biomass, and ration of zooplankton. Cyanobacteria and diatoms dominate in phytoplankton, while crustaceans (Cladocera by biomass) predominate in zooplankton, among which filter feeders predominate (80-90%). Since 2019, there has been no "hyperbloom" of water, the abundance (chlorophyll) and primary production of phytoplankton have significantly decreased, as a result of which the trophic status of the lagoon has lessened to the eutrophic level. The amount of organic matter formed by phytoplankton was ~1000 kcal/(m³·year). The cessation of water "hyperbloom" and a sharp decrease in phytoplankton abundance led to a comparable decrease in the biomass and ration of zooplankton in 2019. In subsequent years (2020-2022), an increase in the biomass and ration of zooplankton was observed, which may have been the result of adaptation to changes in the structure and productivity of phytoplankton and zooplankton. A significant increase in ration, along with the intensive development of large-sized cladocerans, characterizes the effective use of phytoplankton production (up to 60-90%) after cessation of water "hyperblooms".

Keywords: primary production, chlorophyll, water blooms, zooplankton, ration, trophic status

For citation: Aleksandrov S.V., Semenova A.S. Primary production and consumption of organic matter by zooplankton in the Curonian Lagoon during the period of water de-eutrophication // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 5. - P. 1140-1157. DOI: [10.31951/2658-3518-2025-A-5-1140](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-5-1140)

1. Introduction

Primary production is the basis for subsequent stages of bioproductivity, and phytoplankton makes the greatest contribution to it, especially in highly eutrophic water bodies. Quantitative studies of the intensity of production processes, primarily the primary production of plankton, served as the "main axis" around which the modern system of the trophic typology of the water bodies began to be built. Zooplankton is the most important consumer of organic matter produced by phytoplankton, the role of which can vary depending on the trophic level of the water body and the composition of the plankton. A decrease in the external and internal nutrient load can determine the level of primary production of phytoplankton and subsequent changes in the food web, which makes it relevant to study the functioning of zooplankton during the period of de-eutrophication of waters.

The Curonian Lagoon is a large, shallow lagoon (area 1584 km², volume 6.2 km³, depth 3.8 m), which is separated from the sea by a narrow sandy spit (Curonian Spit). Due to the significant runoff of the Neman River and a small influx of brackish waters from the Baltic Sea, the water in most of the water area is fresh (~0.2‰), and only at the sea strait does the salinity reach 2-3‰, so the lagoon can be classified as a freshwater body. The catchment area is located in densely populated areas, mainly Belarus and Lithuania, and for a long period, large volumes of nutrients entered the lagoon annually (Vybernaite-Lubiene et al., 2018), which led to significant eutrophication of the waters. As a result, highly productive freshwater communities of planktonic and benthic organisms, characteristic of eutrophic waters, were formed in the lagoon ecosystem (Olenina, 1998; Naumenko, 2009; Dmitrieva and Semenova, 2011). The consequence of water eutro-

*Corresponding author.

E-mail address: hydrobio@mail.ru (S.V. Aleksandrov)

Received: August 08, 2025; **Accepted:** September 28, 2025;

Available online: October 31, 2025

© Author(s) 2025. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



phication over the past decades was the summer-autumn (from June-July to September-October) intensive development of Cyanobacteria, reaching the level of "hyperbloom" of water (Aleksandrov and Smirnova, 2023; Dmitrieva et al., 2024; Vaičiūtė et al., 2021). The abundance (biomass and chlorophyll *a*) and primary production of phytoplankton in the Curonian Lagoon corresponded to the hypertrophic status (Aleksandrov and Gorbunova, 2012; Aleksandrov and Kudryavtseva, 2023). A decrease in external nutrient load occurred in the 1990s–2010s, primarily for phosphorus (Vybernaite-Lubiene et al., 2018). Assessments of the productivity and trophic status of the Curonian Lagoon cover the period up to 2015, but studies in recent years have shown that after 2018 there was a sharp decrease in the abundance of phytoplankton and water blooms as a result of changes in hydrochemical conditions in the Curonian Lagoon (Aleksandrov, 2025; Dmitrieva et al., 2024). This may result in a decrease in the biological productivity of waters and changes in the trophic web of the lagoon ecosystem.

The aim of the work was to obtain modern characteristics of the abundance (chlorophyll) and production of phytoplankton simultaneously with the structure, abundance and ration of zooplankton for comprehensive assessment of the production of organic matter and the efficiency of its use in the plankton of the Curonian Lagoon.

2. Materials and methods

The studies were carried out in open area at 6-10 standard stations located in the southern and on the border with the northern part of the Curonian Lagoon within the Russian waters (Fig. 1). Samples were collected from March/April to October/November. During the period 2020-2022, 5-9 surveys were carried out annually, covering all seasons. In 2019, only 2 full surveys were carried out (July, August), therefore, for other seasons (March-November), data from 7 observations at 1 station near the Curonian Spit were additionally used.

Primary production of phytoplankton were measured using the oxygen modification of the light-and-dark bottle technique at 4 horizons of the photic zone, according to (Aleksandrov, 2010; Methods..., 2024). The data obtained by the oxygen method were converted to carbon units using the coefficient 3.15 mg O₂/mg C (Methodological..., 1981). For conversion to energy units, 1g of phytoplankton carbon was accepted equal to 10.7 kcal (Boulion, 1994).

Water samples for chlorophyll *a* were collected at 3 horizons (surface, boundary of the photic zone, bottom (~3.5-4.5 m) and determined by the extraction spectrophotometric method based on the standard technique and equations (Jeffrey and Humphrey, 1975).

Zooplankton samples were collected with Niskin bathometer (volume 5 l) at 3 horizons (surface, middle, bottom) and washed onto a sieve gas no. 70 (68 μm) to obtain an integral sample for each station. Zooplankton biomass was calculated based on the size structure and abundance, the ration - as the sum of produc-



Fig.1. Map of sampling stations in the Curonian Lagoon.

tion, expenditure on metabolism and undigested food for each size group (Monakov, 1998; Semenova and Aleksandrov, 2009). According to the type of feeding, zooplankton was divided into filter feeders, predators and species with mixed nutrition. The feeding of species with mixed type of feeding was distributed equally between filter feeders and predators. It was assumed that assimilation efficiency for herbivorous zooplankton was 60%, for predatory zooplankton - 80%, half of the ration of omnivorous copepod species at stages IV-VI was supplied by plant food, and the other half by animal food, the ration of nauplius and I-III copepodite stages consisted only of plant food. When calculating the production for Cladocera $K_2=0.68$, for Copepoda $K_2=0.25$, Rotifera $K_2=0.45$. When calculating the metabolic rate, an oxycaloric coefficient of 4.86 cal/mlO was used (Methodological..., 1984; Methods..., 2024; Ivanova, 1985; Monakov, 1998; Semenova and Aleksandrov, 2009).

Taking into account the shallow depth of the Curonian Lagoon (average 3.8 m) and the mixing of water with plankton to the bottom, the averaged data for the water column (in m³) on chlorophyll *a* and zooplankton were used. The averaged values for each survey of the studied indicators were applied for the analysis, taking into account the location of the stations in the southern part of the Curonian Lagoon, with weakly spatial differences in environmental conditions.

Primary production during the ice-free period was estimated by the numerical integration method and taken as annual, since under-ice photosynthesis is almost absent. The average annual values of chlorophyll and primary production, abundance, biomass and ration of zooplankton were calculated taking into account the duration of the ice-free period in the Curonian Lagoon (250-365 days in different years).

3. Results and discussion

3.1. Abundance (chlorophyll) and production of phytoplankton and trophic state of waters

The Curonian Lagoon is a closed-type lagoon and is one of the most highly eutrophic water bodies in temperate latitudes, where intensive water blooms were observed over a long period of research (from the 1980s to the 2010s). The maximum development of phytoplankton, corresponding to the highest concentrations of chlorophyll *a*, occurs in the summer and autumn (July-October), when freshwater species of cyanobacteria dominate (*Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komarek, *Microcystis aeruginosa* (Kutzing) Kutzing, *Limnothrix redekei* (Goor) Meffert and other species), as well as diatoms (Olenina, 1998; Pilkaitytė and Razinkovas, 2006; Aleksandrov and Dmitrieva, 2006; Dmitrieva and Semenova, 2011; Dmitrieva et al., 2024).

“Hyperbloom” of waters (chlorophyll *a* > 100 mg/m³) was observed during the summer (July-September) almost every year in the 1990s - 2010s (Aleksandrov et al., 2018; Aleksandrov and Kudryavtseva, 2023;). The last “hyperbloom” of water was observed in 2018 (Vaičiūtė et al., 2021). A consequence of such intensive development of phytoplankton was very high primary production, which varied from 373 to 668 g C/(m²·year) according to published data for the period 2001-2015. There was a trend towards an increase in primary production from 487 to 555 gC/(m²·year) on average for 2001-2005 and 2011-2015 (Aleksandrov and Kudryavtseva, 2023). Primary production, as well as the abundance of phytoplankton (chlorophyll *a*) corresponded to the maximum values in aquatic ecosystems and characterized the Curonian Lagoon as hypertrophic water body.

Significant changes in phytoplankton abundance and algae bloom intensity occurred in 2019–2022, when hyperblooms ceased to be observed in summer and autumn (chlorophyll *a* < 50–70 mg/m³). The average chlorophyll *a* values for the ice-free period sharply decreased to 25-37 mg/m³ (Table 1; Fig. 2). There are no published data on phytoplankton in the open waters of the lagoon for this period, although observations in the coastal zone show that the intensity of cyanobacteria development decreased significantly in 2019-2021 (Dmitrieva et al., 2024). The decrease in phytoplankton abundance was due to a significant change in hydrochemical conditions in summer (decrease in phosphorus

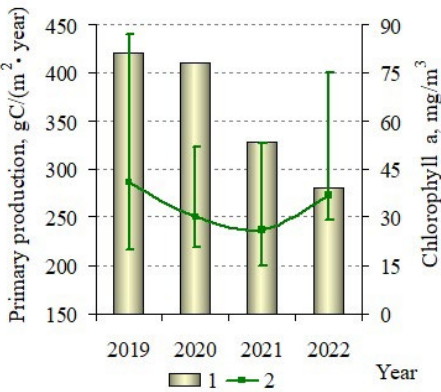


Fig.2. Primary production (1) and chlorophyll *a* (2) (average for the ice-free period and the range of variability for individual months of observations).

concentrations by 2-3 times, N:P from <16 to ~30-50), which were no optimal for cyanobacteria (Aleksandrov, 2025). Such changes were probably the result of a multiple decrease in the external nutrient load of phosphorus in the 1990s-2010s (Vybernaite-Lubiene et al., 2018). As a result, the concentration of chlorophyll *a* during the ice-free period in 2019-2022 (34 mg/m³) decreased almost twice compared to the previous period (59 mg/m³ in 2015-2018). The observed values were borderline between the eutrophic and hypertrophic states (conditional boundary of 25-35 mg/m³ on average during the ice-free period, 75-100 mg/m³ maximum) (Hakanson and Boulion, 2001; OECD, 1982).

