

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего  
профессионального образования  
«Сибирский федеральный университет»,  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биофизики  
Сибирского отделения Российской академии наук

На правах рукописи

Дроботов Антон Владимирович



ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА И НЕСИНХРОННЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ  
МИГРАЦИИ ЗООПЛАНКТОНА В СТРАТИФИЦИРОВАННОМ  
МЕРОМИКТИЧЕСКОМ ОЗЕРЕ

03.02.10 – Гидробиология

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель  
кандидат биологических наук,  
Толмеев А. П.

Красноярск – 2014

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	8
1. 1 Вертикальное распределение и суточные миграции зоопланктона: классические представления.....	8
1. 2 Современные сведения о механизмах формирования вертикальных миграций зоопланктона.....	11
1. 3 Обзор методов изучения пространственного распределения зоопланктона ...	22
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	32
2. 1 Экосистема озера Шира.....	32
2. 2 Методы измерений физико-химических факторов, зоо – и фитопланктона в лабораторных мезокосмах и в озере Шира.....	38
2. 3 Оригинальные лабораторные и полевые методы изучения вертикальной структуры и индивидуальных миграций гидробионтов .....	40
2. 3. 1 Лабораторные мезокосмы .....	40
2. 3. 2 «Выделенные объемы» для полевых исследований.....	41
2. 3. 3 Система подводного видеонаблюдения мезозоопланктона в стратифицированном водоеме .....	46
2. 4 Статистические методы обработки результатов.....	48
ГЛАВА 3 ЛАБОРАТОРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ И ИНДИВИДУАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ ГИДРОБИОНТОВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕЗОКОСМОВ.....	49
3. 1 Влияния температурной неоднородности и уровня кормовой обеспеченности на вертикальное распределение <i>Arctodiaptomus salinus</i> в мезокосмах.....	50
3. 2 Оценка восходящих индивидуальных миграций <i>Arctodiaptomus salinus</i> в стратифицированных и нестратифицированных мезокосмах .....	57

3. 3 Исследование восходящих и нисходящих индивидуальных миграций <i>Arctodiaptomus salinus</i> в стратифицированных мезокосмах с использованием прижизненного красителя .....	60
ГЛАВА 4 АНАЛИЗ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЗООПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ ШИРА ПО ДАННЫМ МОНИТОРИНГА 2007 - 2011гг.....	63
4. 1 Сезонная и многолетняя динамика вертикальной структуры зоопланктона...	63
4. 2 Анализ связи вертикального распределения популяции <i>Arctodiaptomus salinus</i> с факторами температуры и корма .....	72
ГЛАВА 5 ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ПОЛЕВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ И ИНДИВИДУАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ ЗООПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ ШИРА .....	78
5. 1 Связь между вертикальным распределением зоопланктона и фитопланктоном в «выделенных объемах».....	78
5. 2 Влияние <i>Gammarus lacustris</i> на вертикальное распределение <i>Arctodiaptomus salinus</i> с использованием «выделенных объемов» .....	88
5. 3 Интенсивность индивидуальных миграций разных возрастных групп, самцов и самок <i>Arctodiaptomus salinus</i> в восходящем и нисходящем направлениях .....	93
5. 4 Сравнение содержания С, N, P и жирных кислот в биомассе мигрирующих и немигрирующих группах <i>Arctodiaptomus salinus</i> эпи- и гипolimнионе озера Шира	101
ГЛАВА 6 ПОДВОДНЫЕ ВИДЕОНАБЛЮДЕНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ <i>GAMMARUS LACUSTRIS</i> В ОЗЕРЕ ШИРА.....	108
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	117
ВЫВОДЫ .....	121
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	123

## ВВЕДЕНИЕ

Стратификация физических, химических и биологических параметров в средних и глубоких водоемах умеренной климатической зоны характерно для летнего периода. Вертикальные неоднородности часто являются ключевым фактором, определяющим устойчивое состояние экосистемы, ее биоразнообразие и качество воды. Однако в научной литературе нет исчерпывающих сведений о механизмах формирования вертикальных неоднородностей, а также роли различных аспектов стратификации в функционировании водной экосистемы.

На основе изученной литературы (Богоров, 1946; Жадин, 1960; Киселев, 1980; Kessler, 2004; Lampert, 2005; Ringelberg, 2010 и др.) нами выделены следующие 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 относительная роль активных индивидуальных перемещений гидробионтов в формировании их вертикального распределения;
- не разработаны адекватные методы анализа вертикального распределения гидробионтов, различающихся по размерам и подвижности, позволяющие оценивать их вертикальное распределение с заданной точностью;

Наиболее перспективными для исследования механизмов формирования вертикальных неоднородностей живых организмов в водных экосистемах, а также функционирования трофической сети в условиях стратифицированного распределения физико-химических факторов среды являются меромиктические озера. Уникальность этих озер заключается в отсутствии полной циркуляции воды между слоями с различной минерализацией. Более минерализованная и плотная вода придонного слоя на долгие годы исключена из газового обмена, что приводит к формированию аноксигенных условий. На границе между перемешиваемой и не перемешиваемой частями озера возникает хемоклин - резкий скачок физико-химических свойств среды. В этой зоне меняется

соленость, концентрация кислорода, биогенных элементов и др. Однако хемоклин является не единственной градиентной зоной в меромиктических озерах. Если водоем достаточно глубокий, то очень часто в таком озере в летнее время может наблюдаться температурная стратификация. При этом зона резкого падения температуры может располагаться существенно выше хемоклина, образуя термоклин. Таким образом, в меромиктическом озере благодаря стратифицированному распределению температуры и солености могут формироваться несколько гидродинамически изолированных зон обитания.

Устойчивые пространственные гетерогенности в меромиктических озерах создают особые условия для формирования биологического сообщества и биогеохимического круговорота веществ. Ключевым отличием озер данного типа от других водоемов является наличие постоянного анаэробного слоя водной толщи - монимолимниона, в котором развивается сульфидогенная микрофлора, представленная в основном сульфатредуцирующими бактериями.

Необходимо отметить, что в подобных экосистемах структура трофических цепей может существенно отличаться от таковой в классических озерных экосистемах (фитопланктон-зоопланктон-рыбы). Не редко третий трофический уровень - рыбы, в меромиктических соленых озерах может отсутствовать.

Безусловно, подобные водные объекты встречаются не очень часто, однако меромиктические озера представляют собой прекрасные модельные экосистемы, позволяющие проводить фундаментальные биологические исследования.

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* 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».

#### 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, копеподитов 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.

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.

## ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### **1. 1 Вертикальное распределение и суточные миграции зоопланктона: классические представления**

В большинстве природных водоемов зоопланктон имеет неоднородное вертикальное распределение, обладающее характерной суточной и сезонной динамикой. Вертикальный профиль сравнительно несложно измерить с помощью послойного отбора проб, однако, расшифровка механизмов его формирования до сих пор является чрезвычайно сложной и нерешенной до конца задачей. Вертикальная структура зоопланктона не может быть объяснена прямым влиянием профилей распределения корма, температуры или освещенности. Вертикальное распределение зоопланктона - это результирующая активных и пассивных перемещений животных, которые являются адаптацией к неоднородностям распределения и динамическим изменениям абиотических и биотических факторов среды.

Вертикальную структуру зоопланктона невозможно рассматривать без ее суточных изменений. Изучением суточных вертикальных миграции зоопланктона ученые занимаются более века (Киселев, 1980; Рудяков, 1986). За это время количество публикаций стало очень большим. Как правило, описание суточных вертикальных миграций более или менее одинаково, а именно: спуск зоопланктона в глубинные воды на рассвете и подъем к поверхности в вечернее время. Большие различия заключаются в расстоянии между центральными глубинами в дневное и ночное время, а также в амплитудах перемещений, диапазоны которых составляют от нескольких метров в озерах до нескольких сотен метров в океанах. Амплитуды перемещений различны у ювенильных групп, самцов и самок. В разных условиях местообитания количество видов, участвующих в миграции, и сам характер миграционного поведения может быть различен (Bayly, 1986; Ohman, 1990).



Существует, по крайней мере, три направления работ, подразумевающие разную степень активности зоопланктона в совершении суточных миграций.

1. Суточные миграции могут быть пассивным процессом (Краусс, 1968). Перенос организмов осуществляется вертикальными периодическими движениями водных масс. В одном из первых предположений такого рода говорится о переносе планктона конвекционными течениями, существование которых обусловлено суточными изменениями радиационного баланса поверхности океана. Суточные колебания температуры и плотности прослеживаются до глубины порядка 50-75 м (Монин и др., 1974; Гершанович, Муромцев, 1982), и лежащие в их основе периодические процессы конвективного перемещения, без сомнения, участвуют в формировании динамики вертикального распределения организмов. Существенное значение в жизни пелагических животных могут иметь и внутренние волны, связь которых с вертикальным распределением планктона впервые обсуждалась В. Г. Богоровым (1946) и Ю. А. Рудяковым (1986). Внутренние волны вызывают значительные вертикальные перемещения планктона и рыб (Бирюлин, 1955; Фукс, Мещерякова, 1959; Фукс, 1960; Valdez, 1960; Nakayama, 1970; Макштас, Сабинин, 1972). Амплитуда этих колебаний бывает вполне сопоставима с амплитудой вертикальных миграций (Краусс, 1968), и зависит от площади поверхности водоема и от преобладающего направления ветра (Kersting et al., 1981), но наряду с другими факторами их значение часто недооценивается планктонологами. Период внутренних волн может быть различным, есть и 24-часовая составляющая. Поэтому такой тип миграции может быть идентифицирован только при условии проведения более детальных гидрологических исследований.

2. Существуют периодические изменения скорости пассивного погружения организмов относительно воды. Скорость перемещения зависит от вязкости воды, плавучести (т.е. разности значений плотности воды и организма), а также от размеров и формы организма. Вязкость воды сильно зависит от температуры, что и послужило основанием гипотезы Оствальда, считавшего, что суточные

колебания температуры воды и вызванные ими изменения вязкости настолько велики, что могут существенно менять скорость пассивного погружения организмов. Изменения плавучести могут быть вызваны суточным ходом удельного веса организмов. Несомненно, что суточные колебания удельного веса могут формировать суточные миграции хотя бы отчасти, а в некоторых случаях и полностью как например, у раковинной амебы *Arcella discoides* (Denton, 1963).

3. Основной причиной вертикальных миграций является изменение скорости активного движения зоопланктона. При этом, колебания освещенности играют ведущую сигнальную роль (Roe, 1974; Заика и др., 1976; Stearns, Forward, 1984). Французский исследователь Рое показал, что миграции вызываются главным образом изменением освещенности: количество света определяет амплитуду и направление перемещения, а также глубину, на которой организмы останавливаются (Эрхард, Сежен, 1984). Тем ни менее, долгое время влияние освещенности на вертикальные миграции рассматривались не как сигнал, а как простое следование животных вверх или вниз за оптимумом освещенности. Либо, следование эндогенному ритму, совпадающему с суточным колебанием света.

Более поздние исследования были направлены на изучение миграций, как результата действия большого комплекса факторов. Эти факторы можно разделить на три группы: 1) физические (температура, свет, вязкость воды, течения, ветер, давление); 2) химические (соленость, содержание кислорода, углекислоты, питательных солей); 3) биотические и механические (остаточный вес, скорость движения и погружения, направленность движения воды). Ряд этих факторов действует сходным образом как на живые, так и на мертвые компоненты сестона, и их эффект зависит только от физических свойств плавающих частиц. Другие действуют только на живые организмы в зависимости от особенностей биологии каждого из них. Все группы факторов действуют одновременно, и картина вертикального распределения планктона представляет собой результат взаимодействия всех факторов. Однако во многих случаях из этого комплекса факторов можно выделить такой, который по своему значению

доминирует над другими и преимущественно определяет характер картины распределения (Киселев, 1980).

## **1. 2 Современные сведения о механизмах формирования вертикальных миграций зоопланктона**

В последние десятилетия наблюдалась тенденция к более углубленным исследованиям вертикальных миграций, в результате которых удалось получить принципиально новые знания в данной области. Большое внимание было уделено роли кайромонов (химические вещества, выделяемые хищником) в миграционном поведении зоопланктона. Исследованы различные аспекты влияния солнечного излучения. Изучено действие ультрафиолетовой части спектра, угла падения солнечных лучей, относительного изменения уровня освещенности, а также изменения спектрального состава света. Существенный прогресс получен при переходе от популяционного уровня исследований к организменному, при котором в качестве минимальной единицы рассматривается не популяция, а отдельные особи и их поведение.

*Представления об ориентации в пространстве и модель плавания у организмов зоопланктона*

Ранее считалось, что перемещения планктонных животных являются движением в случайном направлении. На основании этой гипотезы была построена модель вероятности встречи хищника и жертвы, предполагая, что животные были точками в трехмерном пространстве,двигающимися беспорядочно (Gerritsen, Strickler, 1977; Giguere et al., 1982). Однако, с развитием трехмерной видеозаписи и компьютерного анализа изображения (Ramcharan, Sprules, 1989; Strickler, 1998) данная теория была отвергнута (Wong, Sprules, 1986; Van Duren, Videler, 1996). Еще в 1952 Bainbridge писал о том, что для зоопланктона в основном характерны вертикальные перемещения и очень редко - горизонтальные. Порядка девяносто процентов перемещений, совершаемых

зоопланктоном, описанных в литературе, относятся к поиску пищи, избеганию хищника или поиску партнера для размножения.

В настоящее время общепринято, что для ориентации тела в пространстве используется свет, нежели гравитация. Органы равновесия -статоцисты есть лишь у незначительного количества планктонных видов животных (например, мизид). У остальных же видов зоопланктона ориентация оси тела во время плавания зависит от угла падения света (Van Duren, 2000). Пелагические животные имеют достаточно простое строение глаз (будь то дафнии, или копеподы), однако и оптических сигналов в пелагиали водоемов крайне мало в сравнении с наземными экосистемами. Иначе говоря, зоопланктон окружен «синей пустотой» и может лишь ощущать суточные изменения освещенности и ориентироваться в пространстве относительно источника света. Дафнии явно не используют глаза для поиска пищи. У дафнии и глубоководных веслоногих рачков низкая разрешающая способность глаз, они могут использовать границу свет-темнота для вертикальной ориентации плоскости оси тела (Consi et al. 1990; Land, 1980).

Изучая миграции различных видов планктона, исследователи выявили общие черты в характере движения и назвали их как «скачок и погружение» (“hop-and-sink”, Bainbridge, 1952). «Скачок и погружение» можно определить как одиночный бросок вверх с последующей короткой фазой пассивного погружения. Такой способ перемещения является индикатором осциллирующего или прерывистого плавания, которое представляет собой более или менее регулярную модель движения животных вокруг определенной глубины (Mills, 1981). Плавание вверх состоит из нескольких «скачков и погружений», после которого наступает фаза, в которой преобладают нисходящие перемещения (погружение).

Перемещения такого рода имеют большое функциональное значение. Такое плавание менее энергозатратно, чем непрерывное плавание (Haury, 1976). Также оно более эффективно с точки зрения использования кислорода. Прерывистое плавание способствует обнаружению новых мест для кормления. Когда

направление по горизонтали меняется при скачкообразном плавании, то и объемы воды для поиска пищи тоже меняются. Иначе, животные выедали бы кормовую базу из близлежащего объема воды очень быстро. Иногда происходят внезапные, большие вертикальные смещения (Ringelberg, 1995). Эти нерегулярные смещения, вероятно, часть скачкообразного механизма и, возможно, имеют адаптивное значение, так как пища, собираемая животным, перемещается подводными течениями. Колебательная модель перемещения свойственна многим видам планктонных организмов, но для каждого вида характерны свои особенности в плавании.

В литературе есть сведения, что прекращение движения в процессе «скачков и погружений» необходимо для сенсорного восприятия пространства (Wong et al, 1986; Pennisi, 2000). След, оставляемый проплывшим животным, у каждого вида свой, будь то хищник или жертва. Если это так, то чувствительность механорецепторов для того чтобы почувствовать гидромеханической возмущения уменьшается, когда животное плывет. Целесообразно сделать остановку и «прислушаться» к возмущениям окружающего пространства, что бы избежать опасности.

*Зависимость миграций зоопланктона от действия факторов света, температуры, пищи и хищника*

Несмотря на то, что суточные миграции в подавляющем большинстве рассматриваются как результат влияния хищника, по мнению некоторых исследователей, первичной причиной суточных миграций в процессе эволюции поведения зоопланктона являются факторы пищи и света (Forward, Hettler, 1992; Ringelberg, 2010). Это связано с тем, что в процессе эволюции хищные рыбы появились гораздо позже, тогда как зоопланктон уже имел поведенческую модель вертикальных перемещений.

В прозрачной воде, в верхних слоях водоема, ультрафиолетовое излучение было губительно как для фитопланктона, так и для эмбрионов зоопланктона (Sommaruga, 2001; Leech, Williamson, 2001). Поэтому оптимальной средой для

роста и развития были нижние слои водоема. С изменением интенсивности света также менялась глубина максимальной первичной продукции. В результате чего зоопланктон приспособился перемещаться вслед за едой.

Появление хищных рыб не изменило поведение зоопланктона, а привело к развитию способности чувствовать присутствие хищника. В процессе эволюции нейронные связи в центральной нервной системе возросли между центром, отвечающим за обнаружение хищника и центром ответственным за погружение при изменениях в интенсивности света. К фототаксису добавилась способность избегать хищника, то есть перемещаться вниз до восхода солнца, в неосвещённые и недоступные для рыб места. Так появился фактор - пресс хищника. Однако мигрирующие животные вынуждены были находиться в нижней зоне водоема без еды и при низких температурах в течение большей части дня. Таким образом, понизился не только уровень смертности от хищничества, но и уровень рождаемости (Ringelberg, 2010). При низких показателях хищничества немигрирующие животные были иногда более обеспечены пищей.

На протяжении многих лет одним из главных объяснений суточных вертикальных миграций являлось то, что зоопланктон следовал за оптимальной, интенсивностью света для избегания хищника. Литературные данные (Dodson, 1990), говорят, что амплитуда миграций дафний увеличивается с увеличением глубины прозрачности по диску Секки. Иными словами, наибольшие расстояния проплывались в чистых озерах, чем в озерах с более мутной водой. С увеличением прозрачности хищники могут опускаться глубже в толщу воды. Таким образом, дафния должна мигрировать глубже, чтобы уменьшить вероятность быть увиденной и съеденной.

Обнаружение изменений в интенсивности света на рассвете и закате является одной из важных функций глаза веслоногих и ветвистоусых ракообразных. Чувствительность к свету у некоторых видов зоопланктона является настолько высокой, что они способны воспринимать свет ночного неба. Известно, что

зрительная система и поведение при низкой интенсивности света меняется с возрастом зоопланктеров.

С экологической точки зрения изменение в интенсивности света на одну единицу нельзя назвать соответствующим стимулом. В природе освещение изменяется постепенно, даже когда облака внезапно закрывают солнце. Однако, мгновенные изменения просты для применения в экспериментах, и иллюстрируют свойства фотоповедения, которые также основаны на реакции на непрерывные увеличения и уменьшения света. В ходе таких экспериментов было установлено, что фотореакция не начинается, пока не будет достигнута определенная интенсивность света (Ringelberg, 1964).

Стимулом для подъема является относительное снижение в интенсивности света с совместным действием силы тяжести как сигнала для ориентации. Стимулом для движений вниз является определенная абсолютная интенсивность света, а не изменение в относительной интенсивности света.

Исследования, проведенные Van Gool (1998), показывают, что фотоповедение зоопланктона работает независимо от присутствия хищных рыб или выделяемых ими химических веществ. Следовательно, можно сказать, что фотоповеденческий механизм не является, прежде всего, стратегией предотвращения хищничества. Реакция на световые изменения проявляется даже когда отдельные облака закрывают солнце на ясном небе. Например, в пределах 12 секунд интервала интенсивность света может понизиться более чем на 80 %, и столь же быстро восстановиться. Очевидно, в такой момент можно зафиксировать реакцию зоопланктона. В лабораторных экспериментах ответные реакции зоопланктона на мгновенные изменения света длятся меньше тридцати секунд (Ringelberg, 1964). Поэтому, расстояния перемещений, вызванные облаками, будут маленькими. Когда ясное небо постепенно становится пасмурным, относительное уменьшение в интенсивности света может быть выше порогового более длительное время, и восходящие движения будут больше - выше. В экспериментах, проведенных Van

Gool (1999), было замечено, что быстрое перемещение дафний вниз, вызванное увеличением интенсивности света, происходит зигзагообразно или по спирали.

Эксперименты, проведенные Haneу (1993) по изучению действия температуры, пищи и кайромонов рыб на дневные и ночные миграции *Daphnia carinata* в двух метровом столбе воды, показали, что совместное действие пищи и кайромонов рыб способны изменить вертикальное распределение зоопланктона. Тогда как свет вызывает изменения интенсивности суточных вертикальных перемещений, а градиент температуры действует как барьер. Увеличение скорости миграции, вызванное ускорением и замедлением относительных изменений интенсивности света, как выяснилось, зависела и от присутствия кайромонов рыб и пищи (Van Gool, Ringelberg, 1998). По общему мнению, суточные вертикальные миграции являются гибким экологическим явлением. Следовательно, дафнии и другие виды зоопланктона мигрируя должны как-то оценивать обеспеченность пищей и наличие хищника. Полученная информация должна быть использована животным для «решения», когда и как глубоко мигрировать. Амплитуда миграции является очень изменчивой и она различна у особей одного вида и между видами. Также изменяется с сезоном и зависит от характеристик водоема. Для личинок Артемии обнаружено, что уменьшение интенсивности света вызывает перемещения вверх только тогда, когда животные оголодали и кайромоны не имеют никакого влияния на них (Forward, Hettler, 1992).

В течение очень долгого времени абсолютная интенсивность света считалась важной в объяснении суточных вертикальных миграций, хотя погружение на рассвете или подъем вечернее время не коррелирует с интенсивностью света. Это легко объясняется при условии, что адаптация является одним из важных аспектов восприятия света. Знание некоторых принципов физиологии животных необходимо при изучении роли факторов окружающей среды в экологическом контексте. Перемещение, вызванное относительными изменениями в интенсивности света, является хорошо адаптированной стратегией для избегания



хищников. На рассвете стимулы высоки, а пороги низки, и таким образом чувствительность высока, которая делает погружение быстрым при очень низкой интенсивности освещенности прежде, чем хищные рыбы станут опасными. Днем обстоятельства работают наоборот, приводя к медленному восходящему плаванию до заката, которое после того ускоряется. Максимальные перемещения происходят через 40 минут после заката. В озере Маарссевин дафнии поднимаются в верхнюю часть эпилимниона через час после заката (Ringelberg et al, 1991).

Эта модель восходящих и нисходящих миграций ускоряется при относительном изменении уровня кайромонов рыб. Как только на рассвете содержание кайромонов превысит порог, ускорение перемещений становится максимальным, и нисходящие миграции увеличиваются. Днем, когда зоопланктон находится ниже опасной зоны, ускорение не происходит до окончания заката.

По мнению Lampert (1993) своевременное погружение в глубинные слои водоема в утренние часы является следствием избегания хищника. Тогда как Ringelberg (2010) утверждает, что нисходящие миграции на рассвете не обязательно исключают другие причины вертикальных миграций. Ringelberg предполагает, что если меняется интенсивность света до определенной величины, необходимой для начала перемещения вниз, то миграции могут происходить только во время рассвета, независимо от того, что является конечной причиной. Знание о восприятии световых изменений животными, скоростей перемещения и температурных градиентов водоема необходимо для понимания миграций зоопланктона.

Температурный фактор обычно рассматривается в контексте физиологического влияния на организм - изменение скорости развития и продолжительности репродуктивного периода. Скорость плавания также может быть температурно-зависимой величиной. Важным фактором, модифицирующим миграции рачков, является величина температурного градиента. Эксперименты с *Daphnia magna*, проведенные Calaban, Makarewicz (1982) и Loose, Dawidowicz

(1994), показали, что температурный градиент выступает определенным барьером для мигрирующих особей. Чем сильнее градиент, тем меньше животных через него проходят. С другой стороны, усиление фактора света, либо концентрации кайромонов рыб приводило к увеличению количества особей, мигрирующих через термоклин. Между тем, все попытки обобщить результаты лабораторных опытов, так же как и данные полевых наблюдений, и довести их до какой-либо общей схемы не принесли успеха. Можно сказать, что и кладоцеры и копеподы в разных случаях демонстрировали разное поведение по отношению к термоклину. В одно время температурный градиент задерживал мигрирующих особей, в другое время они свободно проплывали сквозь него.

#### *Индивидуальные (несинхронные) миграции зоопланктона*

Вертикальные «смещения» максимальных плотностей популяций ничего не говорят о движении отдельных особей популяции. Вероятное поведение перемещения зоопланктона и тип вертикального распределения можно рассчитать. Если животные двигаются синхронно, скорости перемещения популяции равны индивидуальной скорости перемещения. Если индивидуальные перемещения прерывисты и не синхронны, с короткими чередованиями периодов нисходящего и восходящего движения, то результирующие изменения глубины популяции не отражают поведения отдельных особей. Мы должны также учитывать, что отдельное животное не двигается строго в вертикальной плоскости, а это означает что, вертикальная миграция популяции является векторной суммой компонентов в вертикальной плоскости.

Если восходящие и нисходящие перемещения животных не синхронны с суточном цикле и центр максимальной плотности популяции остается на определенной глубине, то тогда мы увидим что, суточные вертикальные миграции не происходят. Этот пример представляет собой редкий случай. Если же все особи популяции иногда перемещаются вверх примерно с одной глубины на другую приповерхностную - то отбор проб покажет бимодальное распределение популяции (Ringelberg, 2010). Бимодальные распределения многократно были

описаны в литературе. Можно предположить, что только часть популяции мигрирует, в то время как другая часть остается неподвижной. При этом считается, что немигрирующая субпопуляция состоит в основном из мелких особей, а мигрирующая субпопуляция в основном состоит из более крупных рачков (Lampert, 1993).

Согласно теории «идеального свободного распределения» (ИСП), предложенной Fretwell и Lucas (1970), животные должны стремиться занять место в пространстве максимально пригодное для выживания. При этом траты на перемещение и риски от пресса хищника не учитываются. В результате животные распределяются пропорционально концентрации корма. Перемещение на участки с меньшим содержанием корма происходит в том случае, когда зоны богатые кормом уже оказываются переполненными другими животными, т.е. становится выгодно перейти на новый участок с меньшим кормом, чтобы избежать конкуренции. Позже данная теория была модифицирована как ИСП с затратами (Tyler, Gilliam, 1995). Под затратами подразумевалась доля энергии, которую животные должны расходовать на то, чтобы оставаться в том или ином месте. Например, если участок богат кормом, но при этом животные находятся под прессом хищника, то чистая выгода пребывания на данном участке будет ниже, поскольку часть получаемой энергии должна тратиться на компенсацию рисков, связанных с хищником.

Отталкиваясь от теории ИСП с затратами Lampert (2005) показал, что данная теория справедлива для распределения *Daphnia pulicaria* в «планктонных башнях» (цилиндрах диаметром 1м и высотой 11.5м). Согласно предсказанию теории ИСП с затратами, по мере роста численности дафний, происходило их перераспределение в температурно-стратифицированной среде с глубинным максимумом корма – *Scenedesmus obliquus*. При низкой численности, основная масса дафний находилась у верхней границе термоклина, при высокой – распределение было ассиметричным то есть основная часть дафний осталась в

зоне термоклина но стала располагаться глубже, а другая группа, состоящая, преимущественно, из более молодых особей, мигрировала в поверхностные слои.

Работа Lampert и Grey (2003), проведенная в «планктонных башнях» с использованием меченых  $^{15}\text{N}$  микроводорослей в гипolimнионе, показала, что дафнии, отловленные из эпилимниона, где не было меченого корма, все же накапливали  $^{15}\text{N}$  через несколько суток от начала эксперимента. Контрольные измерения показали, что диффузионный перенос меченого *Scenedesmus* через термоклин был практически исключен. Таким образом, был сделан крайне важный вывод, что накопление  $^{15}\text{N}$  в дафниях происходило в результате их постоянных перемещений в зону гипolimниона, и, следовательно, наблюдаемое вертикальное распределение животных, по сути, является динамическим. Дафнии не находятся постоянно на одних и тех же глубинах, а совершают индивидуальные миграции. И только за счет различной длительности пребывания на разных горизонтах образуется неоднородный, но устойчивый профиль их вертикального распределения.

Прямые наблюдения в лабораторных условиях за индивидуальными перемещениями животных - молодыми и взрослыми особями *Daphnia hyalina* и *Daphnia galeata* были проведены Кесслер (2004). С интервалом в 26 мин наблюдали положение дафний в 1м цилиндрах с разным градиентом температуры и корма. За почти 9 часов непрерывных наблюдений было зарегистрировано, что дафнии пересекали зону термоклина с интервалом от 4.5 до 5.9 часов.

*Индивидуальное поведение организмов зоопланктон, как результат нейрофизиологических процессов*

Прогресс в понимании вертикальной организации и поведения популяций зоопланктона может быть получен только при изучении животных на уровне отдельных особей (Ringelberg 2009). Важную роль в этом могут сыграть принципы сенсорной физиологии и кибернетики. Поведение организма не сводится к простым механистичным ответным реакциям на стимулы окружающей среды. Например, состояние чувства «голода», которое может регистрироваться

рецепторами давления в желудке или химическими рецепторами концентрации сахара в крови, запускает программу поиска пищи. Животное должно уметь отделять независимые от него изменения в окружающей среде, и связанные с собственным активным поведением. Например, уменьшение или увеличение освещенности, связанное с заходом или восходом солнца и уменьшение или увеличение освещенности в результате вертикальных миграций в верхние или нижние горизонты. Если животное не будет различать этого, то изменяющаяся интенсивность света приведет к противоречивой реакции, что сделает свободное перемещение невозможным. Если дафнию перемещают вверх восходящие потоки воды, то в ответ она должна начинать быстрое погружение вниз (Schröder 1962, цит. по: Ringelberg 2010). Если же перемещение происходит по инициативе самого животного, центральная нервная система (ЦНС), очевидно, "ожидает" изменения в окружающей среде и не реагирует на эти изменяющиеся факторы.

