

На правах рукописи



Дроботов Антон Владимирович

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА И НЕСИНХРОННЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ
МИГРАЦИИ ЗООПЛАНКТОНА В СТРАТИФИЦИРОВАННОМ
МЕРОМИКТИЧЕСКОМ ОЗЕРЕ**

03.02.10 – Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Красноярск - 2015

Работа выполнена в Федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Сибирский федеральный университет» и Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук.

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Толмеев Александр Павлович

Официальные оппоненты: **Крылов Александр Витальевич**, доктор биологических наук, ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН», лаборатория экологии водных беспозвоночных, заведующий

Фефилова Елена Борисовна, кандидат биологических наук, ФГБУН «Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН», лаборатория ихтиологии и гидробиологии, старший научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН», г. Москва

Защита состоится «03» апреля 2015 года в 10-00 час. на заседании диссертационного совета ДМ 212.099.15 при ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет» по адресу: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный 79, ауд. Р8-06.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Сибирского федерального университета и сайте www.sfu-kras.ru

Автореферат разослан «_____» _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Гаевский Николай Александрович

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ:

Актуальность. Летняя стратификация физических, химических и биологических параметров – явление, характерное для средних и глубоких водоемов умеренной климатической зоны. Вертикальные неоднородности часто рассматриваются как фактор, определяющий устойчивость состояния экосистемы и ее биоразнообразие. Важнейшим компонентом водных экосистем является зоопланктон, определяющий связь между первичными продуцентами (фитопланктоном) и консументами более высоких трофических уровней. Важную роль в функционировании зоопланктона играет его пространственная организация. Несмотря на то, что организмы не могут активно сопротивляться течениям, они способны регулировать свое вертикальное положение и создавать сложную вертикальную структуру, как отражение комплексного действия биотических и абиотических факторов среды. Однако в научной литературе нет исчерпывающих сведений о механизмах формирования вертикальных неоднородностей зоопланктона, учитывающих индивидуальные миграции, что снижает полноту знаний о функционировании планктонных сообществ. На основе изученной литературы (Богоров, 1946; Жадин, 1960; Киселев, 1980; Kessler, 2004; Lampert, 2005; Ringelberg, 2010 и др.) выделены следующие актуальные проблемы в предметной области работы:

- неизвестны механизмы формирования неоднородного распределения гидробионтов, в частности, относительный вклад физико-химических и биологических факторов в формирование и поддержание неоднородностей;
- неизвестна роль активных индивидуальных перемещений гидробионтов в формировании их вертикального распределения;
- не разработаны адекватные методы изучения вертикального распределения гидробионтов, позволяющие оценивать интенсивность восходящих и нисходящих перемещений и регистрировать вертикальный профиль распределения с заданной точностью.

Целью данной работы является изучение пространственной структуры и несинхронных вертикальных миграций зоопланктона в условиях температурной и пищевой стратификации водной толщи, на основе полевых и лабораторных экспериментов.

Задачи исследования:

1. Оценить интенсивность индивидуальных миграций планктонного ракообразного *Arctodiaptomus salinus* Daday и определить влияние градиента температуры и концентрации фитопланктона на вертикальное распределение этого рачка в контролируемых лабораторных условиях.
2. Изучить сезонную динамику вертикального распределения зоопланктона в меромиктическом водоеме (оз. Шира).
3. Исследовать влияние бокоплава *Gammarus lacustris* Sars на вертикальное распределение *Arctodiaptomus salinus* в полевых экспериментах с использованием «выделенных объемов».
4. Оценить вертикальное распределение *Gammarus lacustris* в пелагиали озера в период летней стратификации при помощи системы видеонаблюдения.
5. Изучить различия в содержании С, N, P и жирных кислот в биомассе мигрирующих и немигрирующих групп *Arctodiaptomus salinus* в полевых экспериментах в озере Шира, используя метод «выделенных объемов».

Объект исследования – доминирующие виды ракообразных (*Crustacea*) стратифицированного меромиктического озера Шира, расположенного на юге Сибири.

Предмет исследования – несинхронные вертикальные миграции зоопланктона, факторы, влияющие на его пространственную структуру.

Научная новизна: впервые в полевых экспериментах по изучению пространственной структуры зоопланктона в стратифицированном водоеме выявлено, что индивидуальные вертикальные миграции зоопланктона связаны с его физиологическим состоянием, а именно, с относительным содержанием в организме биогенных элементов углерода, азота, фосфора и жирных кислот.

Разработана и апробирована система лазерной видеодетекции вертикального распределения зоопланктона непосредственно в водоеме, которая позволяет определять точную глубину нахождения животных, подсчитывать их количество и определять размер.

Получен и проанализирован массив данных вертикального распределения *Arctodiaptomus salinus* в оз. Шира с 2007 по 2011гг. Показано, что наибольшая вариабельность численности науплиусов, копепоидитов и взрослых стадий определяется фактором температуры.

Практическая значимость. Полученные результаты вносят существенный вклад в понимание роли миграционной активности зоопланктона в функционировании экосистемы меромиктического водоема, что может быть использовано в разработке прогнозных математических моделей водных экосистем. Результаты работы могут быть использованы в лекционных курсах: «Методы исследования водных экосистем», «Общая гидробиология» по специальности гидробиология высших учебных заведений. Разработанная подводная видео система может быть использована для экологического мониторинга окружающей среды.

На защиту выносятся следующие положения:

1. Пространственное разделение температурного и трофического факторов в стратифицированной среде, включая искусственные микроэкосистемы, способствует возникновению несинхронных вертикальных миграций зоопланктонных организмов, направленных на оптимизацию их роста и питания.

2. Индивидуальные миграции копепод *Arctodiaptomus salinus* в меромиктическом озере Шира определяются различным физиологическим состоянием особей в зонах эпилимниона и гиполимниона, которое может быть выражено в биохимических показателях: стехиометрическим соотношением C:N:P и содержанием жирных кислот в теле рачка.

3. В исследованном стратифицированном меромиктическом озере Шира ведущим фактором, определяющим вертикальное распределение как *Arctodiaptomus salinus*, так и *Gammarus lacustris*, является температура.

Апробация работы и публикации. Материалы и основные результаты работы были представлены на: XIII Международной школе - конференции молодых ученых (Борок 2007г); Международной конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан 2008г); X Съезде Гидробиологического общества при РАН (Владивосток 2009г); Международной конференции «Проблемы экологии» Чтения памяти профессора М. М. Кожова (Иркутск 2010г); IV Международной научной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Нарочь, Беларусь 2011 г); French-Russian Seminar "Impact of climate change on the ecophysiology of freshwater organisms", UMR CNRS 5023 Ecologie des hydrosystemes naturels et anthropises. Universite Claude Bernard. Lyon, France. 2011; XI Съезде Гидробиологического общества при РАН (Международный гидробиологический конгресс), г. Красноярск 2014 г.

Основные результаты диссертации опубликованы в 11 научных работах, в том числе 3 статьи в ведущих рецензируемых изданиях, рекомендованных действующим перечнем ВАК и 1 книга в соавторстве.

Личный вклад автора. Все исследования по теме диссертации выполнены лично автором или при его непосредственном участии. Весь полевой материал за период с 2007 по 2011гг получен автором в ходе комплексных экспедиций на озеро Шира, проводимых лабораторией биофизики экосистем Института биофизики СО РАН. Автором лично выполнен основной объем анализа, обобщения и интерпретации данных.

Структура работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 135 страницах, содержит 36 рисунков и 15 таблиц. Библиография насчитывает 128 источников, из них 38 русских и 90 иностранных.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему руководителю с.н.с. к.б.н. А. П. Толмееву за научное руководство; проф., д.б.н. В. И. Колмакову, в.н.с., д.б.н. О. П. Дубовской за ценные замечания при написании работы; в.н.с., к.б.н. Е. С. Задерееву за помощь в овладении навыками научной работы на всех ее стадиях. Автор признателен сотрудникам лаборатории аналитической химии и лаборатории экспериментальной гидроэкологии ИБФ СО РАН за помощь в биохимической обработке данных.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Раздел содержит литературные данные, отражающие классические и современные представления о вертикальном распределении зоопланктона в водоемах. Рассмотрены механизмы формирования вертикальных миграций зоопланктона, в том числе зависимость от действия факторов света, температуры, пищи и хищника. Дана общая характеристика индивидуальным (несинхронным) миграциям зоопланктона. Представлен обзор методов изучения пространственного распределения зоопланктона как классических, так и современных.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экосистема озера Шира

Физико-химические характеристики. Озеро Шира, расположенное на юге Сибири (54°30' с.ш., 90°12' в.д.) в степной зоне Республики Хакасия, в настоящее время является солоноватым меромиктическим водоемом размером 9,3×5,3км, и площадью 35,9 км². Максимальная глубина озера достигает 24 м, средняя глубина – 11,2 м. Минерализация эпилимниона в летний период 14 – 15 г/л, неперемешиваемого гипolimниона 18 г/л (по данным полученным за 2007-2009гг) (Degermendzhy et al., 2010; Rogozin et al., 2010). Озеро бессточное, в юго-восточной части в него впадает небольшая пресная речка Сон, дающая 80% годового притока. Начиная с 9-метровой глубины, на дне озера находятся грязевые отложения, мощность которых доходит до 1,4 метра. Состав воды сульфатно – хлоридно – натриево – магниевый.