After the cessation of the “hyperbloom” of waters, the primary production of phytoplankton in 2019-2020 was initially quite high (~400 gC/(m²·year)), which corresponded to the minimum level observed previously (2000-2015) (Aleksandrov and Gorbunova, 2012; Aleksandrov and Kudryavtseva, 2023). It significantly decreased by 20-30% (to ~300 gC/(m²·year)) in the following years (2021-2022) (Table 1; Fig. 2). According to the classifications of lakes, lagoons and estuaries (Hakanson and Boulion, 2001; Wasmund et al., 2001), the primary production of phytoplankton in 2019-2020 decreased to the borderline level between the eutrophic and hypertrophic state (conditional boundary ~400-450 gC/(m²·year)), and in recent years (2021-2022) corresponded to the eutrophic state. Such a significant decrease in primary production and phytoplankton abundance (chlorophyll *a*) can be characterized as de-eutrophication of the waters of the Curonian Lagoon ecosystem.

Table 1. Indicators of phytoplankton and zooplankton development in the Curonian Lagoon during the ice-free period

Indicator	Year of research			
	2019	2020	2021	2022
Primary production, gC/(m ² ·year)	420	410	329	280
Primary production, kcal/(m ² ·year)	1183	1154	926	788
Chlorophyll <i>a</i> , mg/m ³	41	30	26	37
Abundance of zooplankton, thousand ind./m ³	375	314	189	356
Biomass of zooplankton, g/m ³	1,14	2,31	5,10	5,87
Ration of zooplankton filter feeders, kcal/(m ³ ·year)	132	311	588	732
Ration of zooplankton filter feeders, kcal/(m ³ ·day)	0,43	0,85	2,15	2,13
Primary production / ration of zooplankton filter feeders, %	11,2	26,9	63,5	92,9

The consequence of such changes was a significant decrease in the amount of organic matter produced by phytoplankton that could enter the food web of the lagoon ecosystem. An average of ~ 1200 kcal/(m³·year) was produced per unit volume (m³) of the Curonian Lagoon (taking into account the average depth of 3.8 m) in 2019-2020 and it significantly decreased to ~ 800 -900 kcal/(m³·year) in 2021-2022 (Table 1; Fig. 2).

3.2. Abundance and biomass of zooplankton

Hydrological conditions and the high bioproductivity of the lagoon ecosystem determine the species composition and the main structural and functional characteristics of the zooplankton in the Curonian Lagoon, which are typical for freshwater eutrophic water bodies (Naumenko, 2009; Dmitrieva and Semenova, 2011; Dmitrieva et al., 2024). Freshwater species dominate in the Curonian Lagoon. Zooplankton consisted of 58 species, half of which were Rotifera, and Cladocera and Copepoda were approximately in equal proportions (15 and 17 species) in the period 2019-2022. Twelve species dominated by biomass in different months, including 5 species of Cladocera and 4 species of Copepoda (Table 2). Among them, *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus graciloides* and *Mesocyclops leuckarti* could be present in the complex of dominant species in all months from April to October. Other species of Cladocera (*Bosmina coregoni thersites*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Leptodora kindtii*) developed intensively in the warm period (July-September), while rotifers and the copepod *Cyclops kolensis* could form a large share of the biomass in spring and autumn. In the seasonal dynamics of zooplankton development, Rotifera formed the basis of the abundance in spring and autumn, while Cladocera and Copepoda dominated in summer. The biomass was mainly formed by Cladocera

(*Daphnia galeata*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma mongolianum* and others) typical of eutrophic water bodies, which make up 70-90% of the zooplankton biomass in summer and autumn, and Copepoda (*Cyclops kolensis*, *Mesocyclops leuckarti*) dominated only at the beginning of spring (March-April).

There is interannual variability in the complex of dominant species in terms of abundance and biomass. In 2019, the largest proportion of the abundance (33%) was made up of rotifers *Keratella cochlearis*, the proportion of which decreased in subsequent years, to minimum in 2022 (8%). The dominant rotifer species accounted for $\sim 60\%$ of the average annual abundance of zooplankton in 2019-2020, while in 2021-2022 this value decreased to $\sim 30\%$. On the contrary, the proportion of copepods *Mesocyclops leuckarti* increased significantly (from 8-10 to 17%) in 2021 and *Cyclops kolensis* (from 1-4 to 13%) in 2022 (Fig. 3a).

The most significant change in the zooplankton community structure was a sharp decrease in the abundance of the cladocera *Daphnia galeata* in 2019, which usually dominates the Curonian Lagoon. *Daphnia* was abundant only in May 2019, and was practically absent from June to October 2019 (0-4% of biomass), whereas in 2020-2022 it could form up to 70-90% of the zooplankton biomass during these months. Its biomass on average for 2019 amounted to only 0.13 g/m³ or 8% of the zooplankton biomass, in 2020 it increased by an order of magnitude (1.62 g/m³ and 49%), reaching maximum in 2022 (4.76 g/m³ or 44%). With low biomass of *Daphnia galeata* and Cladocera in general in 2019, a significant share of the zooplankton biomass in 2019 was formed by copepods *Eudiaptomus graciloides* (25%) and *Mesocyclops leuckarti* (18%), the proportion of which decreased by 2-3 times in subsequent years (Fig. 3b). In 2022, along with *Daphnia galeata*, the abundance of other cladocerans increased significantly - *Bosmina coregoni thersites* (from 0.01-0.18 g/m³,

Table 2. The dominant zooplankton species (by biomass) in the Curonian Lagoon in 2019-2022.

Taxonomic group / species	Month						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Cladocera							
<i>Bosmina coregoni thersites</i> Baird, 1857				+	+	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> O.F. Müller, 1776				+	+		
<i>Daphnia galeata</i> Sars, 1863	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diaphanosoma mongolianum</i> Ueno, 1938				+	+		
<i>Leptodora kindtii</i> Focke, 1844				+	+	+	
Copepoda							
<i>Acanthocyclops</i> sp. Kiefer, 1927					+		
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901	+	+					+
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lilljeborg, 1888	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus, 1857	+	+	+	+	+	+	+
Rotifera							
<i>Asplanchna herricki</i> de Guerne, 1888						+	
<i>Keratella quadrata</i> Müller, 1786	+	+					
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	+						

1-5% in 2019-2021 to 0.96 g/m³ and 10%) and *Diaphanosoma mongolianum* (from 0.09-0.22 g/m³ and 3-8% in 2019-2021 to 0.99 g/m³ and 10%). In addition, a intensive development of the large rotifer *Asplanchna herricki* (1.07 g/m³ or 11%) was noted, which was practically absent in previous years. Thus, significant differences were observed in the studied period between 2019, when rotifers dominated the zooplankton abundance and copepods in the biomass, and 2022, when the proportion of rotifers decreased in abundance and the abundance of cladocerans increased significantly.

The species with the filtration type of feeding prevailed in abundance and biomass of zooplankton (90% and 78% on average for 2019-2022). The main dominant species with filter feeding type were *Daphnia galeata*, as well as *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma mongolianum* and *Eudiaptomus graciloides*. The second most important group were species with a mixed feeding (9 and 19% on average for 2019-2022), and predators accounted for <1% in abundance and 3% in biomass. Among the species with a mixed feeding, *Mesocyclops leuckarti* prevailed. The most abundant predatory species was *Leptodora kindtii*. When the abundance of the dominant filter-feeding species *Daphnia galeata* decreased sharply in 2019, the proportion of species with mixed feeding increased in zooplankton (up to 36% by biomass), primarily due to the large species *Mesocyclops leuckarti*, which then formed 18% of the biomass. The proportion of predators *Leptodora kindtii* was also higher (4% by biomass). In subsequent years (2020-2022), the proportions of biomass of species with mixed feeding and predators decreased by 2-3 times (Fig. 4).

With sharp decrease in the phytoplankton abundance (chlorophyll *a* by 2 times) in 2019, the zooplankton biomass also significantly decreased (up to 3 times) compared to that observed in previous years of "hyper-blooming" (on average 270 thousand ind./m³ and 3.1 g/m³ in 2015-2018) in the Curonian Lagoon. Such a significant decrease in biomass was due to the very weak development of the main dominant zooplankton species *Daphnia galeata* in this year (0.13 g/m³ on average for April-October 2019), the biomass of which in 2015-2018 was 2.2 g/m³. (Fig. 3, 5). In subsequent years (2020-2022), zooplankton biomass increased, primarily due to the intensive development of *Daphnia*, as well as other cladocerans (*Bosmina coregoni* *thersi*tes, *Diaphanosoma mongolianum*) and the large rotifer *Asplanchna herricki*.

The abundance of zooplankton, despite the decrease in biomass in 2019, on the contrary, in 2019, 2020, 2022 remained at a high level (314-375 thousand ind./m³), comparable to previous years. Such high abundance was due to the abundant development of small rotifers (genus *Keratella* in 2019-2020, *Polyarthra vulgaris* in 2020, 2022), cladocera *Chydorus sphaericus* in 2022. The abundance of zooplankton was lower in 2021, when these species developed poorly, with large biomass of *Daphnia galeata* (Fig. 3, 5).

In 2022, despite the minimum level of primary production (280 gC/(m²·year) or 788 kcal/(m³·year)), corresponding to eutrophic waters, the quantitative

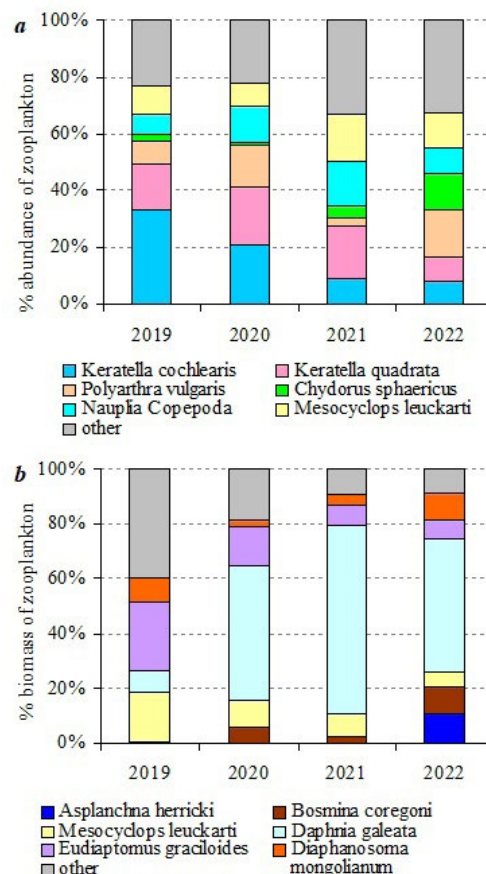


Fig.3. Composition of zooplankton species dominant in abundance (a) and biomass (b) in 2019-2022.