В исследованиях организменного уровня организации зоопланктона центральным механизмом, определяющим поведение животных, является комплекс принятых решений на основе непрерывного потока информации из окружающей среды. Этим аспектом занимается нейрофизиология животных. Зоопланктон, как и все животные, имеет поведенческие программы для обработки соответствующей информации из окружающей среды. Эти программы очень отличаются от человеческих, но, и те и другие эволюционировали таким образом, чтобы обеспечить выживание. Организмы, как и открытые системы, нуждаются в постоянном потоке вещества, энергии и информации. Рингельберг утверждает, что информация также важна для организма, как потребляемые вещества. Информации много и она разнообразна. По его словам, биоразнообразие биотопа скорее основано на факторе информации, чем на веществе и энергии. Организмом обрабатывается только малая и только видоспецифичная часть информации из окружающей среды (Ringelberg 2010). В центральную нервную систему поступают сигналы от внутренних рецепторов (например, содержание кислорода) и внешних рецепторов (например, количество света) и для выживания организма

эти сигналы должны связываться между собой. Например, перемещение в направлении источника света позволяет уйти из зоны с недостатком кислорода (от дна), при этом свет и кислород являются совершенно разными факторами окружающей среды. В результате чего, животные оптимизируют жизненный цикл в условиях постоянно меняющейся окружающей среды. Физиологические и поведенческие механизмы формируются в процессе естественного отбора. Основным критерием отбора является баланс между выгодой и затратами. Суточные вертикальные миграции это ежедневные перемещения между богатым пищей, хотя иногда и опасным местом обитания, и бедным пищей местом, но с меньшим прессом хищника. Расстояние, преодолеваемое организмом в вертикальном направлении, зависит от обстоятельств и животным необходимо "выбирать" между потребностью в пище и давлением хищника или оптимальной температурой для роста. Поэтому они должны иметь своего рода механизм "принятия решений", требующий, чтобы основные факторы были оценены, и чтобы ЦНС обрабатывала полученную информацию перед началом определенного поведения. Таким образом, эти механизмы адаптируются к потребностям. Это делает анализ поведения необходимым и очень интересным. Необходимость исследования причинно-следственных связей очевидна, в противном случае прогресс захлебнется в предположениях (Hogan 2005). Между тем, применение нейрофизиологического подхода несет определенный риск, связанный с тем, что исследователи при изучении адаптаций могут легко переоценить способности животных к оптимальному поведению, которыми те в действительности не обладают.

### **1. 3 Обзор методов изучения пространственного распределения зоопланктона**

Многие задачи теоретической и прикладной гидробиологии требуют точной информации как о численности организмов в водной толще, так и об их

вертикальном распределении. Информация о численности и распределениях организмов нужна и для биологического мониторинга состояния водных экосистем. Так, например, способ биологического мониторинга на основе биоиндикации (*Пат.* 2357243 РФ) предусматривает отбор проб водных животных, установление их численности, биомассы, видового разнообразия, границ распределения и регистрацию функциональных параметров организма. А также основных гидрологических и гидрохимических показателей, определение на их основе пространственных и временных трендов изменения индикаторных биологических параметров в градиенте экологических факторов. Способ предполагает осуществление непрерывного биомониторинга, что требует разработки новых экспрессных методов получения информации о численности и распределении организмов в водной толще.

Традиционно в исследованиях водных экосистем информацию о численности организмов получают путем анализа проб, полученных различными способами. Оценку общего количества организмов в водной толще получить достаточно просто – для этого можно выполнить интегральный облов водной толщи (от дна до поверхности) например, с помощью сети (Шаповалова, Вологдин, 1973). Проанализировав видовой состав, численность и размер всех пойманных организмов в пробе и зная диаметр использованной сети можно рассчитать общую численность различных видов в столбе воды под  $m^2$  или, используя формулы, связывающие размер и массу организмов, рассчитать их биомассу.

Сложнее определить численность организмов, локализованных на различных глубинах или интервалах глубин. Задача определения вертикальных неоднородностей в распределении организмов в водной толще особенно актуальна для водоемов, в которых водная толща разделена градиентами физико-химических факторов на несколько слоев. Наиболее частый пример такого разделения это температурная стратификация, в ходе которой водная толща разделяется на слои воды различной плотности: эпилимнион (теплые поверхностные воды, имеющие более низкую плотность), металимнион

(переходная зона резкого падения температуры) и гипоплимнион (холодные глубинные воды, имеющие более высокую плотность). В водоемах с водой, имеющей повышенную соленость, так же может формироваться неоднородность водной толщи связанная с градиентом солености. В то же время известно, что многие планктонные организмы распределены по вертикали не однородно, предпочитая находиться на определенных глубинах. В зависимости от размера организмов характерный масштаб таких неоднородностей может варьировать от метров (для крупных организмов) до сантиметров (для микроорганизмов) (Degermendzhy et al., 2010). Далее мы будем обсуждать способы, используемые для определения неоднородных вертикальных распределений зоопланктона.

#### *Классические способы отбора зоопланктона*

Под зоопланктоном (мезозоопланктоном) обычно понимают совокупность животных организмов, чьи размеры варьируют в диапазоне от 0.2 мм до 10-15 мм, которые не могут противостоять течениям и переносятся вместе с водными массами. Это определение довольно условно, так как в отсутствии течений зоопланктон может существенным образом менять свое местоположение в пространстве. Кроме того, в случае стратификации водной толщи течения захватывают лишь гидродинамически неизолированные слои воды. Это создает предпосылки для формирования неоднородных распределений зоопланктона. Так же на формирование неоднородных распределений влияют активные миграции зоопланктона, которые подразделяются на синхронные (сезонные, онтогенетические, суточные) (Holliland et al., 2012; Farrell, Hodgson, 2012) и несинхронные (индивидуальные миграции, связанные с физиологическим состоянием организмов) (Pierson et al., 2009). Для целей нашего исследования мы будем рассматривать методы, используемые для определения вертикального распределения зоопланктона в озерах.

Для определения численности организмов на определенных глубинах или в интервале глубин используются различные способы. В первую очередь для этих целей можно выполнять обловы различных горизонтов водной толщи, используя



количественные сети различной конструкции. Такие сети (например, сеть Джеди), имеют механизм замыкания, позволяющий послойный облов различных глубин. Обычно в озерах и водохранилищах с помощью количественной сети Джеди зоопланктон собирают либо в эпилимнионе, металимнионе и гиполимнионе, либо со стандартных горизонтов с диапазоном облова в несколько метров (например, облов можно выполнять по следующим горизонтам: поверхность — 5 м; 5-10 м; 10-25 м и так далее) (Harris, et al., 2000). С помощью количественных сетей можно получить довольно грубую картину вертикального распределения гидробионтов. В первую очередь это связано с тем, что размер облавливаемого горизонта не может быть меньше определенной величины – нескольких метров.

Для оценки вертикального распределения гидробионтов можно также использовать послойный облов различных горизонтов с помощью горизонтальных тралов. Для этого используют сеть (или несколько сетей) закрепленных горизонтально (Slack, 1955). Этот способ также имеет свои недостатки. В первую очередь довольно трудно зафиксировать сеть таким образом, чтобы в ходе траления был обловлен необходимый горизонт. Также известно, что животные способны избегать сетей, что приводит к недооценке их количества и большой статистической погрешности. Кроме того, количество выловленных животных может сильно зависеть от скорости траления и погодных условий (Киселев, 1980).

Следующий класс способов, нацеленных на получение информации о вертикальном распределении гидробионтов, сводится к отбору заданного объема воды с заданной глубины и последующему анализу количества организмов в этом объеме. Такие пробы можно отбирать, например, с помощью батометра (Жадин, 1960) – замыкающегося устройства, опускаемого на определенную глубину и «захватывающего» определенный объем воды на этой глубине. Механизмы батометров могут существенно различаться. Основная сложность в использовании батометров или других устройств ограниченного объема это не нарушить вертикальное распределение организмов при опускании устройства на

заданную глубину и обеспечить репрезентативную для количественной оценки выборку организмов с заданной глубины.

Имеется большое количество различных модификаций устройств для отбора проб воды, в том числе с различных глубин. Например, устройство для отбора проб жидкости состоит из опускаемого на тросе цилиндрического стакана, закрепленного на корпусе. Цилиндрический стакан выполнен открытым с двух сторон. Устройство снабжено грузом, который имеет сквозное отверстие, через которое пропущен трос, при этом груз может свободно перемещаться вдоль троса, корпус соединен с концом троса. Концы стакана могут автоматически закрываться. Закрывающий механизм приводится в действие пружинными фиксаторами, которые высвобождаются под действием груза (*Пат. 76457 РФ*).

В целом конструкции подобных пробоотборников и в частности запирающих устройств могут существенно отличаться. Модификации обычно направлены на повышение удобства использования пробоотборника для различных приложений, повышение надежности работы запирающего устройства и герметичности.

Кроме использования батометров (устройств, захватывающих ограниченный объем воды на заданной глубине) отбор проб с заданной глубины можно выполнить с помощью закачивания воды с определенной глубины на поверхность с помощью шланга (Masson et al., 2004). В самом простом виде для этого необходимо опустить на определенную глубину шланг и, подключив к нему насос, закачать практически любой объем воды для последующего анализа. Такое устройство может представлять собой контейнер, забор воды в который производится с помощью закрепленного на нем насоса, который приводится в действие электромотором. Всасывающая сторона насоса связана с местом отбора пробы, а нагнетательная сторона связана с пробоприемником. Контейнер выполнен плавучим, насос расположен внутри трубчатой части, которая открыта в дно контейнера, а электромотор прикреплен к верхней части трубчатой части,

причем насос установлен на валу электромотора внутри трубчатой части (*Пат. 2126146 РФ*).

Этот способ также имеет свои недостатки – в первую очередь при опускании шланга на определенную глубину выполняется фактически точечный отбор пробы. Даже для относительно неглубокого водоема (допустим глубиной 20 метров) выполнить репрезентативный отбор проб воды с помощью шланга опускаемого последовательно все глубже и глубже, будет трудоемкой задачей. Предположив, что распределение организмов равномерно в пределах интервала 0.5 метра для водоема глубиной 20 метров с помощью погружного шланга придется отбирать 40 проб.

Таким образом применение способов, которые с целью определения вертикального распределения организмов в водной толще ориентированы на отбор пробы конечного объема с заданной глубины, требует больших временных затрат как для отбора, так и для обработки проб. Как следствие, нельзя получить мгновенную картину распределения животных в пространстве. Также известно, что животные способны избегать орудия лова, что приводит к недооценке их количества и большой статистической погрешности.

#### *Автоматизированные способы отбора зоопланктона*

Наряду с классическими способами отбора зоопланктона в последнее время стали применять автоматизированные подходы, такие как акустическое зондирование и подводные видеосъемки (Seuront, Strutton, 2004; Trevorrow, Tanaka, 1997). Акустическое зондирование основано на использовании эхолотов или доплеровских профилографов течений. При использовании эхолота прибором фиксируется звуковой сигнал, отраженный от объекта, находящегося в водной толще. Зная скорость распространения звука в воде и разницу между моментами испускания и приема сигнала можно рассчитать расстояние до объекта, а значит и его точное местоположение. Например, для определения пространственного положения гидробионтов предлагался способ пеленгации, основанный на приеме акустических сигналов на два пространственно разнесенных антенных элемента,

их последующем усилении и определении параметров гидробионтов (Seuront, Strutton, 2004).

Допплеровские профилографы течений используют доплеровский эффект, согласно которому, звуковая волна определенной частоты, падая на движущийся объект, меняет свою частоту и длину. Таким образом, приемник отраженных волн может вычислить не только местоположения объекта (по разности между временем испускания и временем приема отраженной волны), но и его скорость (по изменению частоты сигнала).

Так, в работе (Rinke et al., 2007) было показано, что сила рассеянного сигнала, измеряемого погруженным в озеро акустическим доплеровским профилографом течений с частотой излучения 600 КГц, коррелировала с численностью зоопланктона, полученной путем анализа традиционных отборов проб воды. В работе (Lorke et al., 2004) исследовали использование акустического доплеровского профилографа течений с частотой излучения 614 КГц для количественных и качественных оценок распределения зоопланктона в озере. Для этого сравнивали данные акустических измерений и оценки распределения зоопланктона, полученные путем анализа численности организмов в отобранных пробах. В работе было показано хорошее соответствие между концентрацией доминирующего в водной толще вида *Chaoborus flavicans* и акустическими измерениями. Также акустические измерения позволили определить скорость миграций этого вида. На глубинах, где численность доминирующего вида была низкой, величина измеряемого рассеянного сигнала имела достоверную корреляцию с концентрацией других видов зоопланктона. Кроме того авторы отмечают, что измерения на других озерах позволяют четко зафиксировать начало суточных миграций зоопланктона – то есть прибор чувствителен как к численности зоопланктона, так и к его перемещениям. В заключении авторы отмечают, что доплеровские профилографы течений могут быть использованы для анализа вертикальных распределений зоопланктона, однако их применение требует предварительно соответствующей калибровки.

В работе (Burd, Thomson, 2012) использовали акустический доплеровский профилограф течений с частотой излучения 150 КГц для исследования распределения зоопланктона в одном из районов Тихого океана. Данные, полученные с помощью акустического профилографа, смогли объяснить до 84% общей биомассы зоопланктона в исследуемом столбе воды. Авторы заключают, что подобные измерения могут быть относительно простым и малозатратным способом определения общей биомассы и вертикального распределения зоопланктона в толще воды.

Таким образом, преимуществом способов акустического зондирования является то, что они позволяют получать практически мгновенную картину распределения организмов в пространстве. Также с использованием этих способов анализируется достаточно большая площадь водной толщи. Использование доплеровского эффекта также дает возможность оценить скорости перемещения объектов и получить информацию о вертикальных миграциях гидробионтов.

В то же время у этих способов имеются и существенные недостатки. Приборы акустического зондирования обычно имеют определенную частоту и таким образом могут быть использованы лишь для анализа распределения объектов определенного размера. Частота акустического излучателя определяет размер объектов, отражающих сигнал. Следовательно, только объекты, отражающие сигнал, то есть объекты определенного размера будут «зафиксированы» детектором. Кроме того, этот способ имеет существенные ограничения при работе с низкой плотностью организмов для приборов с высокой частотой и, наоборот, с высокой плотностью организмов для приборов с низкой частотой. С использованием этих способов крайне затруднительно получить информацию о таксономическом составе и морфометрических характеристиках планктона. При использовании приборов, основанных на доплеровском эффекте, в случае наличия в водоеме сильных течений сложно отделить сигнал от живых и не живых объектов. Кроме того, эти способы требуют детальной калибровки для

конкретного водоема. То есть для того, чтобы исследовать вертикальное распределение планктона в выбранном озере с использованием акустических методов, в первую очередь требуется выполнить параллельные измерения акустических сигналов и отбор проб планктона одним из выше описанных способов. Затем после обработки проб и сравнения данных о распределении организмов в водной толще с акустическими данными можно выполнить калибровку метода и использовать его для экспрессной оценки распределения организмов в этом водоеме.

Наиболее перспективным способом исследований вертикальных распределений зоопланктона на сегодня представляется анализ информации, полученной в результате подводного фото- или видеонаблюдения. Эти способы активно развиваются в последние годы (Теесе, 2009). Подводные камеры позволяют получать качественное изображение организмов в широком размерном диапазоне, включая организмы зоопланктона (Schulz et al., 2010). Современное программное обеспечение позволяет анализировать видеофайлы, полученных с помощью погружных видеокамер, и получать информацию о количестве и размере объектов, наблюдаемых в водной толще.

Основной недостаток данного способа применительно к изучению вертикального распределения и размерной структуры организмов зоопланктона заключается в следующем: он не позволяет установить точное индивидуальное вертикальное положение исследуемых объектов, поскольку все объекты на видеокадре фиксируются в достаточно широкой области пространства, имеющей форму сферического конуса. По этой же причине невозможно точное определение размера организмов.

Итак, количественные сети позволяют получить лишь грубую картину вертикального распределения гидробионтов. Это связано с наличием ограничений на размер облавливаемого горизонта. Кроме того, животные способны избегать сетей, что приводит к недооценке их количества и большой статистической погрешности. Также количество выловленных животных зависит от скорости

траления и погодных условий. Применение способов, которые с целью определения вертикального распределения организмов в водной толще ориентированы на отбор пробы конечного объема с заданной глубины, требует больших временных затрат как для отбора, так и обработки проб. Этими способами нельзя быстро получить информацию о распределении животных в пространстве. Кроме того, такие способы могут нарушать вертикальное распределение организмов при погружении устройства на заданную глубину, а также не обеспечивать достоверность количественной оценки в силу несоответствия объема отбираемой пробы количеству организмов на определенном горизонте. Способы, основанные на акустическом зондировании, обычно имеют определенную частоту излучаемого сигнала и таким образом могут быть использованы лишь для анализа распределения объектов определенного размера. С использованием этих способов трудно получить информацию о таксономическом составе и морфометрии планктона. Кроме того, эти способы требуют детальной калибровки для конкретного водоема. Наиболее перспективными для целей быстрой и точной оценки вертикального распределения зоопланктона в водной толще можно считать системы подводной видео съемки. Создание такой системы и апробация ее в меромектическом водоеме и стало одной из задач нашей работы.

## ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Экосистема озера Ши́ра

**Физико-химические характеристики.** Озеро Ши́ра, расположенное на юге Сибири ( $54^{\circ}30'$  с.ш.,  $90^{\circ}12'$  в.д.), в степной зоне Республики Хакасия, в настоящее время является солоноватым меромиктическим водоемом размером  $9,3 \times 5,3$  км, и площадью  $35,9 \text{ км}^2$  (рис. 1). Максимальная глубина озера достигает 24 м, средняя глубина – 11,2 м. Минерализация эпилимниона в летний период 14 – 15 г/л, не перемешиваемого гиполимниона 18 г/л (по данным полученным за 2007-2009 гг) (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.

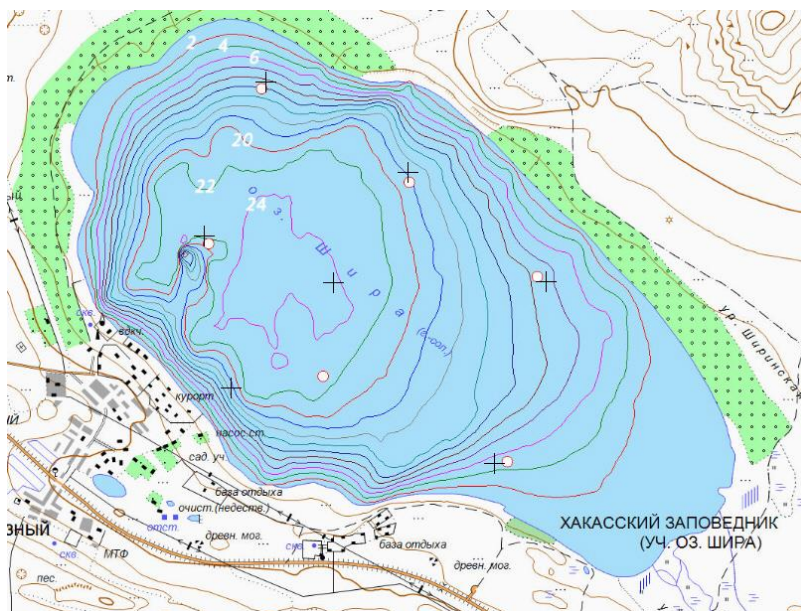


Рисунок 1 – Карта озера Ши́ра (республика Хакасия) с указанием изобат

Уровень воды испытывает многолетние и сезонные изменения и находится в противофазе с изменением солености поверхностных вод. Приблизительно с 90-х



годов 19 века и до 20-х годов XX века, уровень воды в озере снизился на 5 метров, при этом соленость увеличилась с 17,5 г/л (1890г) до 27,6 г/л (1926г) (Курлов, 1927). Затем начался интенсивный подъем уровня, который закончился в конце 70-х годов XX века. По мнению исследователей, колебания уровня воды обусловлены количеством осадков и согласуются с циклами солнечной активности (Кусковский, Кривошеев, 1989).

Сезонная динамика выражается в увеличении солености подледной воды (до 23 г/л) и сильном разбавлении (до 6,5 г/л) в период снеготаяния в конце апреля. В летний период, когда выпадает большая доля годовых осадков, соленость воды составляет 16-18 г/л. Горизонтальное изменение солености обусловлено опреснением в местах впадения реки и поверхностных стоков. В местах впадения речки по оценкам 1990 года зона опреснения составляла не более 30 метров, а в месте впадения хозяйственно-бытового стока - около 10 метров (Колмаков и др., 1993).

В течение 6 месяцев (с мая по ноябрь), в озере наблюдается вертикальная температурная стратификация. Температурный скачок в мае наблюдается 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 и лежит между 10 и 12 м глубины. 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, и наступает явление обратной температурной стратификации, которая удерживается в течение всей зимы и весны. В озере выявлена четкая стратификация по глубине кислорода и сероводорода (рис. 2). Максимальная концентрация кислорода наблюдается на глубине 8-9 м. В нижних слоях содержание кислорода снижается и 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.

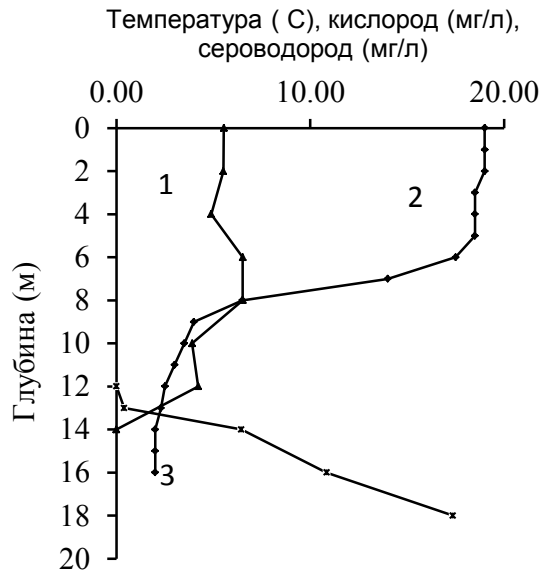


Рисунок 2 – Вертикальное распределение концентрации кислорода (1), температуры (2) и сероводорода (3) в озере Шира во время летней стратификации

В вертикальном разрезе озеро условно можно разделить на два слоя, отличающихся по минерализации, ионному составу, газовому, температурному режиму и турбулентности. Верхний слой (до глубины примерно 15 метров) перемешивается в периоды сезонных циркуляций, подвержен температурной стратификации и сезонным изменениям солености. Слой ниже 15 метров имеет соленость около 17,7 – 19,2 г/л и никогда не перемешивается (Rogozin 2010). С глубины 12 метров летом и около 8 метров зимой наблюдается появление сероводорода, его концентрация увеличивается с глубиной и в придонном слое достигает 25 мг/л.

**Биота.** Экосистема озера по числу видов и числу трофических уровней бедна. Это в какой-то степени упрощает проведение лабораторных исследований. Основными компонентами планктонного сообщества озера являются фитопланктон – продуценты органического вещества и их потребители – зоопланктон, а также бактерии, которые являются как редуцентами, так и пищей для некоторых представителей зоопланктона. Основными представителями зоопланктона являются рачки *Arctodiaptomus salinus* (Daday) (*Crustacea; Copepoda; Calanoida Diaptomidae*), коловратки *Brachionus plicatilis* (Müller)

(*Rotifera*; *Monogononta*; *Ploimida*) и *Hexarthra oxyuris* (Zernov) (*Rotifera*; *Eurotatoria*; *Flosculariaceae*). В зоопланктоне озера Шира доминантом по численности в летнее время являются коловратки. По биомассе же абсолютным доминантом (около 90 %) является *A. salinus* (Отчет о НИР., 2000). Для озера Шира в летний период, характерным является вертикальное распределение фитопланктона с четко выраженным глубинным максимумом биомассы на горизонте 10 – 13 метров, расположенным на границе фотической зоны с частичным проникновением в сероводородный слой. Сообщество микроводорослей в пределах глубинного максимума представлено двумя отделами – *Cyanobacteria* и *Chlorophyta*. При этом клетки зеленых водорослей, как правило, занимают верхние горизонты, цианобактерии располагаются ниже и проникают в сероводородную зону (рис. 3).

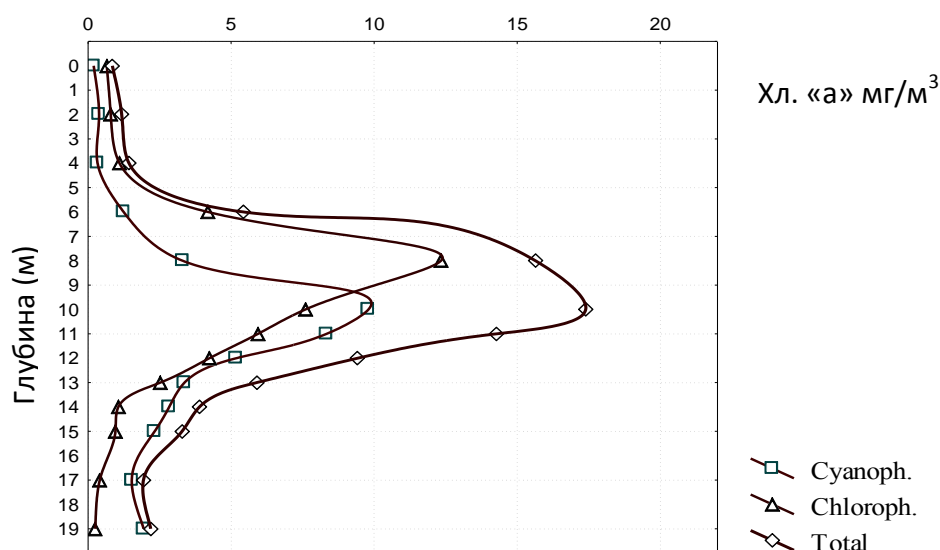


Рисунок 3 – Вертикальное распределение хлорофилла “а” в центре озера в период летней стратификации Суанорф. - хлорофилл “а” у сине-зеленых водорослей (цианобактерий); chloroph. - хлорофилл “а” у зеленых водорослей; Total - суммарный хлорофилл “а”. (Отчет о НИР., 2000)

Исследования суточной динамики вертикального распределения копепод и коловраток показали, что копеподы *Arctodiaptomus salinus* и коловратки

*Brachionus plicatilis* обладают закономерно изменяющимся в течение суток стратифицированным вертикальным распределением. В дневные часы они отходят от поверхности вниз, а в темное время, наоборот, стремятся к ней. Однако следует отметить, что амплитуда суточных миграций не велика (в пределах 1,5-2м) и вероятно, связано с избеганием ультрафиолетового излучения в верхних горизонтах озера. Взрослые самки и науплии *A. salinus*, а также коловратки *H. oxiuris* не мигрируют, но имеют стратифицированное распределение. При этом основная масса самок *A. salinus* и коловратка *H. oxiuris* сосредоточена в нижних слоях, а науплии в верхних. Для самцов *A. salinus* наличие миграций подтверждается, однако, стратифицированное распределение при этом отсутствует. В ночное время особо высокая плотность наблюдалась в поверхностном слое (Zadereev, Tolomeyev, 2007).

Исследования распределения по акватории доминантного вида бокоплава *Gammarus lacustris* Sara (*Crustacea: Amphipoda*) показали, что в озере Шира бокоплавы обитают, главным образом, в прибрежной части в толще водоема, от уреза до глубины 5 метров где преобладают каменисто-песчаный грунт, заиленный песок, грубодетритный ил, заросший макрофитами. Основная масса животных (по численности) держится на глубине 1,5 – 5 метра. Начиная с глубины 5 - 6 и до 12 метров, расположена зона серого органического ила. Численность бокоплава здесь снижается. С увеличением глубины от 12 до 22 метров, т.е. с началом зоны коричневых и черных илов, численность гаммарусов снижается, однако не падает до нуля. Уменьшение численности на больших глубинах очевидно связано с ухудшением газового режима в придонном слое. Максимальные значения биомассы на глубине 5 - 6 метров объясняется тем, что в данной зоне преимущественно обитают взрослые особи, а на глубине 1,5 - 2 метра преимущественно – молодь бокоплава (Yemelyanova et al, 2002)

Бокоплава *G. lacustris* считается бентосным видом. Однако гаммарус, обнаруживаемый в глубинной зоне озера Шира, не может вести донный образ жизни в силу наличия в озере сероводородной зоны, начинающейся с глубины 13

метров. То есть пелагическая популяция *G. lacustris* вероятно ведет планктонный образ жизни (Zadereev et al., 2010).

В юго-восточной части озера, в устье небольшой пресной речки Сон, зарегистрировано присутствие серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)). Озеро Шира 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.

*Arctodiaptomus (Rhabdodiaptomus) salinus* (Daday, 1885) относится к отряду веслоногих ракообразных. Веслоногие рачки обитают во всех водоемах, начиная от маленькой лужи, и заканчивая океаном. Веслоногие массами поедаются рыбами. Животные эти микроскопические, длина их тела от 1 мм (и несколько меньше) до 5 мм. Питаются одноклеточным фитопланктоном.

Распространение и образ жизни. Соленые водоемы пустынной и степной зоны Палеарктики, реже в горных соленых водоема Евразии. Вид характерен для континентальных соленых и солоноватых вод, иногда встречается в пресных водоемах. Так же вид обнаружен в гиперсолёных водоёмах Крыма. (Anufriieva et al, 2014). В Каспийском море, а также в окрестных соленых озерах он является обычной формой. Не исключена возможность, что указания на нахождения в пресной воде относятся к случаям заноса из соленых водоемов или касаются вод с несколько повышенной минерализацией. *A. salinus* очень характерен для пелагической области озер, где размножается в громадных количествах и часто служит основным компонентом качественно бедного зоопланктона. В горизонтальном направлении рачки распространены по всей акватории водоема. В вертикальном отношении в неглубоких водоемах рачки распределены более или менее равномерно по всей толще эпилимниона. В глубоких водоемах в вертикальном распределении рачков наблюдается резкая стратификация: взрослые особи концентрируются ближе к придонным слоям, молодь – в

поверхностных. Массовое развитие рачков приходится на летние месяцы (июнь - сентябрь). Максимальное количество рачков наблюдается в июне – июле, размножение протекает во второй половине сентября, в зимнее время в планктоне присутствуют в основном половозрелые особи (Боруцкий и др., 1991).

## **2. 2 Методы измерений физико-химических факторов, зоо – и фитопланктона в лабораторных мезокосмах и в озере Шира**

Измерение вертикальных профилей концентрации кислорода, солености, температуры, редокс-потенциала, мутности, рН и хлорофилла «а» в озере Шира проводили с помощью погружного многоканального зонда YSI 6600 (YSI Corp., USA) от поверхности до дна с интервалом не менее одного метра. Данные по хлорофиллу полученные при помощи зонда сопоставимы с данными полученными независимым флуоресцентным методом (Gaevsky et al, 2002) и данными получением при помощи системы автоматической регистрации FlowCam (FluidImaging Inc., USA).

Пробы зоопланктона и фитопланктона отбирали либо батометром (объем бл или 5л), либо шланговым пробоотборником (Рис. 4), в слое 0 - 15м до сероводородной зоны.



Рисунок 4 – Шланговый пробоотборник с ручным насосом и вакуумной камерой под емкости объемом 5 литров

Зоопланктона отфильтровали через сеть (размер ячеек – 80 мкм), затем фиксировали 70% этиловым спиртом с добавлением 5% глицерина. Полученный фильтрат использовали для определения концентрации и состава фитопланктона. Определения численности, возрастной и половой структуры зоопланктона *A. salinus* в пробах проводили в камере Богорова под биноклем МБС-9 с увеличением 32х. В популяции *A. salinus* выделяли самцов и самок, копеподитные стадии С1– С3 (0,50-0,75 мм), С4 – С5 (0,80-1,00 мм) и науплиусов.