В течение 6 месяцев (с мая по ноябрь) в озере наблюдается вертикальная температурная стратификация. Температурный скачок в мае находится на глубине 1 – 2 м, а в июне-июле на глубине около 5 – 8 м. Разность температур доходит до 12,2 °С. В августе, сентябре и октябре термоклин опускается до глубины 10 и 12 м. В октябре наблюдается почти полная гомотермия от поверхности до 15 м глубины. В ноябре происходит значительное понижение температуры верхних слоев до 1 - 2 °С. В то же время на глубине 10 м и ниже вода охлаждается в гораздо меньшей степени – до 3,3 - 4.2 °С. Наступает явление обратной температурной стратификации, которая удерживается в течение всей зимы и весны. В озере выявлена четкая стратификация кислорода и сероводорода. Максимальная концентрация кислорода наблюдается на 8-9 м. В нижних

слоях содержание кислорода снижается, а на глубине 13 – 14 метров исчезает совсем. Ниже 13 метров расположена зона с высокими концентрациями сероводорода. Разница между верхними и нижними слоями по температуре в озере может достигать 22 °С.

Биота. Экосистема озера по числу видов и числу трофических уровней бедна. Зоопланктон представлен рачками *Arctodiaptomus salinus* Daday (*Crustacea; Copepoda; Calanoida Diaptomidae*), доминирующими по биомассе (около 90 %) и коловратками *Brachionus plicatilis* Müller (*Rotifera; Monogononta; Ploimida*) и *Hexarthra oxyuris* Zernov (*Rotifera; Eurotatoria; Flosculariaceae*), доминирующими по численности в летнее время. В озере обитают амфиподы *Gammarus lacustris* Sars (*Crustacea: Amphipoda*). Для озера Ши́ра в летний период характерным является вертикальное распределение фитопланктона с четко выраженным глубинным максимумом биомассы расположенным на границе фотической зоны (10 – 13 метров) с частичным проникновением в сероводородный слой. Сообщество микроводорослей в пределах глубинного максимума в основном представлено двумя отделами – *Cyanobacteria* и *Chlorophyta*. При этом клетки зеленых водорослей, как правило, занимают верхние горизонты, а цианобактерии располагаются ниже и проникают в сероводородную зону.

В юго-восточной части озера в устье небольшой пресной речки Сон зарегистрировано присутствие серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch). Озеро Ши́ра непрерывно изучается с конца XIX в., и до сих пор считалось, что ихтиофауна в данном озере отсутствует. Одна из возможных причин появления карася в озере - снижение солености, обусловленное повышением уровня озера (Рогозин, и др., 2011). В пелагиали озера присутствие карася зафиксировано не было.

Оригинальные лабораторные и полевые методы изучения вертикальной структуры и индивидуальных миграций гидробионтов

Лабораторные мезокосмы. Для изучения вертикальной структуры зоопланктона в лабораторных условиях была проведена серия экспериментов в специально разработанных вертикальных трубах (мезокосмах). Мезокосмы выполнены из стекла, внутренний диаметр 11 см, высота 100 см (рис. 1). Охлаждающий контур в нижних частях цилиндров соединен с криотермостатом, позволяющим создавать контролируемую температурную стратификацию водного столба с параметрами аналогичными оз. Ши́ра.



Рисунок 1 – Установка по изучению вертикального распределения зоопланктона, шесть стеклянных мезокосмов

«Выделенные объемы» для полевых исследований. Для определения наличия и оценки интенсивности индивидуальных миграций зоопланктона непосредственно в озере была разработана методика с использованием «выделенных объемов». Это

полиэтиленовые трубы длиной 15 м и диаметром 15 см, имеющие кольца жесткости и сеточные окна-вставки для обмена водой с окружающей средой (Рис 2, А). Кроме этого, низ каждой трубы закрывался съемным сеточным дном.

Отдельно изучали восходящие и нисходящие миграции. Изучение восходящих миграций проводили следующим образом. Вначале трубу с установленным сеточным дном медленно погружали в озеро до середины термоклина (рис 2, Б). Труба при этом заполнялась фильтрованной водой без зоопланктона. Затем сеточное дно удаляли (рис 2, В) и во время дальнейшего погружения в трубу уже поступала вода с зоопланктоном. В результате верхняя часть (0-7м) была заполнена свободной от зоопланктона водой эпилимниона, а нижняя (7-14м) содержала нативный зоопланктон гипolimниона (рис 2, Г). Важно отметить, что нижний конец полностью погруженной трубы находился ниже границы сероводородной зоны, что препятствовало выходу через него зоопланктона. В течение экспозиции (8 или 12 ч) часть популяции перемещалась в свободный участок трубы, формируя, таким образом, группу активно мигрирующих животных (рис 2, Д). Рачки, не покинувшие свой участок, считались немигрирующей группой. Далее из трубы отбирали пробы зоопланктона с помощью шлангового пробоотборника, оснащенного вакуумным насосом с глубин 2,5, 5, 8 и 10,5м, затем пробы сгущали через сеть Джеди и фиксировали для дальнейшей обработки.

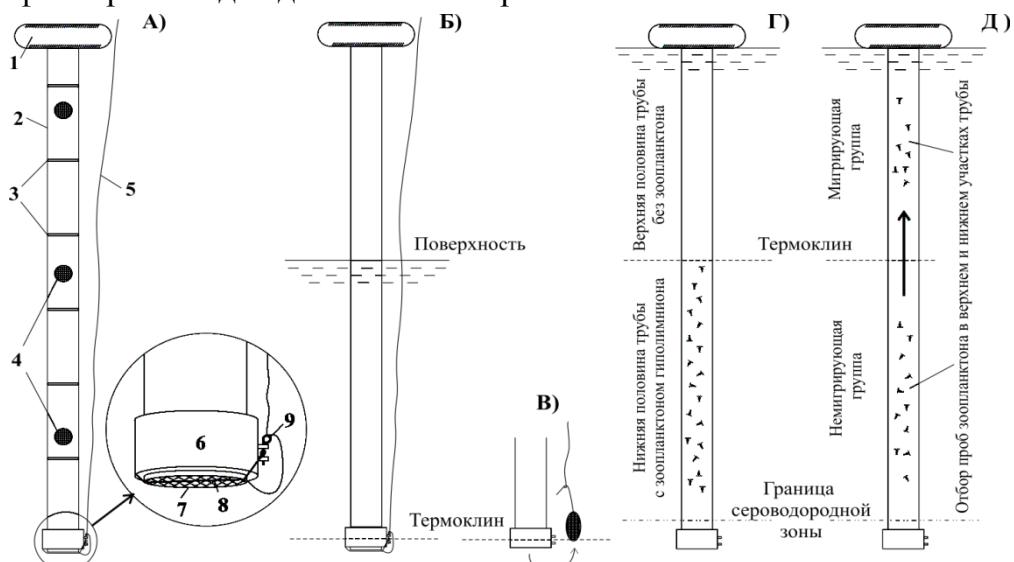


Рисунок 2 – Конструкция «выделенного объема» (А) и схема проведения эксперимента по изучению восходящих несинхронных миграций зоопланктона (Б-Д) в озере. Обозначения конструкции «выделенного объема»: 1 – поплавок, 2 – корпус трубы, 3 – кольца жесткости, 4 – сеточные окна, 5 – шнур чеки, 6 - утяжеленный низ трубы со съемным сеточным дном, 7 – сеточное дно, 8 – резиновый жгут, 9 – чека. Б – погружение трубы до зоны термоклина с закрытым сеточным дном. В – удаление сеточного дна путем выдергивания чеки за шнур. Г- опускание трубы до границы сероводородной зоны. Д – экспонирование трубы в озере (8 или 12 часов) и отбор проб мигрирующих и немигрирующих групп зоопланктона

При изучении нисходящих миграций использовали трубы, в которых зоопланктон присутствовал только в верхних половинах. Такое распределение получали следующим образом. Трубу с установленным сеточным дном полностью погружали в озеро. Далее, от трубы отсоединяли поплавок и опускали на веревке ниже, до глубины, на которой открытый верхний конец оказывался на уровне середины термоклина. Затем трубу медленно поднимали к поверхности. В результате верхняя половина заполнялась водой, содержащей зоопланктон эпилимниона, а нижняя оставалась заполненной профильтрованной от зоопланктона водой.

Система подводного видеонаблюдения мезозoopланктона в стратифицированном водоеме

Важнейшей задачей экологического мониторинга водоемов является учет численности и качественного состава гидробионтов. В настоящее время наряду с классическими методами исследований, использующими лов сетью (Шаповалова, 1973), батометром (Жадин, 1960) или шланговым насосом (Trevorrow, 1997), применяются новые автоматизированные подходы. К последним относятся акустическое зондирование (Laurent., Strutton 2004) и подводная видеосъемка (Macneil, et al. 1997). Метод подводной видео фиксации представляется наиболее перспективным в области изучения пространственного распределения зоопланктона в водоеме. Учитывая все достоинства и недостатки классических методов мониторинга водных экосистем, нами была разработана система подводного видеонаблюдения с лазерной подсветкой (рис. 3), при помощи которой была определена вертикальная структура бокоплава *G. lacustris* в оз. Шира.