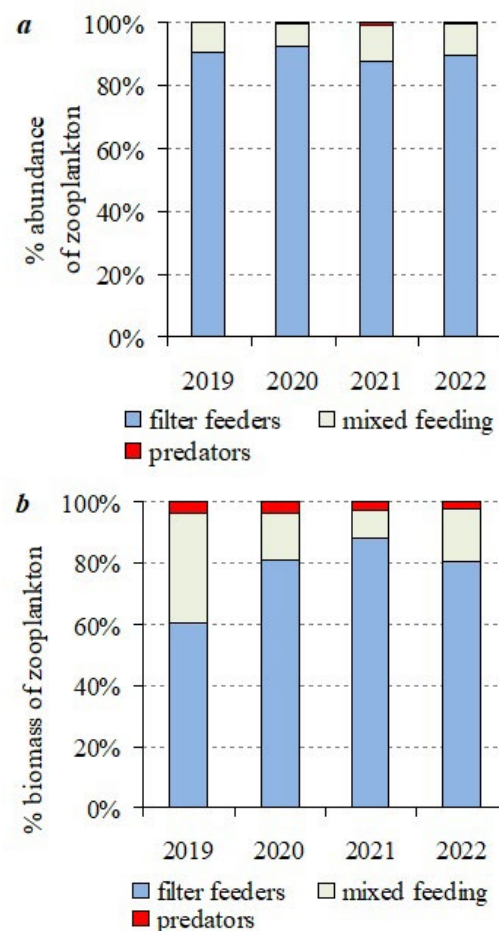


Fig.4. The proportion of zooplankton with different types of feeding in abundance (a) and biomass (b).

development of zooplankton reached maximum (356 thousand ind./m³ and 5.87 g/m³), which was observed during the previous period of water "hyperbloom" (Fig. 2, 5). Such high values abundance and biomass of the zooplankton were determined by the intensive development Cladocera (large-sized *Daphnia galeata* and others species), the biomass and abundance of which reached a maximum.

The inverse relationship was observed between the annual primary production and the average zooplankton biomass (correlation coefficient $r = -0.98$), while there was no such relationship with the zooplankton abundance ($r = 0.24$) in 2019-2022. On the contrary, direct relationship was observed between the average for year values of the chlorophyll *a* and zooplankton abundance ($r = 0.92$) and was absent for the biomass ($r = -0.30$). Such dependencies were obtained for a short period (4 years), but reflect the close relationship between phytoplankton and zooplankton in the Curonian Lagoon during this period.

Such abrupt changes in the structure, abundance and biomass of zooplankton in recent years may have been the result of its adaptation to changes in the abundance and productivity of phytoplankton, including changes in the composition and abundance of algae species available to filter-feeding species.

3.3. Consumption of primary production by zooplankton

According to the available data for the period of "hyperbloom" of waters (2001-2002), the average values of zooplankton ration and its consumption of primary production during the ice-free period were (1.1-1.3 kcal/(m³·day) and 17-21%) (Semenova and Aleksandrov, 2009). During the period of «hyperbloom» of water in the Curonian Lagoon and other hypertrophic water bodies, zooplankton may not consume a significant part of the phytoplankton due to the predominance of large filamentous cyanobacteria inaccessible to filtering (in particular *Aphanizomenon flos-aquae*), which could make up to 40-90% of the phytoplankton biomass (Bernardi and Giussani, 1990; Semenova and Aleksandrov, 2009).

There was no "hyperbloom" of waters in 2019 and the abundance of phytoplankton significantly decreased, but large filamentous cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae*, *Planktothrix agardhii*, *Limnothrix redekei* continued to be dominant in phytoplankton (Aleksandrov, 2025; Dmitrieva et al., 2024). At the same time, there was a multiple decrease in zooplankton biomass (by 3 times) and comparable decrease in the ration of filter-feeding species compared to that observed in previous years of the "hyperbloom" (on average 420 kcal/(m³·year) or 1.5 kcal/(m³·day) in 2015-2018) (Table 1; Fig. 6). The decrease in the biomass and ration of zooplankton was due to the extremely weak development of the main dominant filter-feeding species, the cladocera *Daphnia galeata*. No direct influence of factors associated with water eutrophication or other environmental conditions on such sharp decrease in the abundance of this species in 2019 was established and interannual

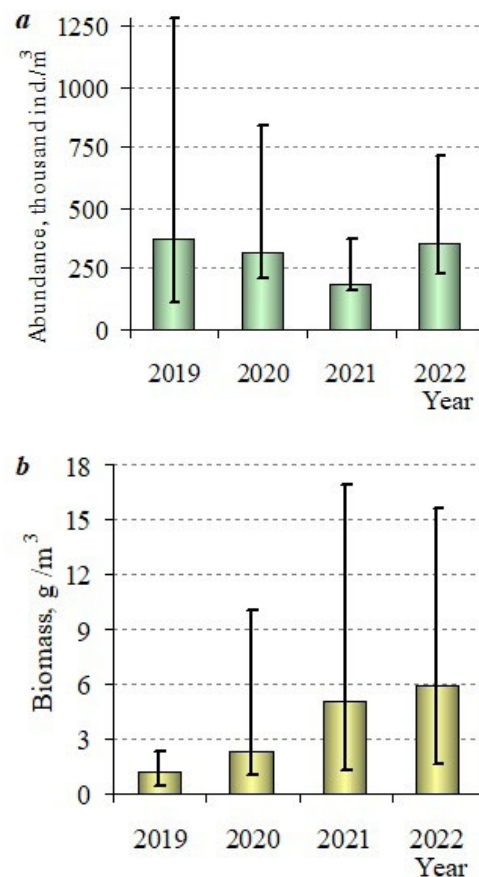


Fig.5. Abundance (a) and biomass (b) of zooplankton in the Curonian Lagoon (average for the ice-free period and the range of variability for individual months of observations).

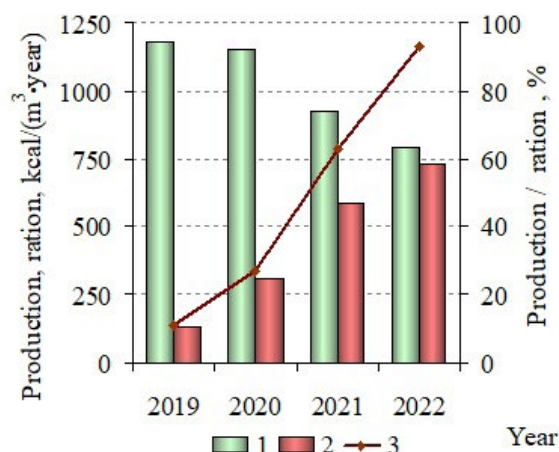


Fig.6. Primary production (1), ration of filter-feeding species of zooplankton (2) and their ratio (3) in the Curonian Lagoon.

dynamics may be taking place. However, the predominance of smaller organisms in zooplankton (rotifers of the genus *Keratella*, cladoceran *Diaphanosoma mongolianum*, copepods *Eudiaptomus graciloides*, etc.) instead of *Daphnia galeata* led to the fact that the part of consumed primary production was also minimal (11%). Communities with a predominance of large cladocerans *Daphnia galeata* are characterized by a significantly wider size range of feeding algae and the rate of their consumption (Cyr and Curtis, 1999). Significant part

of phytoplankton organisms (primarily cyanobacteria), which form the bulk of the primary production, was not used in 2019, so the ratio of ration to primary production was even lower than the average in the years "hyperbloom" of the Curonian Lagoon.

In subsequent years (2020-2022), the biomass of zooplankton increased significantly, including *Daphnia*, and the ration of filter-feeding zooplankton species increased sharply, as a result of change in the structure of dominant species in phytoplankton and zooplankton. According to published data on phytoplankton (Dmitrieva et al., 2024), along with a decrease in the abundance of cyanobacteria in 2020, there was change in the dominant species, in particular, the largest colonial organisms of cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* were practically absent, which previously formed extensive "blooming spots". At the same time, large cladocerans *Daphnia galeata* dominated (~40-50% of biomass) in zooplankton in 2020-2022, having the ability to filter wider range of phytoplankton.

As a result, in 2020, primary production remained the same as in 2019 (~400 gC/(m²·year), but the zooplankton ration more than doubled (311 kcal/(m³·year), 0.85 kcal/(m³·day). The proportion of consumed primary production also increased to 27%, although it remained at the level observed in hypertrophic water bodies (Table 1; Fig. 6).

In 2021-2022, with a significant decrease in primary production (20% and 33%), zooplankton biomass doubled. It is possible that a decrease in water "hyperbloom", including potentially toxic cyanobacteria, created favorable conditions for the development of zooplankton, as evidenced by its maximum biomass in 2021-2022 (>5 g/m³ on average during the ice-free period). The average ration of filter-feeders during the ice-free period in 2021 and 2022 doubled to 2.1 kcal/(m³·day). The annual ration increased to 588 kcal/(m³·year) in 2021, accounting for 64% of phytoplankton production. In 2022, the ice-free period was significantly longer (ice only in December), which created conditions for long-term active development of zooplankton, and the annual ration of filter-feeding species in 2022 reached its maximum value (>700 kcal/(m³·year). This value was almost twice the average level of zooplankton ration, which was observed in the previous period of maximum primary production during the years of "hyperbloom". Due to a significant decrease in phytoplankton productivity in 2022, zooplankton used more than 90% of the primary production, which may indicate the possible emergence of intense competitive relations in zooplankton, as well as with other groups (benthos, juvenile fish) in the Curonian Lagoon.

The decrease in the abundance (chlorophyll) and production of phytoplankton in the Curonian Lagoon, along with the intensive development of Cladocera, led to very effective use of primary production by zooplankton. Zooplankton can consume ≤10-20% of phytoplankton production in hypertrophic water bodies, while in water bodies not subject to eutrophication 40-90% (Gutelmakher, 1986). In the Curonian Lagoon in 2019-2020, primary production remained at high level between the hypertrophic and eutrophic states of

the water bodies, and zooplankton consumed ~20% of the primary production, with a minimum during the period of low abundance of large cladocerans. This led to the utilization of most of the phytoplankton production through the microbial trophic web (or microbial loop) and also the accumulation of portion of the phytoplankton organic matter in bottom sediments. The role of the microbial loop increases with an increase in the trophic status of the water bodies and is inversely related to the biomass of cladocerans (Kopylov et al., 2007). The cessation of water "hyperbloom" and the decrease in primary production in 2021-2022 to the eutrophic level, along with the intensive development of cladocerans and increase ration of zooplankton, led to very efficient use phytoplankton production (60-90%). Perhaps this indicates the formation of new structural and functional characteristics in the plankton of the Curonian Lagoon in the conditions of the beginning of de-eutrophication of the waters of the lagoon ecosystem.