Размерные и весовые характеристики зоопланктона озера Ши́ра приведены в таблице 1. Определение биомассы проводили по линейному размеру (Общие основы..., 1979). Для копеподитных и взрослых стадий *A. salinus* использовали формулу

$$W = 0.038 \cdot l^{3.178}, \quad (1)$$

где  $l$  – линейный размер (мм);  $W$  – сырая масса тела (мг).

Таблица 1 – Размеры и биомасса организмов зоопланктона в озере Ши́ра

Организм	Размер (мм)	Сырой вес (мг)
Науплии N 1-6	0,20-0,45	0,0024-0,0047 (0,0036)
Копеподиты С1 – С3	0,50-0,75	0,004-0,015 (0,009)
Копеподиты С4 – С5	0,80-1,00	0,015-0,038 (0,026)
Самцы	1,00-1,30	0,038-0,087 (0,060)
Самки	1,10-1,40	0,051-0,110 (0,083)

Концентрацию и состав фитопланктона измеряли с помощью системы автоматической регистрации FlowCam (FluidImaging Inc., USA), позволяющие разделять водоросли на группы по показателям флуоресценции.

Счет клеток хлореллы в экспериментах с лабораторными мезокосмами осуществляли под микроскопом Axioskop 40 (Zeiss, Germany), оснащенным цифровой 3CCD камерой AVT HORN.

Содержание азота и углерода в рачках *A. salinus* и в сестонной фракции определяли на CN-анализаторе Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200 (NEOLAB LLC, USA). Сестон отфильтровали на стекловолоконный GF/F фильтр. Объем

профильтрованной воды колебался от 100 до 1000 мл. Содержание фосфора в рачках определяли стандартным молибдатным методом (РД 52.24.382 - 2006).

Состав ЖК был определен с использованием газового хроматографа с масс-спектрометрическим детектором GCD (Hewlett-Packard, США).

### **2. 3 Оригинальные лабораторные и полевые методы изучения вертикальной структуры и индивидуальных миграций гидробионтов**

Изучение вертикальной структуры и индивидуальных миграций зоопланктона в меромиктических водоемах является интересной задачей. В результате могут быть получены данные которой приблизят нас к пониманию поведения организмов в условиях отсутствия хищных рыб и пространственно разнесенных факторов, таких как температура и пища. Чтобы выяснить, что провоцирует зоопланктон на перемещение в холодные воды гипolimниона или на задержку в теплом эпилимнионе озера, необходима разработка новых методов изучения, способных учесть всю специфику меромиктических водоемов. Оригинальные подходы в изучении индивидуальных вертикальных миграций основываются на создании условий, максимально приближенных к реально существующим в озере, для лабораторных исследований и минимальное нарушений условий при исследованиях *in situ*.

#### **2. 3. 1 Лабораторные мезокосмы**

Для изучения вертикальной структуры зоопланктона в лабораторных условиях была проведена серия экспериментов в специально разработанных вертикальных трубах (мезокосмах). Мезокосмы были выполнены из стекла и имели внутренний диаметр 11 см, высоту 100 см (рис. 5). Особенностью лабораторных мезокосмов является температурная стратификация водного столба как в оз. Шира. Это необходимо для исследования влияния температурной и пищевой неоднородности на вертикальное распределение



зоопланктона. Градиент обеспечивали при помощи охлаждающего контура, вмонтированного в трубы, через который при помощи криотермостата циркулировала жидкость заданной температуры.



Рисунок 5 – Установка по изучению вертикального распределения зоопланктона, шесть стеклянных мезокосов

### 2. 3. 2 «Выделенные объемы» для полевых исследований

Основная гипотеза о механизмах формирования вертикального распределения зоопланктона в стратифицированных водных экосистемах – экосистемах с пространственным разделением благоприятных значений различных факторов – может быть сформулирована как «оптимизация развития и размножения (fitness) в многомерном пространстве параметров». В озере Шира основные экологические ниши, в которых в период летней стратификации значение того или иного фактора благоприятно для развития зоопланктона - это теплый, но бедный пищей эпилимнион и холодный, но богатый пищей гиполимнион. Эти ниши также разделены гидродинамически (скачок плотности воды, обусловленный стратификацией), что исключает возможность пассивного переноса животных.

Таким образом, для того, чтобы использовать ресурсы в этих гидродинамически разделенных зонах животные должны совершать активные перемещения (миграции). Для этого, исходя из задачи проверки этой гипотезы (наличие активных миграций зоопланктона в толще воды) и для оценки интенсивности этих миграций непосредственно в озере была разработана специальная методика с использованием «выделенных объемов» (Рис. 6).



Рисунок 6 – Внешний вид «выделенных объемов» для исследования индивидуальных миграций зоопланктона. Длина труб 15м, диаметр - 15см

В 2008 – 2010 гг использовали трубы длиной 15 м и диаметром 15 см, которые имели кольца жесткости и сеточные окна-вставки для обмена водой с окружающей средой (Рис 7, А). Кроме этого, низ каждой трубы закрывался съемным сеточным дном. Дно прижималось к основанию трубы с помощью натянутого поперек резинового жгута. Концы жгута были закреплены на внешних краях основания друг против друга. Один из концов был постоянно закреплен, а второй удерживался в замке чекой. Вдоль наружной стороны трубы к чеке подходил шнур. Свободный конец шнура находился в лодке. Нижний конец шнура, через свободную петлю, соединялся с сеточным дном. Таким образом,

когда оператор натягивал свободный конец шнура, происходило выдергивание чеки из основания «выделенного объема». Один из концов жгута, удерживаемый чекой, отцеплялся, высвобождая тем самым сетчатое дно. Последнее отделялось от трубы, но продолжало оставаться привязанным к концу шнура. Далее его вытягивали на поверхность и использовали для установки следующей трубы в озере.

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 7, Б). Труба при этом заполнялась фильтрованной водой без зоопланктона. Затем сеточное дно удаляли (рис 7, В) и во время дальнейшего погружения в трубу уже поступала вода с зоопланктоном. В результате, верхняя часть (0-7м) в полностью опущенной трубе была заполнена свободной от зоопланктона водой эпилимниона, а нижняя (7-14м) содержала нативный зоопланктон гиполимниона (рис 7, 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 7, Д). Рачки, не покинувшие свой участок, считались немигрирующей группой. Далее из трубы отбирали пробы зоопланктона с помощью шлангового пробоотборника, оснащенного вакуумным насосом с глубин 2,5м; 5м; 8м; 10,5м, затем пробы сгущали через сеть Джеди и фиксировали. Количество рачков в пробах подсчитывали под биноклем МБС-10 в камере Богорова с увеличением 32х.

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 поплавки и опускали на веревке ниже, до глубины, при 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 заполнена профильтрованной от зоопланктона водой.

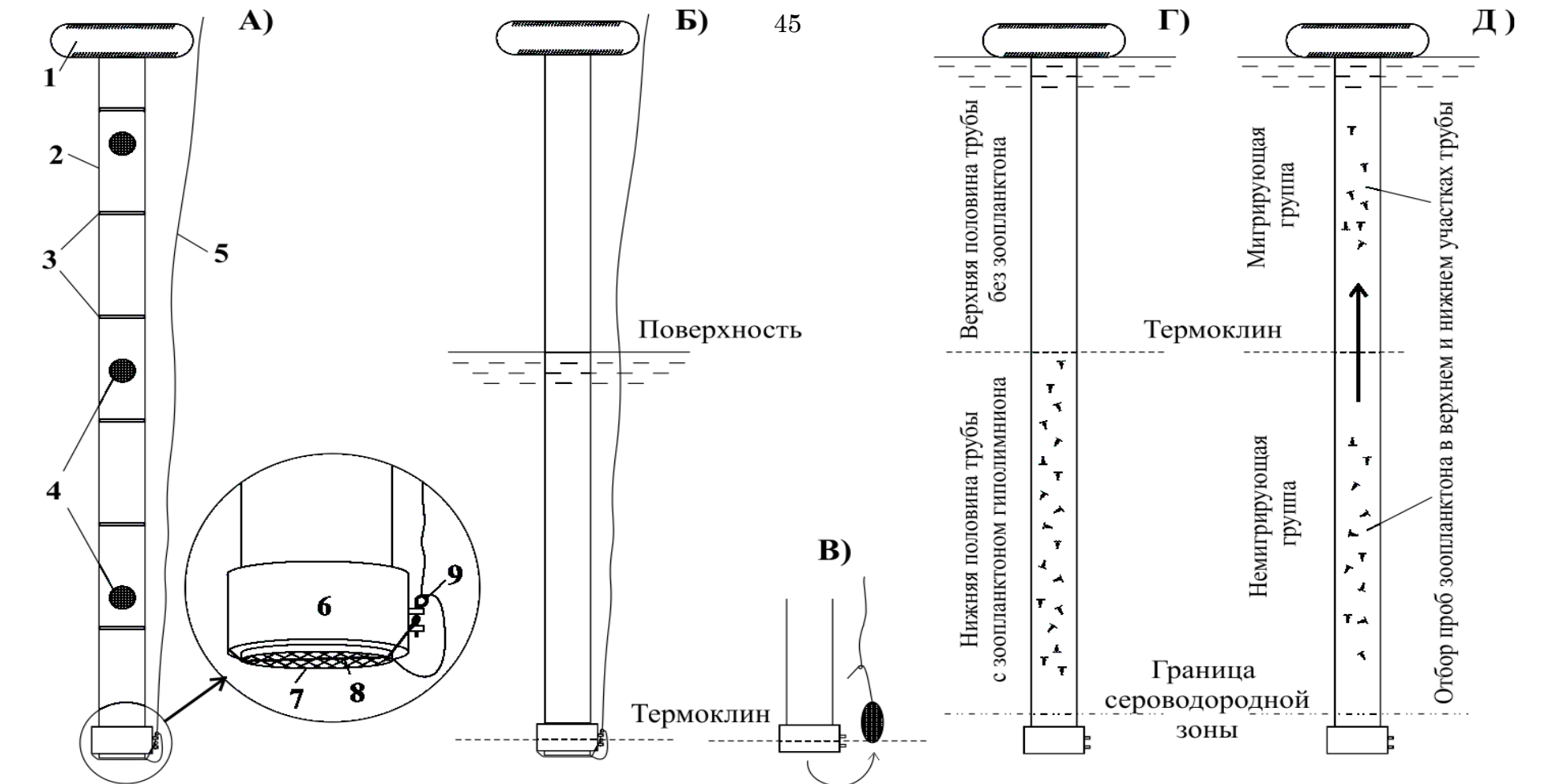


Рисунок 7 – Конструкция «выделенного объема» (А) и схема проведения эксперимента по изучению восходящих несинхронных миграций зоопланктона (Б-Д) в озере. Обозначения конструкции «выделенного объема»: 1 – поплавок, 2 – корпус трубы, 3 – кольца жесткости, 4 – сеточные окна, 5 – шнур чеки, 6 - утяжеленный 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

### 2. 3. 3 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 подводной видео фиксации при помощи которой была определена вертикальная структура бокоплава *G. lacustris* в оз. Шира.

Основой конструкции является водонепроницаемый бокс из нержавеющей стали, размер 95мм, 64мм, 86мм (рис. 8 (3)). Одна из стенок бокса съёмная, выполнена из прозрачного оргстекла толщиной 10мм (рис. 8 (9)). Оргстекло крепиться к основному корпусу при помощи 12 болтов  $\varnothing$  4 мм. Внутри бокса располагается USB видеокамера Logitech B 905 (рис. 8(4)) и элементы питания типа AA (рис. 8 (5)) для лазерных модулей (рис. 8 (7)).

Для соединения видеокамеры с мобильным переносным компьютером использовали USB кабель - трос длиной 30м в защитном кожухе (рис. 8 (2)). Кабель трос имеет следующую спецификацию: USB 2.0 удлинитель с усилителем - позволяющим сохранять качество сигнала, передаваемого по длинному кабелю за счет буферизации и усиления при полном сохранении USB 2.0 протокола. Мобильный компьютер на базе операционной системы Windows XP (рис. 8 (11))., принимал и сохранял видео файл с видеокамеры в формате -

MJPEG, с разрешением 640x480. Скорость захвата видео потока составляла 30 кадров в секунду, баланс белого – автоматический. На расстоянии 450 мм перед объективом видеокамеры, крепились к треножному штативу лазерные модули в количестве трех штук. Лазеры помещались в герметичные капсулы из нержавеющей стали диаметром 14мм, длиной 56 мм. Мощность каждого лазера 5мВт, светит линией красного цвета. В совокупности лазеры генерировали плоскость (рис. 8 (10)). Каждая опора треножного штатива имела диаметр 5 мм, и длину 750 мм (рис. 8 (8)). Опоры располагались под углом 45 градусов. На рисунке 8 показана схема системы лазерной видеодетекции и рабочий экземпляр системы в полевых испытаниях на оз. Шира.

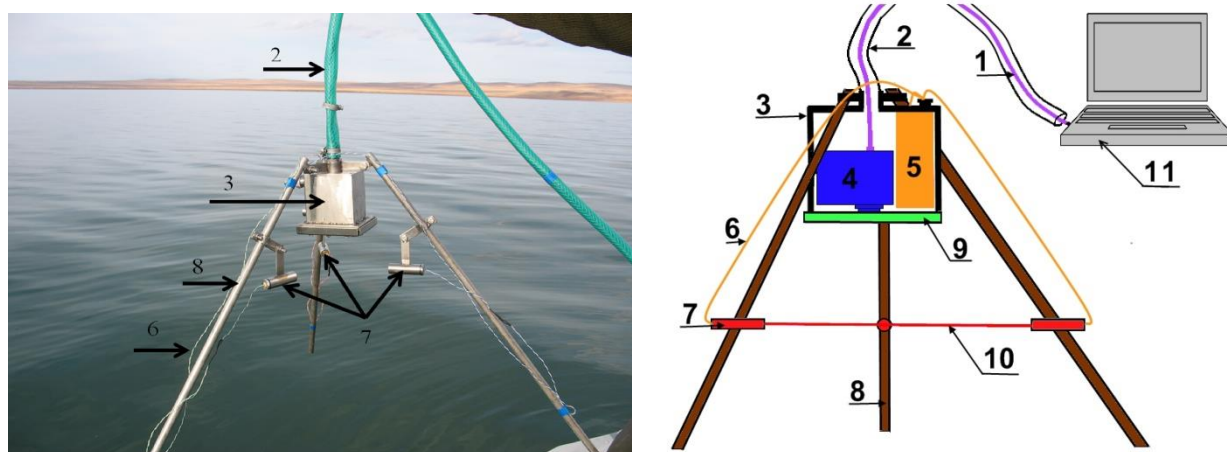


Рисунок 8 – Схема системы лазерной видеодетекции. 1 - USB кабель - трос.

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

Метод подводной видеосъемки позволяет значительно увеличить скорость получения данных по сравнению с классическими методами. При этом, также возможно приближенное определение таксономических и размерных

характеристик организмов планктона по анализу их изображений в видеофайлах.

## **2. 4 Статистические методы обработки результатов**

Достоверность различий между опытом и контролем во всех проведенных экспериментах оценивались критерием Фишера и t-критерием Стьюдента. Многофакторный дисперсионный анализ и двухфакторный дисперсионный анализ были выполнены с помощью программного обеспечения STATISTICA 6.0 (StatSoft). Ординационные методы статистического анализа – метод главных компонент (PCA-анализ) и канонический анализ соответствий (CCA-анализ) были выполнены в CANOCO 4.5 (Microcomputer power) (Leps, Smilauer, 2003).



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

Исследование вертикального распределения рачков *Arctodiaptomus salinus* проводилось в вертикальных мезокосмах (см. главу 2.3.1). Для изучения влияния температурной неоднородности в мезокосмах создавали температурный градиент. Распределение температуры представлено на рисунке 9. Видно, что без принудительного охлаждения распределение температуры практически равномерно с незначительным понижением к низу цилиндра. В мезокосмах с принудительным охлаждением в нижней части формируется устойчивая температурная стратификация. В верхней части температура составляет 22,5 °С, в центральной части в узком слое 15 см она резко снижается до 7 °С, затем плавно падает еще на 1 °С к основанию цилиндра. Исходя из этого, мезокосмы были разделены на три зоны: эпилимнион – зона повышенной температуры, металимнион – зона термоклина, гипolimнион – зона с низкими значениями температуры. Мезокосмы без принудительного охлаждения были разделены на сектора (верх, середина и низ), соответственно зонам стратифицированных мезокосмов в качестве контроля. В экспериментах использовалась вода из оз. Шира. В качестве тестируемых животных использовалась разновозрастная и разнополая выборка рачков *A. salinus*, отобранных в озере и предварительно акклиматизированных к температуре 20-22 °С.

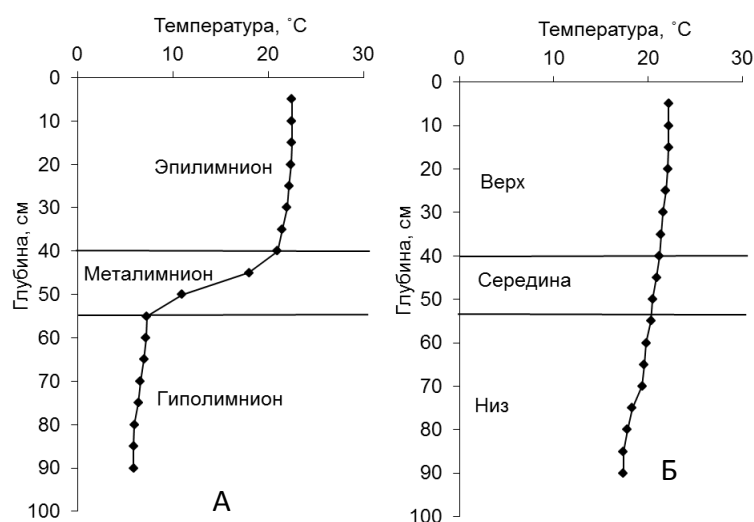


Рисунок 9 – Распределение температуры в цилиндрах с термоклинном (А) и без термоклина (Б)

### 3. 1 Влияния температурной неоднородности и уровня кормовой обеспеченности на вертикальное распределение *Arctodiaptomus salinus* в мезокосмах

Для анализа влияния температурной и пищевой неоднородностей на вертикальное распределение *Arctodiaptomus salinus* была проведена серия экспериментов с использованием мезокосмов. Температура охладителя составляла  $10^{\circ}\text{C}$ . В эксперименте с природной концентрацией корма в мезокосмы помещали по 200 - 400 рачков. Через сутки последовательно сливали эпи-, мета- и гипolimнион (в мезокосмах с термоклинном) или верхнюю, среднюю и нижнюю зону в сосудах с равномерным распределением температуры, через шланг диаметром 1 см. Затем рачков отфильтровывали и фиксировали в 70% растворе этилового спирта. Для определения численности, половой и возрастной структуры рачков пробы просчитывали в камере Богорова под бинокляром МБС-9 с увеличением 32х.

Для проведения эксперимента с повышенной концентрацией корма в среду была внесена смесь лабораторных культур *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus*

*quadricauda*. Концентрация корма в мезокосмах без термоклина составила  $115.5 \pm 3,2$  тыс.кл./мл. Концентрация корма в мезокосмах с термоклином –  $110,2 \pm 2,2$  тыс.кл./мл. Эксперимент продолжался одни сутки. В конце эксперимента рачки из эпи-, мета- и гиполимниона мезокосмов с термоклином, и аналогичных по размеру секций мезокосмов без термоклина были зафиксированы и просчитаны.

В результате, в эксперименте с природной концентрацией корма зафиксировано статистически достоверное стратифицированное распределение зоопланктона. В трубах без термоклина численность рачков в нижней части достоверно отличалась и в 3 раза превышала численность в условных зонах верх и середина. В трубах с термоклином максимальная численность рачков была в металимнионе и достоверно превышала плотность в эпи- и гиполимнионе (Рис. 10А).

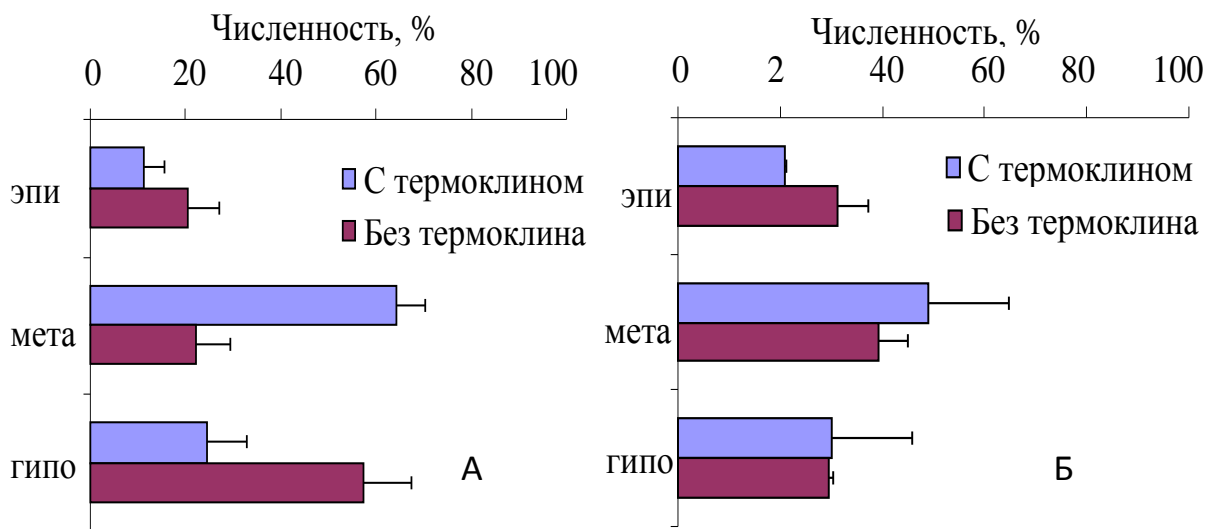


Рисунок 10 – Вертикальное распределение *A. salinus* в стратифицированных и не стратифицированных мезокосмах в эксперименте с природной (А) и повышенной (Б) концентрациями корма. Эпи – эпилимнион; мета – металимнион; гипо - гиполимнион

В эксперименте с повышенной концентрацией корма вертикальное распределение рачков было почти равномерным по всему объему (рис. 10 Б).

Многофакторный дисперсионный анализ результатов экспериментов с природной и повышенной концентрациями корма (табл. 2) показал, что достоверное влияние на вертикальное распределение рачков оказывали глубина ( $P = 0,0002$ ), совместное действие глубины и наличия или отсутствия термоклина ( $P = 0,0003$ ), а также совместное действие глубины, термоклина и корма ( $P = 0,005$ ). Вертикальное распределение меняется в зависимости от наличия стратификации и концентрации корма.

Таблица 2 – Многофакторный дисперсионный анализ с повторениями, влияния глубины (Г), наличие или отсутствие температурной стратификации (Т) и концентрации корма (К) на вертикальное распределение *A. salinus*. DF – степени свободы, SS - сумма квадратов, MS - среднеквадратическое отклонение, F - критерий Фишера, жирным шрифтом выделены статически достоверные ( $P < 0,05$ )

	<b>SS</b>	<b>DF</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Отрезок	4,00	1	4,00	4,6E+17	0,00
Т	-0,00	1	-0,00	-0,70	1,00
К	-0,00	1	-0,00	-0,51	1,00
Т, К	-0,00	1	-0,00	-1,14	1,00
Ошибка	-0,00	8	0,00		
<b>Г</b>	<b>0,32</b>	<b>2</b>	<b>0,16</b>	<b>14,15</b>	<b>0,0002</b>
<b>Г, Т</b>	<b>0,31</b>	<b>2</b>	<b>0,15</b>	<b>13,75</b>	<b>0,0003</b>
Г, К	0,06	2	0,03	3,04	0,075
<b>Г, К, Т</b>	<b>0,16</b>	<b>2</b>	<b>0,08</b>	<b>7,32</b>	<b>0,005</b>
Ошибка	0,17	16	0,01		

В экспериментах мы использовали разновозрастную и разнополую выборку рачков из природной популяции. Исходя из данных полевых наблюдений

(Zadereev, Tolomeev, 2007) можно предположить, что разные возрастные или половые группы *A. salinus* будут иметь разное вертикальное распределение. Анализ вертикального распределения данных эксперимента показал, что все половые и возрастные группы (самцы, самки, копеподиты C1 – C3 и C4 – C5) кроме науплиусов, имели схожее распределение как в эксперименте с добавлением корма, так и без него (табл. 3). Многофакторный дисперсионный анализ с повторениями для эксперимента без корма показал, что достоверным было влияние наличия или отсутствия термоклина, глубины и совместное влияние глубины и наличия или отсутствия термоклина (табл. 4). В эксперименте с природной концентрацией корма в стратифицированных мезокосмах максимум численности находился в металимнионе, а в нестратифицированных мезокосмах - в нижнем слое, то есть около дна. В эксперименте с повышенной концентрацией корма – распределение было близко к равномерному по всей водной толще в мезокосмах без термоклина, а в мезокосмах с термоклинном наблюдался небольшой пик численности в металимнионе.

Таблица 3 – Вертикальное распределение различных размерно-возрастных и половых групп *A. salinus* в стратифицированных (опыт) и нестратифицированных (контроль) лабораторных мезокосмах в эксперименте с природной и повышенной концентрациями корма (с добавкой *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus quadricauda*). Эпи – эпилимнион, зона повышенной температуры, Мета - металимнион, зона термоклина, Гипо - гиполимнион – зона с низкими значениями температуры. SD – стандартная ошибка среднего, Н.О. – не обнаружено данной группы в сосуде, жирным шрифтом выделены статически достоверные ( $P < 0.05$ ) неравномерные распределения

		Природный корм		Повышенная концентрация корма	
		опыт	контроль	опыт	контроль
Самцы	Эпи	<b>17±13</b>	<b>13±11</b>	20±21	Н.о.
	Мета	<b>62±15</b>	<b>27±21</b>	22±38	Н.о.
	Гипо	<b>21±4</b>	<b>60±16</b>	58±41	Н.о.
Самки	Эпи	<b>14±8</b>	25±32	Н.о.	Н.о.
	Мета	<b>75±8</b>	33±37	Н.о.	Н.о.
	Гипо	<b>11±3</b>	42±50	Н.о.	Н.о.
С4 – С5	Эпи	<b>13±10</b>	<b>14±8</b>	26±29	22±8
	Мета	<b>72±8</b>	<b>18±16</b>	55±30	53±29
	Гипо	<b>15±18</b>	<b>67±24</b>	19±17	25±30
С1 – С3	Эпи	<b>10±4</b>	<b>23±7</b>	24±5	32±6
	Мета	<b>61±12</b>	<b>20±4</b>	45±15	37±12
	Гипо	<b>29±14</b>	<b>57±8</b>	32±13	31±6
Науплии	Эпи	14±15	21±10	<b>15±2</b>	<b>22±2</b>
	Мета	52±46	42±23	<b>52±15</b>	<b>46±13</b>
	Гипо	33±58	37±17	<b>33±15</b>	<b>31±14</b>

Таблица 4 – Многофакторный дисперсионный анализ с повторениями, влияния температурной стратификации (Т), возраста или пола рачка (Гр) и глубины (Г) на вертикальное распределение *A. salinus*. DF – степени свободы, SS - сумма квадратов, MS - среднеквадратическое отклонение, F - критерий Фишера, жирным шрифтом выделены статически достоверные ( $P < 0.05$ )

	<b>SS</b>	<b>DF</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Отрезок	10,00	1	10,00	1,56E+18	0,00
<b>Т</b>	<b>0,00</b>	<b>1</b>	<b>0,00</b>	<b>13,75</b>	<b>0,00</b>
Гр	0,00	4	0,00	0,70	0,60
Т, Гр	0,00	4	0,00	1,09	1,00
Ошибка	0,00	20	0,00		
<b>Г</b>	<b>1,40</b>	<b>2</b>	<b>0,70</b>	<b>9,52</b>	<b>0,00</b>
<b>Г, Т</b>	<b>1,75</b>	<b>2</b>	<b>0,87</b>	<b>11,93</b>	<b>0,00</b>
Г, Гр	0,17	8	0,02	0,30	0,96
Г, Т, Гр	0,38	8	0,04	0,65	0,73
Ошибка	2,94	40	0,07		

Сравнение вертикального распределения *A. salinus* с данными полевых наблюдений (Zadereev, Tolomeev, 2007) показывает, что при наличии термоклина и концентрации пищи, близкой к природной, популяция в лабораторных цилиндрах имеет максимум плотности в металимнионе, что только частично соответствует природным данным. В период летней стратификации в оз. Шира *A. salinus* имеет стратифицированное распределение с максимумом плотности в металимнионе для некоторых возрастных стадий (в частности максимум в металимнионе имеет одна из самых многочисленных возрастных групп – копеподиты стадий С4-5). Однако другие возрастные стадии имеют другое вертикальное распределение, в частности науплии сконцентрированы строго в эпилимнионе озера, тогда как в эксперименте

зафиксировано их более или менее равномерное распределение во всем мезокосме. Очевидно, что прямое сравнение результатов вертикального распределения зоопланктона в лабораторном мезокосме высотой 1 м и в толще воды озера, не корректно. В данном случае проведение лабораторных экспериментов направлено на исследование общих закономерностей действия факторов среды на формирование вертикального распределения рачков. Несмотря на большое количество ограничений при сравнении результатов, в эксперименте удалось получить стратифицированное распределение рачков с максимумом в металимнионе. Схожее распределение (максимум в металимнионе) при исследовании влияния термоклина и пищевой обеспеченности на вертикальное распределение *Daphnia* было получено в работе Кесслера (Kessler, 2004). В стратифицированном столбе воды (лабораторная труба 1 м) взрослые особи дафнии находились в зоне металимниона, в то время как младшая группа располагались в зоне эпилимниона. Стоит отметить, что при увеличении концентрации корма вертикальные неоднородности в вертикальном распределении *A. salinus* исчезли. Скорее всего, это связано с изменением двигательной активности рачков при увеличении концентрации корма. Увеличение двигательной активности при незначительной высоте экспериментального цилиндра (1 м) привело к однородному распределению животных. Исчезновение вертикальной неоднородности в распределении при увеличении пищевой обеспеченности может косвенно свидетельствовать в пользу проверяемой нами гипотезы о существенной роли активных вертикальных перемещений в формировании вертикального распределения зоопланктона. Соответственно целью последующих экспериментов и было зафиксировать индивидуальные миграции и оценить их скорость.