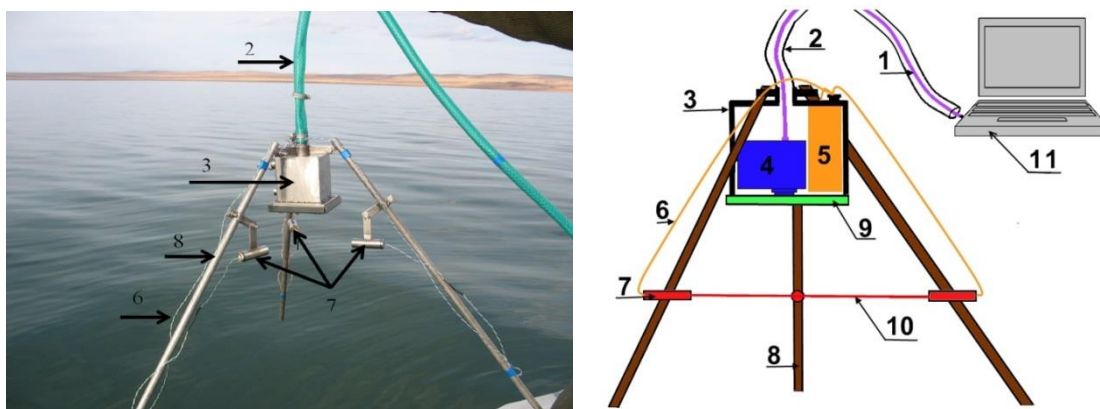


Рисунок 3 – Схема системы подводного видеонаблюдения с лазерной подсветкой. 1 - USB кабель - трос. 2 - защитный резиновый кожух для USB кабеля. 3 - герметичный металлический бокс. 4 - USB видеокамеры Logitech B 905. 5 - элементы питания для лазерных модулей. 6 - электропроводка. 7 - лазерный модуль в герметичном металлическом корпусе. 8 - опора треножного штатива. 9 - прозрачное оргстекло. 10 - свет лазерных модулей, в виде плоскости. 11 - мобильный переносной компьютер

ГЛАВА 3 ЛАБОРАТОРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ И ИНДИВИДУАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ ГИДРОБИОНТОВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕЗОКОСМОВ

Влияния температурной неоднородности и уровня кормовой обеспеченности на вертикальное распределение *Arctodiaptomus salinus* в мезокосмах

В лабораторных мезокосмах исследовали вертикальное распределение *A. salinus*, формирующееся при низкой (озерной) и высокой (с добавлением лабораторных культур *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus quadricauda*) концентрации корма в условиях равномерного и стратифицированного распределения температуры. При каждом уровне пищевой обеспеченности в экспериментах использовали шесть мезокосмов (рис. 1). В трех цилиндрах создавали температурный градиент от 22,5°C в верхней, до 7-6 °C в нижней частях. Зона температурного скачка находилась в центральной части мезокосмов и была достаточной узкой – около 15см. Три оставшихся цилиндра служили контролем, в них температура была равномерной - 22,5°C. В каждый цилиндр помещали разновозрастную и разнополую выборку рачков *A. salinus* в количестве 200 – 400 экземпляров. Предварительно рачки были акклиматизированы к температуре 20 – 22 °C. Продолжительность эксперимента составляла одни сутки. По окончании каждого

эксперимента определяли количество рачков в верхних, средних и нижних частях стратифицированных и нестратифицированных мезокосмов.

Результаты экспериментов были следующие. В опытах с природной концентрацией корма максимум численности *A. salinus* находился в зоне температурного скачка в стратифицированных мезокосмах, тогда как в нестратифицированных рачки опускались в нижние части (рис. 4, А). В эксперименте с повышенной концентрацией корма распределение рачков было близко к равномерному, независимо от распределения температуры (рис. 4, Б). Различия в численности рачков между глубинами были незначительны.

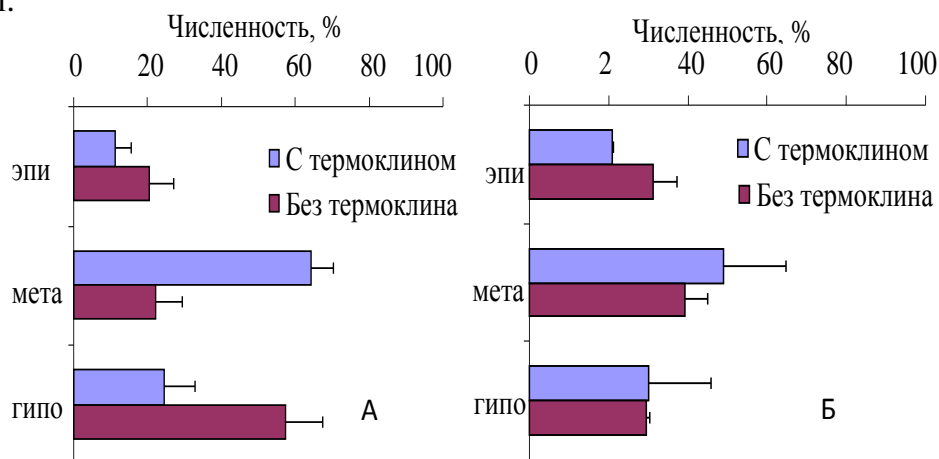


Рисунок 4 – Вертикальное распределение *A. salinus* в стратифицированных и нестратифицированных мезокосмах в эксперименте с природной (А) и повышенной (Б) концентрациями корма. Эпи – верхняя; мета – средняя; гипо – нижняя часть цилиндров

Таким образом, показана тенденция формирования максимума численности *A. salinus* в зоне термоклина при условии низкой (озерной) концентрации корма. Однако количество корма также способно оказывать существенное влияние на вертикальное распределение рачков, что необходимо в дальнейшем учитывать при изучении вертикального распределения зоопланктона в озере.

Исследование восходящих и нисходящих индивидуальных миграций *Arctodiaptomus salinus* в стратифицированных мезокосмах с использованием прижизненного красителя

Эксперимент с окрашенными рачками проводился в трех мезокосмах, имеющих температурный градиент. В эксперименте использовались взрослые особи *A. salinus*. Каждый цилиндр заполняли водой до середины, так, чтобы охлаждающий контур был скрыт водой. В заполненные наполовину цилиндры помещали по 100 – 200 рачков и оставляли на 24 часа для акклиматизации. На вторые сутки заполняли водой верхние части мезокосмов без перемешивания с нижними слоями. Для этого использовалась временная перегородка в центральной части цилиндра, которая после заполнения осторожно удалялась. Далее, в верхние части цилиндров вносили окрашенных рачков, позволяя им свободно перемещаться во всем объеме. Через пять часов с помощью шланга последовательно сливали воду из верхнего, среднего и нижнего участков (условно, эпи-, мета- и гипolimнион) и определяли в них количество окрашенных и неокрашенных особей.

В качестве красителя для маркировки рачков использовался метиленовый синий, являющийся прижизненным или витальным красителем. Окраску производили в растворе 0,07 мг/л в течение 30 мин (определено опытным путем).

Короткий пятичасовой эксперимент с прижизненно окрашенными рачками позволил зафиксировать индивидуальные миграции и оценить их интенсивность.

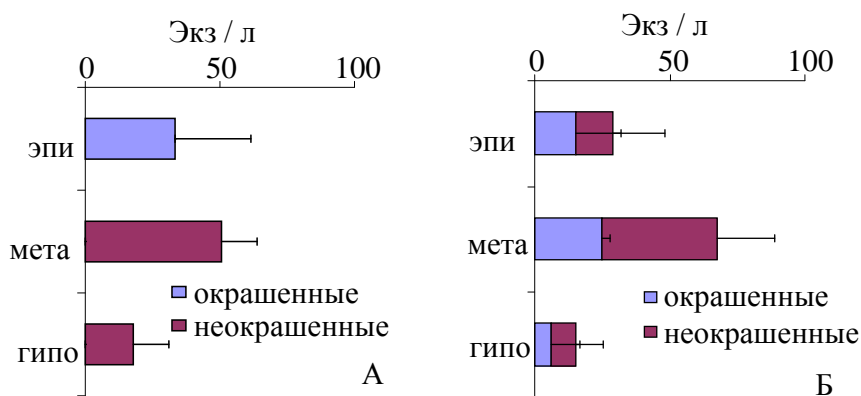


Рисунок 5 – В начале эксперимента (А) и в конце эксперимента (Б) распределение окрашенных и неокрашенных рачков после 5-ти часовой экспозиции в стратифицированных трубах.

Эпи – верхняя; мета – средняя; гипо – нижняя часть цилиндров

На рисунке 5 представлено вертикальное распределение окрашенных и неокрашенных рачков в лабораторных мезокосмах в начале и в конце эксперимента. Очевидно, что за время экспозиции общий профиль распределения животных остался неизменным с максимумом в зоне термоклина. Однако окрашенные рачки, которые изначально находились только в верхних частях, мигрировали и распределились по слоям пропорционально общему количеству рачков каждого слоя. Характеристики индивидуальных миграций рачков приведены в таблице 1.

Таблица 1 – Направление и интенсивность индивидуальных миграций рачков в стратифицированных мезокосмах

Тип рачков, направление и интенсивность миграции	Доля от численности ± ошибка среднего
Окрашенные рачки, мигрировавшие в металимнион	33 ± 5
Окрашенные рачки, мигрировавшие в гиполимнион	25 ± 16
Неокрашенные рачки, мигрировавшие в эпилимнион	33 ± 7

Результаты эксперимента подтверждают предположение о возможности интенсивных индивидуальных миграций зоопланктона при его стабильном вертикальном распределении. При этом интенсивность индивидуальных миграций может быть очень высока – в нашем случае 2/3 популяции фактически поменяли глубину своего положения в течение пяти часов.