4. Conclusions

The Curonian Lagoon is a closed-type lagoon in which the hydrological conditions and the level of water eutrophication have created conditions for the intensive development of freshwater species of phytoplankton and zooplankton. Cyanobacteria and diatoms dominate in phytoplankton, while zooplankton is dominated by cladocerans and copepods, typical of eutrophic water bodies (*Daphnia galeata* and others), among which filter feeders predominate (80-90%). Long period of research (since the 1980s), frequent "hyperbloom" of water was noted in the Curonian Lagoon, which has not been observed since 2019. There was a significant decrease in the abundance (chlorophyll) and primary production of phytoplankton in the period 2019-2022, as a result of which the trophic status of the lagoon decreased from hypertrophic to eutrophic level. The amount of organic matter formed by phytoplankton that can enter the food web decreased to 800-1200 kcal/(m³·year).

The cessation of water "hyperblooms" and a sharp decrease in phytoplankton abundance led to a comparable decrease (by 3 times) biomass and ration of zooplankton in 2019. The decrease in the biomass and ration of zooplankton was due to the weak development of the main dominant species - the filter-feeder cladoceran *Daphnia galeata*. In subsequent years (2020-2022), an increase in zooplankton biomass was observed, simultaneously with an increase in the ration of filter-feeding zooplankton species and the proportion of used primary production. Such changes were probably the result of zooplankton adaptation to changes in the structure, abundance and productivity of phytoplankton. Large cladocerans *Daphnia galeata* dominated (~40-50% of biomass) in zooplankton, having the ability to filter wider range of phytoplankton. In 2022, despite the minimum level of primary production corresponding to eutrophic waters, the quantitative development of zooplankton and its ration reached a maximum. Significant increase in ration, along with the

intensive development of cladocerans, characterizes the effective use of the phytoplankton production (up to 60-90%) after the cessation of water "hyperbloom". The changes that have occurred may possibly indicate the formation of new structural and functional characteristics in the plankton of the Curonian Lagoon in the conditions of the beginning of de-eutrophication of the waters.

Acknowledgements

Funding for the work of A.S. Semenova on the analysis of the structure of zooplankton was received within the framework of the state assignment of the IBIW RAS (theme No. 124032500016-4). Funding for the work of A.S. Semenova on the analysis of the quantitative development of plankton was received within the framework of the state assignment of VNIRO (theme No. 076-00005-25-00). Funding for the work on the analysis of the dynamics of water eutrophication and bioproductivity, performed by S.V. Aleksandrov, was received within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation for IO RAS (theme No. FMWE-2024-0025). The authors thank N.P. Dyushkov, Yu.V. Pristavko for assistance in carrying out expeditionary work and sample analysis.

Conflict of interest

The authors declare no competing financial or personal interests.

References

- Aleksandrov S., Krek A., Bubnova E. et al. 2018. Eutrophication and effects of algal bloom in the south-western part of the Curonian Lagoon alongside the Curonian spit. *Baltica* 31(1): 1–12. DOI: [10.5200/baltica.2018.31.01](https://doi.org/10.5200/baltica.2018.31.01)
- Aleksandrov S.V., Dmitrieva O.A. 2006. Primary production and phytoplankton characteristics as eutrophication criteria of Kursiu Marios Lagoon, the Baltic Sea. *Water Resources* 33(1): 97–103. DOI: [10.1134/S0097807806010118](https://doi.org/10.1134/S0097807806010118)
- Aleksandrov S.V., Gorbunova Yu.A. 2012. Production of phytoplankton and chlorophyll content in estuaries of different types. *Bulletin of the Immanuel Kant Baltic Federal University [Vestnik Baltiiskogo federal'nogo universiteta im. I. Kant]* 1: 90–98. (In Russian)
- Aleksandrov S.V., Kudryavtseva E.A. 2023. Eutrophication and phytoplankton primary production in the Southeastern Baltic Sea, the Vistula and Curonian Lagoons. In: Barcelo D., Kostianoy A.G. (Eds.), *The Handbook of Environmental Chemistry*. Springer, pp. 1–26. DOI: [10.1007/978-3-031-1042-1_1](https://doi.org/10.1007/978-3-031-1042-1_1)
- Aleksandrov S.V., Smirnova M.M. 2023. Impact of algae blooms on the coastal zone of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea. *Inland Water Biology* 16(6): 1043–1051. DOI: [10.1134/S1995082923060032](https://doi.org/10.1134/S1995082923060032)
- Aleksandrov S.V. 2010. Primary production of plankton in the lagoons of the Baltic Sea (Vistula and Curonian Lagoons). *Kaliningrad: AtlantNIRO*. (In Russian)
- Aleksandrov S.V. 2025. Hydrochemical conditions and trophic status of the freshwater Curonian Lagoon. *Limnology and Freshwater Biology* 4: 391–408. DOI: [10.31951/2658-3518-2025-A-4-391](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-4-391)

Bernardi R., Giussani G. 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton. An overview. *Hydrobiologia* 200–201: 29–41.

Boulion V.V. 1994. Patterns of primary production in limnic ecosystems. St. Petersburg: Nauka. (In Russian)

Cyr H., Curtis J.M. 1999. Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia* 118: 306–315. DOI: [10.1007/s004420050731](https://doi.org/10.1007/s004420050731)

Dmitrieva O.A., Semenova A.S., Kazakova E.Y. 2024. Structure and dynamics of plankton communities in the coastal zone of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea in 2017–2021 in the period of cyanobacterial blooms. *Inland Water Biology* 17(1): 18–36. DOI: [10.1134/S1995082924010048](https://doi.org/10.1134/S1995082924010048)

Dmitrieva O.A., Semenova A.S. 2011. Seasonal dynamics of phyto- and zooplankton and their interactions in the hypereutrophic reservoir. *Inland Water Biology* 4(3): 308–315. DOI: [10.1134/S1995082911030059](https://doi.org/10.1134/S1995082911030059)

Gutelmakher B.L. 1986. Metabolism of plankton as a whole: Trophometabolic interactions of zoo- and phytoplankton. Leningrad: Nauka. (In Russian)

Hakanson L., Boulion V.V. 2001. Regularities in primary production, Secchi and fish yield and a new system to define trophic and humic state indices for lake ecosystems. *Internationale Revue Hydrobiologie* 86(1): 23–62. DOI: [10.1002/1522-2632\(200101\)86](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200101)86)

Ivanova M.B. 1985. Production of planktonic crustaceans in fresh waters. Leningrad: Science. (In Russian)

Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochimie und Physiologie der Pflanzen* 167(2): 191–194. DOI: [10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)

Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Romanenko A.V. et al. 2007. Microbial "loop" in planktonic communities of lakes of different trophic status. *Journal of General Biology [Zhurnal obshchei biologii]* 68(3): 185–195. (In Russian)

Methodical recommendations for collecting and processing materials in hydrobiological studies on freshwater reservoirs. Phytoplankton and its production. 1981. Leningrad: GosNIORKh. (In Russian)

Methodical recommendations for collecting and processing materials in hydrobiological studies on freshwater reservoirs. Zooplankton and its production. 1984. Leningrad: GosNIORKh. (In Russian)

Methods of hydrobiological studies of inland waters. 2024. Yaroslavl: Filigree. (In Russian)

Monakov A.V. 1998. Nutrition of freshwater invertebrates. Moscow: Severtsov Institute of Ecology and Evolution Problems. (In Russian)

Naumenko E.N. 2009. Zooplankton in different types of estuaries (using Curonian and Vistula estuaries as an example). *Inland Water Biology* 2(1): 72–81. DOI: [10.1134/S1995082909010118](https://doi.org/10.1134/S1995082909010118)

OECD: Eutrophication of waters. 1982. Monitoring, assessment and control. Paris.

Olenina I. 1998. Long-term changes in the Kursiu Marios lagoon: Eutrophication and phytoplankton response. *Ecologija* 1: 56–65.

Pilkaitytė R., Razinkovas A. 2006. Factors controlling phytoplankton blooms in a temperate estuary: nutrient limitation and physical forcing. *Hydrobiologia* 555: 41–48. DOI: [10.1007/s10750-005-1104-6](https://doi.org/10.1007/s10750-005-1104-6)

Semenova A.S., Aleksandrov S.V. 2009. The zooplankton consumption of primary production and an assessment of the waterbody trophic state on the basis of its structural and functional characteristics. *Inland Water Biology* 2(4): 348–354. DOI: [10.1134/S1995082909040099](https://doi.org/10.1134/S1995082909040099)

Vaičiūtė D., Bučas M., Bresciani M. et al. 2021. Hot moments and hotspots of cyanobacteria hyperblooms in the Curonian Lagoon (SE Baltic Sea) revealed via remote sensing-based retrospective analysis. *Science of the Total Environment* 769: 145053. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2021.145053](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145053)

Vybernaite-Lubiene I., Zilius M., Saltyte-Vaisiauske L. et al. 2018. Recent Trends (2012-2016) of N, Si, and P export from the Nemunas River Watershed: loads, unbalanced stoichiometry, and threats for downstream aquatic ecosystems. *Water* 10: 1178. DOI: [10.3390/w10091178](https://doi.org/10.3390/w10091178)

Wasmund N., Andrushaitis A., Lysiak-Pastuszek E. et al. 2001. Trophic status of the south-eastern Baltic sea: a comparison of coastal and open areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53: 849-864. DOI: [10.1006/ecss.2001.0828](https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0828)

Первичная продукция и потребление органического вещества зоопланктоном в Куршском заливе в период деэвтрофирования вод

Оригинальная статья

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGYАлександров С.В.¹, Семенова А.С.^{2,3*} ¹ Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Нахимовский пр., 36, Москва, 117997, Россия² Атлантический филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО», ул. Дм. Донского, д. 5, Калининград, 239029, Россия³ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 109, 152742, Россия

АННОТАЦИЯ. Куршский залив – лагуна, в которой интенсивно развиваются пресноводные виды фитопланктона и зоопланктона. Рассмотрены особенности многолетней динамики хлорофилла, продукции фитопланктона, структуры, численности, биомассы, рациона зоопланктона. В фитопланктоне доминируют цианобактерии и диатомовые водоросли, в зоопланктоне – ракообразные (по биомассе кладоцеры), среди которых преобладают фильтраторы (80-90%). С 2019 г. не наблюдается «гиперцветение» воды, произошло значительное уменьшение обилия (хлорофилла) и продукции фитопланктона, в результате трофический статус лагуны снизился до эвтрофного уровня. Количество органического вещества образуемого фитопланктоном, составляло ~1000 ккал/(м³·год). Прекращение «гиперцветения» вод и резкое снижение обилия фитопланктона привело к сопоставимому уменьшению биомассы и рациона зоопланктона в 2019 г. В последующие годы (2020-2022 гг.) наблюдалось увеличение биомассы и рациона зоопланктона, которые возможно были результатом адаптации к изменениям в структуре и продуктивности фитопланктона и зоопланктона. Значительное увеличение рациона, наряду с массовым развитием крупноразмерных ветвистых ракообразных, свидетельствует о более эффективном использовании продукции фитопланктона (до 60-90%) после прекращения «гиперцветения» воды.