### 3. 2 Оценка восходящих индивидуальных миграций *Arctodiaptomus salinus* в стратифицированных и нестратифицированных мезокосмах

Исследования восходящих индивидуальных миграций *A. salinus* проводили с использованием шести мезокосмов: 3 - с охлаждением и 3 - без. Температурный режим и количество зоопланктона были аналогичны предыдущему эксперименту. Через 24 часа после начала эксперимента, воду из верхних частей цилиндров (до термоклина) сливали и из нее отфильтровывали рачков. Эта процедура была проведена для того, что бы узнать количество, пол и возрастную структуру части популяции, находящейся в верхнем слое. Затем, снова заполняли верхнюю часть водой, но уже без зоопланктона. Чтобы избежать перемешивания слоев воды в цилиндре во время заполнения верхней части в центр мезокосма устанавливали временную резиновую перегородку в форме диска. После заполнения, перегородка осторожно удалялась из системы с помощью нити. Спустя еще одни сутки процедуру повторили. На третьи сутки последовательно слили эпи-, мета- и гипolimнион в мезокосмах с термоклинном и верхнюю, среднюю и нижнюю часть в мезокосмах без термоклина. Полученные пробы зафиксировали этиловым спиртом для дальнейшей обработки.

Последовательные отловы рачков из верхней части мезокосмов в течение двух суток показали, что порядка 20-30% численности рачков находились вверху. Соответственно в конце 3-х суточного эксперимента в трубах осталось порядка 50 – 60 % рачков от начальной численности эксперимента. При этом основное количество рачков как в цилиндрах с термоклинном, так и без него находилось в нижней части (табл. 5).

Таблица 5 – Доля рачков *A. salinus*, перемещающаяся каждые сутки в верхние части цилиндров, а также количество оставшихся рачков в мезокосмах в 3-х суточном эксперименте

	Доля рачков, отловленных в верхней части мезокосмов, %			Доля рачков от начальной численности, оставшихся в нижней части мезокосмов в конце эксперимента, %
	1-е сутки	2-е сутки	3-и сутки	
С термоклинном	20 ± 2	25 ± 14	12	48 ± 22
Без термоклина	23 ± 5	33 ± 21	7	45 ± 18

Мы предполагаем, что данные этого эксперимента позволяют говорить о наличии индивидуальных вертикальных миграций *A. salinus* на основании того факта, что на протяжении 3-х суточного эксперимента рачки перемещались в верхнюю секцию во все дни. Предыдущий эксперимент показал (рис. 10), что при использовании природной концентрации корма вертикальное распределение *A. salinus* как в сосудах с термоклинном, так и без него стратифицировано. При этом в верхней секции сосудов присутствовало 10 – 20 % рачков от общей численности.

В случае стабильного вертикального распределения после первого отлова рачков из верхней секции в первый день следовало бы ожидать, что на второй день в верхней секции не будет обнаружено животных или они будут там присутствовать в фоновых концентрациях. Однако во второй день в верхней секции было обнаружено даже большая доля рачков – порядка 20 – 30 %. Вертикальное распределение рачков в конце 3-х суточного эксперимента представлено на рисунке 11. И в этот день в верхней секции было

зафиксировано порядка 10 % рачков. Таким образом, не менее 50% рачков, посаженных в мезокосмы, посетили верхний слой на протяжении 3-х суток.

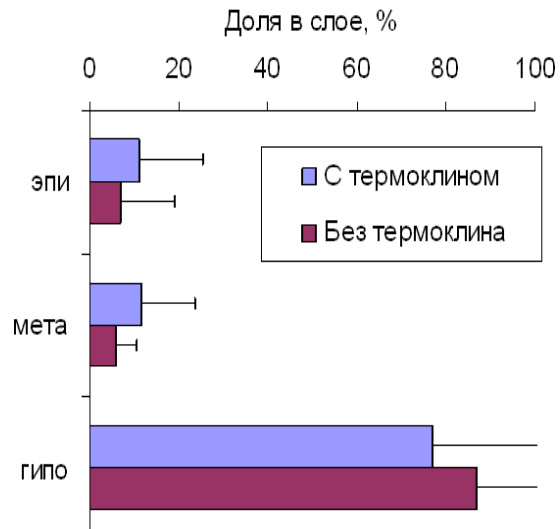


Рисунок 11 – Вертикальное распределение *A. salinus* в стратифицированных и не стратифицированных мезокосмах в конце 3-х суточного эксперимента с предшествующим отбором рачков из верхней части (эпилимниона). Эпи – эпилимнион; мета – металимнион; гипо - гипolimнион

Необходимо отметить, что вертикальное распределение рачков в конце 3-х суточного эксперимента отличалось от вертикального распределения в предыдущих экспериментах. Основное отличие связано с тем, что как в сосудах с термоклинном, так и без него, основная часть рачков находилась в нижней секции сосудов. Существует две возможных причины этого несоответствия. Первое, можно предположить, что не все животные обладают одинаковой миграционной активностью. Соответственно последовательные отловы в верхней секции наиболее активно мигрирующих животных привели к тому, что в сосудах осталась фракция менее интенсивно мигрирующих животных, которые и были обнаружены в нижней секции. Второе, на протяжении проведения более длительного эксперимента (3 суток против одних суток) в экспериментальном цилиндре могла измениться пищевая обеспеченность, а

также физиологическое состояние животных, что и вызвало отличное от ранее полученного конечное распределение животных.

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

Эксперимент с окрашенными рачками проводился в трех стратифицированных мезокосмах с температурой гипolimниона 10 °С. В эксперименте использовались взрослые особи и особи старших копеподитных стадий *A. salinus*. Каждый цилиндр заполняли водой до середины, так чтобы охлаждающий контур был скрыт водой. В заполненные на половину цилиндры помещали по 100 – 200 рачков и оставляли на двадцать четыре часа для акклиматизации. На вторые сутки заполнили водой верхнюю часть мезокосмов без перемешивания с нижними слоями. Для этого использовалась временная перегородка в центральной части цилиндра, которая после заполнения была осторожно удалена. Далее, в верхние части цилиндров вносили окрашенных рачков, позволяя им свободно перемещаться во всем объеме цилиндров. Через пять часов последовательно слили воду из участков эпи-, мета- и гипolimниона и отфильтровали из них рачков. Полученные пробы зафиксировали для определения количества содержащихся в них окрашенных и неокрашенных животных.

В качестве красителя для маркировки рачков использовался метиленовый синий (прижизненный или витальный краситель). Начальная концентрация красителя определялась при помощи спектрофотометра КФК-2МП и составляла 7 мг/л. При разных разбавлениях концентрированного красителя проводились эксперименты на рачках *A. salinus*. На основании результатов серии опытов удалось определить оптимальную концентрацию - 1,5 мл красителя на 150 мл

воды и время окраски 30 мин, при которых наблюдалось нормальное поведение рачков, и краситель не смывается в течение суток.

Учитывая, что проведение длительного эксперимента в условиях лаборатории может привести к изменению параметров среды, нами был спланирован короткий 5 – часовой эксперимент с прижизненно окрашенными рачками по оценке скорости индивидуальных миграций. На рисунке 12А представлено распределение окрашенных и неокрашенных рачков в лабораторных мезокосмах в начале эксперимента. Если индивидуальные вертикальные миграции рачков отсутствуют, то они должны находиться на тех же глубинах, где были посажены, и это распределение должно было сохраниться до конца эксперимента.

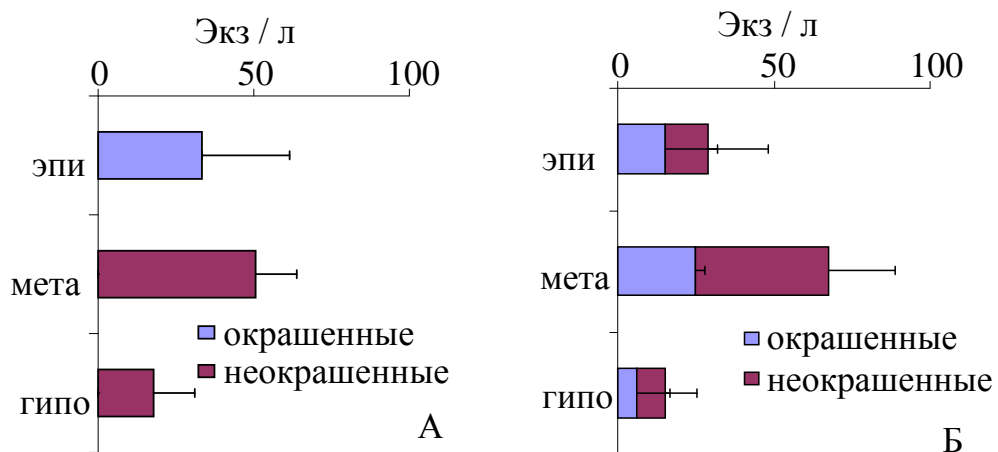


Рисунок 12 – В начале эксперимента (А) и в конце эксперимента (Б) распределение окрашенных и неокрашенных рачков после 5-ти часовой экспозиции в стратифицированных трубах. Эпи – эпилимнион; мета – металимнион; гипо - гипolimнион

Распределение рачков в конце эксперимента после 5-ти часовой экспозиции представлено на рисунке 12Б. Характеристики индивидуальных миграций рачков приведены в таблице 6.

Таблица 6 – 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

Необходимо отметить, что доля рачков мигрировавших из эпилимниона в гиполимнион и наоборот, из гипо – в эпилимнион одинаковы. Благодаря этому интегральное вертикальное распределение рачков в стратифицированных мезокосмах в конце эксперимента соответствует начальному. Результаты этого эксперимента в точности подтверждают предположение о возможности интенсивных индивидуальных миграций зоопланктона при его стабильном вертикальном распределении. При этом результаты эксперимента показывают, что интенсивность индивидуальных миграций может быть очень высока – в нашем случае 2/3 популяции фактически поменяли глубину своего положения в течение 5 часов.

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

### 4. 1 Сезонная и многолетняя динамика вертикальной структуры зоопланктона

В течение 2007 - 2011гг проводили мониторинг пространственной структуры популяции *A. salinus* в озере Шира. Пробы зоопланктона отбирали в озере 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* и концентрацию взвешенного органического углерода (ВОУ).

В период исследований, динамика температурного профиля по сезонам разных годов была сходной (март – октябрь, 2007 – 2011гг). На рисунке 13 представлены типичные графики для разных сезонов, постепенный прогрев озера, образование термоклина с последующим его заглублением и остывание озера. В марте температурный профиль до исследуемой глубины 14 м является практически равномерным, температура воды в разный годы не превышала 1 °С. В конце мая идет интенсивный прогрев верхних горизонтов. Температурный градиент находится не глубоко – 1 – 2 м, при этом эпилимнион также прогрет еще слабо до 10 – 15 °С. В июле было зафиксировано типичное распределение: температура около 22 °С в зоне эпилимниона до глубины 5 метра, затем начиналась зона температурного градиента до глубины около 8 метров с температурой 13 °С, далее происходило плавное снижение температуры до 1,5 °С к глубине 14 м. В течение августа происходило заглубление термоклина, т. е.

зона эпилимниона расширялась до глубины 9 м к концу месяца, но одновременно с этим происходило снижение температуры этой зоны до 18 °С. В середине осени продолжался процесс понижения нижней границы перемешиваемой зоны озера с одновременным остыванием водных масс. Таким образом, благодаря быстрому прогреванию верхних слоев в конце мая развитие популяции *A. salinus* в весенний, летний, осенний период происходит в условиях температурной стратификации. Конечно, в течение сезона размер зон эпи- и гипolimниона меняется, однако принципиальная доступность для *A. salinus* теплых и холодных вод в озере сохраняется.

В отличие от динамики температуры распределения показателей хлорофилла и ВОУ имели заметные межгодовые различия (рис. 14). Подледное мартовское содержание хлорофилла находилось на уровне 2 мкг/л в 2007 и 2008гг, но было выше (до 2,5-3 мкг/л) в последующие годы наблюдений 2009-2011. Такая же тенденция была отмечена и для ВОУ – 0,97 мг/л и 1,12 мг/л, соответственно. Во все годы присутствовали слои, в которых данные показатели имели совпадающие локальные максимумы. Так, в марте 2007г содержание хлорофилла и ВОУ на горизонтах 13-14м было максимальным среди всех отобранных проб - 150 мкг/л и 5 мг/л, соответственно. Вероятнее всего, на данных горизонтах произошло массовое развитие определенных видов фитопланктона, а учитывая близость зоны хемоклина, это могли быть миксотрофные виды. Повышение хлорофилла и ВОУ на данных горизонтах до 9,8 мкг/л и 1,18 мг/л, соответственно, было также зарегистрировано и в 2011г. В 2009, наоборот, наблюдали подледное повышение хлорофилла до 15,9 мкг/л, что вероятно было связано с меньшим количеством снега и большей освещенностью.

В первой половине лета концентрация хлорофилла, в среднем, возрастал до 4.5 мкг/л, при этом пробы, отобранные в конце июня в 2007 и 2008гг показывают, что в эпилимнионе наблюдались достаточно высокие концентрации как хлорофилла 5,7-10 мкг/л, так и ВОУ – 1,8-2,2 мг/л. Но уже в



это время появлялась тенденция к образованию глубинного максимума фитопланктона в гипolimнионе. Во второй половине лета отчетливо фиксируется глубинный максимум хлорофилла со средней концентрацией 13 мкг/л. Точное положение и ширина пика варьируют из года в год – начинаясь либо с 6 или 8 метров и заканчиваясь на уровне 10 – 14 м глубины. Максимальные значения во второй половине лета были получены в 2010 и 2011 гг и составили 22,7 и 20,1 мкг/л, соответственно, в то время как в 2007 и 2008 гг они не превышали 9 мкг/л. В целом содержание ВОУ повторяло динамику хлорофилла, однако его пики были чуть более размыты. Также зарегистрировано увеличение содержания ВОУ в 2009 – 2010 годы исследований, содержание увеличилось примерно на 12% и составило в среднем 2,8 мг/л.

Осенью наблюдалось концентрирование пика фитопланктона в слое 12-14м. Средняя концентрация хлорофилла достигала 17,5 мкг/л, максимум был 24,4 мкг/л. Однако содержание ВОУ в этом слое, хоть и было выше, чем в зоне миксолимниона (1,2 мг/л), составило в среднем всего 2,1 мг/л. Можно предположить, что повышенное содержание хлорофилла связано с меньшим количеством света, поступающим на эти глубины в октябре. В результате чего, клетки фитопланктона вынуждены больше синтезировать хлорофилла, чтобы обеспечить свой фотосинтез. Таким образом, в разные годы в течение сезона содержания хлорофилла и взвешенного органического углерода (ВОУ) варьировали в широких пределах. Поскольку хлорофилл и ВОУ являются показателями корма для рачков *A. salinus*, можно сказать, что распределение пищи по вертикали, с одной стороны было неоднородным, а с другой менялось качественно и количественно во времени. Сохранялась лишь общая тенденция к образованию максимума фитопланктона в гипolimнионе, начиная с первой декады июля. Динамика биомассы возрастных стадий, самцов и самок *A. salinus* за период наблюдений представлена на рисунке 15. В каждом сезоне мартовские пробы отражали состояние популяции после переживания зимнего

периода. Фактически популяция была представлена старшими копеподитными стадиями С4 – С5, биомасса которых составляла примерно 70%. Взрослые самцы и самки давали в сумме 20%, и 10% приходилось на младшие копеподитные стадии С1 – С3. Науплиусы в мартовских пробах отсутствовали. К концу июня, количество копеподитов С4 – С5 значительно сокращалось до 40% в результате их созревания до половозрелых особей. Однако, в дальнейшем их доля держалась около этого значения, за счет пополнения из группы С1 – С3. Количество науплиусов коррелировало с количеством самок, что вполне было ожидаемым. Пик науплиусов приходился на конец июня – начало июля. Пик науплиусов переходил в пик младших копеподитов С1 – С3 в август, при этом их доля возрастала до 40% в общей биомассе. Исключением был 2009 г, в котором младшие копеподиты развивались уже в июле.

Сравнение межгодовой динамики с одной стороны показывает относительное постоянство среднего уровня биомассы  $8,4 \text{ мг сырой массы/м}^2$  и сходство сезонной модели развития, но с другой стороны видны явные различия в уровне биомассы в мартовских пробах. Очевидно, это отражает влияние зимних условий и степень готовности популяции к их переживанию. Высокая биомасса популяции *A. salinus* в марте 2011г может быть объяснена хорошими трофическими условиями предыдущего года. Так, в 2010 г содержание хлорофилла и ВОУ в гипolimнионе было максимальным за исследуемый период – 22,7 мкг/л и 2,8 мг/л, соответственно. Благоприятные кормовые условия, вероятно, позволили накопить достаточное количество запасных жиров, чтобы снизить смертность популяции в зиму 2010 – 2011гг.

Межгодовая и сезонная динамика вертикального распределения возрастных групп, самцов и самок *A. salinus* представлена на рисунке 16. Весной наименьшее количество (экземпляров/литр) имели группы науплий, самки и самцы. Профиль вертикального распределения показывает, что животные распределены по всей толще озера равномерно. За исключением марта 2011 года, где на глубине 11-13м зафиксирован пик численности самцов и группы

старших копеподитов. Вероятно, это связано с максимумом хлорофилла, находящегося на глубине 14 метров. Наибольший вклад в численность популяции весной, вносят младшие и старшие копеподитные группы, максимум численности которых приходится в основном на верхние слои озера от 1 до 7 метров. Через 10 дней после схода льда в озере сформируется градиент температуры в поверхностном слое воды. В этом слое также наблюдается заметное распреснение из-за таяния льда. Фитопланктон формирует глубинный пик. Концентрация кислорода уже имеет максимум в зоне термоклина. То есть перемешивание оксигенной толщи уже затруднено. В летние месяцы оксигенная зона стратифицирована, максимум фитопланктона находится под термоклином. Глубины термоклина и максимальных концентраций микроводорослей опускаются со временем. Из графиков видно, что науплиальная группа в большинстве находится в эпилимнионе в зоне высоких температур. Согласно показателям зонда в верхних слоях водоема находится наименьшее количество хлорофилла. Наибольшее количество самцов и самок наблюдается в начале лета с максимумом над или непосредственно в зоне термоклина. К концу летнего сезона концентрация самцов и самок значительно снижается и их вертикальное распределение становится равномерным без пиков. В октябре озеро начинает остывать и перемешиваться. Осенью концентрация науплиусов и самок в водной толще заметно снижается. Каких либо пиков численности эти группы не образуют. В распределении же остальных групп наблюдается два пика численности. Первый в зоне термоклина на глубине 9-12м, там же находится максимум хлорофилла. Второй пик в эпилимнионе на глубине 2-5 м, зона с более высокой температурой. Из полученных данных видно, что пик численности рачков всегда находится над максимумом хлорофилла. Таким образом, видны определенные закономерности распределении разных возрастных групп рачков относительно факторов среды. Анализ данных связей с помощью методов мультивариантной статистики представлен в следующей подглаве.

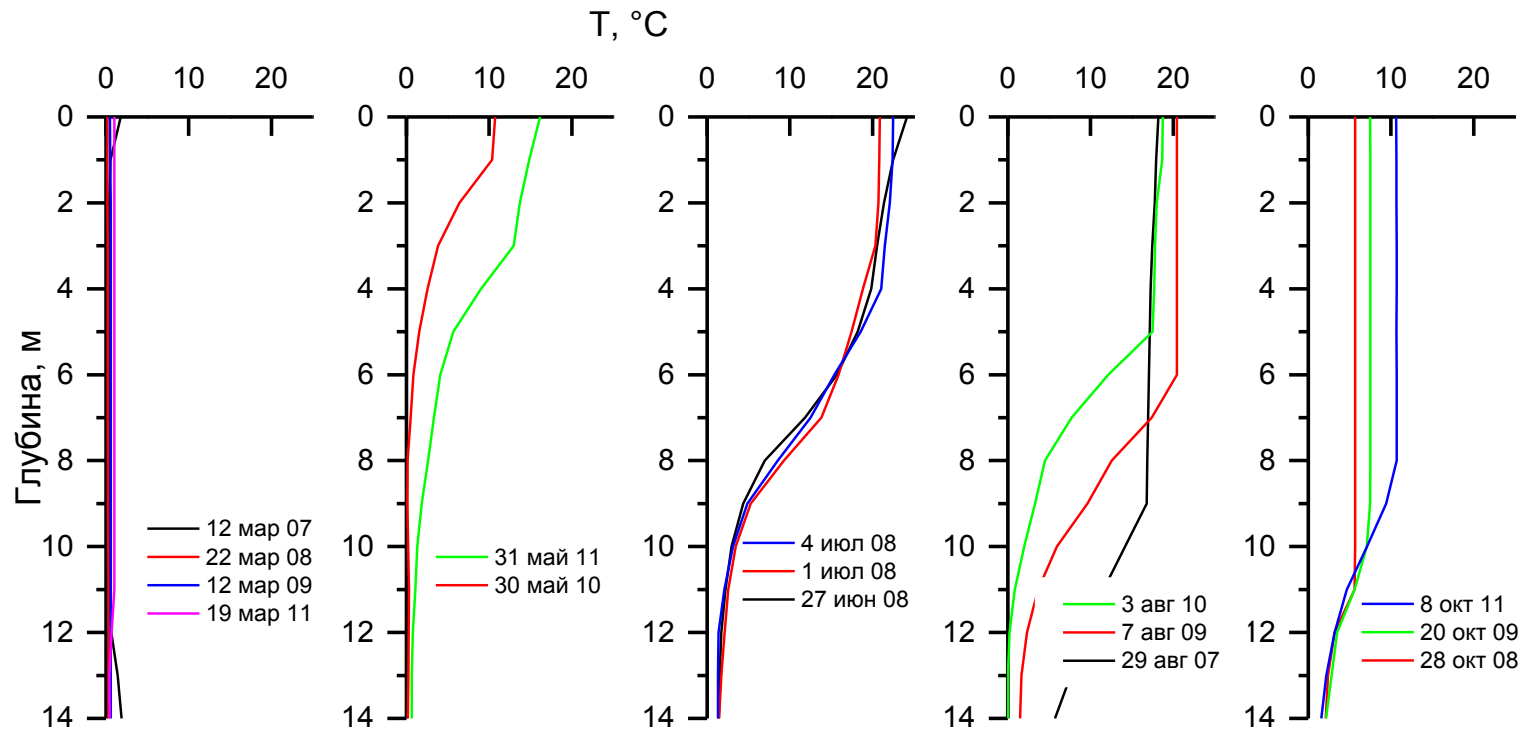


Рисунок 13 – Типичное распределение профилей температур в весенний, летний, осенний периоды в озере Шира

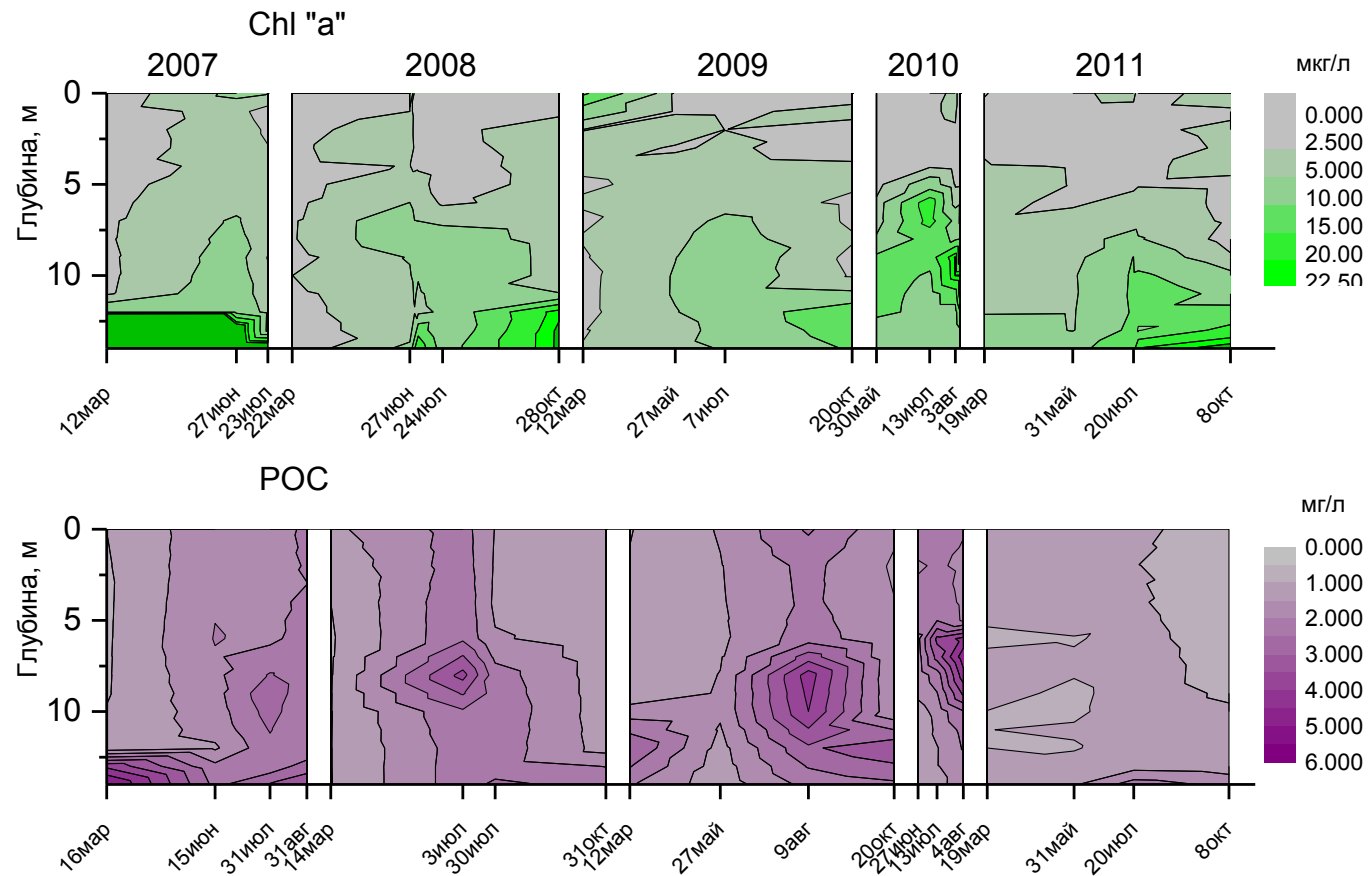


Рисунок 14 – Динамика вертикального распределения хлорофилла «а» (Chl «а», мкг/л) и взвешенного органического углерода (POC, мг/л) в оз. Ши́ра в течение 2007 – 2011гг

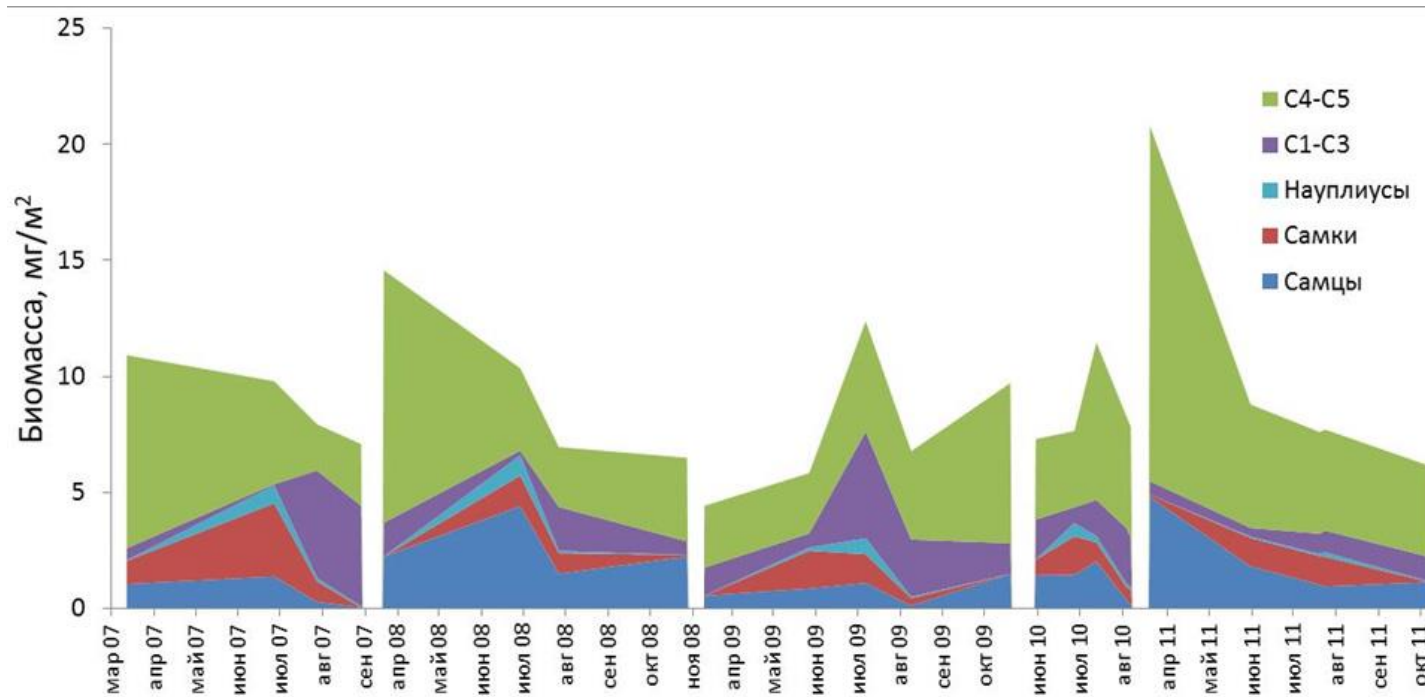


Рисунок 15 – Динамика биомассы возрастных стадий (науплии, копеодиты С1 – С3, С4 – С5), самцов и самок *A. salinus* в оз. Шира под м<sup>2</sup> в течение 2007 – 2011 гг