ГЛАВА 4 АНАЛИЗ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЗООПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ ШИРА ПО ДАННЫМ МОНИТОРИНГА 2007 - 2011гг

Сезонная и многолетняя динамика вертикальной структуры зоопланктона

В период с 2007 по 2011гг проводился мониторинг пространственной структуры популяции *A. salinus* в озере Шира. Пробы зоопланктона отбирали над максимальными глубинами с шагом в один метр с помощью 5-ти литрового батометра, либо шлангом. Каждый год отбор проб начинали в марте еще при ледяном покрове, затем после схода льда в конце мая – начале июня и далее, в начале и в конце июля, в августе и октябре. Одновременно с отбором проб зоопланктона определяли ряд физико-химических и биологических параметров воды на соответствующих горизонтах. В частности, фиксировали наиболее важные с точки зрения влияния на вертикальное распределение рачков факторы: температуру, содержание хлорофилла *a* (Хл.а) и концентрацию взвешенного органического углерода (ВОУ).

Анализ связи вертикального распределения популяции *Arctodiaptomus salinus* с факторами температуры и корма

Важнейшими факторами, определяющими вертикальную структуру зоопланктона, являются температура и корм (Haney 1993; Lampert, Grey, 2003). Содержание хлорофилла *a*, ВОУ и отношение Хл.а/ВОУ были выбраны в качестве показателей, характеризующих количество и качество корма. Отношение Хл.а/ВОУ является информативным показателем в экологических исследованиях. Если значение высокое, то корм представлен в основном фитопланктоном. Если значения низкие, то это указывает на высокое содержание детрита и/или компонентов микробиальной петли (гетеротрофных нанофлагеллят, инфузорий и т.д.).

Первоначально с помощью метода главных компонент (РСА-анализ) была проанализирована связь между факторами среды на всем массиве данных. Значения факторов были нормированы для получения унифицированной шкалы, согласно формуле: $(X - \text{Mean})/SD$, где X – значение фактора, Mean – среднее, SD – стандартное отклонение. Результаты представлены на ординационной диаграмме (рис. 6 А). Первая и вторая канонические оси вместе объясняют 75,35% вариаций. Первая – 50,61% и вторая 25,74%. С первой осью положительно коррелируют глубина, хлорофилл *a* и Хл.а/ВОУ, со второй – температура и ВОУ. Следует подчеркнуть высокую степень корреляции между показателем Хл.а/ВОУ и глубиной, что означает, что Хл.а/ВОУ в озере Шира увеличивается именно за счет повышения содержания хлорофилла *a*, а не за счет уменьшения ВОУ. К тому же ВОУ не имеет четкой связи с глубиной, поскольку угол между осью Глубина и ВОУ близок к 90°. Следует отметить, что анализ обнаружил положительные корреляции между ВОУ и температурой, и ВОУ и хлорофиллом *a*. Температурная зависимость ВОУ является логичной, поскольку повышение температуры ускоряет рост фитопланктона и, следовательно, повышает количество ВОУ.

Для объяснения распределения науплиусов, копепоидитных стадий, самцов и самок *A. salinus* в озере Шира за весь период исследования был использован канонический анализ соответствия (ССА-анализ). Данный статистический метод относится к прямым методам градиентного анализа, позволяющий за счет линейной комбинации факторов среды отразить структуру встречаемости видов. Метод предполагает унимодальное распределение численности видов относительно факторов среды. Для определения длины максимального градиента был использован детрендный анализ соответствия (ДСА-анализ). Поскольку градиент составил $2,4 > 2,0$ стандартных отклонений, то использование ССА-анализа было правомерным (Jongman., et al 1995). Для уменьшения влияния экстремально высокой численности организмов в отдельных пробах данные были предварительно трансформированы $\text{Log}(X+1)$. Результаты счета представлены в таблице 7.

Из таблицы 2 видно, что первые две оси в сумме объясняют 28,3% общей инерции и 96,1% части инерции, которая может быть объяснена исследуемыми факторами среды. Структура распределения науплиусов, копепоидитных стадий С1 – С3, С4– С5, самцов и самок *A. salinus* в водной толще озера относительно факторов среды хорошо прослеживается на ординационной ССА-диаграмме (рис. 6 Б). Прежде всего, науплиусы и самки имеют сходное поведение, которое отражается в пребывании в слоях, имеющих повышенные значения температуры и содержание ВОУ. Науплиусы имели большее предпочтение к содержанию ВОУ, чем самки. Самцы и копепоидиты С1 – С3 располагаются близко к центру диаграммы, следовательно, не имеют выраженных предпочтений. Копепоидиты С1 – С3 чаще встречались в слоях с низким содержанием хлорофилла *a*, однако эту закономерность трудно интерпретировать.

Копеподиты С4 – С5 относительно первой оси занимали противоположное положение науплиусам и самкам, т.е. они предпочитали низкую температуру и тяготели к слоям с высоким показателем Хл.а/ВОУ. Следует также отметить, что науплиусы и копепоидиты С4 – С5 находятся выше других групп относительно второй оси, с которой больше всего коррелирует хлорофилл *a*. Другими словами, науплиусы и копепоидиты С4 – С5, находясь в своих оптимальных температурных зонах, тем не менее выбирают слои с максимальным содержанием хлорофилла *a*, предпочитая корм с максимальной фракцией водорослей.

Таблица 2 – Численный итог результатов ССА- анализа связи распределения *A. salinus* относительно факторов среды в озере Шира

Оси	1	2	3	4	Общая инерция
Собственные значения (Eigenvalues)	0,095	0,009	0,004	0,001	0,368
Корреляция численность групп – факторы сред	0,712	0,357	0,252	0,115	
Кумулятивный процент вариабельности					
- численности групп	25,8	28,3	29,3	29,5	
-связи численности групп – факторов среды	87,7	96,1	99,3	100	
Сумма собственных значений (Sum of all eigenvalues)					0,368
Сумма всех канонических осей (Sum of all canonical eigenvalues)					0,108

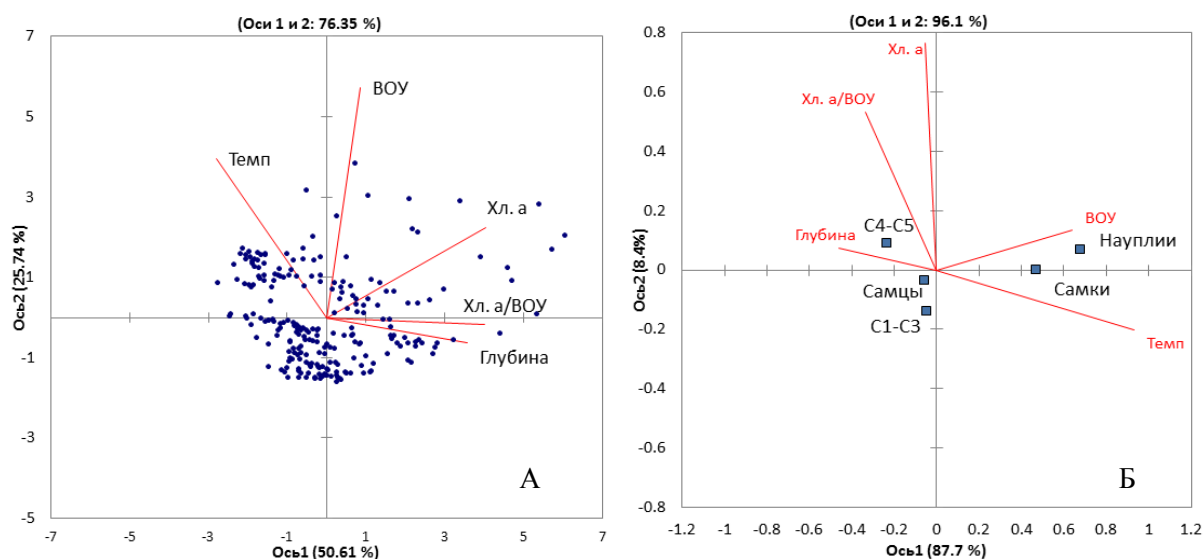


Рисунок 6– А) Ординационная диаграмма РСА - анализа (метод главных компонент), отражающая связь факторов среды в озере Шира в весенний, летний, осенний периоды по данным 2007 – 2011 гг.

Б) Ординационная диаграмма ССА-анализа, отражающая связь между распределением науплиусов, копепоидитных стадий С1 – С3, С4 – С5, самцов и самок *A. salinus* и факторами среды – температурой, глубиной, содержанием хлорофилла *a* и взвешенным органическим углеродом (ВОУ)

ГЛАВА 5 ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ПОЛЕВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ И ИНДИВИДУАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ ЗООПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ ШИРА

Влияние *Gammarus lacustris* на вертикальное распределение *Arctodiaptomus salinus* с использованием «выделенных объемов»

Распределение *A. salinus*, наблюдаемое в стратифицированных лабораторных мезокосмах и «выделенных объемах» в озере, было сходным. Оно выразалось в

формировании максимума численности *A. salinus* в зоне термоклина. В обоих случаях популяции рачков находились на границе холодного, но богатого пищей гипolimниона и теплого, но бедного пищей эпилимниона. Данное распределение зоопланктона соответствует распределению в модельной системе с термоклином и максимумом фитопланктона в гипolimнионе (Kessler., 2004). Однако, оценивая профиль *A. salinus* в озере Шира, данная картина не наблюдалась. Мы предположили, что это может быть связано с присутствием в зоне термоклина бокоплавов *G. lacustris*. Гаммарус может быть хищником, либо пищевым конкурентом для *A. salinus* и, соответственно, может вытеснять его из зоны оптимального пребывания в термоклизе. Это может быть одной из причин наблюдаемого бимодального распределения *A. salinus* в озере Шира.