Ключевые слова: первичная продукция, хлорофилл, «цветение» воды, зоопланктон, рацион, трофический статус

Для цитирования: Александров С.В., Семенова А.С. Первичная продукция и потребление органического вещества зоопланктоном в Куршском заливе в период деэвтрофирования вод // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 5. - С. 1140-1157. DOI: [10.31951/2658-3518-2025-A-5-1140](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-5-1140)

1. Введение

Первичная продукция, наибольший вклад в которую вносит фитопланктон, составляет основу последующих этапов биопродуктивности, особенно в высокоэвтрофных водоемах. Количественные исследования интенсивности продукционных процессов, в первую очередь, первичной продукции планктона, послужили «главной осью», вокруг которой стала строиться современная система типологии водоемов. Зоопланктон важнейший потребитель создаваемого фитопланктоном органического вещества, роль которого может варьировать в зависимости от уровня трофности водоема и состава планктона. Снижение внешней и внутренней биогенной нагрузки может определять уровень пер-

вичной продукции фитопланктона и последующие изменения в трофической сети, что делает актуальным изучение функционирования зоопланктона в период деэвтрофирования вод.

Куршский залив представляет собой крупную, мелководную лагуну (площадь 1584 км², объем 6,2 км³, глубина 3,8 м), которая отделена от моря узкой песчаной пересыпью (Куршской косой). Из-за значительного стока р. Неман и небольшого поступления солоноватоводных вод Балтийского моря на большей части акватории вода пресная (~0,2‰) и только у морского пролива соленость достигает 2-3‰, поэтому лагуну можно отнести к пресноводным водоемам. Водосборная территория расположена в густонаселенных районах, преимущественно Беларуси и Литвы, и длитель-

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: hydrobio@mail.ru (С.В. Александров)

Поступила: 08 августа 2025; **Принята:** 28 сентября 2025;
Опубликована online: 31 октября 2025

© Автор(ы) 2025. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



ный период в лагуну ежегодно поступали большие объемы биогенных элементов (Vybernaite-Lubiene et al., 2018), что привело к значительному эвтрофированию вод. В результате этого в лагунной экосистеме сформировались высокопродуктивные пресноводные сообщества планктонных и бентосных организмов, характерные для эвтрофных вод (Olenina, 1998; Naumenko, 2009; Dmitrieva and Semenova, 2011). Следствием эвтрофирования вод на протяжении последних десятилетий было летне-осеннее (с июня-июля по сентябрь-октябрь) массовое развитие цианобактерий, достигавшее уровня «гиперцветения» воды (Aleksandrov and Smirnova, 2023; Dmitrieva et al., 2024; Vaičiūtė et al., 2021). Величины обилия (биомасса и хлорофилл «а») и первичной продукции фитопланктона в Куршском заливе соответствовали гипертрофному статусу (Александров и Горбунова, 2012; Aleksandrov and Kudryavtseva, 2023). В 1990-2010-х гг. происходило снижение внешней биогенной нагрузки, прежде всего по фосфору (Vybernaite-Lubiene et al., 2018). Оценки продуктивности и трофического статуса Куршского залива охватывают период до 2015 г., однако как показали исследования в последние годы, после 2018 г. произошло резкое снижение обилия фитопланктона и «цветения» воды, как результат изменения гидрохимических условий в Куршском заливе (Aleksandrov, 2025; Dmitrieva et al., 2024). Следствием этого может быть уменьшение биологической продуктивности вод и изменения в трофической сети лагунной экосистемы.

Целью работы было получение современных характеристик обилия (хлорофилл) и продукции фитопланктона одновременно со структурой, обилием и рационом зоопланктона для комплексной оценки продукции органического вещества и эффективности его использования в планктоне Куршского залива.

2. Материалы и методы

Исследования выполнялись в открытой акватории на 6-10 стандартных станциях, расположенных в южной и на границе с северной частью Куршского залива в пределах российской зоны (Рис. 1). Пробы отбирали с марта/апреля по октябрь/ноябрь. В отдельные годы в период 2020-2022 гг. выполнялось 5-7 съемок, охватывающих все сезоны. В 2019 г. проведено только 2 полные съемки (июль, август), поэтому для других сезонов (март-ноябрь) дополнительно использованы данные 7 наблюдений на 1 станции у Куршской косы.

Первичную продукцию и деструкцию фитопланктона измеряли кислородной модификацией скляночного метода на 4 горизонтах фотической зоны, согласно (Александров, 2010; Методы..., 2024). Данные кислородного метода переводили в углерод с использованием коэффициента 3,15 мг O_2 /мг С (Методические..., 1981). При пересчете в энергетические единицы принималось, что 1 г углерода фитопланктона равен 10,7 ккал (Бульон, 1994).



Рис.1. Карта-схема станций отбора проб в Куршском заливе.

Пробы воды на хлорофилл «а» отбирали на 3 горизонтах (поверхность, граница фотической зоны, дно (~3,5-4,5 м) и определяли экстракционным спектрофотометрическим методом на основе стандартной методики и уравнений (Jeffrey and Humphrey, 1975).

Пробы зоопланктона отбирали батометром Нискина (объем 5 л) на 3 горизонтах (поверхность, средний, дно) и процеживали через сачок из газа № 70 (размер ячеек 68 мкм) с получением интегральной пробы для каждой станции. Биомассу зоопланктона рассчитывали по размерной структуре и численности, рацион - как сумму продукции, трат на обмен и неусвоенной пищи для каждой размерной группы. К доминирующим относили виды, формирующие >5% биомассы. По типу питания зоопланктон разделяли на фильтраторов, хищников и виды со смешанным питанием. Рацион видов со смешанным питанием в равном соотношении разносили по группам фильтраторов и хищников. Принималось, что усвояемость пищи для растительноядного зоопланктона составляет 60%, для хищного - 80%, половина рациона всеядных видов копепоид на стадиях IV-VI удовлетворяется за счет растительной пищи, а другая - за счет животной, рацион науплиальных и I-III копепоидитных стадий состоит только из растительной пищи. При расчете продукции для Cladocera $K_2 = 0,68$, для Copepoda $K_2 = 0,25$, Rotifera $K_2 = 0,45$. При вычислении трат на обмен использовали оксикалорийный коэффициент 4,86 ккал/мгО (Методические..., 1984; Методы..., 2024; Иванова, 1985; Монаков, 1998; Semenova and Aleksandrov, 2009).

Учитывая небольшую глубину Куршского залива (в среднем 3,8 м) и перемешивание вод с

планктоном до дна, были использованы осредненные для столба воды (в м³) данные по хлорофиллу «а» и зоопланктону. Для анализа были применены осредненные для каждой съемки величины исследуемых показателей с учетом расположения станций в южной части Куршского залива, со слабо выраженными пространственными различиями условий среды.

Первичную продукцию за безледный период оценивали методом численного интегрирования и принимали за годовую, поскольку подледный фотосинтез почти отсутствует. Средние за год величины хлорофилла и первичной продукции, численности, биомассы и рациона зоопланктона рассчитывали с учетом длительности безледного периода в Куршском заливе (250-365 дней в разные годы).

3. Результаты и обсуждение
3.1. Обилие (хлорофилл) и продукция фитопланктона и трофическое состояние вод

Куршский залив представляет собой лагуну закрытого типа и относится к самым высоко-эвтрофным водоемам умеренных широт, где длительный период исследований (с 1980-х до 2010-х гг.) наблюдалось интенсивное «цветение» воды. Максимальное развитие фитопланктона, соответствующее наибольшим концентрациям хлорофилла «а», происходит в летний и осенний периоды (июль-октябрь), когда доминируют пресноводные виды цианобактерий (*Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komarek, *Microcystis aeruginosa* (Kutzing) Kutzing, *Limnithrix redekei* (Goor) Meffert и другие виды), а также диатомовые водоросли (Olenina, 1998; Pilkaitytė and Razinkovas, 2006; Aleksandrov and Dmitrieva, 2006; Dmitrieva and Semenova, 2011; Dmitrieva et al., 2024).

В 1990-е – 2010-е гг. практически ежегодно в летний гидрологический период (июль-сентябрь) наблюдалось «гиперцветение» вод (хлорофилл «а» > 100 мг/м³) (Aleksandrov et al., 2018; Aleksandrov and Kudryavtseva, 2023). Последнее «гиперцветение» отмечено в 2018 г. (Vaičiūtė et al., 2021). Следствием такого интенсивного развития фито-

планктона была очень высокая первичная продукция, которая согласно опубликованным данным за период 2001-2015 гг. изменялась от 373 до 668 гС/(м²·год). Наблюдался тренд на увеличение первичной продукции от 487 до 555 гС/(м²·год) в среднем за 2001-2005 и 2011-2015 гг. (Aleksandrov and Kudryavtseva, 2023). Первичная продукция и обилие фитопланктона (хлорофилл «а») соответствовали максимальным в водных экосистемах величинам и характеризовали Куршский залив как гипертрофный водоем.

Значительные изменения в обилии фитопланктона и интенсивности «цветения» вод произошли в 2019-2022 гг., когда в Куршском заливе перестало отмечаться «гиперцветение» вод летом и осенью (хлорофилл «а» < 50-70 мг/м³). Средние за безледный период величины хлорофилла «а» резко уменьшились до 26-37 мг/м³ (Таблица 1; Рис. 2). Для этого периода отсутствуют опубликованные данные по фитопланктону в открытой акватории лагуны, хотя наблюдения в прибрежной зоне показывают, что в 2019-2021 гг. интенсивность развития цианобактерий значительно уменьшилась (Dmitrieva et al., 2024). Снижение обилия фитопланктона было обусловлено значительным изменением гидрохимических условий летом (уменьшение концентраций фосфора в 2-3 раза, N:P с < 16 до ~30-50), которые перестали быть оптимальны для цианобактерий (Aleksandrov, 2025). Такие изменения, вероятно, стали следствием многократного снижения внешней биогенной нагрузки по фосфору в 1990-

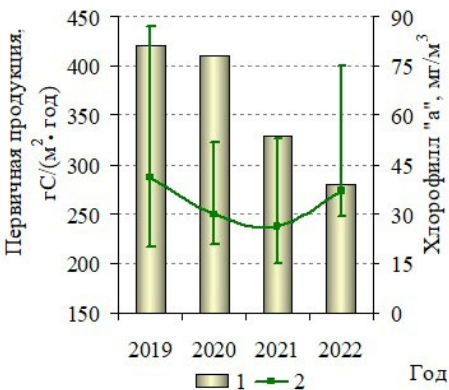


Рис.2. Первичная продукция (1) и величины хлорофилла «а» (2) (средние за безледный период и диапазон изменчивости для отдельных месяцев наблюдений).