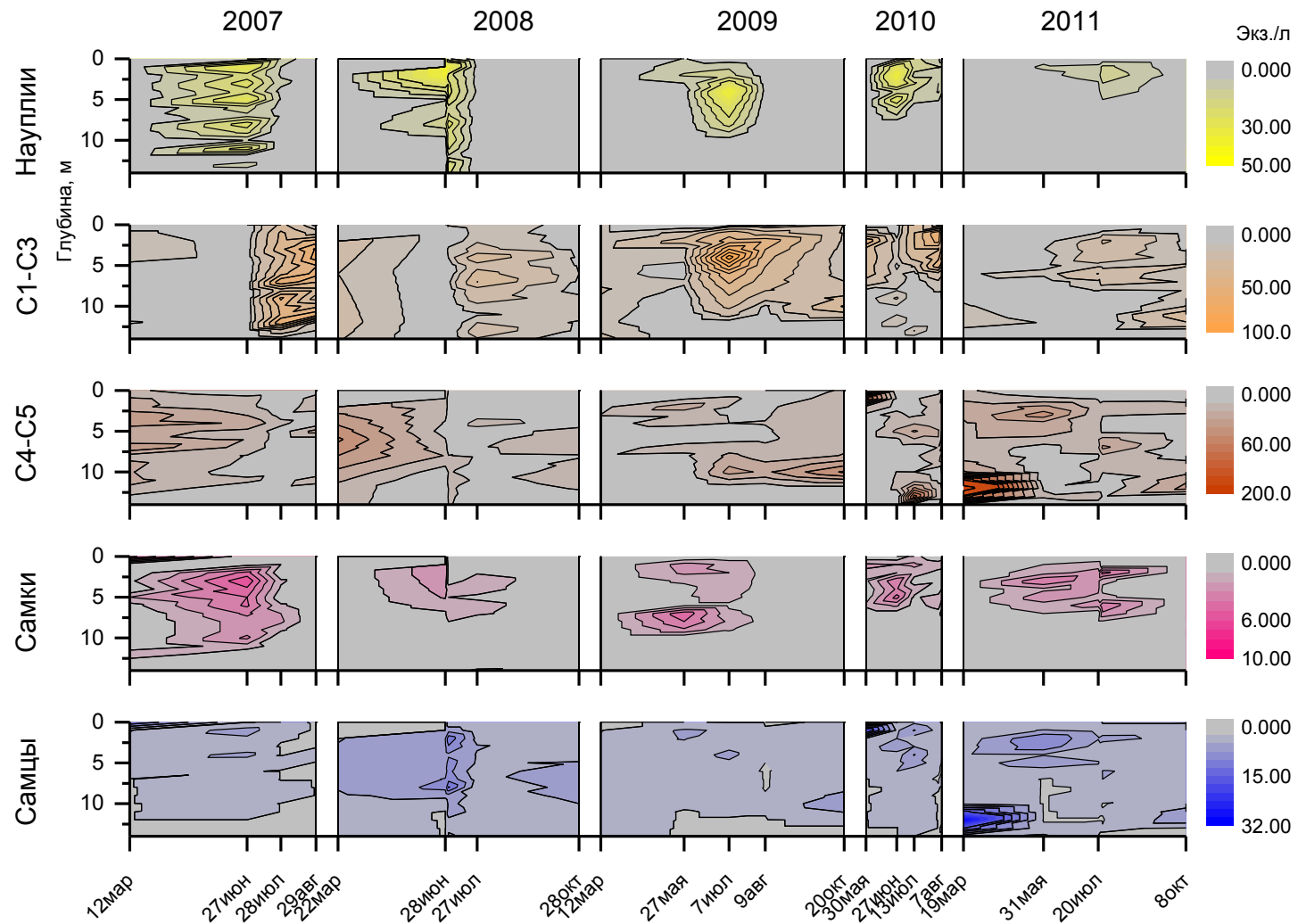


Рисунок 16 – Динамика вертикального распределения численности возрастных стадий (науплии, копеодиты С1– С3, С4 – С5), самцов и самок *A. salinus* в оз. Шира в течение 2007 – 2011гг

#### **4. 2 Анализ связи вертикального распределения популяции *Arctodiaptomus salinus* с факторами температуры и корма**

Важнейшими факторами, определяющими вертикальную структуру зоопланктона, являются температура и корм. Естественно, что концентрация кислорода и ультрафиолетовое излучение также ограничивают зону обитания популяции. Однако, учитывая, что в наших наблюдениях мы исследовали водную толщу до глубины 14 м, где отсутствует кислородное лимитирование, а ультрафиолетовое излучение ограничено влиянием в пределах 2,5 метров от поверхности (вывод сделан на основе сравнения дневного и ночного распределения рачков в озере Шира) (Толмеев, Задереев, 2003), то влиянием данных факторов можно пренебречь. Содержание хлорофилла и ВОУ были выбраны в качестве показателей пищевой обеспеченности для рачков. Несмотря на очевидную связь между этими показателями, они все же отражали разные характеристики корма. Если брать количественную сторону, то ВОУ является более адекватным показателем, поскольку содержание хлорофилла в клетках водорослей существенным образом определяется уровнем освещенности в слое их обитания, т.е. при равном содержании хлорофилла концентрация биомассы фитопланктона будет заведомо выше в верхних, хорошо освещенных слоях и ниже на глубине. Но, в свою очередь, ВОУ не чувствителен к составу корма. Другими словами, качество корма может быть разным, в зависимости от того, какой компонент преобладает. Это может быть детрит, имеющий минимальную питательную ценность, либо ценные виды водорослей, например, криптомонады или даже инфузории. В связи с этим, в качестве еще одного фактора среды, отражающего качество корма, было введено отношение хлорофилла к ВОУ. Данная величина является информативным показателем в экологических исследованиях. В частности, есть успешные попытки его применения для определения скорости роста микроводорослей (Li et. al., 2010). В нашем случае предлагается следующая



интерпретация соотношения Хл.а/ВОУ. Если значение высокое, то корм представлен в основном фитопланктоном, при этом фитопланктон глубинных слоев будет иметь максимальные значения данного показателя. Если значения низкие, то это указывает на высокое содержание детрита и/или компонентов микробиальной петли (гетеротрофные нанофлагелляты, инфузории 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,  $\text{Mean}$  – среднее,  $SD$  – стандартное отклонение. Результаты представлены на ординационной диаграмме (рис. 17). Первая и вторая канонические оси вместе объясняют 75,35% вариаций. Первая – 50,61% и вторая 25,74%. С первой осью положительно коррелируют глубина, хлорофилл 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, 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  $90^\circ$ . Следует отметить, что анализ обнаружил положительные корреляции между ВОУ и температурой, и ВОУ и хлорофиллом. Температурная зависимость ВОУ является логичной, поскольку повышение температуры ускоряет рост фитопланктона и следовательно повышает количество ВОУ. Остается неясным, насколько качественным является корм, характеризуемый большим содержанием ВОУ. Можно предположить, что если бы в составе ВОУ была значительная доля детрита, то он бы постепенно концентрировался от поверхности к нижним слоям за счет оседания, и был положительно связан с глубиной. С другой стороны, увеличение ВОУ за счет детрита, также должно было привести к отрицательной корреляции с хлорофиллом. Однако, в действительности, ни той, ни другой связи не прослеживается, следовательно, нельзя утверждать, что

высокие значения ВОУ обязательно сопровождаются понижением качества корма для *A. salinus* в озере Шира.

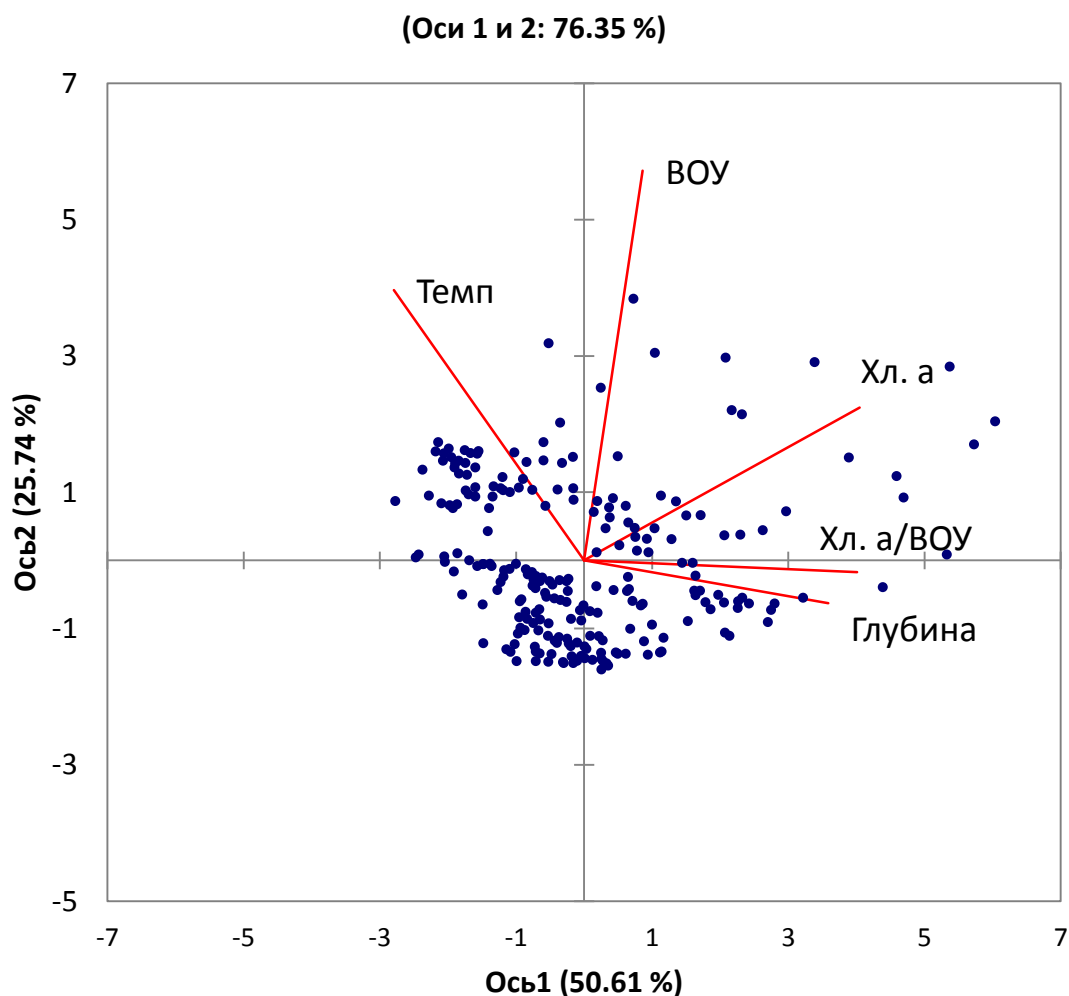


Рисунок 17 – Ординационная диаграмма РСА - анализа (метод главных компонент), отражающая связи факторов среды в озере Шира в весенний, летний, осенний периоды по данным 2007 – 2011 гг

Для объяснения распределения науплиусов, копеподитных 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 (DCA-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 и на рисунке 18.

Таблица 7 – 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

Из таблицы 7 видно, что первые две оси в сумме объясняют 28,3% общей инерции и 96,1% части инерции, которая в принципе 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 (рисунок 18). 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 копеподиты С1 – С3 располагаются близко к центру диаграммы, следовательно, не имеют выраженных предпочтений. Копеподиты С1 – С3 чаще встречались в слоях с низким содержанием хлорофилла, 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 копеподиты С4 – С5 находятся выше других групп относительно второй оси, с которой больше всего коррелирует хлорофилл. Другими словами, науплиусы и копеподиты С4 – С5, по-видимому, находясь в своих оптимальных температурных зонах, выбирают слои с максимальным содержанием хлорофилла, очевидно предпочитая корм, имеющий максимальную фракцию водорослей.

Таким образом, главнейшим фактором, определяющим распределение *A. salinus* в озере Шира (87,7% вариаций), является температура, в то время как другие факторы, связанные с кормом, определяемым Хл.а, объясняют 8,4%.

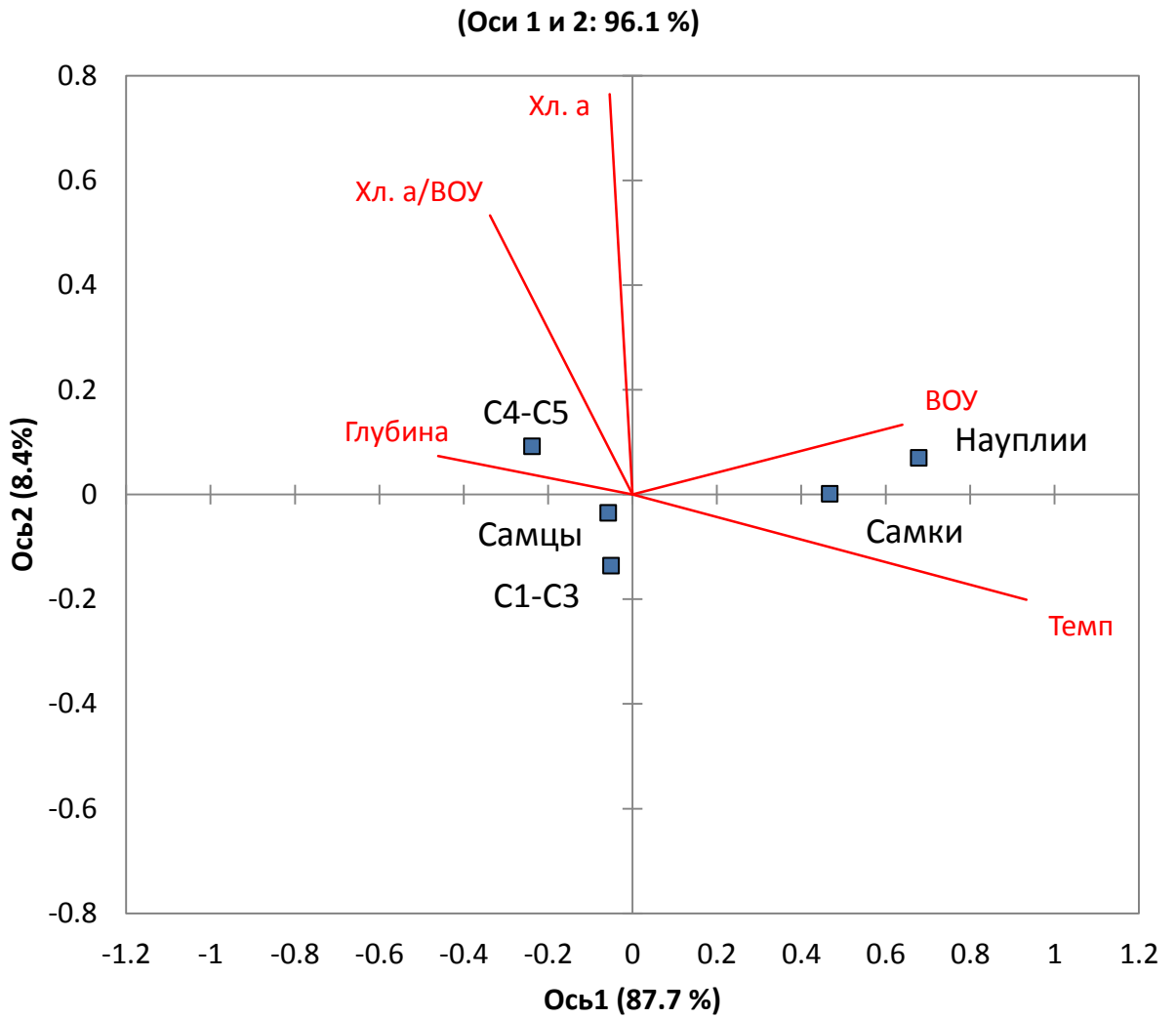


Рисунок 18 – Ординационная диаграмма ССА-анализа, отражающая связь между распределением науплиусов, копеподитных стадий С1 – С3, С4 – С5, самцов и самок *A. salinus* и факторами среды – температурой, глубиной, содержанием хлорофилла *a* и взвешенным органическим углеродом (ВОУ)

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

### 5. 1 Связь между вертикальным распределением зоопланктона и фитопланктоном в «выделенных объемах»

Фитопланктон является важнейшим фактором, влияющим на распределение зоопланктона. Вместе с тем, эксперименты с «выделенными объемами» предполагают, что за время опытов фитопланктон внутри труб не должен меняться существенным образом, относительно своего распределения в озере, поскольку в этом случае результаты экспериментов будет сложно сопоставить с явлениями, происходящими непосредственно в озере. Изолированность труб, несмотря на наличие сеточных окон для обмена с внешней средой, может изменить скорости некоторых взаимодействий зоопланктона и водорослей - скорости выедания, либо биогенного стимулирования, так, что это может повлиять на распределение фитопланктона в трубах. В связи с этим, был выполнен полевой эксперимент, целью которого было выяснить способность *A. salinus* значимо менять распределение фитопланктона в «выделенных объемах» за время суточной экспозиции.

**Тестирование «выделенных объемов.** Перед проведением экспериментов нужно было оценить, как влияет опускание «выделенных объемов» на распределение фитопланктона и насколько используемая методика препятствует попаданию зоопланктона внутрь «выделенного объема». С этой целью был проведен предварительный эксперимент. Через 4 часа после установки «выделенных объемов» были отобраны пробы фитопланктона и зоопланктона. Видно, что распределение фитопланктона в «выделенных объемах» не отличается от распределения в озере (рис. 19). Из диаграммы распределения фитопланктона в озере и в трубе можно сделать вывод, что

опускание труб не влияет на распределение фитопланктона. Из диаграммы распределения зоопланктона в озере и в трубах можно сделать вывод, что труба при опускании отсекает зоопланктон.

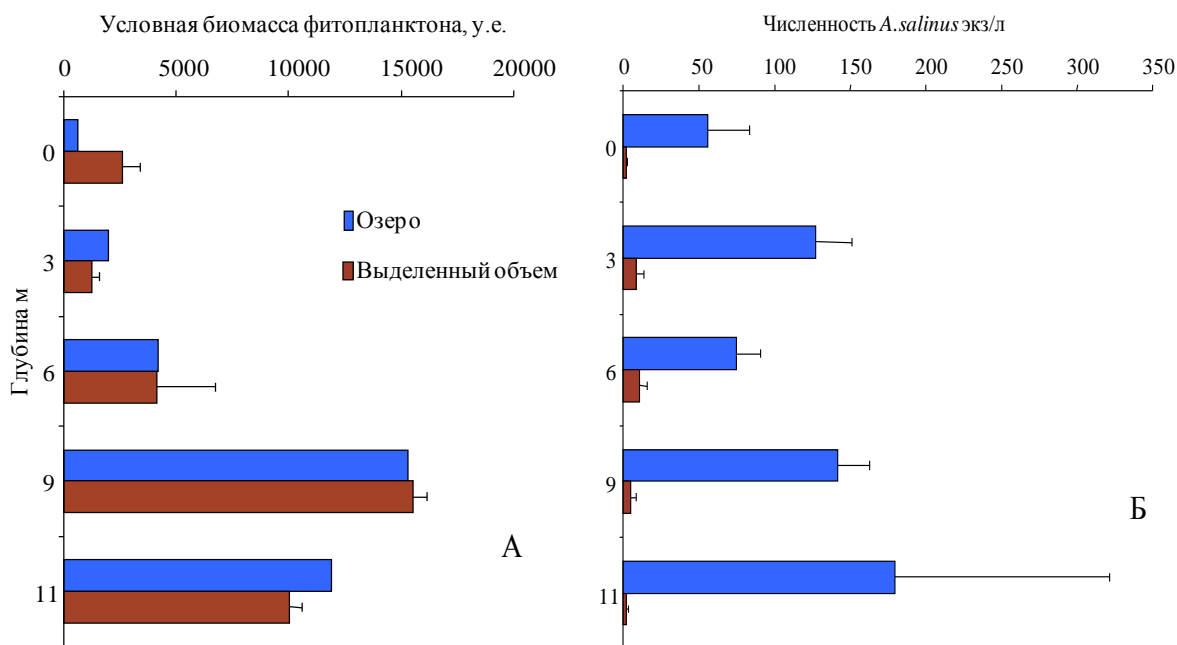


Рисунок 19 – Распределение фитопланктона (А) и зоопланктона (Б) в озере и в трубе через 4 часа после установки

**Схема эксперимента.** Пустые трубы (без зоопланктона) ставили в озеро. Для этого трубы, закрытые снизу сеткой, опускали в толщу воды и оставляли на сутки. Через сутки отбирали пробы фитопланктона в трубах. В этот же день осуществляли второй этап эксперимента - в верхние участки труб добавляли зоопланктон. Чтобы усилить влияние, зоопланктон добавляли в концентрации, превышающей озерную в 10 раз. Трубы экспонировали еще сутки, после чего из них отбирали пробы фито- и зоопланктона.

Эксперимент повторяли два раза. Перед проведением каждого эксперимента исследовали распределения фито- и зоопланктона в озере. Для этого отбирали пробы воды объемом пять литров с помощью шланга и насоса с горизонтов 0, 3, 6, 9, 11 метров в первом эксперименте и 0, 2, 4, 6, 8, 10 метров во втором эксперименте. Разные глубины отбора проб в экспериментах обусловлены

изменением глубины расположения хемоклина в озере. С этих же глубин отбирали пробы из труб.

Необходимость проведения эксперимента в два этапа заключалась в том, что наблюдаемая в озере концентрация фитопланктона является результатом двух процессов: роста фитопланктона и его выедания. Если исключить влияние зоопланктона, то можно ожидать, что концентрация фитопланктона увеличится за счет прироста водорослей. При этом, возможно, распределение фитопланктона без зоопланктона будет отличаться от наблюдаемого в озере. Если после этого добавить зоопланктон, то можно увидеть, где и на каких глубинах происходит наиболее интенсивное выедание фитопланктона.

***Разделение фитопланктона на группы по флуоресцентным показателям.*** Концентрацию и состав фитопланктона измеряли с помощью системы автоматической регистрации FlowCam (FluidImaging Inc., USA), позволяющей разделять водоросли на категории по показателям флуоресценции. Возбуждающий свет генерировался зеленым лазером на длине волны 532 нм. Флуоресцентный сигнал регистрировался системой на двух каналах фотоприемника – в коротком диапазоне – от 550 до 600 нм и длинном – от 600 до 700 нм. Флуоресценция в области  $> 600$  нм (далее для ее обозначения будем использовать сокращение Хл1) характерна для хлорофилла “а” и “b”. Флуоресценция в области длины волны 575 нм (далее для ее обозначения будем использовать сокращение Хл2) характерна для фикобилинов. Таким образом, отношение сигнала Хл2 к сигналу Хл1 можно использовать для разделения клеток фитопланктона, прошедшей через систему регистрации на группы.

В том случае, если отношение Хл2/Хл1 принимает значения около единицы, либо это отношение много больше единицы, то в клетке в качестве фотосинтезирующих пигментов преобладают фикобилины – это с большой вероятностью представитель цианобактерий. В том случае, если отношение Хл2/Хл1 существенно меньше единицы, в клетке в качестве фотосинтезирующих пигментов доминируют хлорофиллы а и b – это с большой



вероятностью представитель зеленых или диатомовых водорослей. Анализ чистых культур *Chlorella vulgaris* (собственные измерения) и *Anabena flos-aqua* (руководство к прибору FlowCam) подтверждает это предположение. В культуре *Chlorella vulgaris* показатель  $X_{л2}/X_{л1} = 0,06$ . В культуре *Anabena flos-aqua* показатель  $X_{л2}/X_{л1} = 1$ . Таким образом, фитопланктон был разделен на три группы:

$X_{л2}/X_{л1} \gg 1$  – преобладают сине-зеленые водоросли первой группы

$X_{л2}/X_{л1} = 1$  – преобладают сине-зеленые водоросли второй группы

$X_{л2}/X_{л1} \ll 1$  – преобладают зеленые и диатомовые водоросли.

Кроме анализа показателей флуоресценции у каждой клетки система FlowCam оценивает ее биологический объем, который пропорционален биомассе фитопланктона. Поскольку в период исследований мы не проводили калибровку (в связи отсутствием надежной методики), то результаты экспериментов были выражены в единицах относительной биомассы. Также были отобраны пробы для измерения в озере на момент проведения экспериментов концентраций биогенных элементов азота, фосфора и взвешенного органического углерода.

**Результаты.** В период проведения первого эксперимента термоклин располагался на глубине 5 метров, а хемоклин на 11,5 метров (рис. 20 а). Максимум концентрации кислорода находился в металимнионе. Это можно объяснить тем, что в этом слое находится большое скопление фитопланктона. Через неделю термоклин опустился на глубину 6 метров, хемоклин поднялся на глубину 11 метров (рис. 20 б). Эти изменения в вертикальной стратификации озера были учтены при отборе проб – были изменены глубины отбора проб.

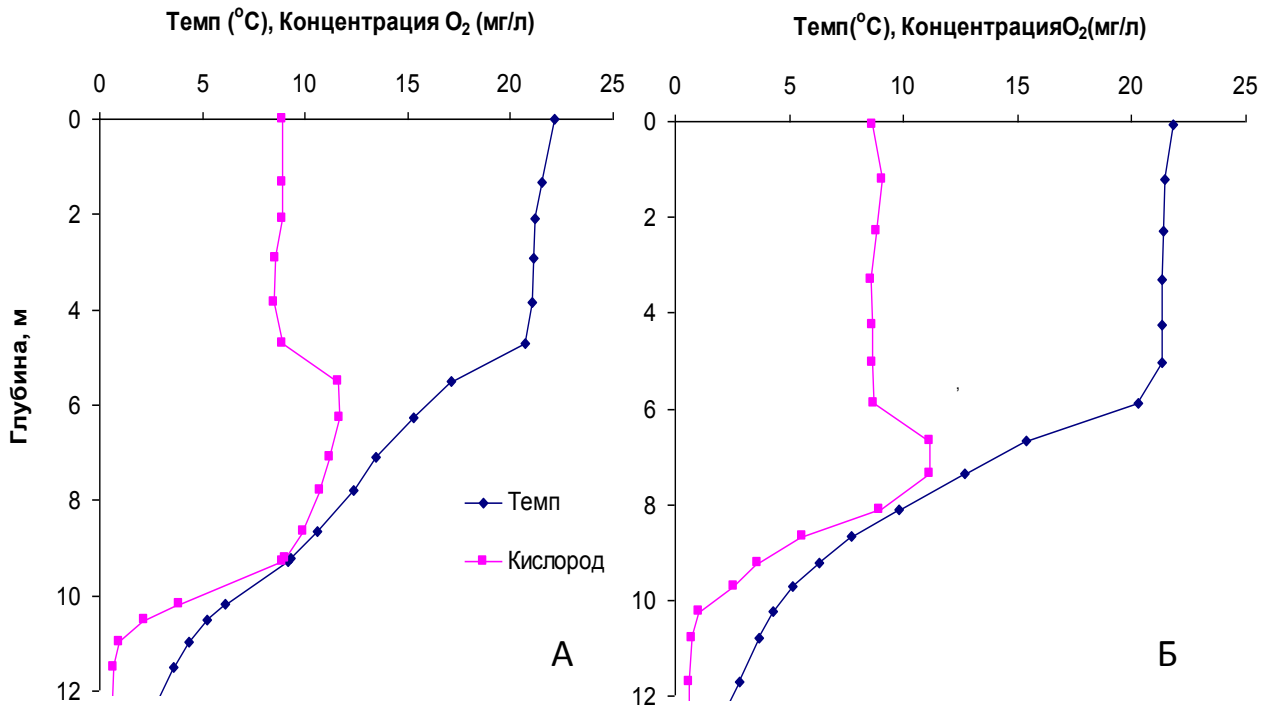


Рисунок 20 – Распределение температуры и концентрации кислорода в озере в дни проведения первого (А) и второго (Б) экспериментов

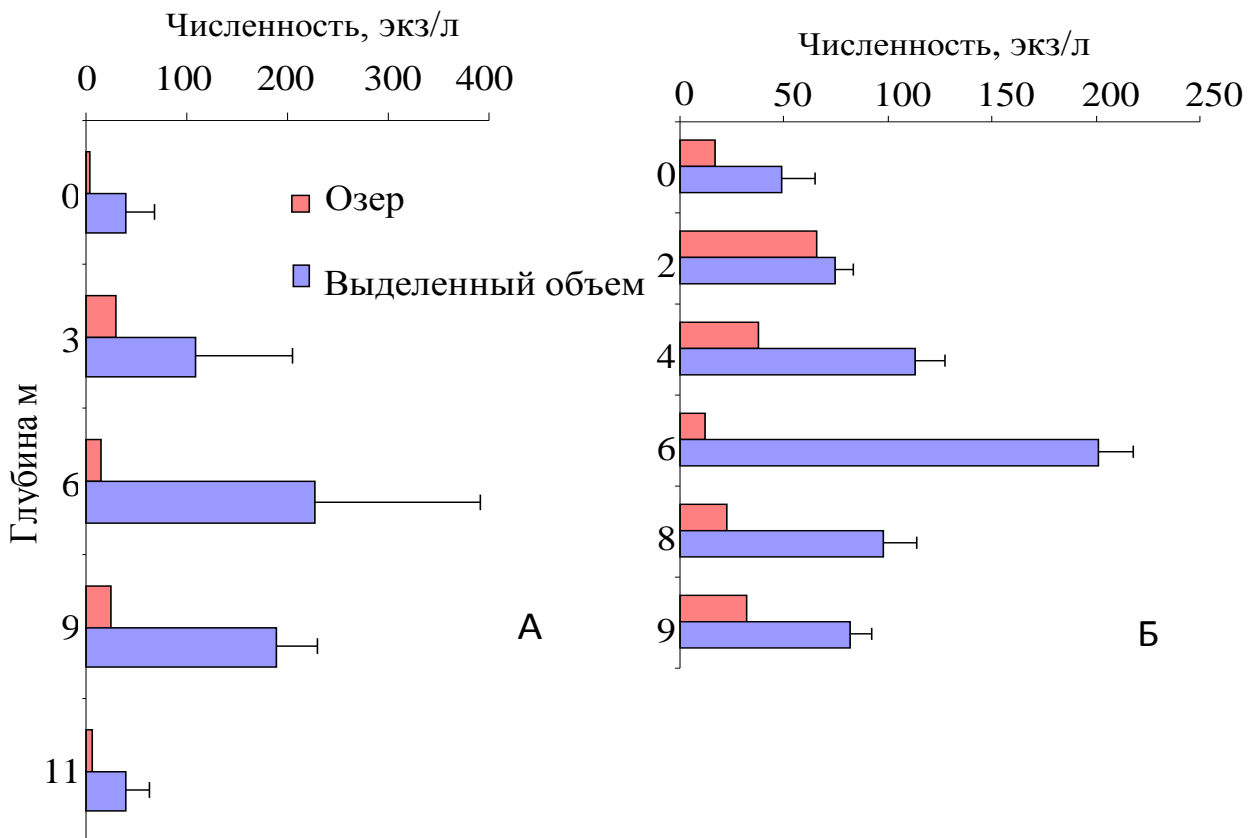


Рисунок 21 – Распределение зоопланктона в озере и в «выделенном объеме» (А - первый эксперимент, Б - второй эксперимент)

В озере (природное) распределение *A. salinus* было бимодальным и характеризовалось наличием двух пиков численности (рис. 21 а и б). Первый находился в эпилимнионе на глубине 2-3м, второй в гиполимнионе, на глубине 8-9м. Распределение в трубах, которое сформировалось на следующие сутки после внесения в них рачков было совершенно непохожим на природное. Профиль численности был унимодальным с максимумом в зоне термоклина, т. е. вертикальная структура в трубах была сходным с распределением рачков, полученным нами в мезокосмах (см. глава 3), а также наблюдаемым другими авторами в лабораторных условиях (Kessler., 2004). Предполагается, что такое вертикальное распределение наиболее энергетически выгодно, поскольку животные находятся на границе двух экологических зон – теплом, но бедном кормом эпилимнионе и холодном, но с хорошими трофическими условиями гиполимнионе. Балансирование на границе двух зон позволяет животным использовать оба благоприятных фактора среды – тепло и высокую пищевую обеспеченность. Все же природное распределение явно отличалось от теоретического. Можно выдвинуть, по крайней мере, две гипотезы, объясняющие наблюдаемые различия. Первая – времени экспозиции в одни сутки было недостаточно для формирования распределения, аналогичного природному, и вторая – в трубах отсутствовали бокоплавы *Gammarus lacustris*, которые в озере Ши́ра формируют узкий пик численности, приходящийся на зону термоклина (Толмеев и др., 2006). Не исключено, что *G. lacustris*, как потенциальный хищник, либо пищевой конкурент, может влиять на вертикальное распределение *A. salinus* в озере.