Для выяснения данного вопроса был выполнен полевой эксперимент, в котором было проведено сравнение вертикального распределения *A. salinus* в «выделенных объемах», содержащих (опыт) и не содержащих (контроль) гаммарусов.

Схема эксперимента. Эксперимент начинался с установки труб в озере без зоопланктона и гаммарусов, то есть трубы опускались в воду с установленными внизу сетками. При проведении контрольных опытов в верхние части «выделенных объемов» помещали зоопланктон без гаммарусов, взятый из озера сетью Джеди. Зоопланктон набирали путем 5-и протягиваний сети с глубины 14м до поверхности, следя за тем, чтобы не попадали гаммарусы. Длительность экспозиции составляла 10 часов. В конце экспериментов внутри «выделенного объема» отбирали пробы шлангом – по 5 литров воды с глубин 2, 4, 6, 8, 10 и 12м. Схема проведения опытов в трубах с гаммарусами была аналогична контролю, с той разницей, что кроме зоопланктона в трубы также помещали около 30 экземпляров *G. lacustris*.

Результаты. Влияние факторов глубины, фактора присутствия/отсутствия гаммарусов, а также совместное влияние этих факторов было проанализировано с помощью метода двухфакторного дисперсионного анализа с повторениями. Во всех случаях было зарегистрировано достоверное влияние фактора глубины, что означает, что распределение *A. salinus* по вертикали было неоднородным.

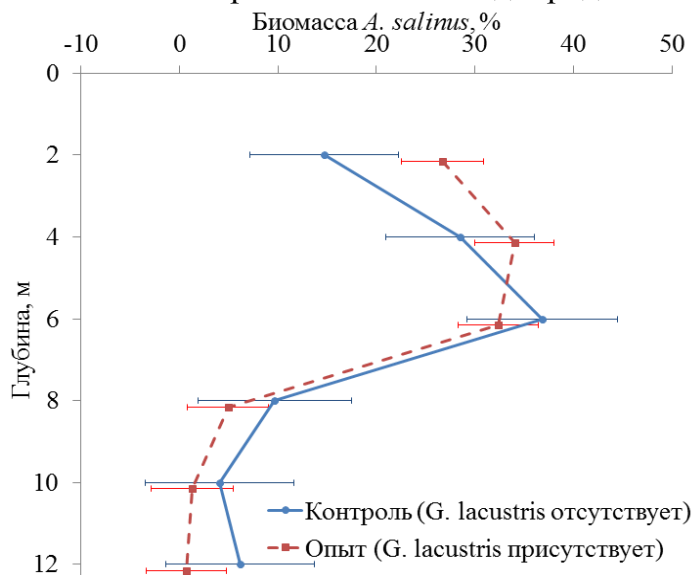


Рисунок 7 – Вертикальное распределение *A. salinus* в «выделенных объемах», содержащих (опыт) и не содержащих (контроль) *G. lacustris*. Горизонтальные столбцы соответствуют 0,95 доверительным интервалам. На графике данные опыта искусственно смещены относительно контроля на 15см вниз для более наглядного отображения доверительных интервалов.

Влияние фактора присутствия гаммаруса было недостоверным для всех наблюдений, т.е. вариации численности *A. salinus*, связанные с гаммарусом, не

отличались от случайных. Однако взаимодействие факторов глубина-гаммарус были достоверными как для общей биомассы *A. salinus* в целом, так и для отдельных групп – самки и старшие копеподиты С4 – С5.

Взаимодействие факторов фактически означает перераспределение численности *A. salinus* между глубинами, т. е. в присутствии *G. lacustris* на некоторых горизонтах их численность увеличилась, а на каких-то снизилась. Изменение вертикального профиля биомассы рачков *A. salinus* в трубах с гаммарусами в сравнение с контролем представлено на рисунке 7. Видно, что в присутствии гаммаруса копеподы сместились вверх относительно своего первоначального положения. Подобный эффект был также продемонстрирован ранее в лабораторных мезокосмах (Zadereev, Gubanov, 2002). Между тем, основным результатом данного эксперимента является то, что, несмотря на достоверное влияние гаммаруса на вертикальное положение *A. salinus*, он все же не способен привести их к бимодальному распределению.

Интенсивность индивидуальных миграций разных возрастных групп, самцов и самок *Arctodiaptomus salinus* в восходящем и нисходящем направлениях

Бимодальное распределение зоопланктона, наблюдаемое в озере, может быть следствием несинхронных миграций. Чтобы это выяснить была проведена следующая серия экспериментов с использованием «выделенных объемов». Эксперименты проводились в дневное время согласно методике, изложенной в главе 2.3. Отдельно изучали восходящие (28.06.2008) и нисходящие миграции (3.07.2008). В каждом эксперименте одновременно использовали 3 «выделенных объема» (повторности). Время экспозиции составило 8 часов. Отбор проб в трубах проводили на глубинах 2,5, 5,0, 8,0 и 10,5м.

Результаты. В период проведения экспериментов измеряли вертикальные профили температуры, концентрации кислорода и хлорофилла *a* с помощью зонда YSI6600. В целом картина распределений была сходной, что позволяет говорить об одинаковых условиях исследований восходящих и нисходящих миграций. В озере наблюдалась ярко выраженная температурная стратификация и глубинный максимум хлорофилла *a*.

В день проведения эксперимента по исследованию нисходящих миграций в озере наблюдался один пик фитопланктона на глубинах 8-9 метров. Распределение зоопланктона также имело один максимум на глубине 8 метров, при этом около 50% биомассы популяции находилось на этой глубине. Всего под термоклином находилось 60% биомассы популяции.

Результаты эксперимента по изучению индивидуальных восходящих миграций науплиусов, копеподитов, самцов и самок *A. salinus* в «выделенных объемах» представлены в таблице 3. Видно, что все группы совершают активные восходящие миграции. Более 60% рачков от находящихся изначально в «выделенном объеме» ниже глубины 7м были обнаружены над термоклином на глубинах 2,5 и 5 метров. Напомним, при этом, что методика постановка эксперимента такова, что нижняя секции «выделенного объема» содержала нативный зоопланктон гипоплимниона, то есть с ним не производили никаких манипуляций, и все рачки находились на своих глубинах, которые они занимали в озере до начала экспозиции.

Порядка 35% рачков были обнаружены на глубине 2,5 метра, следовательно, дальность их перемещения составила более 5 метров (таблица 4). Изменения доли мигрирующих групп рачков в их общей численности в слое показывает насколько разные возрастные стадии, самцы и самки были активны в своих перемещениях. Наиболее активно мигрировали младшие копеподиты С1 – С3.

Таблица 3 – *Восходящие миграции*. Распределение групп *A. salinus* относительно исходного содержания в «выделенном объеме» и относительные изменения долей групп (в %) по слоям

Группа	Исходно в трубе, в слое 13,5 – 8м	Не мигрировали из слоя 13,5 – 8м	Всего мигрировали в слой 8-0м	Мигрировали, амплитуда >5м
<i>Распределение групп относительно исходного содержания в «выделенных объемах»</i>				
Науплии	100	35,9±6,8	64,1±6,8	37,5±8,3
С 1 – С3	100	9,7±0,8	90,3±0,8	54,1±1,5
С 4 – С5	100	40,2±5,6	59,8±5,6	31,2±5,7
Самцы	100	29,8±2,6	70,2±2,6	36,2±3,0
Самки	100	13,1±9,1	86,9±9,1	63,1±8,2
Все группы	100	36,6±5,8	63,4±5,8	35,3±4,8
<i>Относительное изменение долей групп по слоям</i>				
Науплии	15,1±1,6	14,7±1,8	15,2±1,6	16,0±2,8
С1 – С3	4,4±0,2	1,4±0,1	5,7±0,5	5,9±0,3
С 4 – С5	53,8±4,2	59,5±5,4	50,8±4,3	47,6±7,4
Самцы	19,1±0,6	16,6±3,4	21,5±2,1	20,1±2,1
Самки	4,6±1,0	1,7±0,9	6,2±1,1	8,4±2,0

Имея небольшую долю в общей численности рачков гиполимниона - 1,4%, до 90% животных этой возрастной стадии пересекли зону термоклина, при этом более половины из них поднялось до глубины 2,5м. Сходным образом себя вели самки - 63% переместилось до 2,5м. Самцы, несмотря на высокий процент мигрирующих - 70%, показали меньшую амплитуду. До глубины 2,5м поднялось чуть более 1/3. Науплиусы были на четвертом месте по активности восходящих миграций. Около 2/3 покинули зону гиполимниона и более половины из них были обнаружены в самом верхнем слое отбора проб. Сравнительно невысокая скорость подъема науплиусов, которые явно предпочитают занимать в озере теплый эпилимнион, вероятно, была связана с их неспособностью к быстрому плаванию в сравнение с копеподами С1 – С3. Наименьшую активность восходящих миграций показали копеподиты С4 – С5. В перемещениях участвовали около 60%, которые распределились относительно равномерно в верхних половинах «выделенных объемов» (0-8м). Однако на фоне активных миграций всех остальных групп относительная доля численности старших копеподитов среди немигрирующих рачков гиполимниона возросла примерно на 6 %, а в эпилимнионе уменьшилась на ту же величину.