Таблица 1. Количественные показатели фитопланктона и зоопланктона Куршском заливе за безледный период

Показатель	Год наблюдений			
	2019	2020	2021	2022
Первичная продукция, г С/(м ² ·год)	420	410	329	280
Первичная продукция, ккал/(м ³ ·год)	1183	1154	926	788
Хлорофилл «а», мг/м ³	41	30	26	37
Численность зоопланктона, тыс.экз./м ³	375	314	189	356
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1,14	2,31	5,10	5,87
Рацион зоопланктонных фильтраторов, ккал/(м ³ ·год)	132	311	588	732
Рацион зоопланктонных фильтраторов, ккал/(м ³ ·сут)	0,43	0,85	2,15	2,13
Первичная продукция / рацион фильтраторов в зоопланктоне, %	11,2	26,9	63,5	92,9

2010-х гг. (Vybernaite-Lubiene et al., 2018). В результате средняя концентрация хлорофилла «а» за безледный период в 2019-2022 г. (34 мг/м³) снизилась почти вдвое по сравнению с предыдущим периодом (59 мг/м³ в 2015-2018 гг.). Наблюдаемые величины были пограничными между эвтрофным и гипертрофным состоянием (условная граница 25-35 мг/м³ в среднем, 75-100 мг/м³ максимально) (Hakanson and Boulion, 2001; OECD, 1982).

После прекращения «гиперцветения» вод, первичная продукция фитопланктона в 2019 и 2020 гг. вначале была достаточно высокой (~400 гС/(м²·год), что соответствовало наименьшим величинам диапазона, наблюдаемого ранее (2000-2015 гг.) (Александров и Горбунова, 2012; Aleksandrov and Kudryavtseva, 2023). В последующие годы (2021-2022 гг.), она существенно снизилась на 20-30% (до ~300 гС/(м²·год)) (Таблица 1; Рис. 2). Согласно классификациям озер, лагун и эстуариев (Hakanson and Boulion, 2001; Wasmund et al., 2001) первичная продукция фитопланктона в 2019-2020 гг. соответствовала пограничному уровню между эвтрофным и гипертрофным состоянием (условная граница ~400-450 гС/(м²·год)), а в последние годы (2021-2022 г.) снизилась до эвтрофному состоянию. Такое значительное уменьшение первичной продукции и обилия фитопланктона (хлорофилла «а») можно характеризовать как деэвтрофирование вод лагунной экосистемы Куршского залива.

Следствием таких изменений стало значительное уменьшение количества органического вещества, образуемого фитопланктоном, которое может поступить в трофическую сеть лагунной экосистемы. В 2019-2020 гг. в единице объема (м³) Куршского залива (с учетом средней глубины 3,8 м) образовывалось в среднем ~1200 ккал/(м³·год), а в 2021-2022 гг. эта величина значительно снизилась до ~800-900 ккал/(м³·год) (Таблица 1; Рис. 2).

3.2. Численность и биомасса зоопланктона

Гидрологические условия и высокий уровень продуктивности лагунной экосистемы определяет видовой состав и основные структурно-функциональные характеристики зоопланктона Куршского залива, которые типичны для пресноводных эвтрофных водоемов (Naumenko, 2009; Dmitrieva and Semenova, 2011; Dmitrieva et al., 2024). В нем доминируют пресноводные виды. За период 2019-2022 гг. в зоопланктоне было встречено 58 видов, половину из которых составляли коловратки, а кладоцеры и копеподы были примерно в равном соотношении (15 и 17 видов). В отдельные месяцы доминировали по биомассе 12 видов, в том числе 5 видов кладоцер и 4 вида копепод (Таблица 2). Среди них во все месяцы с апреля по октябрь в комплексе доминирующих видов могли присутствовать *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus graciloides* и *Mesocyclops leuckarti*. Другие виды кладоцер (*Bosmina coregoni thersites*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Leptodora kindtii*) интенсивно развивались в теплый период (июль-сентябрь), тогда как коловратки и копепода *Cyclops kolensis* могли формировать большую долю биомассы весной и осенью. В целом в сезонной динамике развития зоопланктона основу численности весной и осенью составляли коловратки, летом доминировали ветвистоусые и веслоногие ракообразные. Биомассу преимущественно формировали кладоцеры (*Daphnia galeata*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma mongolianum* и другие) характерные для эвтрофных водоемов, которые летом-осенью составляли 70-90% биомассы зоопланктона и только в начале весны (март-апрель) доминировали копеподы (*Cyclops kolensis*, *Mesocyclops leuckarti*).

Наблюдается межгодовая изменчивость комплекса доминирующих видов по численности и

Таблица 2. Доминирующие виды зоопланктона (по биомассе) в Куршском заливе в 2019-2022 гг.

Таксономическая группа / вид	Месяц						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Cladocera							
<i>Bosmina coregoni thersites</i> Baird, 1857				+	+	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> O.F. Müller, 1776				+	+		
<i>Daphnia galeata</i> Sars, 1863	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diaphanosoma mongolianum</i> Ueno, 1938				+	+		
<i>Leptodora kindtii</i> Focke, 1844				+	+	+	
Copepoda							
<i>Acanthocyclops</i> sp. Kiefer, 1927					+		
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901	+	+					+
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lilljeborg, 1888	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus, 1857	+	+	+	+	+	+	+
Rotifera							
<i>Asplanchna herricki</i> de Guerne, 1888						+	
<i>Keratella quadrata</i> Müller, 1786	+	+					
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	+						

биомассе. В 2019 г. по численности большую долю (33%) составляли коловратки *Keratella cochlearis*, доля которых снижалась в последующие годы, до минимума в 2022 г. (8%). Массовые виды коловраток составляли ~60% среднегодовой численности зоопланктона в 2019-2020 гг., тогда как в 2021-2022 г. этот показатель снизился до ~30%. Напротив, значительно увеличилась доля копепоид *Mesocyclops leuckarti* (с 8-10 до 17%), в 2021 г. и *Cyclops kolensis* (с 1-4 до 13%) в 2022 г. (Рис. 3а).

Наиболее значимым изменением в структуре сообщества зоопланктона было резкое уменьшение в 2019 г. обилия кладоцеры *Daphnia galeata*, которая обычно доминирует в Куршском заливе. В 2019 г. дафния обильно встречалась только в мае, а с июня по октябрь практически отсутствовала (0-4% биомассы), тогда как в 2020-2022 гг. в эти месяцы она могла формировать до 70-90% биомассы зоопланктона. Ее биомасса в среднем за 2019 г. составила всего 0,13 г/м³ или 8% биомассы зоопланктона, в 2020 г. она увеличилась на порядок (1,62 г/м³ и 49%), достигнув максимума в 2022 г. (4,76 г/м³ или 44%). При низкой биомассе дафний и в целом кладоцер в 2019 г., значительную долю биомассы зоопланктона в 2019 г. формировали копепоиды *Eudiaptomus graciloides* (25%) и *Mesocyclops leuckarti* (18%), доля которых в последующие годы снизилась в 2-3 раза (Рис. 3б). В 2022 г. наряду с дафниями значительно возросла численность других кладоцер - *Bosmina coregoni thersites* (с 0,01-0,18 г/м³, 1-5% в 2019-2021 г до 0,96 г/м³ и 10%) и *Diaphanosoma mongolianum* (с 0,09-0,22 г/м³ и 3-8% в 2019-2021 г до 0,99 г/м³ и 10%). Кроме того, отмечено массовое развитие крупной коловратки *Asplanchna herricki* (1,07 г/м³ и или 11%), которая в предыдущие годы практически отсутствовала. Таким образом, в исследованный период наблюдались значительные отличия между 2019 г., когда в зоопланктоне по численности преобладали коловратки, а по биомассе – копепоиды, и 2022 г. характеризующимся уменьшением доли коловраток по численности и значительным увеличением обилия кладоцер.

Виды с фильтрационным типом питания преобладали по численности и биомассе, составляя в среднем за 2019-2022 гг. (90% численности и 78% биомассы зоопланктона). К основным массовым видам с фильтрационным типом питания относились кладоцеры *Daphnia galeata*, а также *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma mongolianum* и копепоиды *Eudiaptomus graciloides*. Второй по значимости группой были виды со смешанным питанием (9 и 19% в среднем за 2019-2022 гг.), а хищники составляли <1% по численности и 3% по биомассе. Среди видов со смешанным питанием преобладали *Mesocyclops leuckarti*. Самым массовым хищным видом была *Leptodora kindtii*. В 2019 г. когда обилие доминирующего вида-фильтратора *Daphnia galeata* резко снизилось, в зоопланктоне возросла доля видов со смешанным питанием (до 36% по биомассе), прежде всего за счет крупного вида *Mesocyclops leuckarti*, который тогда формировал 18% биомассы. Также была выше доля хищников *Leptodora kindtii* (4% по биомассе). В последующие годы (2020-2022 г.) доли

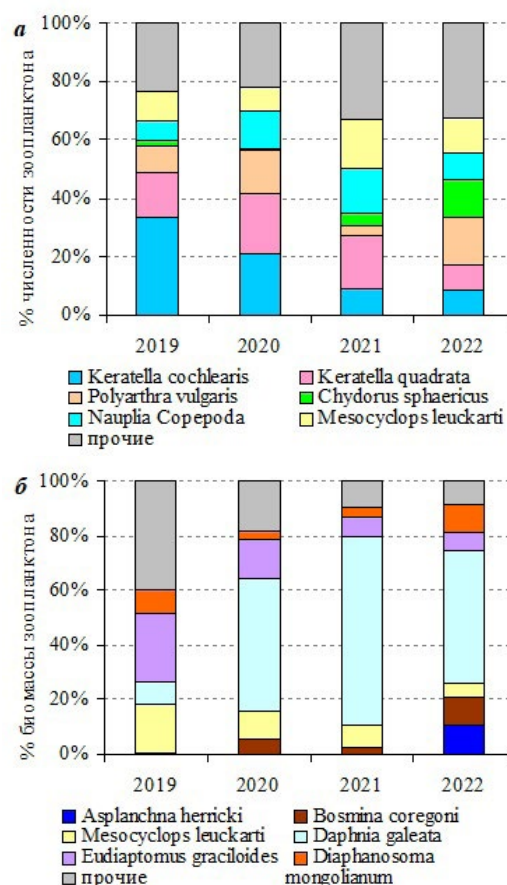


Рис.3. Состав доминирующих видов зоопланктона по численности (а) и биомассе (б) в 2019-2022 гг.