Тем ни менее, наблюдаемые различия распределения *A. salinus* в озере и в эксперименте не являются принципиальным фактором, влияющим на результаты оценки взаимодействия зоо- и фитопланктона в условиях «выделенного объема»

На рис. 22 показано распределение общей биомассы фитопланктона в трубах в начальный момент времени, через сутки в отсутствии зоопланктона и еще через одни сутки после добавки зоопланктона.

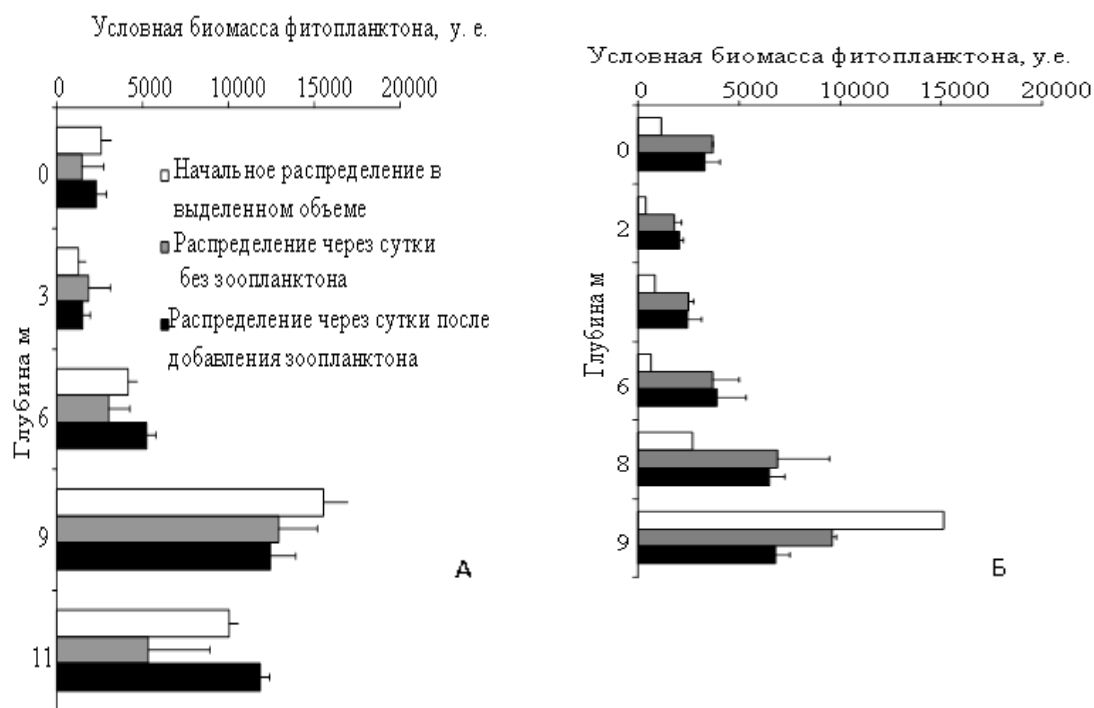


Рисунок 22 – Распределение общей биомассы фитопланктона в трубах и озере (А - первый эксперимент, Б - второй эксперимент)

В первом эксперименте не удалось обнаружить прирост численности фитопланктона в «выделенных объемах». Концентрации клеток фитопланктона в «выделенных объемах» на всех горизонтах в момент постановки эксперимента и через сутки экспозиции не отличались. Добавка зоопланктона в повышенной концентрации также не вызвала изменений в концентрации фитопланктона. Во втором эксперименте зафиксирован прирост фитопланктона в пустых трубах. За сутки экспозиции концентрация фитопланктона выросла в 2-4 раза на всех горизонтах кроме глубины 9 метров. Уменьшения биомассы фитопланктона под влиянием зоопланктона, как и в первом эксперименте не наблюдалось. Необходимо отметить, что во всех экспериментах в «выделенных объемах» сохранялось вертикальное распределение фитопланктона сходное с

распределением в озере. Для оценки роста фитопланктона в отсутствие зоопланктона необходимо учитывать концентрацию биогенных элементов в среде. Очевидно, что в середине полевого сезона лимитирующие рост клеток фитопланктона биогенные элементы находятся в минимальных концентрациях (рис. 23). В этом случае рост фитопланктона вполне возможно контролируется не прессом хищника (зоопланктон), а биогенным лимитированием. Тот факт, что в одном из экспериментов нам удалось зафиксировать прирост биомассы фитопланктона, который произошел за одни сутки, говорит о том, что развитие фитопланктона контролируется зоопланктоном. При этом необходимо отметить, что максимальные приросты мы зафиксировали на глубинах от поверхности до 6 метров – в зоне эпилимниона. Согласно многолетним данным – в эпилимнионе в период летней стратификации концентрация основного лимитирующего элемента – биогенного фосфора незначительно, но выше, чем в мета- и гипolimнионе.

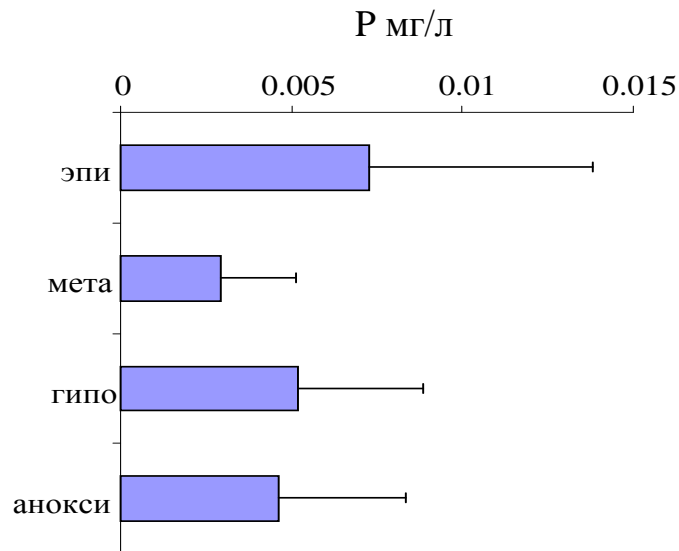


Рисунок 23 – Концентрация минерального фосфора в оз. Шира в период летней стратификации. Эпи – эпилимнион; мета – металимнион; гипо – гипolimнион; анокси – аноксигенный гипolimнион

Известно, что зоопланктон способен к селективному питанию. По показателям флуоресценции мы разделили сообщество фитопланктона озера

Шира на цианобактерий двух типов и зеленые водоросли. Сравнение доли клеток разного типа в пустых «выделенных объемах» и тех же «объемах», после того как там находился зоопланктон, показывает, что как в первом, так и втором экспериментах зоопланктон выедает почти все сине-зеленые водоросли первого типа, а также существенно уменьшает долю сине-зеленых водорослей второго типа (рис. 24). При этом доля зеленых водорослей не уменьшается, а даже увеличивается. Все эти отличия достоверные (табл. 8).

Таблица 8 – Достоверность различий (уровень значимости  $p$ ) в доле условной биомассы водорослей в «выделенных объемах» до и после внесения зоопланктона

	Первый эксперимент	Второй эксперимент
Доля сине-зеленых первого типа	0,016	0,046
Доля сине-зеленых второго типа	0,032	0,003
Зеленые водоросли	0,0004	0,005

На основании проведенных экспериментов можно сказать, что формирующееся в «выделенных объемах» вертикальное распределение *A. salinus* соответствует вертикальному распределению зоопланктона в модельной системе с термоклином и максимумом фитопланктона в гипolimнионе. Однако это распределение отличается от наблюдаемого в озере Шира вертикального распределения *A. salinus*. Это означает, что на вертикальное распределение *A. salinus* в озере действуют другие неучтенные факторы.

В отсутствии зоопланктона в одном из двух экспериментов в «выделенных объемах» зафиксирован прирост биомассы фитопланктона. При этом максимальный прирост был обнаружен в эпилимнионе – зоне высоких температур и повышенной концентрации минерального фосфора. В проведенных экспериментах зафиксировано уменьшение доли сине-зеленых водорослей в сообществе фитопланктона в «выделенных объемах» в

присутствии зоопланктона. Что подтверждает данные о селективном питании копепод. В то же время добавка зоопланктона в повышенной концентрации не позволила зафиксировать эффект выедания фитопланктона в «выделенных объемах». Таким образом, гипотеза о способности *A. salinus* быстро контролировать биомассу фитопланктона в полевых условиях не подтвердилась. Процессы взаимодействия зоо- и фитопланктона в «выделенных объемах» не приводят к выраженным различиям в распределении и уровне трофического фактора внутри и снаружи труб. Следовательно, «выделенные объемы» предложенной конструкции могут быть использованы для изучения вертикальной структуры и миграций зоопланктона.

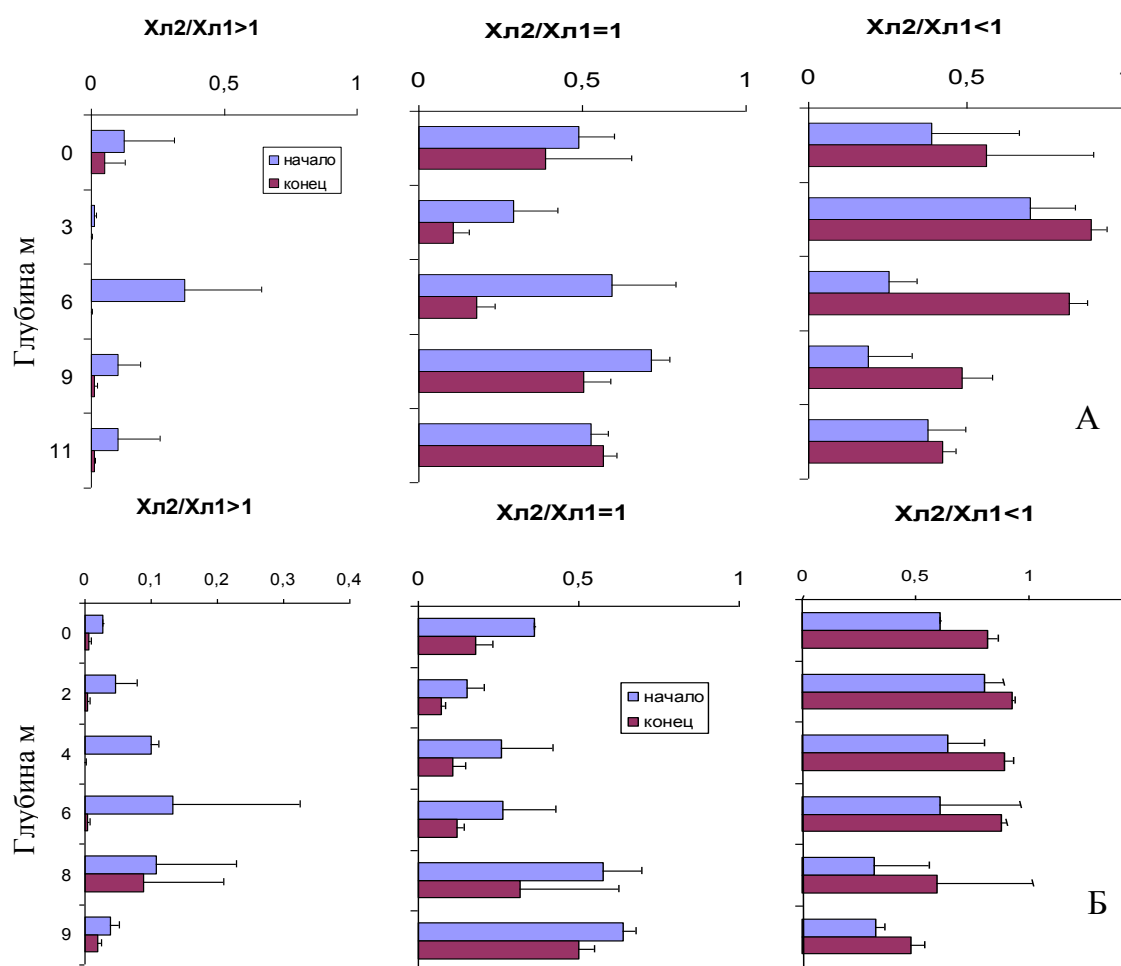


Рисунок 24 – (А) Распределение доли условной биомассы водорослей разного типа в «выделенных объемах» в первом эксперименте. (Б) Распределение доли условной биомассы водорослей разного типа «в выделенных объемах» во втором эксперименте

## 5. 2 Влияние *Gammarus lacustris* на вертикальное распределение *Arctodiaptomus salinus* с использованием «выделенных объемов»

Распределение *A. salinus* в стратифицированных лабораторных мезокосмах и «выделенных объемах» в озере (при искусственном внесении в него большого количества рачков) было сходным. Оно выражалось в формировании максимума численности *A. salinus* в зоне термоклина спустя сутки.

В обоих случаях популяции рачков находилась на границе холодного, но богатого пищей гиполимниона и теплого, но бедного пищей эпилимниона. Данное распределение зоопланктона соответствует распределению в модельной системе с термоклином и максимумом фитопланктона в гиполимнионе (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 термоклине. 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 гаммарусов, с трубами без гаммарусов.

**Схема эксперимента.** Перед проведением экспериментов была выполнена оценка вертикальных профилей температуры, кислорода, хлорофилла а и зоопланктона в озере.

Эксперимент начинался с установки труб в озере без зоопланктона и гаммарусов, т.е трубы опускались в воду с установленными внизу сетками. При проведении контрольных опытов в верхние части «выделенных объемов» сажали 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. По окончании экспериментов внутри «выделенного объема» отбирали пробы шлангом - 5 литров воды с глубин 2, 4, 6, 8, 10 и 12м. Затем пробы сгущали через сеть Джели и фиксировали 70% этиловым спиртом. Пробы обрабатывали под бинокуляром МБС - 10 в камере Богорова с увеличением 32х. Схема проведения опытов в трубах с гаммарусами была аналогична контролю, с той разницей, что с внесением в трубы зоопланктона, также добавляли около 30 экземпляров *G. lacustris*. Гаммарусы были также отловлены из озера сетью Джели, имеющей более крупный размер ячеей – 160 мкм.

**Результаты.** На рисунке 25А представлены распределения температуры, концентрации кислорода и хлорофилла «а». На графике видно, что в озере наблюдалась выраженная температурная стратификация: зона эпилимниона с температурой 18°C распространялась до глубины 5 м, зона металимниона находилась приблизительно между 5 и 8м и переходила в зону гиполимниона с температурой от 2,6°C на 9м до 0°C к 13м. В озере наблюдался типичный для летнего времени глубинный максимум фитопланктона на глубине 7 - 9 метров. Максимум концентрации растворенного кислорода находится на глубине 6 -7 метров, что фактически совпадает с максимумом глубинного развития фитопланктона. Влияние факторов глубины, фактора присутствия/отсутствия гаммарусов, а также совместное влияние этих факторов было проанализировано с помощью метода двухфакторного дисперсионного анализа с повторениями.

Результаты анализа представлены в таблице 9 и 10. Во всех случаях было зарегистрировано достоверное влияние фактора глубины, что означает, что распределение *A. salinus* по вертикали было неоднородным. Влияние фактора присутствия гаммаруса было не достоверным 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 (табл. 9), так и для отдельных групп – самки и старшие копеподиты С4 – С5 (табл. 10). 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 26. 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.

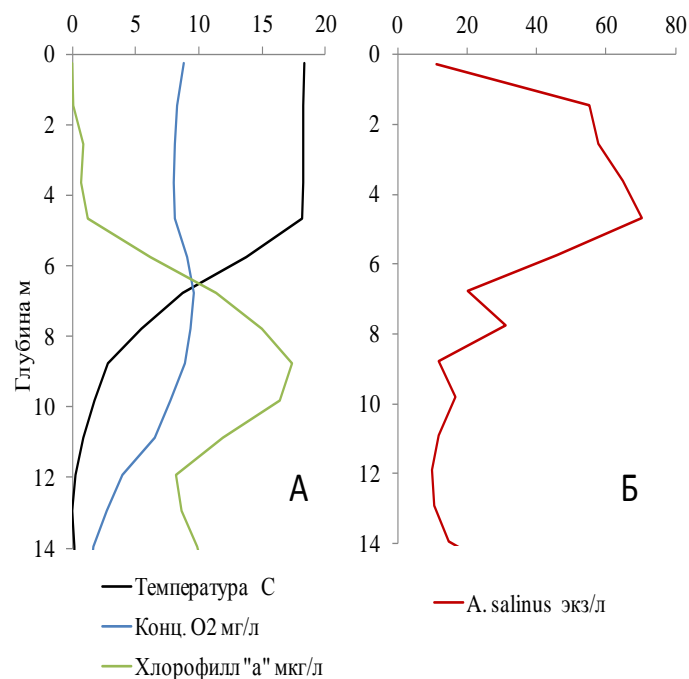


Рисунок 25 – Вертикальное распределение температуры, хлорофилла «а» и концентрации кислорода (А) и зоопланктона экземпляр/литр (Б) в озере Шира во время проведения экспериментов

Таблица 9 – Численный итог двухфакторного дисперсионного анализа с повторениями, отражающий достоверность влияния факторов Глубина и Гаммарус и их взаимодействия Глубина-Гаммарус на вертикальное распределения *A. salinus* (% от общей биомассы в «выделенном объеме»). DF – степени свободы, SS - сумма квадратов, MS - среднеквадратическое отклонение, F - критерий Фишера, P - уровень значимости при 0,05. \* - различия достоверны

Фактор	DF	SS	MS	F	P
Глубина	5	9066	1813	44,23	0,000*
Гаммарус	1	0,00	0,00	0,00	1
Глубина - Гаммарус	5	572	114	2,79	0,025*
Ошибка	60	2459,40	40,99		

Таблица 10 – Численный итог двухфакторного дисперсионного анализа с повторениями, отражающий достоверность влияния факторов Глубина и Гаммарус и их взаимодействия Глубина – Гаммарус на вертикальное распределение биомассы (% от общей биомассы в «выделенном объеме») отдельных возрастных групп, самцов и самок *A. salinus* в «выделенных объемах». DF – степени свободы, SS - сумма квадратов, MS - среднеквадратическое отклонение, F - критерий Фишера, P – уровень значимости при 0.05. \* - различия достоверны

Фактор		D F	SS	MS	F	P
Самцы	Глубина	5	12815,69	2563,14	23,00	0,00*
	Гаммарус	1	0,00	0,00	0,00	1,00
	Глубина - Гаммарус	5	593,52	118,70	1,06	0,39
	Ошибка	60	6685,10	111,42		
Самки	Глубина	5	11456,57	2291,31	39,64	0,00*
	Гаммарус	1	0,00	0,00	0,00	1,00
	Глубина - Гаммарус	5	905,14	181,03	3,13	0,01*
	Ошибка	60	3467,58	57,79		
С4 – С5	Глубина	5	9992,72	1998,54	41,44	0,00*
	Гаммарус	1	0,00	0,00	0,00	1,00
	Глубина - Гаммарус	5	796,53	159,31	3,30	0,01*
	Ошибка	60	2893,29	48,22		
С1 – С3	Глубина	5	5949,75	1189,95	11,29	0,00*
	Гаммарус	1	0,00	0,00	0,00	1,00
	Глубина - Гаммарус	5	1096,23	219,25	2,08	0,08
	Ошибка	60	6323,94	105,40		
Науплии	Глубина	5	8879,70	1775,94	6,49	0,00*
	Гаммарус	1	0,00	0,00	0,00	1,00
	Глубина - Гаммарус	5	2754,39	550,88	2,01	0,08
	Ошибка	60	16404,35	273,41		

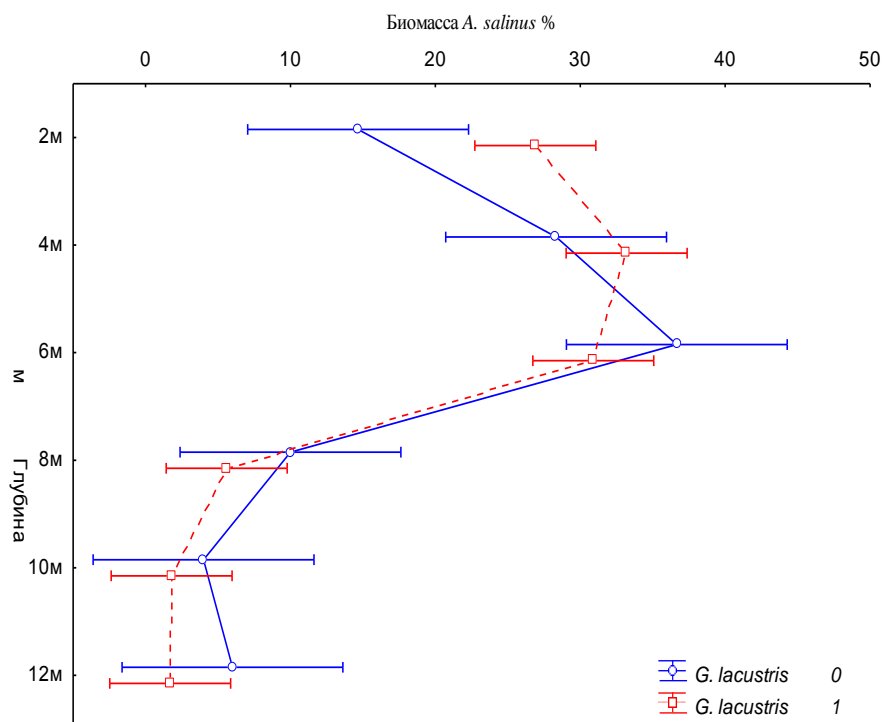


Рисунок 26 – Влияния глубины и *G. lacustris* на вертикальное распределение *A. salinus*. Гаммарус присутствует - 1, отсутствует – 0

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

Эксперименты проводились в «выделенных объемах» в дневное время согласно методике, изложенной в главе 2.3.2. Отдельно изучали восходящие (28.06.2008) и нисходящие миграции (3.07.2008). В каждом эксперименте одновременно использовали 3 «выделенных объема» то есть три повторности. В период проведения экспериментов измеряли вертикальные профили температуры, концентрации кислорода и хлорофилла *a* с помощью зонда YSI6600. Время экспозиции составило 8 часов. Отбор проб в трубах проводили на глубинах 2,5; 5,0; 8,0 и 10,5м.

**Результаты.** На рисунке 27 представлено распределение температуры, концентраций кислорода и хлорофилла «а» в дни проведения экспериментов. 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 наблюдался глубинный максимум хлорофилла *a*. Однако следует отметить, что имелись нюансы в распределении этих факторов. Температура эпилимниона между датами наблюдений успела повыситься примерно на один градус, что связано с общим прогревом озера. И, второе, глубинный максимум хлорофилла *a* стал более выраженным – в эпилимнионе его концентрация понизилась, а в гипolimнионе, наоборот, немного возросла во вторую дату наблюдений.

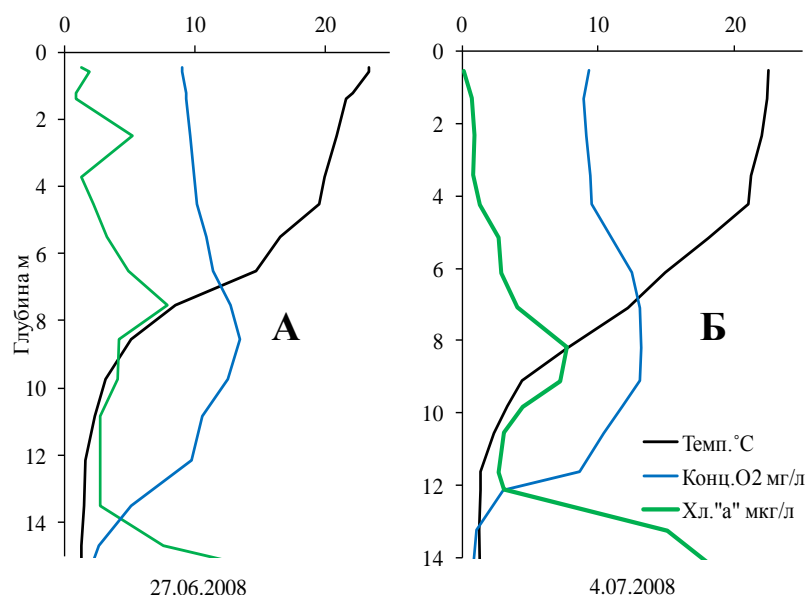


Рисунок 27 – Вертикальное распределение температуры, хлорофилла «а» и концентрации кислорода в озере Ши́ра на момент проведения экспериментов по исследованию восходящих (А - 27.06.08) и нисходящих (Б - 4.07.08) миграций

Точные значения параметров температуры, кислорода и хлорофилла *a*, соответствующие глубинам отбора проб в «выделенных объемах», представлены в таблице 11. Видно, что условия в точках отбора проб в момент проведения экспериментов были фактически идентичны по всем параметрам за исключением повышенной концентрации хлорофилла «а» на глубине 2.5 метра – 5.2 мкг/л, во время проведения первого эксперимента. Тем ни менее, несмотря

на повышенную концентрацию в данном слое, эпилимнион, как уже было сказано выше, уступал гипolimниону по общему содержанию фитопланктона.

Таблица 11 – Значения физико-химических (температура, кислород) и биологических (хлорофилл а) параметров в точках отбора проб в «выделенных объемах»

Эксперимент	Глубина, м	Температура, °С	Концентрация кислорода, мг/л	Концентрация хлорофилла «а», мкг/л
Восходящие миграции	2,5	20,9	9,6	5,2
	5,0	18,0	10,5	2,7
	8,0	6,6	13,1	5,9
	10,5	2,5	11,5	3,4
Нисходящие миграции	2,5	21,5	9,1	0,9
	5,0	18,5	10,9	2,7
	8,0	8	13,2	7,5
	10,5	2,4	10,4	3,1

Распределение биомассы рачков *A. salinus* в озере Шира 28.06.2008 и 3.07.2008 представлено на рисунке 28. Следует отметить, что в первую дату распределение рачков было бимодальным, а во вторую унимодальным с максимумом в зоне гипolimниона, т.е. ни в первом, ни во втором случаях оно опять не совпадало с распределением животных в мезокосмах. Бимодальное распределение рачков в день проведения первого эксперимента в принципе может быть объяснено наличием двух пиков фитопланктона на глубинах 2,5 и 8 метров, вокруг которых происходило концентрирование животных. Следовательно, данное наблюдение находится в рамках теории идеального свободного распределения.

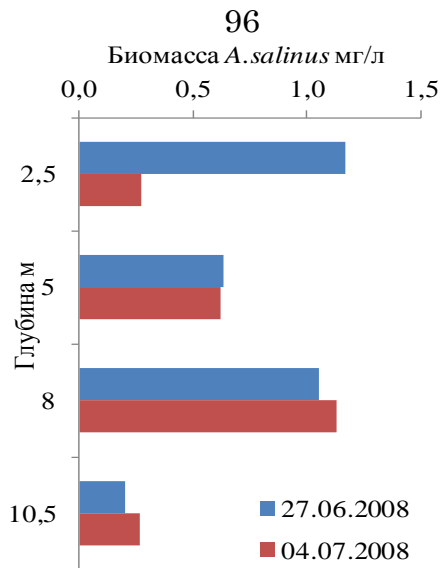


Рисунок 28 – Вертикальное распределение биомассы популяции *A. salinus* в озере, во время проведения эксперимента по исследованию восходящих (27 июня) и нисходящих (04 июля) миграций

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 в этот день находилось 60% биомассы популяции.

Результаты эксперимента по изучению несинхронных восходящих миграций науплиусов, копеподитов, самцов и самок *A. salinus* в «выделенных объемах» представлены на рисунке 29 и в таблице 12. 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 гиполинмиона, т.е. с ним не производили никаких манипуляций и все рачки находились на своих глубинах, которые они занимали в озере до начала экспозиции.



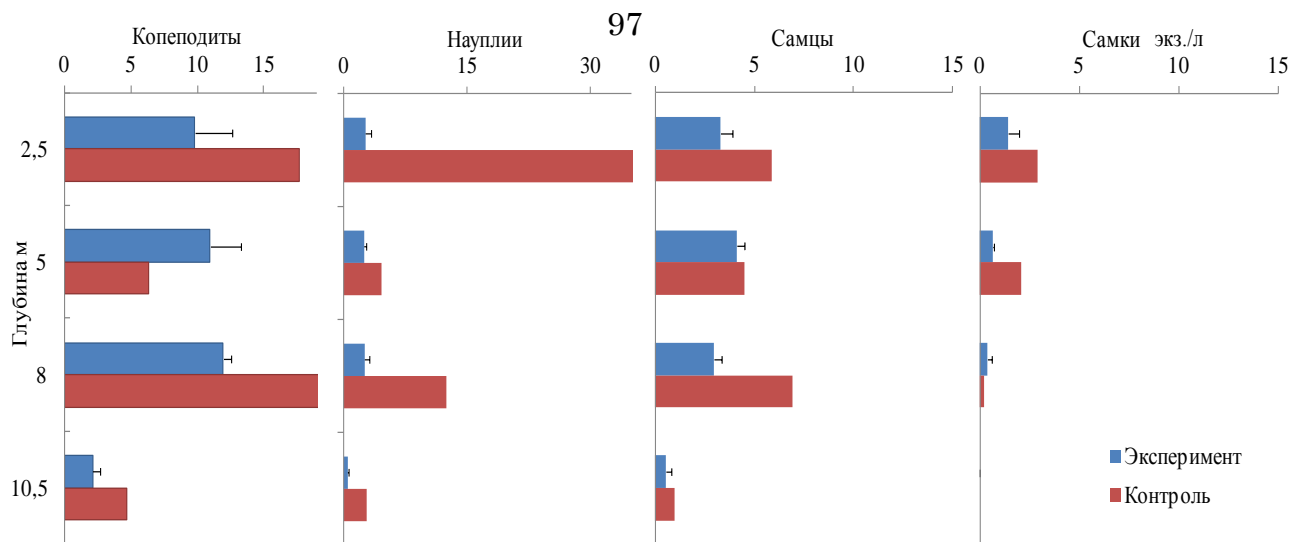


Рисунок 29 – Восходящие миграции рачков различных групп (копеподиты 1-5 стадий, науплии, самцы и самки). Контроль – концентрация рачков в гипоплимнионе в начале эксперимента. Эксперимент – распределение рачков в конце экспозиции в трубах

Таблица 12 – *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

Порядка 35% рачков были обнаружены на глубине 2,5 метра, следовательно, дальность их перемещения составила более 5 метров (таблица 12). 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. 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 в озере явно предпочитают занимать теплый эпилимнион, вероятно, была связана с их неспособностью к быстрому плаванию в сравнении с копеподитами С1 – С3. Наименьшую активность восходящих миграций показали копеподиты С4 – С5. В перемещениях участвовали около 60%, которые распределились относительно равномерно в верхних половинах «выделенных объемах» (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 (рис. 30, табл. 13).