Интенсивность нисходящих миграций, определенная во втором эксперименте, была существенно меньше. Так, на глубину 8 м из эпилимниона мигрировало 13% рачков, а на горизонт 10,5м только 2,8 % (амплитуда - более 5 метров). Однако необходимо отметить, что в озере на этом горизонте также находилась наименьшая доля популяции – около 11% биомассы (табл. 4).

Наиболее активно нисходящие миграции совершали самцы и копеподиты С4 – С5. Перемещалось почти 20%, при этом доля старших копеподитов, достигших самой нижней глубины, была выше, чем у самцов 4,0 и 2,8%, соответственно. Достаточно активно в нижние горизонты мигрировали младшие копеподиты С1– С3. Их доля составила почти 16% и 4% из которых встретились на глубине 10,5 м. Нисходящие миграции самок составили 10 %, однако на самом нижнем горизонте они не попадались. Интересно отметить, что в пробах гиполимниона были обнаружены науплиусы, хотя и в минимальных количествах - 4,8% на глубине 8м и 1,5% на 10,5м. Маловероятно, что

науплиусы целенаправленно совершали нисходящие миграции. Их присутствие могло быть связано со слабым, но все же имеющим место гидрофизическим переносом, которому они не могли сопротивляться в отличие от более взрослых стадий. Либо они попали туда случайно в результате пассивного оседания – по какой-то причине перестав проявлять положительный фототаксис. В целом, среди рачков, мигрирующих из эпи- в гипоплимнион доли самок и науплиусов уменьшились, а самцов, старших и младших копеподитов, соответственно, увеличились. Тем не менее, если оценивать относительную привлекательность глубины по доле популяции, находящейся на этой глубине, то очевидно, что горизонт 10,5 наименее привлекательный из всех, которые были использованы для отбора проб. Так как адаптивный смысл индивидуальных миграций это оптимизация роста и размножения, то следует ожидать наименьшей интенсивности миграций в наименее привлекательное место, что и подтверждается данными эксперимента.

Таблица 4 – *Нисходящие миграции*. Распределение групп *A. salinus* относительно исходного содержания в «выделенном объеме» и относительные изменения долей групп (в %) по слоям

Группа	Исходно в трубе, в слое 0 – 7м	Не мигрировали из слоя 0 – 7м	Всего мигрировали в слой 7-13,5м	Мигрировали с амплитудой >5м
<i>Распределение групп относительно исходного содержания в «выделенных объемах»</i>				
Науплии	100	95,1±1,9	4,8±1,9	1,5±0,5
C1– C3	100	84,1±8,0	15,8±8,0	4,0±1,7
C4– C5	100	81,4±5,7	18,5±5,7	4,0±3,1
Самцы	100	80,1±1,8	19,9±1,8	2,8±1,4
Самки	100	89,5±5,2	10,4±5,2	0,0±0,0
Все группы	100	86,7±3,0	13,2±3,0	2,8±0,8
<i>Относительное изменение долей групп по слоям</i>				
Науплии	29,8±5,2	33,1±6,8	9,9±2,2	17,3±5,8
C1 – C3	15,9±3,0	15,7±3,6	15,4±3,5	20,3±4,2
C4– C5	35,6±4,3	33,5±4,9	47,0±4,3	38,5±21,1
Самцы	15,0±3,5	13,9±3,4	23,9±5,1	23,8±12,6
Самки	3,7±0,8	3,8±0,8	3,9±2,0	0,0

Сравнение содержания С, N, P и жирных кислот в биомассе мигрирующих и немигрирующих групп *Arctodiaptomus salinus* эпи- и гипоплимниона озера Шира

В 2009 г в летний период были выполнены полевые эксперименты с «выделенными объемами», в которых сравнивали стехиометрические показатели (соотношение С:N:P) и жирнокислотный состав рачков разных мигрирующих и немигрирующих групп. Два отдельных эксперимента было выполнено для определения содержания С, N и P в рачках, совершающих восходящие и нисходящие миграции, соответственно, а также еще два отдельных эксперимента для установления состава жирных кислот в этих группах. Схема проведения экспериментов по определению состава жирных кислот была аналогична таковой 2008г. Поскольку для анализа состава С, N, P природная концентрация зоопланктона была недостаточной, то схема эксперимента была модифицирована. В начале эксперимента в озере устанавливали трубы, в которых зоопланктон был полностью удален фильтрованием. Затем рачки концентрировались из озера с необходимых горизонтов (зона эпиплимниона, либо гипоплимниона) с помощью количественной сети Джели и далее помещались в соответствующий участок трубы. В течение экспозиции (12ч) часть популяции перемещалась в свободный участок трубы, формируя, таким образом, группу активно мигрирующих животных. Рачки, не

покинувшие свой участок, считались немигрирующей группой. Далее из трубы отбирали пробы зоопланктона с помощью шлангового пробоотборника, с глубин 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8.5, 9, 9.5, 10 м. Зоопланктон отфильтровывали и высушивали для дальнейшего химического анализа. Для анализа жирных кислот рачков помещали в смесь хлороформ-метанол (2:1) и хранили при -15°C . Исследуемыми показателями было содержание насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в общих липидах. Отдельно исследовался процент содержания важнейших полиненасыщенных жирных кислот: 18:3 ω 3, 18:4 ω 3, 20:4 ω 6, 20:5 ω , 22:6 ω 3.

На основании данных обработки проб полевого эксперимента получили следующие результаты. Рачки, мигрирующие из эпи- в гиполимнион имели пониженное процентное содержание N и P в биомассе (рис. 8) и более низкие показатели P:C и N:C в сравнении с немигрирующей частью популяции эпилимниона. Рачки, совершающие миграции в обратном направлении из гипо- в эпилимнион также имели низкое содержание N в сравнении с немигрирующими рачками гиполимниона. Однако, относительное содержание фосфора к азоту (P:N) у них было повышено. По содержанию углерода мигрирующие рачки не отличались от немигрирующих в соответствующих экологических зонах. Тем не менее, рачки, совершающие нисходящие и восходящие миграции, а также немигрирующие рачки зон эпи- и гиполимниона имели высокие и достоверные отличия между собой, содержание углерода у животных зоны гиполимниона было достоверно выше.

На основании полученных данных по абсолютному и относительному содержанию биогенных элементов (C, N, P) в телах рачков мигрирующих и немигрирующих групп, можно предположить следующую связь между соотношением элементов и двигательной активностью животных. Стимулом к нисходящим миграциям может быть пониженное содержание углерода жирных кислот C(FA), которое выражается в низком показателе C(FA):C в сравнении со средними значениями данной зоны. Различия между мигрирующей и немигрирующей группами эпилимниона имели высокую степень достоверности по t-критерию.

Рачки, покидающие зону гиполимниона, наоборот, имеют повышенное значение углерода по показателям P:C и N:C в сравнении с зоной эпилимниона. При этом показатель N:C является минимальным среди всех исследуемых групп и существенно ниже средних значений немигрирующей группы животных гиполимниона (0,09 и 0,12, соответственно). Низкое соотношение N:C, вероятно, обусловлено не только повышенным содержанием C, но и недостатком N, что легко заметить на фоне невысокого падения P:C и возрастания P:N между мигрирующими группами рачков. Следовательно, высокое содержание углерода при сравнительно невысокой доле жирных кислот и недостатке азота может являться стимулом для рачков к восходящим миграциям из зоны гиполимниона.

Важным физиологическим показателем состояния рачков являлась доля углерода жирных кислот C(FA). Рачки эпилимниона, как мигрирующая, так и немигрирующая их часть, имели достоверно меньшее содержание C(FA) (<3%), чем аналогичные группы рачков гиполимниона (> 9%). Наибольшее содержание C(FA) имела немигрирующая группа рачков гиполимниона 17,1%, а наименьшее – мигрирующие рачки эпилимниона 2,1%.

Спектр жирных кислот также варьировал между группами (рис. 9). Наиболее яркое отличие в спектре имели животные, мигрирующие из эпилимниона в гиполимнион. У этой группы было наименьшее разнообразие неэссенциальных мононенасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот.

По всей видимости, данная группа рачков испытывала серьезный дефицит всех групп ЖК (действительно, их общее содержание составляло лишь 2,1% от массы тела). Однако наиболее важные кислоты (не синтезируемые, либо слабо синтезируемые животными: 18:3 ω 3 – альфа-линоленовая, 20:5 ω 3 – эйкозопентаеновая, 22:6 ω 3- докозагексаеновая) все же поддерживались на сравнительно высоком уровне.

В целом, можно заключить, что наиболее обеспеченной группой по всем важным элементам, P, N и жирным кислотам (в отношении качественного и количественного состава) является группа немигрирующих рачков гиполимниона.