биомассы видов со смешанным питанием и хищников снизились в 2-3 раза (Рис. 4)

При резком снижении обилия фитопланктона (хлорофилл «а» в 2 раза) в 2019 г. в Куршском заливе наблюдалось сопоставимое снижение биомассы зоопланктона (до 3 раз), по сравнению с наблюдаемым в предыдущие годы «цветения» (в среднем 270 тыс.экз./м³ и 3,1 г/м³ в 2015-2018 гг.). Столь значительное уменьшение биомассы было обусловлено очень слабым развитием в этом году основного доминирующего вида зоопланктона *Daphnia galeata* (в среднем за апрель-октябрь 2019 г. 0,13 г/м³), биомасса которого в 2015-2018 гг. была 2,2 г/м³ (Рис. 3, 5). В последующие годы (2020-2022 гг.) биомасса зоопланктона увеличивалась, прежде всего, за счет интенсивного развития дафний, а также других кладоцер (*Bosmina coregoni thersites*, *Diaphanosoma mongolianum*) и крупной коловратки *Asplanchna herricki*.

Численность зоопланктона, несмотря на снижение биомассы в 2019 г., напротив, в 2019, 2020, 2022 гг. осталась на высоком уровне (314-375 тыс. экз./м³) сопоставимом с предыдущими годами. Такая высокая численность обуславливалась обильным развитием мелких коловраток (р. *Keratella* в 2019-2020 гг., *Polyarthra vulgaris* в 2020, 2022 гг.), кладоцер *Chydorus sphaericus* в 2022 г. Более низкая численность была в 2021 г. когда эти виды слабо развивались, при большом обилии дафний (Рис. 3, 5).

В 2022 г. несмотря на минимальный уровень первичной продукции (280 гС/(м²-год) или 788 ккал/(м³-год)), соответствующий эвтрофным водам, количественное развитие зоопланктона, наоборот, достигло максимума (356 тыс.экз./м³ и 5,87 г/м³), который отмечался в предыдущий период «цветения» вод (Рис. 2, 5). Столь высокие показатели обилия зоопланктона определялись интенсивным развитием крупноразмерных кладоцер *Daphnia galeata* и других, биомасса и численность которых достигли максимума.

В 2019-2022 гг. отмечена обратная зависимость между первичной продукцией за год и средней за год биомассой зоопланктона (коэффициент корреляции $r = -0,98$), тогда как с численностью зоопланктона такая зависимость отсутствовала ($r = 0,24$). Для средних за год величин хлорофилла «а», напротив, наблюдалась прямая зависимость с численностью зоопланктона ($r = 0,92$) и отсутствие с биомассой ($r = -0,30$). Такие зависимости получены для небольшого периода (4 года), но отражают тесную связь фитопланктона и зоопланктона в Куршском заливе в этот период.

Такие резкие изменения структуры, численности и биомассы зоопланктона в последние годы, возможно, были результатом его адаптации к изменениям в обилии и продуктивности фитопланктона, в том числе изменению состава и обилия видов водорослей, доступных для видов-фильтраторов.

3.3. Потребление первичной продукции зоопланктоном

Согласно опубликованным данным для периода «гиперцветения» вод (2001-2002 г.) средние за безледный период величины рациона зоопланктона и потребления им первичной продукции составляли (1,1-1,3 ккал/(м³-сут) или 17-21%) (Semenova and Aleksandrov, 2009). В период «гиперцветения» воды в Куршском заливе и других гипертрофных водоемах зоопланктон может не потреблять значительную часть фитопланктона из-за преобладания крупных недоступных для фильтрации нитчатых цианобактерий (в частности *Aphanizomenon flos-aquae*), которые могли составлять до 40-90% биомассы фитопланктона (Bernardi and Giussani, 1990; Semenova and Aleksandrov, 2009).

В 2019 г. отсутствовало «гиперцветение» вод и обилие фитопланктона значительно снизилось, но в фитопланктоне в составе доминантов продолжали быть крупные нитчатые цианобактерии *Aphanizomenon flos-aquae*, *Planktothrix agardhii*, *Limnithrix redekei* (Aleksandrov, 2025; Dmitrieva et al., 2024). Одновременно с этим произошло многократное уменьшение биомассы зоопланктона (в 3 раза) и сопоставимое снижение рациона видов-фильтраторов по сравнению с наблюдаемым в предыдущие годы «цветения» (в среднем 420 ккал/(м³-год) или 1,5 ккал/(м³-сут) в 2015-2018 гг.) (Таблица 1; Рис. 6). Снижение биомассы и рациона зоопланктона были обусловлены крайне слабым развитием основного доминирующего вида-фильтратора кла-

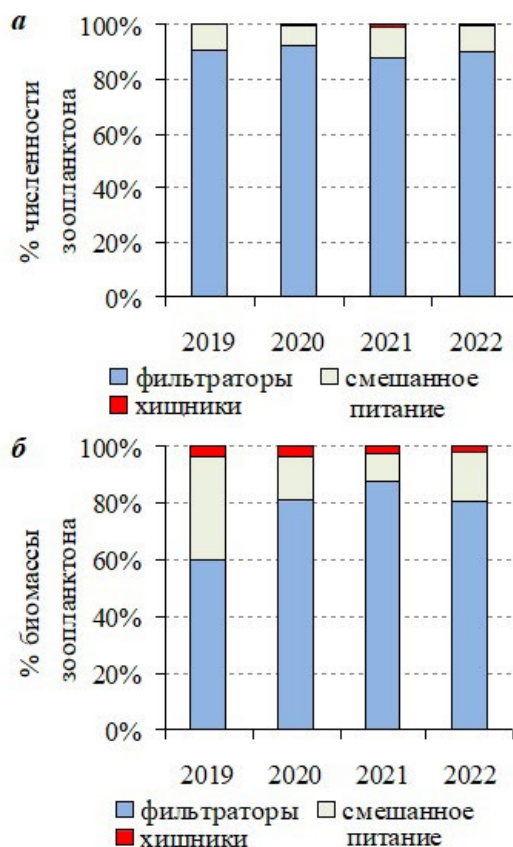


Рис.4. Доля зоопланктона с разным типом питания в численности (а) и биомассе б).

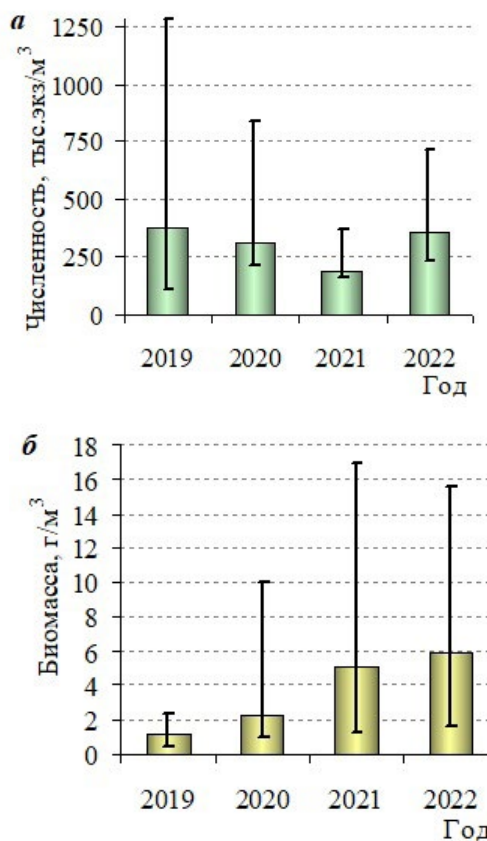


Рис.5. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона в Куршском заливе (средние за безледный период и диапазон изменчивости для отдельных месяцев наблюдений).

доцеры *Daphnia galeata*. Прямого влияния факторов, связанных с эвтрофированием вод или других условий среды, на столь резкое снижение обилия этого вида в 2019 г. не установлено и возможно имеет место межгодовая динамика. Однако, преобладание вместо *Daphnia galeata* более мелких организмов в зоопланктоне (коловраток р. *Keratella*, кладоцер *Diaphanosoma mongolianum*, копепоид *Eudiaptomus graciloides* и др.) привело к тому, что доля потребленной первичной продукции также была минимальной (11%). Сообщества с преобладанием крупных кладоцер *Daphnia galeata* характеризуются значительно более широким размерным диапазоном поедаемых водорослей и скоростью их потребления (Cyr and Curtis, 1999). В 2019 г. значительная часть организмов фитопланктона (прежде всего цианобактерий), формирующих большую часть первичной продукции, не была потреблена зоопланктоном, поэтому отношение рациона к первичной продукции были даже ниже, чем в среднем в годы «гиперцветения» Куршского залива.

В последующие годы (2020-2022 гг.) биомасса зоопланктона значительно увеличилась, в том числе дафний, и рацион видов-фильтраторов зоопланктона резко возрос, как следствие изменения структуры доминирующих видов в фитопланктоне и зоопланктоне. По опубликованным данным по фитопланктону (Dmitrieva et al., 2024) в 2020 г. наряду с уменьшением обилия цианобактерий, произошла смена доминирующих среди них видов, в частности практически отсутствовали самые крупные колониальные организмы цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae*, которые ранее образовывали обширные «пятна цветения». Одновременно с этим в зоопланктоне в 2020-2022 гг. вновь доминировали крупные кладоцеры *Daphnia galeata* (~40-50% биомассы), имеющие возможность фильтрации большего спектра фитопланктона.

В результате в 2020 г. при сохранении того же уровня первичной продукции как в 2019 г. (~400 гС/(м²·год), рацион зоопланктона увеличился более, чем вдвое (311 ккал/(м³·год), 0,85 ккал/(м³·сут). Доля потребленной первичной продукции также возросла до 27%, хотя и оставалась на уровне, наблюдаемом в гипертрофных водоемах (Таблица 1; Рис. 6).

В 2021-2022 гг. при значительном снижении первичной продукции (20% и 33%), биомасса зоопланктона увеличивалась вдвое. Возможно снижение «цветения» вод, в том числе потенциально-токсичных цианобактерий, создавало благоприятные условия для развития зоопланктона, о чем свидетельствуют его максимальные биомассы в 2021-2022 г. (> 5 г/м³ в среднем за безледный период). Средний за безледный период рацион фильтраторов в 2021 и 2022 гг. резко увеличился вдвое до 2,1 ккал/(м³·сут). В 2021 г. годовой рацион возрос до 588 ккал/(м³·год), составив 64% продукции фитопланктона. В 2022 г. безледный период был значительно длиннее (лед только в декабре), что создавало условия для длительного активного развития зоопланктона и годовой рацион видов-фильтраторов в 2022 г. достиг максимальной величины (> 700

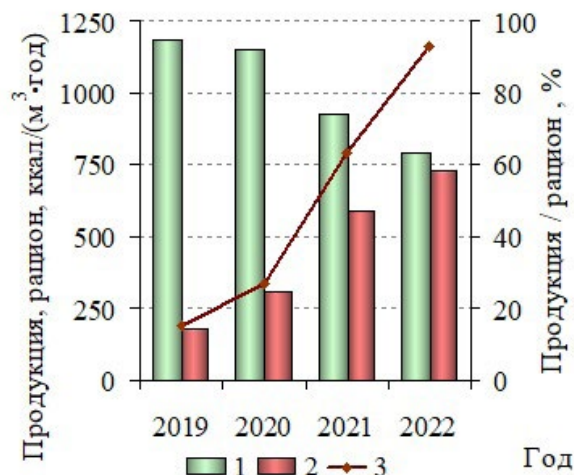


Рис.6. Первичная продукция (1), рацион видов-фильтраторов зоопланктона (2) и их отношение (3) в Куршском заливе.