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 гиполимнион доли самок и науплиусов уменьшились, а самцов, старших и младших копеподитов, соответственно, увеличились. Тем ни 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.

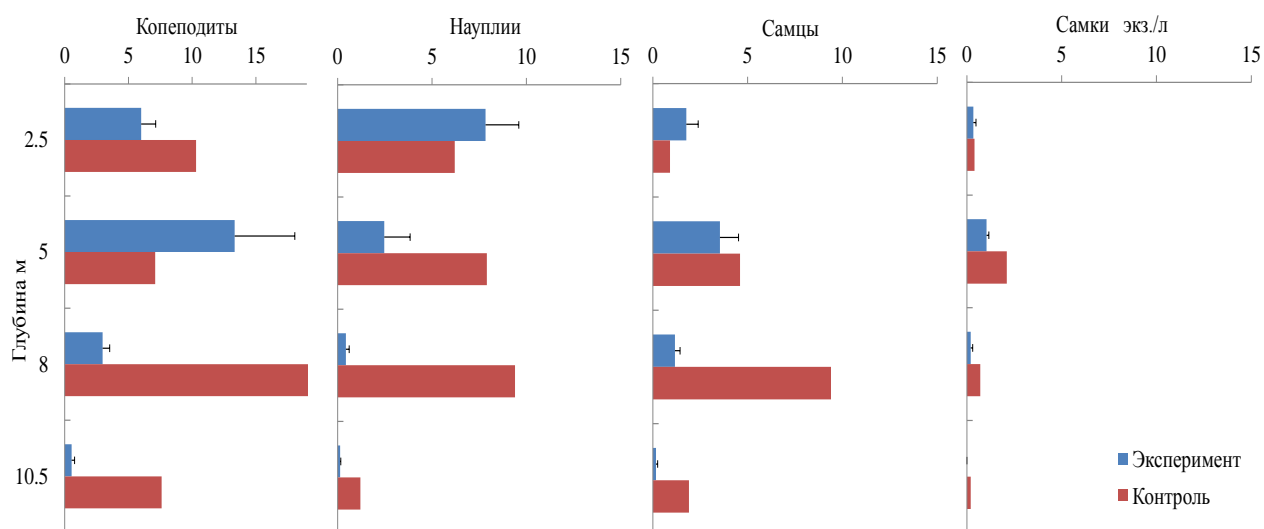


Рисунок 30 – Нисходящие миграции рачков различных групп (копеподиты 1-5 стадий, науплии, самцы и самки). Контроль – концентрация рачков в эпилимнионе в начале эксперимента. Эксперимент – распределение рачков в конце экспозиции в трубах

Таблица 13 – *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

#### **5. 4 Сравнение содержания С, N, Р и жирных кислот в биомассе мигрирующих и немигрирующих группах *Arctodiptomus salinus* эпи- и гиполимнионе 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 Р 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 (см. главу 5,3). В экспериментах использовались «выделенные объемы» (полиэтиленовые трубы) длиной 15м и диаметром 15см. Одновременно в экспериментах использовались три трубы. Трубы в озере удерживались за счет поплавков и располагались вертикально от поверхности до сероводородной зоны, охватывая экологические зоны эпи-, мета- и гиполимниона. Однако, поскольку для анализа состава С, N, Р 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 эпилимниона, либо гиполимниона) с помощью количественной сети Джеди 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, оснащенного вакуумным насосом. Пробы интегрировали по

5л с зоны эпилимниона (0, 1, 2, 3, 4, 5м), металимниона (6, 7, 8м) и гиполимниона (8.5, 9, 9.5, 10м). Зоопланктон отфильтровывали и высушивали для дальнейшего химического анализа. Для анализа жирных кислот рачков помещали в смесь хлороформ-метанол (2:1) и хранили при  $-15^{\circ}\text{C}$ . Исследуемыми показателями было содержание насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в общих липидах. Отдельно исследовался процент содержания важнейших полиненасыщенных жирных кислот:  $18:3\omega3$ ,  $18:4\omega3$ ,  $20:4\omega6$ ,  $20:5\omega$ ,  $22:6\omega3$ .

На основании данных обработки проб полевого эксперимента по исследованию связи стехиометрических показателей С, Р, N с интенсивностью индивидуальных восходящих и нисходящих миграций *A. salinus* в озере Шира получены следующие результаты.

Рачки, мигрирующие из эпи- в гиполимнион имели пониженное процентное содержание N и P в биомассе (рис. 31) и более низкие показатели P:C и N:C (табл. 14) в сравнение с немигрирующей частью популяции эпилимниона. Рачки, совершающие миграции в обратном направлении из гипо- в эпилимнион также имели низкое содержание N в сравнение 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 ни 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 (С, 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, которое выражается в низком показателе C(FA):C в сравнении со средними значениями данной зоны (табл. 14). 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 сравнение 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%.

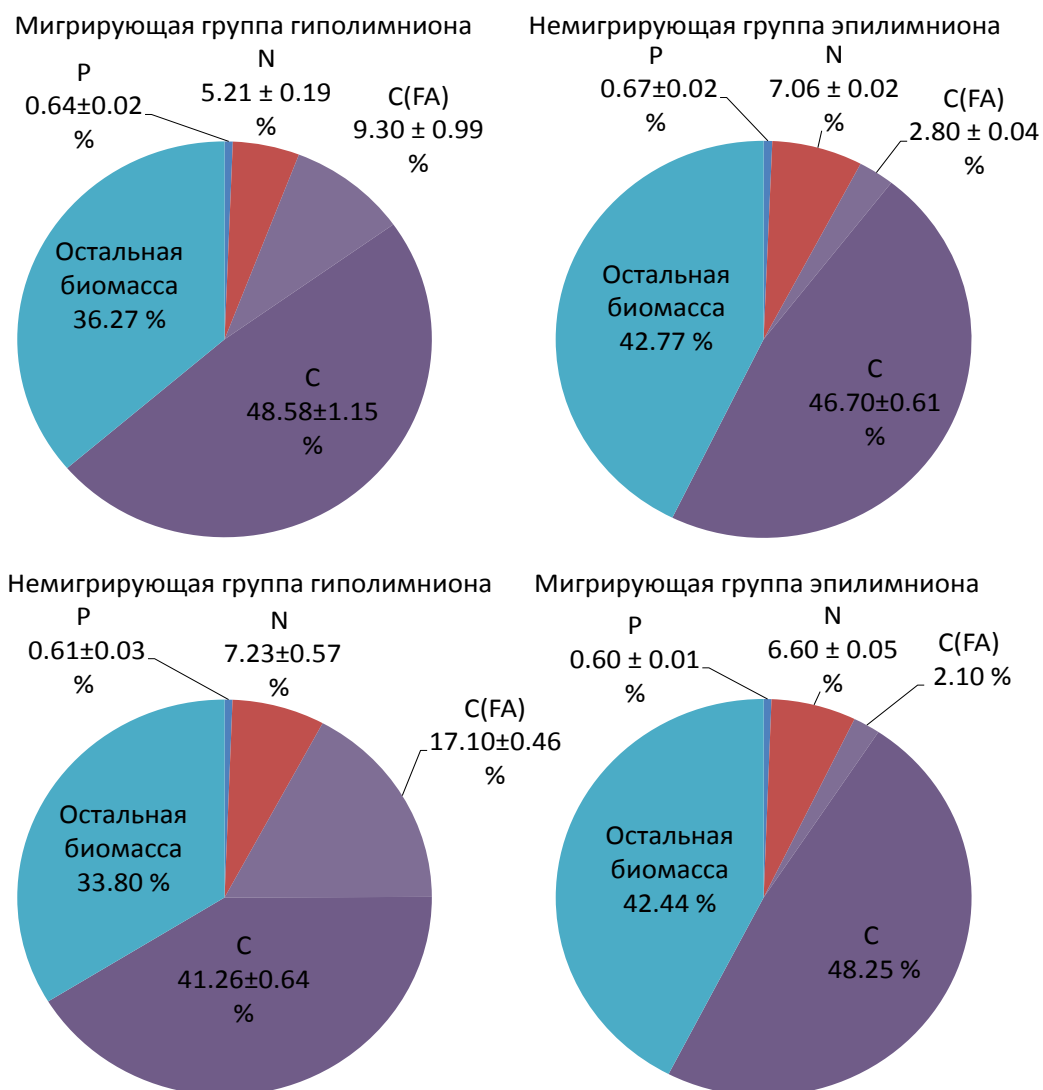


Рисунок 31 – Относительное содержание P - фосфора, N - азота, C(FA)-углерода жирных кислот, C – углерода за исключением C(FA) в биомассе (сухая масса) мигрирующих и немигрирующих групп рачков *A. salinus* эпи - и гиполимниона по результатам полевого эксперимента



Таблица 14 – Показатели относительного содержания P, N, C и жирных кислот C (FA) к общему углероду, а также соотношение P:N в биомассе рачков *A. salinus*, определенные для мигрирующих и немигрирующих групп эпи- и гиполимниона по результатам полевого эксперимента. Достоверность отличий оценена t-критерием со степенью свободы  $f = 4$

Мигрирующие и немигрирующие группы рачков	P:C	N:C	C(FA):C	P:N
Немигрирующая группа эпилимниона	0,0135±0,0005	0,14±0,002	0,06±0,001	0,09±0,002
Рачки, мигрирующие из эпи- в гиполимнион	0,0120±0,0003	0,13±0,002	0,04±0,000	0,09±0,002
Рачки, мигрирующие из гипо- в эпилимнион	0,0110±0,0004	0,09±0,004	0,16±0,017	0,122±0,001
Немигрирующая группа гиполимниона	0,0105±0,0005	0,12±0,010	0,29±0,008	0,085±0,008
Мигрирующая и немигрирующая группы эпилимниона	<b>2,89(0,05)</b>	<b>3,74(0,05)</b>	<b>13,9(0,01)</b>	-1,21
Мигрирующая и немигрирующая группы гиполимниона	0,81	<b>-3,26(0,05)</b>	<b>-7,0(0,01)</b>	<b>4,40(0,05)</b>
Немигрирующие группы эпи- и гиполимниона	<b>-4,44(0,01)</b>	-1,87	<b>-28,6(0,01)</b>	-1,17
Мигрирующие группы эпи- и гиполимниона	-2,19	<b>-9,60(0,01)</b>	<b>-6,9(0,01)</b>	<b>12,12(0,01)</b>

Различия достоверны при  $p \leq 0,05$  и при  $p \leq 0,01$

Спектр жирных кислот также варьировал между группами (рисунок 32). 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 $\omega$ 3 – альфа-линоленовая, 20:5 $\omega$ 3 – эйкозопентаеновая, 22:6 $\omega$ 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. 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 ни 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.

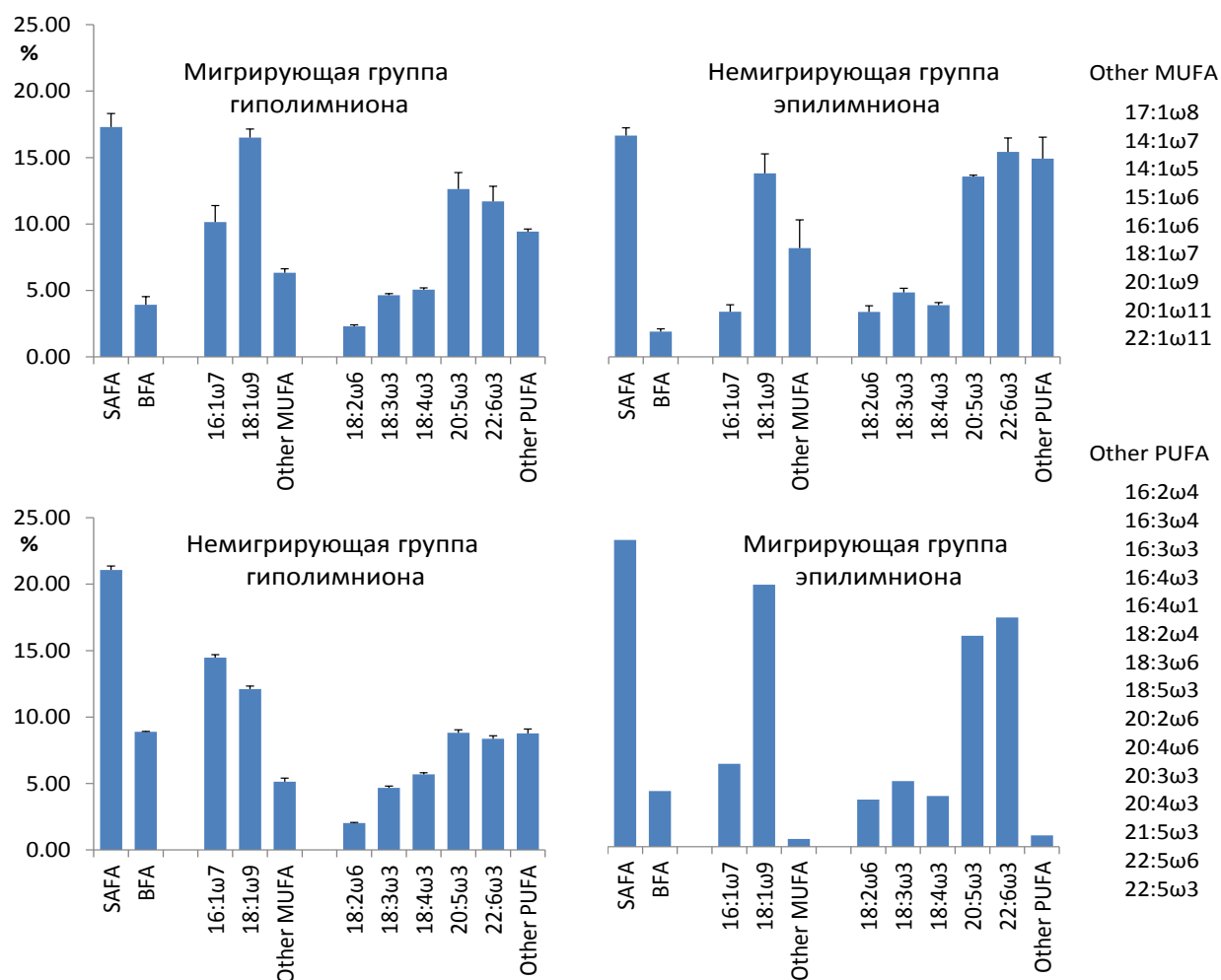


Рисунок 32 – Содержание жирных кислот (% от общей суммы)

мигрирующих и немигрирующих групп рачков *A. salinus* эпи- и гиполимниона по результатам полевого эксперимента. SAFA – насыщенные, BFA – разветвленные, MUFA – мононенасыщенные, PUFA – полиненасыщенные

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

При помощи системы подводного видеонаблюдения определялось вертикальное распределение и численность *G. lacustris* в пелагиали водоема. 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 0 м до глубины 15 м.

Вертикальное распределение гаммарид записывалось по 5 - 10 раз в каждую дату мониторинга. Интервал между записями составлял несколько минут. После окончания каждой записи, лодка перемещалась на несколько метров, ставился якорь, затем производили новую запись. Наличие гаммаруса на разных глубинах определяли визуальным подсчетом в каждом видеофрагменте. Сначала мы определили средний период времени, в котором одно животное находится в поле зрения видеокамеры это  $3,2 \pm 0,5$  секунд. Основываясь на этом, мы определили количество и вертикальное распределение *G. lacustris* по видеозаписям. Подсчет животных производился в каждом кадре видеоряда с интервалом в 5 секунд. Интервал должен превышать 3,2 секунды, что бы избежать повторного учета животных. Таким образом, за 5 секунд камера опускалась на 0,5 метра.

На каждом кадре были видны животные, попавшие в световую плоскость лазеров. Гаммарусы подсвечивались красным цветом, это четко видно на стоп кадрах видеозаписи (рис. 33). Тем самым лазерная плоскость способствовала более точному определению глубины встреченных гаммарусов.

Таким образом, каждое животное было посчитано только один раз. Средняя глубина положения популяции *G. lacustris* в толще воды рассчитывалась следующим образом:

$$\bar{d} = \sum_{i=0}^{15} \frac{i \cdot n_i}{n}, \quad (2)$$

где  $i$  – глубина,  $n_i$  число животных наблюдаемых на данной глубине,  $n$  общее число наблюдаемых животных.



Рисунок 33 – Стоп кадры подводной видеозаписи *Gammarus lacustris* в оз. Шира, красным подсвечен гаммарус, попавший в световую плоскость лазеров

Глубина термоклина была определена как глубина, на которой перепад температур был максимальный. Отношение глубины термоклина и средней глубина нахождения гаммаруса оценивали с помощью линейной регрессии. Для оценки распределения количества гаммаруса в пелагиали озера мы также провели тотальный вертикальный облов планктонной сетью, с глубины 16 м и до поверхности. Использовали планктонную сеть Джели с размером ячеей 160 мкм, площадью входного отверстия 0,45 м<sup>2</sup>. Облов сетью проводился в те же даты, что и видеонаблюдения. Животные в полученных пробах были

посчитаны в лаборатории. Данные, полученные при помощи планктонной сети сравнили с данными, полученными при помощи видео системы. В даты отбора проб проводился мониторинг вертикальных распределений температуры, солености и концентрации кислорода в пелагической зоне озера, при помощи зонда YSI 6600. Пробы сестона были взяты при помощи батометра Руттнера объемом 6 л, от поверхности до глубины 15м, с шагом в 1м. Полученную воду предварительно профильтровали через мельничный газ с размером ячеек 115 мкм для удаления зоопланктона. Для измерения взвешенного органического углерода и азота в сестоне, 500-1000 мл воды профильтровали через прокаленные фильтры GF / F (Whatman, USA). Полученные фильтры сушили 12 часов при комнатной температуре, затем были помещены в эксикатор до процедуры анализа. Для измерения фосфора фильтровали 300-600 мл воды через мембранные фильтры (размер пор 0,45 мкм). Фоновое содержание фосфора в фильтрах было измерено ранее, его вычитают из полученных валовых значений для сестона. Изменение содержания углерода, азота и фосфора в сестоне с глубиной оценивали с помощью дисперсионного анализа. Все статистические расчеты при анализе данных были выполнены в программе STATISTICA 6.0.

В летний период озеро имеет четко выраженную температурную стратификацию. Глубина расположения термоклина может изменяться по мере прогревания водоема. Что и наблюдалось в период изучения пространственного распределения гаммаруса. Так в начале июля термоклин располагался на глубине 4 м, а в конце июля эпилимнион расширился и термоклина опустился на глубину 6 - 7м (рис. 34). Так же и хемоклин варьировал на глубинах от 12.5 до 14 метров.

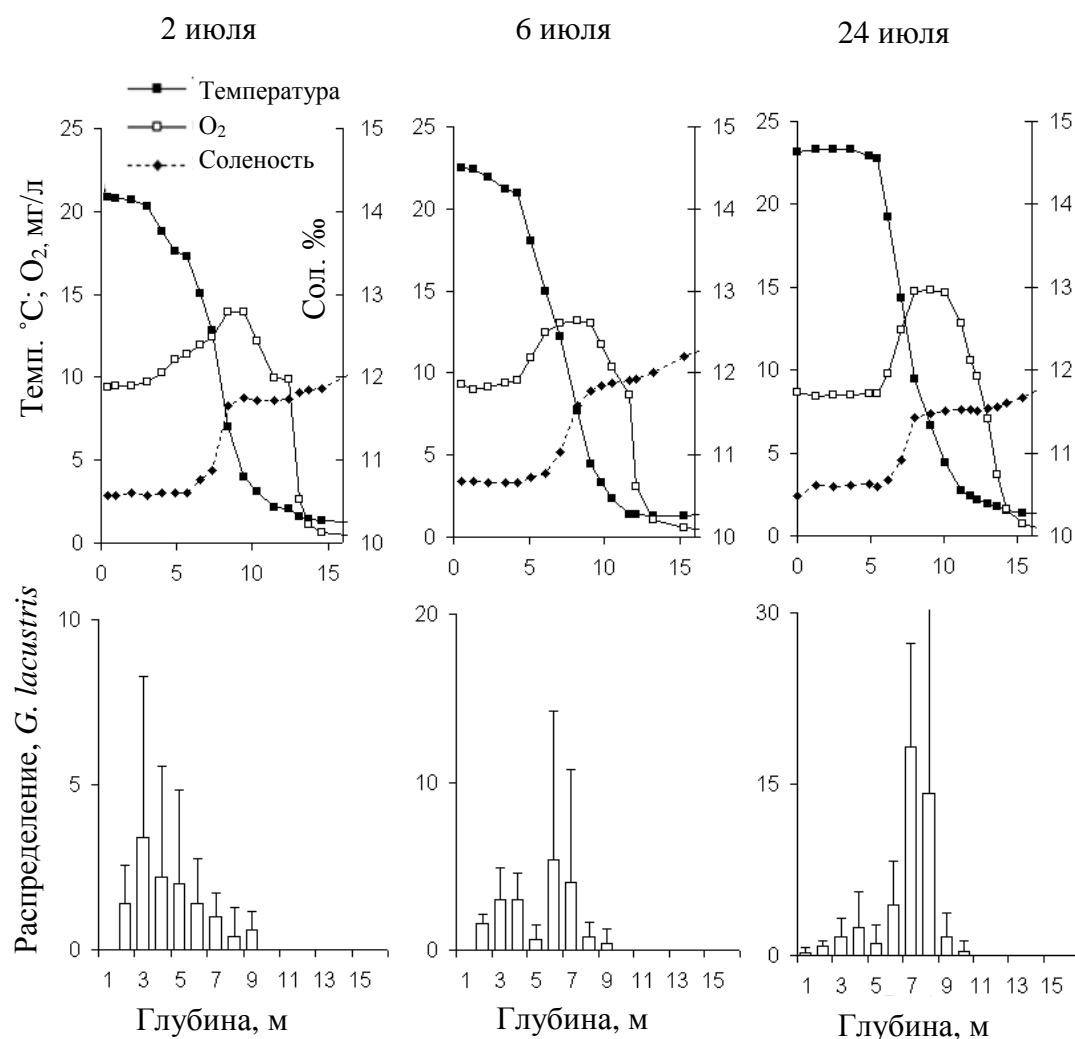


Рисунок 34 – Распределение *G. lacustris* (экз./ м<sup>2</sup>), температуры (Темп, °С), концентрации растворенного кислорода (O<sub>2</sub>, мг/л<sup>-1</sup>) и солености (Сол. ‰) в пелагиали озера Шира

Распределение *G. lacustris* в пелагиали озера в период июльской стратификации, основанное на видеозаписи, было не равномерным. Максимум животных зафиксирован в термоклине (рис. 34). Средняя глубина населения гаммаруса сильно коррелирует с положением термоклина (рис. 35), и эта корреляция статистически значима ( $P = 0,003$ ).

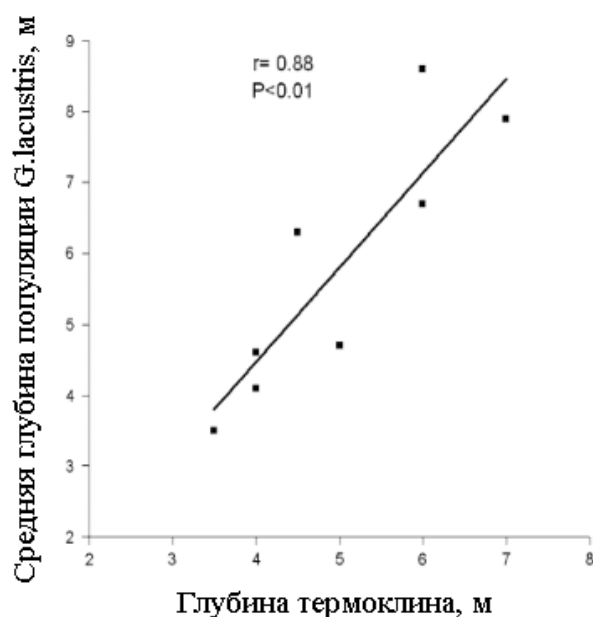


Рисунок 35 – Корреляция между глубиной термоклина и средней глубиной нахождения популяции *G. lacustris* в пелагиали озера Шира

Мы не обнаружили существенных различий между дневным и ночным распределением *G. lacustris* в пелагиали озера, максимум численности, приходящийся на металимнион, ночью расположен на 1 м, ниже, чем днем. 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 глубина и дневное 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 ( $P = 0,0089$ ; рис 36)



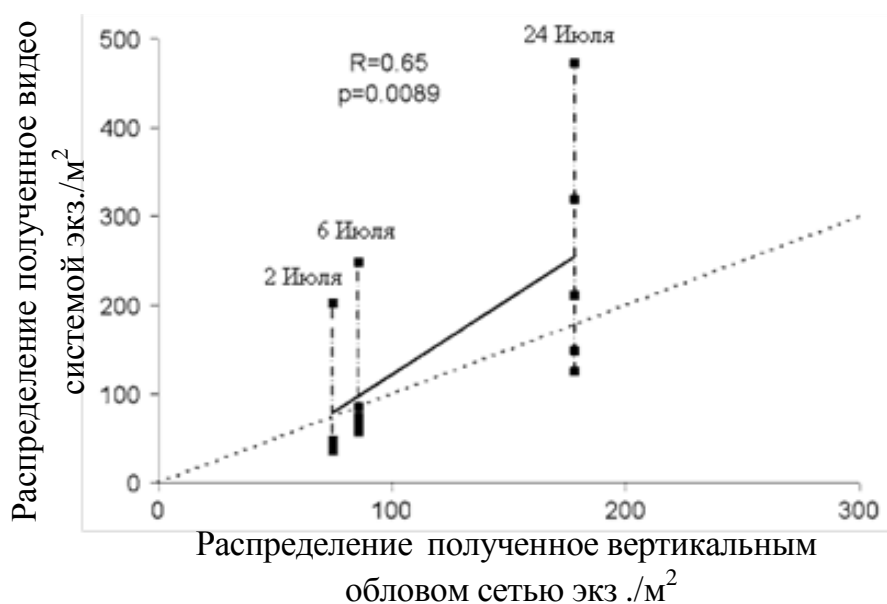


Рисунок 36 – Корреляция численности *G. lacustris* в пелагиали между данными, полученными при помощи видео системы и традиционного вертикального облова сетью. Пунктирные линии равны 1:1

Преыдушие исследования показали, что основным местом обитания *G. lacustris* является вся толща литорали, зона от береговой линии до глубины 13,0 м. На глубинах 1,5 - 2 м, плотность амфипод составляла  $278 \pm 25$  экз./метр<sup>2</sup>. На глубине 5 м максимальная плотность  $414 \pm 69,0$  экз./ м<sup>2</sup>. 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./м<sup>2</sup>. Отсюда следовало что плотность в пелагиали в 10 раз ниже, чем максимальная плотность в сублиторали (Yemelyanova et al., 2002).

Наши данные показывают, что в пелагической части озера, количество *G. lacustris* сопоставимо с наблюдаемым в прибрежной части. Распределение, которые мы наблюдали, сильно изменялись на протяжении всего сезона. Кроме того, видеозаписи демонстрируют высокую количественную изменчивость животных. Возможно, гаммариды проявляли свое стайное поведение, для подтверждения этого предположения требуется больше времени на наблюдения и для проверки. Также можно предположить, что распространение *G. lacustris* в

озере увеличилось с течением времени. За последние 10 лет уровень воды в озере увеличился, и соленость в миксолимнионе упала (Рогозин и др. 2010). Можно предположить, что распространение гаммарид в озере увеличилось из-за падения солености или из-за увеличения высота и площадь прибрежной части озера.

Анализ суммарных данных углерода, азота и фосфора в сестоне пелагиали озера Шира во время летней стратификации показал, что концентрации этих элементов повышается с увеличением глубины. Концентрация органического углерода в металимнионе, а так же в кислород содержащем и в без кислородном гиполимнионе была выше ( $P < 0,05$ ), чем в эпилимнионе. Концентрации азота и фосфора существенно не отличались между эпи - и металимнионом. Азот и фосфор сестона в кислородном и без кислородном гиполимнионе значительно превышал значения эпилимниона (табл. 15).

Таблица 15 – Концентрация (мг/л  $\pm$  стандартная ошибка) органического углерода (C), азота (N) и фосфора (P) в сестоне оз. Шира в период летней стратификации

	C	N	P
Эпилимнион	1,870 $\pm$ 0,399	0,311 $\pm$ 0,066	0,022 $\pm$ 0,003
Металимнион	2,428 $\pm$ 0,641	0,388 $\pm$ 0,082	0,034 $\pm$ 0,009
Кислород содержащий гиполимнион	2,364 $\pm$ 0,331	0,521 $\pm$ 0,158	0,042 $\pm$ 0,011
Без кислородный гиполимнион	2,478 $\pm$ 0,454	0,508 $\pm$ 0,278	0,085 $\pm$ 0,025
<b>P (уровень значимости)</b>	<b>P=0,04</b>	<b>P=0,049</b>	<b>P&lt;0,00001</b>
<b>F (критерий Фишера)</b>	<b>P<sub>эпи - без кислород</sub>=0,01</b>	<b>P<sub>эпи - без кислород</sub>=0,025</b>	<b>P<sub>эпи - без кислород</sub>&lt;0,0001</b>

Вертикальное распределение *G. lacustris* по-видимому обусловлено его физиологическими или экологическими предпочтениями. Есть два важных фактора, давление хищника и доступность пищи, которые могут повлиять на

вертикальное распределение видов. Отсутствие рыбы, в пелагической зоне сероводородного озера является важным моментом, позволяющим *G. lacustris*, оставаться в открытой воде озера. Что является источником питания для амфипод в пелагиали не известно, но для литоральной зоны в качестве основной пищи исследователи выделяют сестон (Гладышев и др., 2000), и в меньшей степени детрит (Березина., 2007). Анализ состава жирных кислот в содержимом кишечника и органов *G. lacustris* отобранного около берега и в пелагической зоне озера Шира не выявили никаких различий (Задереев и др., неопубликованные данные). Таким образом, можно предположить, что пелагический гаммарус питается сестоном. Это предположение подтверждается и нашими предыдущими экспериментами с мезокосмами, которые показали, что *G. lacustris* может выживать в течение длительного периода в озере природной концентрацией сестона (Tolomeyev et al., 2006). Термоклин может выступать в качестве барьера для оседания сестона и детрита (Kufel, Kalinowska, 1997). В озере Шира общее количество углерода, азота и фосфора в сестоне металимниона был несколько выше, чем в эпилимнионе. Тем не менее, разница была значительной только для углерода. Концентрация сестона была еще выше в гиполимнионе и монимолимнионе (табл. 15). Тем не менее, *G. lacustris* предпочел остаться в металимнионе. Однако, пик максимума *G. lacustris* был связан с термоклином, а не с хемоклином. Растворенный кислород и температура могут быть факторами, которые ответственны за высокую численность *G. lacustris* в термоклине. Озеро Шира имеет глубоководный максимум хлорофилла (Gaevsky et al. 2002), а максимальная концентрация кислорода в период летней стратификации обычно наблюдается выше максимума хлорофилла в металимнионе. Известно, что *G. lacustris* предпочитает холодные, богатые кислородом воды (Хмелева 1988). Вероятно, что *G. lacustris* выбирает место с оптимальным сочетанием нескольких факторов: оптимальная температура, высокий уровень растворенного кислорода и высокая концентрация сестона.