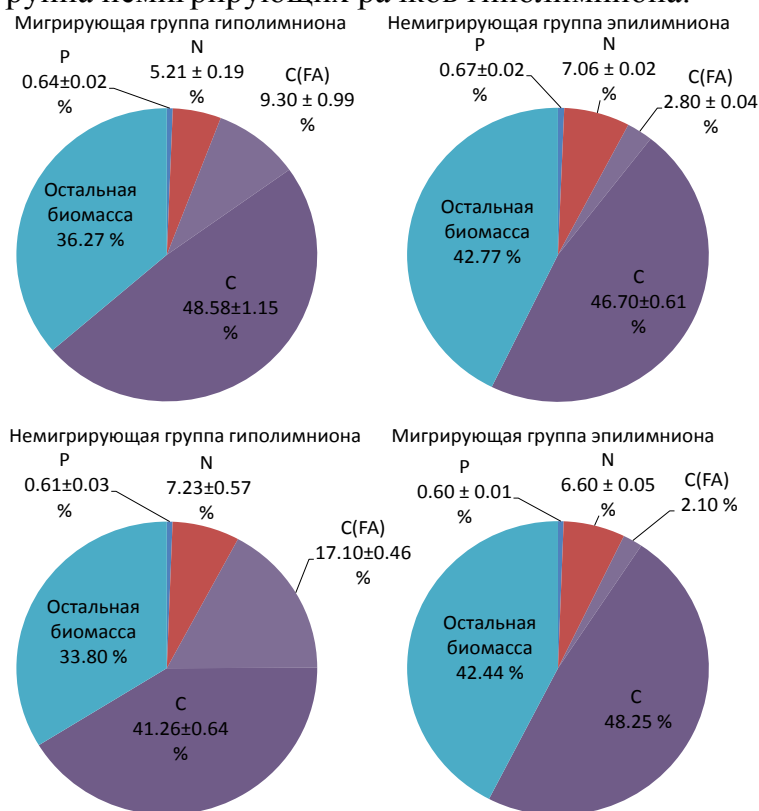


Рисунок 8 – Относительное содержание P - фосфора, N - азота, C(FA)- углерода жирных кислот, C – углерода за исключением C(FA) в биомассе (сухая масса) мигрирующих и немигрирующих групп рачков *A. salinus* эпи - и гиполимниона по результатам полевого эксперимента.

Вероятнее всего эту группу составляют рачки, готовые к переживанию плохих трофических условий в зимний период. Между тем, в гиполимнионе также обнаружены рачки, покидающие (видимо временно) эту зону - мигрирующая группа гиполимниона. Эти рачки еще не набрали достаточного количества ЖК (только 9,3%), и вероятно еще нуждаются в высокой температуре, чтобы обеспечить свой онтогенетический рост и возможно испытывают недостаток N (минимальный -5,2%), который легче восполнить в условиях эпилимниона. В пользу этого предположения говорит высокий уровень N немигрирующей группы эпилимниона (максимальное содержание N – 7%).

Немигрирующая группа эпилимниона вероятнее всего состоит из рачков, использующих повышенную температуру для достижения максимальной скорости развития. Очевидно, потребленная пища расходуется на построения тела, а не накопление запасных ресурсов, так как содержание ЖК составляет менее 3% массы тела. Тем не менее, в зоне эпилимниона также присутствуют рачки, вынужденные совершать нисходящие миграции. По каким-то причинам эти рачки не способны обеспечить себя качественным кормом. В их биомассе содержится минимальное количество ЖК, при этом состав самих ЖК имеет слабое разнообразие. Эти рачки вынуждены пожертвовать высокими темпами роста, чтобы обеспечить пищевые

потребности. Вероятно, лучшие трофические условия гиполимниона могут способствовать восполнению недостатка питательных элементов

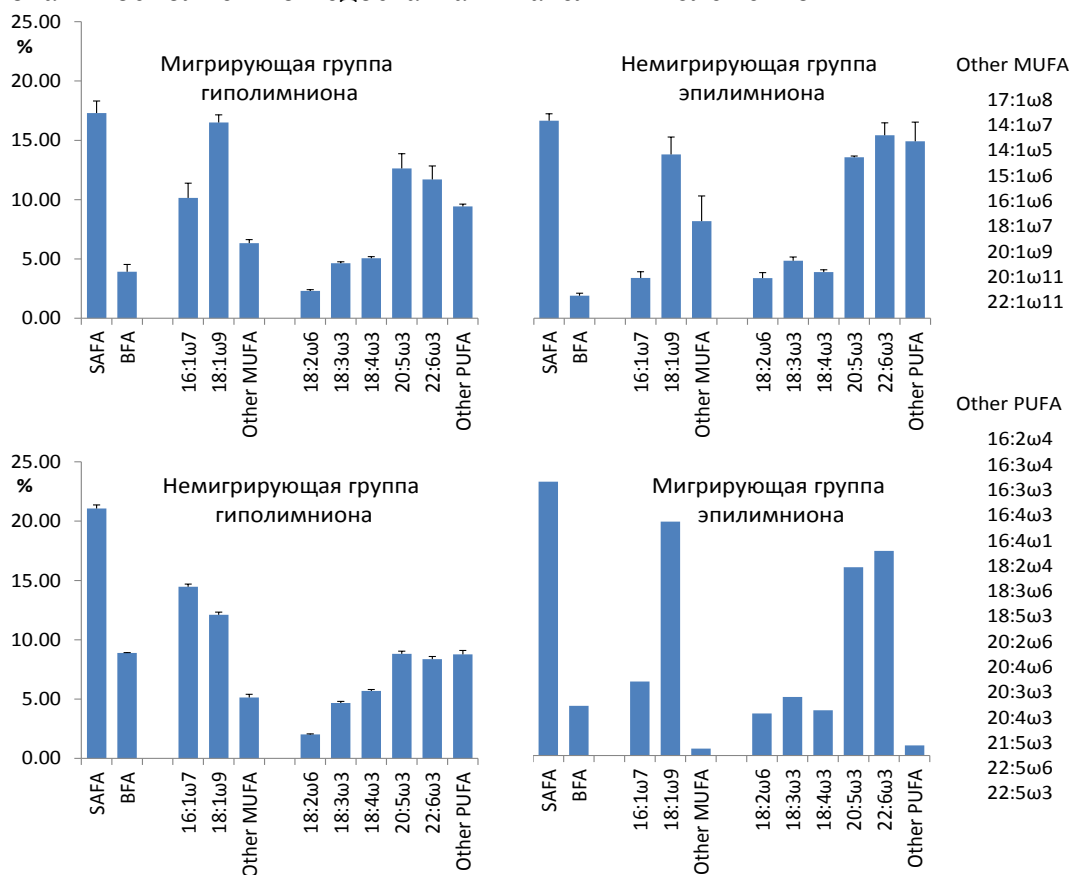


Рисунок 9 – Содержание жирных кислот (% от общей суммы) мигрирующих и немигрирующих групп рачков *A. salinus* эпи- и гиполимниона по результатам полевого эксперимента. SAFAs – насыщенные, BFAs – разветвленные, MUFAs – мононенасыщенные, PUFAs – полиненасыщенные

ГЛАВА 6 ПОДВОДНЫЕ ВИДЕОНАБЛЮДЕНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ *GAMMARUS LACUSTRIS* В ОЗЕРЕ ШИРА

При помощи системы подводного видеонаблюдения определялось вертикальное распределение численности *G. lacustris* в пелагиали водоема и ее связь с положением термоклина. Видеонаблюдения проводились во время стабильной температурной стратификации в дневное и ночное время суток в безветренную погоду. Видео систему погружали в воду с борта лодки строго вертикально от поверхности до глубины 15 м. Вертикальное распределение гаммарусов записывалось по 5 - 10 раз в каждую дату мониторинга. Чтобы повысить репрезентативность, каждую запись проводили на новом месте, смещая лодку на несколько метров от текущей позиции. Количество гаммарусов на разных глубинах определяли визуальным подсчетом в кадрах с интервалом в 5 секунд. За это время камера опускалась на 0.5м, что позволяло избежать повторного счета одних и тех же животных в кадрах. Также гаммарусы подсвечивались лазерной плоскостью, располагающейся фронтально перед камерой (рис. 3), способствуя более точному определению глубины их нахождения в толще воды. В даты отбора проб проводился мониторинг вертикальных распределений температуры, солености и концентрации кислорода и других параметров в пелагической зоне озера при помощи зонда YSI 6600.

Связь между средней глубиной популяции *G. lacustris* в толще воды и положением термоклина оценивали с помощью линейной регрессии. Глубина термоклина была определена как глубина, на которой перепад температур был максимальный. Распределение *G. lacustris* в пелагиали озера в период летней стратификации,

основанное на видеозаписи, было неравномерным. Максимум животных зафиксирован в термоклин. Средняя глубина населения гаммаруса сильно коррелирует с положением термоклина (рис. 10), и эта корреляция статистически значима ($P = 0,003$).

Мы не обнаружили существенных различий между дневным и ночным распределением *G. lacustris* в пелагиали озера. Факторный анализ ANOVA показал, что влияние дневного времени было незначительным ($P = 0,18$), тогда как влияние глубины ($P < 0,00001$), а так же совместное влияние факторов глубины и дневного времени ($P < 0,00001$) было весьма значительным.

Корреляции численности *G. lacustris* в пелагиали между данными, полученными при помощи видео системы и традиционного вертикального облова сетью была положительной и статистически значимой ($P = 0,0089$).