ккал/(м³·год). Эта величина почти вдвое превысила средний уровень рациона зоопланктона, который наблюдался в предыдущий период максимальной первичной продукции в период «цветения». Из-за значительного снижения продуктивности фитопланктона в 2022 г., зоопланктон использовал более 90% первичной продукции, что может показывать о возможном возникновении напряженных конкурентных отношений в зоопланктоне, а также с другими группами (бентосом, молодь рыб) в Куршском заливе.

Снижение обилия (хлорофилла) и продукции фитопланктона в Куршском заливе, наряду с массовым развитием ветвистых ракообразных, привело к очень эффективному использованию первичной продукции зоопланктоном. В высокотрофных водоемах зоопланктон может потреблять летом ≤10-20% продукции фитопланктона, в то время как в водоемах не подверженных эвтрофированию 40-90% (Гутельмахер, 1986). В Куршском заливе в 2019-2020 гг. при сохранении высокой первичной продукции на уровне между гипертрофным и эвтрофным состоянием вод зоопланктон потреблял ~20% первичной продукции, с минимумом в период низкого обилия крупных кладоцер. Это вело к утилизации большей ее части через микробную трофическую сеть (или микробную петлю) и также накоплению части органического вещества фитопланктона в донных осадках. Роль микробной петли возрастает с повышением трофического статуса водоема и связана обратной зависимостью с биомассой кладоцер (Копылов и др., 2007). Прекращение «гиперцветения» воды и снижение первичной продукции в 2021-2022 гг. до эвтрофного уровня, наряду с массовым развитием кладоцер и увеличением рациона зоопланктона, привело к очень эффективному использованию продукции фитопланктона (60-90%). Возможно, это свидетельствует о формировании новых структурно-функциональных характеристик в планктоне Куршского залива в условиях начавшегося деэвтрофирования вод лагуны экосистемы.

4. Заключение

Куршский залив – лагуна, в которой гидрологические условия и уровень эвтрофирования вод создали условия для интенсивного развития пресноводных видов фитопланктона и зоопланктона. В фитопланктоне доминируют цианобактерии и диатомовые водоросли, в зоопланктоне – ветвистые и веслоногие ракообразные, характерные для эвтрофных водоемов (*Daphnia galeata* и другие), среди которых преобладают фильтраторы (80-90%). Длительный период исследований (с 1980-х гг.) в водоеме отмечалось частое «гиперцветение» воды, которое не наблюдается с 2019 г. В период 2019-2022 гг. произошло значительное уменьшение обилия (хлорофилл) и продукции фитопланктона, в результате чего трофический статус лагуны снизился с гипертрофного до эвтрофного уровня. Количество органического вещества, образуемого фитопланктоном, которое может поступить в трофическую сеть, уменьшилось до 800-1200 ккал/(м³·год).

Прекращение «цветения» вод и резкое снижение обилия фитопланктона привело к сопоставимому уменьшению (в 3 раза) биомассы и рациона зоопланктона в 2019 г. Снижение биомассы и рациона зоопланктона были обусловлены слабым развитием основного доминирующего вида – фильтратора кладоцеры *Daphnia galeata*. В последующие годы (2020-2022 гг.) наблюдалось увеличение биомассы зоопланктона, одновременно с ростом величины рациона видов-фильтраторов и доли использованной ими первичной продукции. Такие изменения, вероятно, были результатом адаптации зоопланктона к изменениям в структуре, обилии и продуктивности фитопланктона. В зоопланктоне вновь доминировали крупные кладоцеры *Daphnia galeata* (~40-50% биомассы), имеющие возможность фильтрации большего спектра фитопланктона. В 2022 г. несмотря на минимальный уровень первичной продукции, соответствующий эвтрофным водам, количественное развитие зоопланктона и его рацион, достигли максимума. Значительное увеличение рациона, наряду с массовым развитием кладоцер характеризует эффективное использование продукции фитопланктона (до 60-90%) после прекращения «гиперцветения» воды. Произошедшие изменения, возможно, могут свидетельствовать о формировании новых структурно-функциональных характеристик в планктоне Куршского залива в условиях начавшегося деэвтрофирования вод лагунной экосистемы.

Благодарности

Финансирование работ А.С. Семеновой по анализу структуры зоопланктона получено в рамках государственного задания ИБВВ РАН (тема № 124032500016-4). Финансирование работ А.С. Семеновой по анализу количественного развития планктона получено в рамках государственного задания ВНИРО (тема № 076-00005-25-00). Финансирование работ, выполненных

С.В. Александровым по анализу динамики эвтрофирования и биопродуктивности вод, получено в рамках государственного задания Минобрнауки России для ИО РАН (тема № FMWE-2024-0025). Авторы благодарят Дюшкова Н.П., Приставко Ю.В. за помощь в выполнении экспедиционных работ и анализов проб.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Александров С.В. 2010. Первичная продукция планктона в лагунах Балтийского моря (Вислинский и Куршский заливы). Калининград: АтлантНИРО.
- Александров С.В., Горбунова Ю.А. 2012. Продукция фитопланктона и содержание хлорофилла в эстуариях различного типа. Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта 1: 90-98.
- Бульон В.В. 1994. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. Санкт-Петербург: Наука.
- Гутельмахер Б.Л. 1986. Метаболизм планктона как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Л.: Наука.
- Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Наука.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В. и др. 2007. Микробная «петля» в планктонных сообществах озер разного трофического статуса. Журнал общей биологии 68(3):185-195.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1984. Ленинград: ГосНИОРХ.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: Фитопланктон и его продукция. 1981. Ленинград: ГосНИОРХ.
- Методы гидробиологических исследований внутренних вод. 2024. Ярославль: Филигрань.
- Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. Москва: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.
- Aleksandrov S., Krek A., Bubnova E. et al. 2018. Eutrophication and effects of algal bloom in the south-western part of the Curonian Lagoon alongside the Curonian spit. *Baltica* 31(1): 1–12. DOI: [10.5200/baltica.2018.31.01](https://doi.org/10.5200/baltica.2018.31.01)
- Aleksandrov S.V. 2025. Hydrochemical conditions and trophic status of the freshwater Curonian Lagoon. *Limnology and Freshwater Biology* 4: 391-408. DOI: [10.31951/2658-3518-2025-A-4-391](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-4-391)
- Aleksandrov S.V., Dmitrieva O.A. 2006. Primary production and phytoplankton characteristics as eutrophication criteria of Kursiu Marios Lagoon, the Baltic Sea. *Water Resources* 33(1): 97-103. DOI: [10.1134/S0097807806010118](https://doi.org/10.1134/S0097807806010118)
- Aleksandrov S.V., Kudryavtseva E.A. 2023. Eutrophication and phytoplankton primary production in the Southeastern Baltic Sea, the Vistula and Curonian Lagoons. In: Barcelo D., Kostianoy A.G. (Eds.), *The Handbook of Environmental Chemistry*. Springer, pp. 1-26. DOI: [10.1007/978-2023-1042](https://doi.org/10.1007/978-2023-1042)
- Aleksandrov S.V., Smirnova M.M. 2023. Impact of algae blooms on the coastal zone of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea. *Inland Water Biology* 16(6): 1043–1051. DOI: [10.1134/S1995082923060032](https://doi.org/10.1134/S1995082923060032)

Bernardi R., Giussani G. 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton. An overview. *Hydrobiologia* 200-201: 29-41.

Cyr H., Curtis J.M. 1999. Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia* 118: 306-315. DOI: [10.1007/s004420050731](https://doi.org/10.1007/s004420050731)

Dmitrieva O.A., Semenova A.S. 2011. Seasonal dynamics of phyto- and zooplankton and their interactions in the hypereutrophic reservoir. *Inland Water Biology* 4(3): 308-315. DOI: [10.1134/S1995082911030059](https://doi.org/10.1134/S1995082911030059)

Dmitrieva O.A., Semenova A.S., Kazakova E.Y. 2024. Structure and dynamics of plankton communities in the coastal zone of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea in 2017–2021 in the period of cyanobacterial blooms. *Inland Water Biology* 17(1): 18-36. DOI: [10.1134/S1995082924010048](https://doi.org/10.1134/S1995082924010048)

Hakanson L., Boulion V.V. 2001. Regularities in primary production, Secchi and fish yield and a new system to define trophic and humic state indices for lake ecosystems. *Internationale Revue Hydrobiologie* 86(1): 23-62. DOI: [10.1002/1522-2632\(200101\)86](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200101)86)

Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochimie und Physiologie der Pflanzen* 167(2): 191-194. DOI: [10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)

Naumenko E.N. 2009. Zooplankton in different types of estuaries (using Curonian and Vistula estuaries as an example). *Inland Water Biology* 2(1): 72-81. DOI: [10.1134/S1995082909010118](https://doi.org/10.1134/S1995082909010118)

OECD: Eutrophication of waters. 1982. Monitoring, assessment and control. Paris.

Olenina I. 1998. Long-term changes in the Kursiu Marios lagoon: Eutrophication and phytoplankton response. *Ecologija* 1: 56-65.

Pilkaitytė R., Razinkovas A. 2006. Factors controlling phytoplankton blooms in a temperate estuary: nutrient limitation and physical forcing. *Hydrobiologia* 555: 41-48. DOI: [10.1007/s10750-005-1104-6](https://doi.org/10.1007/s10750-005-1104-6)

Semenova A.S., Aleksandrov S.V. 2009. The zooplankton consumption of primary production and an assessment of the waterbody trophic state on the basis of its structural and functional characteristics. *Inland Water Biology* 2(4): 348-354. DOI: [10.1134/S1995082909040099](https://doi.org/10.1134/S1995082909040099)

Vaičiūtė D., Bučas M., Bresciani M. et al. 2021. Hot moments and hotspots of cyanobacteria hyperblooms in the Curonian Lagoon (SE Baltic Sea) revealed via remote sensing-based retrospective analysis. *Science of the Total Environment* 769: 145053. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2021.145053](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145053)

Vybernaite-Lubiene I., Zilius M., Saltyte-Vaisiauske L. et al. 2018. Recent Trends (2012-2016) of N, Si, and P export from the Nemunas River Watershed: loads, unbalanced stoichiometry, and threats for downstream aquatic ecosystems. *Water* 10: 1178. DOI: [10.3390/w10091178](https://doi.org/10.3390/w10091178)

Wasmund N., Andrushaitis A., Lysiak-Pastuszek E. et al. 2001. Trophic status of the south-eastern Baltic sea: a comparison of coastal and open areas. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53: 849-864. DOI: [10.1006/ecss.2001.0828](https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0828)