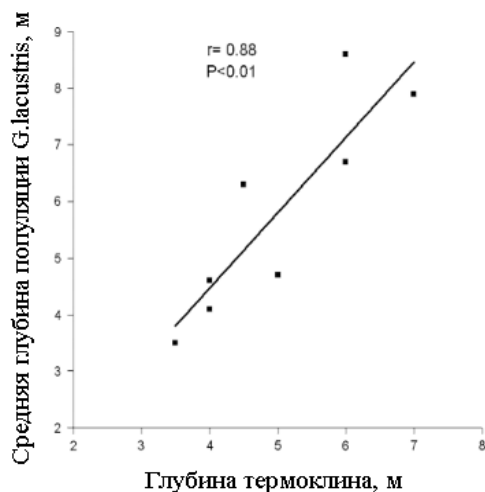


Рисунок 10 – Корреляция между глубиной термоклина и средней глубиной нахождения популяции *G. lacustris* в пелагиали озера Ши́ра

Преыдушие исследования показали, что основная численность *G. lacustris* сосредоточена в зоне литорали (Yemelyanova et al., 2002). На глубинах 1,5 - 2 м, плотность амфипод составляла 278 ± 25 экз./метр². На глубине 5 м максимальная плотность $414 \pm 69,0$ экз./ м². Было показано, что с увеличением глубины от 12 до 22 м, плотность амфипод снижалась с $87 \pm 12,0$ до $43 \pm 4,0$ экз./м². Отсюда следовало, что плотность в пелагиали в 10 раз ниже, чем максимальная плотность в sublиторали (Yemelyanova et al., 2002). Наши данные показывают, что в пелагической части озера количество *G. lacustris* сопоставимо с наблюдаемым в прибрежной части и составляет до 400 экз./м², достигая пика 50 экз./м³ в зоне термоклина. Однако распределения, которые мы наблюдали, сильно варьировали на протяжении летнего сезона.

Кроме температурных предпочтений есть еще два важных фактора, способных влиять на пространственное распределение животных - пресс хищника и доступность пищи. Отсутствие рыбы в пелагической зоне озера Ши́ра, очевидно, позволяет *G. lacustris* занимать эту часть озера. Что является основным источником питания бокоплавов в пелагиали еще до конца не выяснено, но для литоральной зоны в качестве основной пищи исследователи выделяют сестон (Гладышев и др., 2000) и в меньшей степени детрит (Березина., 2007). Термоклин может выступать в качестве барьера для оседания сестона и детрита (Kufel, Kalinowska, 1997). В озере Ши́ра общее количество углерода, азота и фосфора в сестоне металимниона было несколько выше, чем в эпилимнионе. Тем не менее, разница была значительной только для углерода. Концентрация сестона была еще выше в гиполимнионе и монимолимнионе. Вероятно,

что *G. lacustris* выбирает место с оптимальным сочетанием нескольких факторов: оптимальная температура, высокий уровень растворенного кислорода и высокая концентрация сестона.

ВЫВОДЫ

1. Вертикальное распределение *Arctodiaptomus salinus* в условиях стратифицированных лабораторных мезокосмов характеризуется устойчивым пиком численности в зоне термоклина. Маркировка группы рачков с помощью прижизненного красителя показала, что данное распределение является динамическим и складывается из постоянных перемещений животных между зонами эпи- и гипolimниона.

2. Анализ многолетних полевых наблюдений за вертикальной структурой *Arctodiaptomus salinus* в озере Шира показал, что ведущим фактором в распределении животных является температура, которая объясняет 87,7% вариаций численности, и только 8,4% вариации связано с влиянием корма.

3. Науплии и самки имеют сходное поведение, которое отражается в пребывании в слоях, имеющих повышенные значения температуры и содержания взвешенного органического углерода (ВОУ). Копеподиты C4 – C5 чаще встречались в слоях с низкой температурой, имеющих высокие показатели соотношения хлорофилла *a* / ВОУ.

4. Эксперименты по оценке роли *Gammarus lacustris* в формировании вертикального распределения *Arctodiaptomus salinus* в «выделенных объемах» показали, что присутствие бокоплавов приводит к достоверному уменьшению глубины нахождения копепод. Однако это не привело к формированию бимодального распределения *Arctodiaptomus salinus*, наблюдаемого в озере. Последнее формируется в течение длительного времени в результате несинхронных индивидуальных миграций.

5. Подводные видеонаблюдения за распределением *Gammarus lacustris* в центральной части озера Шира обнаружили, что пик численности бокоплавов связан с распределением температуры и тесно коррелирует с положением термоклина.

6. В экспериментах с «выделенными объемами» *in situ* зафиксированы несинхронные вертикальные миграции *Arctodiaptomus salinus*, охватывающие всю кислородную зону пелагиали. За 8 часов дневной экспозиции через термоклин в восходящем направлении перемещалось более 60% рачков, а в нисходящем – 13%. В восходящем направлении активнее всех перемещались самки и копеподиты C1 – C3, в нисходящем – копеподиты C4 – C5.

7. Обнаружена связь между индивидуальными миграциями рачков *Arctodiaptomus salinus* и их физиологическим состоянием в зонах эпилимниона и гипolimниона. Стимулом к совершению миграций из эпи- в гипolimнион, наиболее вероятно, является минимальная доля углерода жирных кислот в общем содержании углерода в биомассе, а также низкое разнообразие неэссенциальных мононенасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот. При этом, эссенциальные кислоты поддерживаются в телах рачков на сравнительно высоком уровне.

8. Миграции из гипо- в эпилимнион совершают рачки, находящиеся в стадии активного роста, вынужденные проводить часть времени при высокой температуре. Физиологически они отличаются от немигрирующей группы гипolimниона меньшим содержанием углерода, относительно невысокой долей жирных кислот и дефицитом азота. Другими словами, рачки прекращают мигрировать и остаются постоянно в гипolimнионе при накоплении достаточно высокого количества азота и жирных кислот на уровне 7% и 17%, соответственно.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Zadereev, E. S., Tolomeyev, A. P., Drobotov, A. V., Emeliyanova, A. Y., Gubanov, M. V. The vertical distribution and abundance of *Gammarus lacustris* in the pelagic zone of the meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia, Russia). *Aquatic ecology*. 2010. 44(3). P. 531-539.
2. Задереев Е. С., Толомеев А. П., Дроботов А. В., Колмакова А. А. Влияние погодных условий на пространственную и сезонную динамику растворенных и взвешенных биогенных элементов в водной толще меромиктического озера Ши́ра, Сибирский экологический журнал. 2014. 7(4). С. 384-396.
3. Задереев Е. С., Толомеев А. П., Дроботов А. В. Несинхронные вертикальные миграции зоопланктона в стратифицированных озерах. Сибирский экологический журнал. 2012. 5(4). С. 443-449.
4. Ануфриева Т. Н., Дроботов А. В., Задереев Е. С., Толомеев А. П. Зоопланктон озера Ши́ра / В книге Природный комплекс и биоразнообразие участка «Озеро Ши́ра» заповедника Хакасский / коллектив авторов. Под ред. В. В. Непомнящего. – Абакан: Хакасское книжное издательство. 2011. С. 287 – 303.

Работы, опубликованные в других изданиях

1. Дроботов А. В., Толомеев А. П., Задереев Е. С. Анализ динамики вертикального распределения зоопланктона в меромиктическом озере Ши́ра. XI Съезд Гидробиологического общества при РАН (Международный гидробиологический конгресс), г. Красноярск 2014 г.
2. Drobotov, A. V., Zadereev, E. S., Tolomeev, A. P., Difference in physiology (C:N:P ratio and fatty acid content) of copepods regarding to their migrating activity and vertical temperature distribution. French-Russian Seminar “Impact of climate change on the ecophysiology of freshwater organisms”, UMR CNRS 5023 Ecologie des hydrosystemes naturels et anthropises. Universite Claude Bernard. Lyon, France. 2011.
3. Дроботов А. В., Задереев Е. С., Толомеев А. П., Тюменцев А. И. Формирование вертикального распределения зоопланктона в меромиктическом озере Ши́ра: полевые наблюдения и эксперименты *in situ*. IV международная научная конференция «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды», к.п. Нарочь; Минской области; Беларусь, 2011 г.
4. Дроботов А. В., Толомеев А. П. Интенсивности восходящих и нисходящих индивидуальных миграций и трофические взаимодействия фито-и зоопланктона в стратифицированной водной среде. Международная конференция «Проблемы экологии» Чтения памяти профессора М. М. Кожова. г. Иркутск, 2010 г.
5. Дроботов А. В., Задереев Е. С., Толомеев А. П. Вертикальное распределение и индивидуальные миграции *Arctodiaptomus salinus* в стратифицированной водной среде. X Съезд Гидробиологического общества при РАН (Международный гидробиологический конгресс), г. Владивосток, 2009 г.
6. Дроботов А. В., Толомеев А. П., Задереев Е. С. Вертикальное распределение и индивидуальные миграции зоопланктона в стратифицированном водоеме. Международная конференция «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий». г. Абакан, 2008 г.
7. Дроботов А. В., Толомеев А. П., Задереев Е. С. Вертикальное распределение и индивидуальные миграции *Arctodiaptomus salinus* в стратифицированном столбе воды. Биология внутренних вод. XIII Международная школа - конференция молодых ученых. Борок, 2007 г.