Другое объяснение пика плотности *G. lacustris* в металимнионе основывается на градиенте температуры и солености, где, следовательно, другая плотность воды. *G. lacustris* может вести пелагический образ жизни, поскольку достигает нейтральной плавучести в холодной соленой воде. В озере Шира, соленость возрастает, а температура уменьшается с увеличением глубины. Снижение температуры и увеличение солености приводят к увеличению плотности воды (например, в термоклине оз. Шира плотность воды увеличивается на 0,4 %). Воды ниже хемоклина являются бескислородными, что смертельно для *G. lacustris*. Таким образом, металимнион является оптимальной средой обитания с высокой плотностью воды, которая позволяет преимущественно донному организму быть пелагическим, где он может затрачивать минимальную энергию. Чтобы подтвердить эту гипотезу, плавучесть амфипод должна быть измерена в водах различной плотности. Даже если мы предположим, что сочетание физико-химических и биологических факторов оптимально для гаммаруса, чтобы жить в металимнионе, неясно, почему донные животные должны оставаться в открытых водах. Озеро Шира является меромиктическим. Таким образом, в нижних слоях водоема среда обитания не пригодна для *G. lacustris*. Если предположить, что *G. lacustris* не может жить в течение года в открытой воде, то животные должны выполнять горизонтальные миграции, чтобы найти подходящую среду обитания с прибрежным дном. Причина, почему они выполняют такую миграцию не известна. Мы также не должны забывать о периоде, когда в мелких прибрежных водах образуется лед. Это также может влиять на перемещения животных в открытые воды для выживания зимой. Можно сказать, что широкое распространение в озере амфипод показывает очень высокий адаптивный потенциал. При определенных условиях они способны переключаться на пелагический образ жизни.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зоопланктон - важнейший компонент водных экосистем, являющийся связующим звеном между первичными продуцентами (фитопланктоном) и консументами более высоких трофических уровней, включая рыб. Важную роль в функционировании зоопланктона играет его пространственная организация. Несмотря на то, что организмы не могут активно сопротивляться течениям, они, тем ни менее, способны регулировать свое вертикальное положение и способны создавать сложную вертикальную структуру, как отражение комплексного действия биотических и абиотических факторов среды. Форма вертикального распределения способна циклически изменяться в светлое и темное время суток, под влиянием факторов, которые также имеют суточную периодичность. Такими факторами могут быть пресс хищника и действие ультрафиолетового излучения. Яркие выраженные суточные миграции на глубину до нескольких десятков метров обычно связывают с влиянием визуально охотящегося хищника (Stich, Lampert, 1981; Ringelberg, Van Gool, 2003), в то время как отход от поверхности на 1-2м может быть вызван воздействием ультрафиолета (Leech, Williamson, 2001). Данный тип перемещений является синхронным видом миграций, имеющим более чем двухсотлетнюю историю изучений, и достаточно хорошо описан в литературе. Однако сравнительно недавно внимание исследователей было обращено к проблеме несинхронных миграций (Lampert, Grey, 2003). Действительно, если профиль вертикального распределения зоопланктона стабилен, и имеется один или несколько пиков численности по глубине, это еще не означает, что животные постоянно находятся на своих глубинах и никуда не перемещаются. Даже при внешнем стабильном вертикальном профиле могут существовать интенсивные вертикальные миграции зоопланктеров, в том случае, если они происходят несинхронно и имеют противоположную направленность. Именно исследование данного типа миграций зоопланктона и явилось основной темой настоящей работы.

Эксперименты, проведенные в лабораторных условиях по оригинальной методике с прижизненно окрашенными копеподами *Arctodiaptomus salinus*, подтвердили наличие несинхронных миграций у данного вида. Однако следует отметить, что подобные выводы были уже сделаны для других представителей зоопланктона - кладоцер (Lampert, Grey, 2003; Kessler, 2004), которые были также выполнены в лабораторных мезокосмах. Между тем, прямых измерений интенсивности несинхронных миграций в природных водоемах до сих пор не проводилось. О несинхронных миграциях судили по результатам постановки однонаправленных ловушек (Pierson et al., 2009), либо по содержанию специфических компонентов пищи (например, пигментов фитопланктона) в желудках животных, которые не соответствовали корму в текущем месте пребывания животных. Данные методы, к сожалению, не позволяют получить надежные количественные оценки. В частности, авторы исследований однонаправленных миграций с помощью ловушек признают, что ловушки имеют ограниченную способность «улавливать» потоки мигрирующих животных. С другой стороны, в случае применения ловушек с конусовидным входом остается проблема захвата животных с текущего горизонта. Рачки могут не мигрировать, но совершать короткие осциллирующие движения подъема и погружения в поисках пищи, и также быть пойманными ловушкой.

Чтобы избежать перечисленных недостатков, была предложена новая методика полевой экспериментальной оценки индивидуальных миграций зоопланктона с помощью «выделенных объемов». Метод был успешно апробирован в ходе изучения несинхронных миграций копепод *A. salinus* в озере Шира. Единственным ограничением проведения работ являлись погодные условия – ветер не должен был превышать 2,5 м/с, поскольку образующиеся волны приводили к заметным вертикальным колебаниям труб. Исследования несинхронных миграций позволили глубже понять динамику вертикальной структуры *A. salinus* в озере, мониторинг которой велся в течение 5-ти лет. Прежде всего, значительные вариации в вертикальном положении и величине

наблюдаемых пиков численности копепоидов C1 – C3 и C4 – C5 в эпи - и гипolimнионе подчеркивают их динамическую природу формирования. Ведущая роль фактора температуры в распределении рачков, подтверждаемая результатами канонического анализа соответствий, согласуется с интенсивными несинхронными миграциями, происходящими в вертикальном направлении. Другими словами, пребывание в теплом эпилимнионе, по крайней мере, некоторый период времени, важно для животных. В частности, смертность науплиусов и младших копепоидных стадий при температурном оптимуме в 21°C минимальна (Jimenez-Melero et. al., 2013). Очевидно, что пища также важна для животных, и более того, недостаток содержания жирных кислот вероятнее всего является стимулом к нисходящим перемещениям в поисках зон, богатых качественным кормом. Однако, доступность корма, возможно менее критична для зоопланктона экосистемы озера Шира, чем температурный фактор. Важнее оптимизировать температурный режим с помощью несинхронных вертикальных миграций так, чтобы максимально увеличить выживаемость и рост в летний период и что более важно, в зимний период, т.е. развиться до старших копепоидных стадий C4 – C5 и, по возможности, сформировать запас питательных веществ для переживания низких трофических условий в подледный период.

В работе показано, что температура является значимым фактором не только для *A. salinus*, но и для *Gammarus lacustris*. С помощью специально сконструированной системы подводной видеосъемки, использующей лазерную подсветку для точного позиционирования вертикального положения водных объектов, была показана связь между нахождением максимума численности бокоплавов и термоклинном в разные годы и месяцы наблюдений. Также проверена гипотеза о возможной роли гаммарусов в формировании бимодального распределения *A. salinus*. Однако эта гипотеза не подтвердилась, что еще раз говорит о том, что вертикальный профиль распределения копепоид в озере Шира формируется длительное время за счет несинхронных миграций

животных, направленных на оптимизацию жизненного цикла в условиях стратифицированного распределения факторов среды.



## 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. Науплиусы 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 С1 – С3, в нисходящем – копеподиты С4 – С5.

7. Обнаружена связь между индивидуальными миграциями рачков *Arctodiaptomus salinus* и их физиологическим состоянием в зонах эпилимниона и гиполимниона. Стимулом к совершению миграций из эпи- в гиполимнион, 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 гиполимниона меньшим содержанием углерода, относительно невысокой долей жирных кислот и дефицитом азота. Другими словами, рачки прекращают мигрировать и остаются постоянно в гиполимнионе при накоплении достаточно высокого количества азота и жирных кислот на уровне 7% и 17%, соответственно.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Абакумова В. А. Руководство к методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Л.: Гидрометеиздат. 1983. 240 с.
2. Бирюлин Г. М. Внутренние волны как фактор распределения организмов в пелагиали // Изв. ТИНРО. 1955. Т. 43. С. 208-210.
3. Богоров В. Г. Особенности суточной вертикальной миграции зоопланктона в полярных морях // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1946. Т. 1. С. 151-158.
4. Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Кос М. С. Определитель *Calanoida* пресных вод СССР / Л.: Наука. 1991. 504 с.
5. Гершанович Д. Е., Муромцев А. М. Океанологические основы биологической продуктивности Мирового океана / Гидрометеиздат. 1982. 1982. 320 с.
6. Заика В. Е., Морякова В. К., Островская Н. А. и др. Распределение морского микрозоопланктона / Киев. Наук. думка. 1976. 92 с.
7. Жадин В. И. Методы гидробиологического исследования / Высшая школа. 1960.
8. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов / Л.: Наука 1969. Т. 1. 657 с.
9. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Распределение, сезонная динамика, питание и значение / Л.: Наука. 1980. 440 с.
10. Колмаков В. И., Гаевский Н. А., Гольд В. М., Доровских С. Н., Коркин А. И. Изучение фитопланктона озера Шира // Красноярский гос. ун-т. Красноярск. 1993. С. 20.
11. Краусс В. Внутренние волны: методы и результаты теоретической океанографии / Л.: Гидрометеиздат. 1968. 272 с.
12. Курлов М. Т. Курорт оз. Шира. // Томск, Кр. знамя. 1927. С. 33.
13. Кусковский В. С., Кривошеев А. С. Минеральные озера Сибири / Новосибирск, Наука. 1989. 200 с.

14. Макштас Я. П., Сабинин К. Д. К вопросу о связи глубины звукорассеивающих слоев с внутренними волнами в океане // Океанология. 1972. № 4. Т. 12.
15. Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных // М.: РАН ин-т проблем экологии и эволюции им. Северцева. 1988. С. 319.
16. Монин А. С., Каменкович В. М., Корт В. Г. Изменчивость Мирового океана // Л.: Гидрометеиздат. 1974. С. 262.
17. Общие основы изучения водных экосистем // Под ред. Винберга Г. Г. Л.: Наука. 1979. 273 с.
18. Отчет о НИР по программе ФЦП "Интеграция" «Экспертиза, мониторинг, прогноз качества воды и лечебных свойств уникального сибирского оз. Шира» // Красноярск, рег. № 73, № гос. регистрации 01.9.80 0022-79. 1997. С. 245.
19. Отчет о НИР по программе ФЦП "Интеграция" «Экспертиза, мониторинг, прогноз качества воды и лечебных свойств уникального сибирского оз. Шира» // Красноярск, рег. № 73, № гос. регистрации 01.9.80 002279. 1998. С. 218.
20. Отчет о НИР по программе ФЦП "Интеграция" «Экспертиза, мониторинг, прогноз качества воды и лечебных свойств уникального сибирского оз. Шира» // Красноярск, рег. № 73, № гос. регистрации 01.9.80 002279. 1999. С. 313.
21. Отчет о НИР по программе ФЦП "Интеграция" «Экспертиза, мониторинг, прогноз качества воды и лечебных свойств уникального сибирского оз. Шира» // Красноярск, рег. № 73, № гос. регистрации 01.9.80 002279. 2000. С. 318.
22. Патент России RU 2357243 C1 G01N33/00 G01N33/18 Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук (ММБИ КНЦ РАН) (RU) 2007138865/15. Способ биологического мониторинга на основе биоиндикации. Опубл. 19.10.2007.

23. Патент России RU 76457 U1 G01N1/10 Закрытое акционерное общество Научно-производственное объединение "Гранит-НЭМП" (RU) 2006142647/22 04.12.2006. Устройство для отбора проб жидкости Оpubл. 20.09.2008.
24. Патент России RU 2126146 C1G01N1/14 Тапио Саренкетой (FI) 95116286/25 31.12.1993. Устройство для отбора проб воды. Оpubл. 10.02.1999.
25. Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 1970. 367 с.
26. «Природный комплекс и биоразнообразие участка «Озеро Ши́ра» заповедник «Хакасский» » / Монография. Коллектив авторов. Под редакцией Непомнящего В. В. Абакан. Хакасское книжное издательство. 2011. С. 420.
27. Рогозин Д. Ю., Пуляевская М. В., Зуев И. В., Махутова О. Н., Дегерменджи А. Г. Рост, питание, и жирнокислотный состав серебряного карася *Carassius gibelio* в солоноватом озере Ши́ра, Южная Сибирь // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2011. Т. 4. № вып1. С. 86-103.
28. Рудяков Ю. А. Скорость пассивного погружения пелагической остракоды *Cypridina sinuosa* (G. M. Mueller) в связи с явлением суточных вертикальных миграций // Океанология. 1972. Т. 12. № 5. С. 926-928.
29. Рудяков Ю. А. Скорость пассивного погружения *Leptodora kindti* в связи с явлением суточных вертикальных миграций // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1978. Т. 38. С. 56-58.
30. Рудяков Ю. А. Динамика вертикального распределения пелагических животных / М.: Наука. 1986.
31. Рудяков Ю. А., Воротнина Н. М. Суточные вертикальные миграции *Metridia gerlachei* в море Скотта // Океанология. 1973. Т. 13. № 3. С. 512-514.
32. Скадовский С. Н. К вопросу об эколого-физиологическом изучении водных животных // В кн., Памяти академика С. А. Зернова. 1948. С. 48-55.
33. Толмеев А. П., Задереев Е. С., Дегерменджи А. Г. Тонкое стратифицированное распределение *Gammarus lacustris sars* (crustacea: amphipoda) в пелагиали

меромиктического озера Шира (Россия, Хакасия) // Доклады Академии Наук. 2006. Т. 411. № 4. С. 549-552.

34. Фукс В. Р. Влияние внутренних приливных волн на суточные вертикальные миграции морских промысловых рыб // Изв. ТИНРО. 1960. Т. 46. С. 189-196.

35. Фукс В. Р., Мещерякова И. М. Влияние внутренних приливных волн на суточное вертикальное распределение планктона // Изв. ТИНРО. 1959. Т. 47. С. 3-35.

36. Хмелева Н. Н. Закономерности размножения ракообразных / Мн.: Наука и техника. 1988. 208 с.

37. Шаповалова И. М., Вологдин М. П. О количественном учете озерного бокоплава // Гидробиол. Журн. 1973. Т. № 5. С. 85-89.

38. Эрхард Ж. П., Сежен Ж. Планктон. Состав, экология, загрязнение // Пер. с фр. Л.: Гидрометеиздат. 1984. С. 256.

39. Anufriieva E., Holynska M., Shadrin N. Current Invasions of Asian Cyclopid Species (*Copepoda: Cyclopidae*) in Crimea, with Taxonomical and Zoogeographical Remarks on the Hypersaline and Freshwater Fauna // *Annales Zoologici*. – Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences. 2014. V. 64. №. 1. P. 109-130.

40. Anufriieva E. V., Shadrin N. V. Factors determining the average body size of geographically separated *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) populations. *Zoological Research* 2014. V. 35 № 2. P. 132–141.

41. Bainbridge R. Underwater observations on the swimming of marine zooplankton // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1952. P. 107–112.

42. Bayly I. A. E. Aspects of diel vertical migration in zooplankton, and its enigma variations // *Limnology in Australia*. 1986. P. 349-368.

43. Berthon J. L., Brousse S. Modification of migratory behavior of planktonic *Crustacea* in the presence of a bloom of *Microcystis aeruginosa* (*Cyanobacteria*) // *Hydrobiologia*. 1995. V. 301. P. 185-193.

44. Bosch H. F., Taylor W. R. Diurnal vertical migration of an estuarine cladoceran, *Podon polyphemoides*, in the Chesapeake Bay // *Marine Biology*. 1973. V. 19. № 2. P.172-181.
45. Burd B. J., Thomson R. E. Estimating zooplankton biomass distribution in the water column near the Endeavour Segment of Juan de Fuca Ridge using acoustic backscatter and concurrently towed nets. // *Oceanography*. 2012. V. 25 № 1. P. 269-276.
46. Calaban M. J., Makarewicz J. C. The effect of temperature and density on the amplitude of vertical migration of *Daphnia magna* // *Limnol. Oceanogr.* 1982. P. 262–271.
47. Consi T. R., Passani, M. B., Macagno, E. R. Eye movements in *Daphnia magna*: Regions of the eye are specialized for different behaviors // *J. Comp. Physiol.* 1990. P. 411–420.
48. Dawidowicz P., Pijanowska J., Ciechomski K. Vertical migration of *Chaoborus larvae* is induced by the presence of fish // *Limnology and Oceanography*. 1990. V. 35 №7. P. 1631-1637.
49. Degermendzhy A. G., Zadereev Y. S., Rogozin D. Y., Prokopkin I. G., Barkhatov Y. V., Tolomeev A. P., Khromechek E. B., Janse J. P., Mooij W. M., Gulati R. D. Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia) // *Aquatic Ecology*. 2010. V. 44. № 3. P. 619-632.
50. Denton E. J. Buoyancy mechanisms of sea creatures // *Endeavour*. 1963. V. 22. № 85. P. 3-8.
51. Dodson S. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behaviour in *Daphnia* // *Limnology and oceanography*. 1988. V. 33. № 6. P. 1431-1439.
52. Dodson S., Havel J. Indirect prey effect -some morphological and life history responses of *Daphnia pulex* exposed to *Notonecta - undulata* // *Limnology and oceanography*. 1988. V. 33. № 6. P. 1274 –1285.

53. Dodson S. Predicting diel vertical migration of zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1990. P. 1195–1201.
54. Farrell A. M., Hodgson J. R. Zooplankton diel vertical migrations in lakes of contrasting food webs // *BIOS.* 2012. P.12-16.
55. Forward R. B., Hettler W. F. Effects of feeding and predator exposure on photoresponses during diel vertical migration of brine shrimp larvae // *Limnology and oceanography.* 1992. V. 37. № 6. P. 1261-1270.
56. Fretwell S. D., Lucas H. J. Jr. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds // *Acta. Biotheor.* 1970. V19. P. 16-36.
57. Gaevsky N. A., Zotina T. A., Gorbaneva T. B. Vertical structure and photosynthetic activity of Lake Shira phytoplankton // *Aquatic Ecology.* 2002. V. 36. № 2. P. 165-178.
58. Gerritsen J., Strickler J., R., Encounter probabilities and community structure: A mathematical model // *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1977. V. 34. № 1. P. 73-82.
59. Giguere L. A., Delage A., Dill L. M., Gerritsen J. Predicting encounter rates for zooplankton: A model assuming a cylindrical encounter field. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1982. V. 39. № 2. P. 237 - 242.
60. Gladyshev M. I., Temerova T. A., Dubovskaya O. P., Kolmakov V. I., Ivanova E. A. Selective grazing on *Cryptomonas* by *Ceriodaphnia quadrangula* fed a natural phytoplankton assemblage // *Aquatic Ecology.* 1999. V. 33. № 4. P. 347-353.
61. Gladyshev M. I., Emelianova A. Y., Kalachova G. S., Zotina, T. A., Gaevsky N. A., Zhilenkov M. D. Gut content analysis of *Gammarus lacustris* from a Siberian lake using biochemical and biophysical methods // *Hydrobiologia.* V. 431. 2000. P. 155-163.
62. Haney J. F. Environmental control of diel vertical migration behavior // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1993. V. 39. P. 1–17.
63. Harris J. E. The role of endogenous rhythms in vertical migration. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* // 1963. V. 43. № 1. P. 153 – 166.



64. Harris R., Wiebe P., Lenz J., Skjoldal H. R., Huntley M. Zooplankton methodology manual / Academic Press. 2000.
65. Haury L. R., Weihs D. Energetically efficient swimming behavior of negatively buoyant zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1976. V. 21. № 6. P. 797–803.
66. Holliland Per B., Ahlbeck I., Westlund E., Hansson S. Ontogenetic and seasonal changes in diel vertical migration amplitude of the calanoid copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia spp.* in a coastal area of the northern Baltic proper // *Journal of Plankton Research.* 2012 V. 34. I.4. P. 298-307.
67. Jiménez-Melero R., Ramírez J. M., Guerrero F. Seasonal variation in the population growth rate of a dominant zooplankter: what determines its population dynamics? // *Freshwater Biology.* 2013. V. 58. № 6. P. 1221-1233.
68. Jongman R. H. G., Ter Braak, C. J. F., Van Tongeren, O. F. R. (eds.). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology* // Cambridge University Press. 1995 P. 91–173.
69. Kerfoot W. C. Adaptive value of vertical migration: comments on the predation hypothesis and some alternatives. In *Migration: Mechanisms and Adaptive Significance* (ed. M. A. Rankin), *Contributions in Marine Science* 1985. V. 27. P. 91-113.
70. Kersting K. Annual and diel oxygen and temperature regime of the Lakes Maarsseveen // *Hydrobiol. Bull.* 1981. V. 15. № 1. P. 10–28.
71. Kessler K. Distribution of *Daphnia* in a trade-off between food and temperature: individual habitat choice and time allocation // *Freshwater Biology.* Germany. Max Planck Institute for Limnology. 2004. V. 49. № 9. P. 1220-1229.
72. Kufel L, Kalinowska K. Metalimnetic gradients and the vertical distribution of phosphorus in a eutrophic lake // *Arch Hydrobiol.* 1997. V. 140. № 3. P. 309-320.
73. Lampert W. Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1993. V. 39. P. 79-88.

74. Lampert W., Grey J. Exploitation of a deep-water algal maximum by *Daphnia*: a stable-isotope tracer study // *Hydrobiologia*. 2003. V. 171. P. 95-101.
75. Lampert W. Vertical distribution of zooplankton: density dependence and evidence for an ideal free distribution with costs // *BMC Biology*. 2005. V. 3. № 10. P. 1-12.
76. Land M. F. Eye movements and the mechanism of vertical steering in *euphausiid Crustacea* // *J. Comp. Physiol*. 1980. P. 255–265.
77. Leech D. M., Williamson C. E. In situ exposure to ultraviolet radiation alters the depth distribution of *Daphnia* // *Limnology and Oceanography*. 2001. P. 416-420.
78. Loose C. J. *Daphnia* diel vertical migration behaviour: response to vertebrate predator abundance // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* Vol. 39. 1993. P. 29-36.
79. Loose C. J., Dawidowicz P. Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: The costs of predator avoidance // *Ecology*. 1994. P. 2255–2263.
80. Larsson P., Dodson S. Chemical communication in planktonic animals // *Arch. Hydrobiol.* 1993. V. 129. № 2. P. 129-155.
81. Laurent S., Strutton P. G. *Handbook of scaling methods in aquatic ecology: measurement, analysis, simulation* / CRC Press. 2004.
82. Leps J., Smilauer P. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO* // Cambridge University Press. 2003. P. 282.
83. Li Q. P., Franks P. J., Landry M. R., Goericke R., Taylor A. G. Modeling phytoplankton growth rates and chlorophyll to carbon ratios in California coastal and pelagic ecosystems // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2010. V. 115. № G4 P. 115.
84. Lorke A., McGinnis D. F., Spaak P., Wüest A. Acoustic observations of zooplankton in lakes using a Doppler current profiler // *Freshwater Biology*. 2004 V. 49. P. 1280–1292.

85. Macneil C., Dick J., Elwood R. The trophic ecology of freshwater gammarus spp. (crustacea:amphipoda): problems and perspectives concerning the functional feeding group concept // *Biological Reviews*. 1997. V. 72. P. 349-364.
86. Masson S., Pinel-Alloul B., Méthot G., Richard N. Comparison of nets and pump sampling gears to assess zooplankton vertical distribution in stratified lakes // *J. Plankton Res.* 2004. V. 26 №10. P. 1199-1206.
87. Mills C. E. Diversity of swimming behaviors in hydromedusae as related to feeding and utilization of space // *Mar. Biol.* 1981. V. 64. № 2. P. 185–189.
88. Nakayama Y. Successive changes of the vertical distribution of *Aidanosagitta delicata* (Tokiooka) at a fixed station in a cove of Tanabe Bay // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 1970. V.18. № 3. P. 207-213.
89. Neill W. E. Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation // *Nature*. 1990. V. 345. P. 524-546.
90. Ohman M. D. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton // *Ecological Monographs*. 1990. P. 257-281.
91. Parnachev V. P., Degermendzhy A. G., Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakasia, Southern Siberia // *Aquatic Ecology*. 2002. V. 36. № 2. P. 107-122.
92. Pennisi E. In nature, animals that stop and start win the race // *Science*. 2000 V. 288. № 5463. P. 83–85.
93. Pierson J. J., Frost B. W., Thoreson D., Leising A. W., Postel J. R., Nuwer M. Trapping migrating zooplankton // *Limnol. Oceanogr. Methods*. 2009. V 7. P. 334-346.
94. Pijanovska J., Stolpe G. Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish // *J. Plankton Res.* 1996. V. 18. № 8. P. 1407 – 1412.
95. Ramcharan C., W., Sprules W., G. Preliminary results from an inexpensive motion analyzer for free-swimming zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1989. V. 34. № 2. P. 455-460.

96. Ringelberg J. The positively phototactic reaction of *Daphnia magna* Straus: A contribution to the understanding of diurnal vertical migration // Neth. J. Sea Res. 1964. V. 2. № 3. P. 319–406.
97. Ringelberg J., Flik B. J. G., Lindenaar D., Royackers K. Diel vertical migration of *Daphnia hyalina* (sensu latiori) in Lake Maarsseveen // Part 1. Aspects of seasonal and daily timing. Arch. Hydrobiol. 1991. V. 121. № 2. P. 129-145.
98. Ringelberg J. An account of a preliminary mechanistic model of swimming behaviour in *Daphnia*: Its use in understanding diel vertical migration // Hydrobiologia. 1995. V. 307. № 1-3. P. 161–165.
99. Ringelberg J., Van Gool. On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research. // Hydrobiologia. 2003. V. 49. № 1-3. P. 85-90.
100. Ringelberg J. Diel vertical migration of zooplankton in lakes and oceans: causal explanations and adaptive significances / Springer Dordrecht. 2010.
101. Rinke, K., Hübner, I., Petzoldt, T., Rolinski, S., König-Rinke, M., Post, J., Lorke, A., Benndorf, J. How internal waves influence the vertical distribution of zooplankton // Freshwater Biology. 2007. V. 52. № 1. P.137-144.
102. Roe H. S. J. Observations on the diurnal vertical migrations of an oceanic animal community // Marine Biology. 1974. V. 28. № 2. P. 99-114.
103. Rogozin D. Y., Genova, S. N., Gulati R. D., Degermendzhy, A. G. Some generalizations based on stratification and vertical mixing in meromictic Lake Shira, Russia, in the period 2002–2009 // Aquatic ecology. 2010. V. 44. № 3. P. 485-496.
104. Rudjakov J. A. The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals // Marine Biology. 1970. V. 6. № 2. P. 98-105.
105. Schulz J., Barz K., Ayon P. Imaging of plankton specimens with the light frame on-sight key species investigation (LOKI) system // Journal of the European optical society-rapid publications. 2010. V. 5.
106. Schwartz S. S. Predator-induced alteration in *Daphnia* morphology // J. Plankton Res. 1991. V. 13. №. 6. P. 1151-1161.

107. Seuront L, Strutton P. G. Handbook of scaling methods in aquatic ecology: measurement, analysis, simulation / CRC Press. 2004.
108. Slack H. D. A quantitative plankton net for horizontal sampling // *Hydrobiologia*. 1955. V. 7. № 3. P. 264-268.
109. Sommaruga R. The role of solar UV radiation in the ecology of alpine lakes // *Journal of Photochemistry and Photobiology. B: Biology*. 2001. V. 62. P. 35-42.
110. Stearns D. E., Forward R. B. Photosensitivity of the colanoid copepod *Acartia tonsa* // *Mar. Biol.* 1984. V. 82. № 1. P. 85-89.
111. Stearns D. E., Forward R. B. Copepod photobehavior in a simulated light environment and its relation to nocturnal vertical migration // *Mar. Biol.* 1984. V. 82. № 1. P. 91-100.
112. Stich H. B., Lampert, W. Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton // *Nature*. 1981. V. 293. P. 396-398.
113. Strickler J. R. Über das Schwimmverhalten von Cyclopiden bei Verminderungen der Bestrahlungsstärke // *Schweiz. Ztschr. Hydrol.* 1969. V. 31, № 2. P. 150-180.
114. Strickler J. R. Observing free-swimming copepods mating // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 1998. V. 353. №. 1369. P. 671-680.
115. Teece M. A. An inexpensive remotely operated vehicle for underwater studies // *Limnology and oceanography*. 2009. №7. P. 206-215.
116. Trevorrow M. V., Tanaka Y. Acoustic and in situ measurements of freshwater amphipods (*Jesogammarus annandalei*) in Lake Biwa, Japan // *Limnology and oceanography*. 1997. V. 42. № 1. P. 121-132.
117. Tyler J. A., Gilliam J. F. Ideal free distributions of stream fish: a model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus* // *Ecology*. 1995. V. 76. P. 580-592
118. Valdez V. Internal waves in an echo sounder record // *Deep Sea Research*. 1960. V. 7. № 2. P.148.

119. Van Gool, E. Ringelberg, J. Light-induced migration behaviour of *Daphnia* modified by food and predator kairomones // *Anim. Behav.* 1998. V. 56. № 3. P. 741–747.
120. Van Gool E. Differences in orientation behaviour underlie interclonal differences in phototaxis in *Daphnia magna* // *Arch. Hydrobiol.* 1999. P. 177–194.
121. Van Duren L. A., Videler J. J., The trade-off between feeding, mate seeking and predator avoidance in copepods: Behavioural responses to chemical cues // *J. Plankton Res.* 1996. V. 18. № 5. P. 805–818.
122. Wilhelm F. M., Schindler D. W., McNaught A. S. The influence of experimental scale on estimating the predation rate of *Gammarus lacustris* (*Crustacea: Amphipoda*) on *Daphnia* in an alpine lake // *Journal of Plankton Research.* 2000. V. 22. № 9. P. 1719 - 1734.
123. Wilhelm F. M., Hudson J. J., Schindler D. W. Contribution of *Gammarus lacustris* to phosphorus recycling in a fishless alpine lake // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 1999. V. 56. № 9. P. 1679-1686.
124. Wong C.K., Sprules W.G. The swimming behavior of the freshwater calanoid copepods *Limnocalanus macrurus* Sars, *Senecella calanoides* Juday and *Epischura lacustris* Forbes // *J. Plankton Res.* 1986. T. 8. № 1. P. 79–90.
125. Yemelyanova A. Y., Temerova T. A., Degermendzhy A. G. Distribution of *Gammarus lacustris* Sars (*Amphipoda, Gammaridae*) in Lake Shira (Khakasia, Siberia) and laboratory study of its growth characteristics // *Aquatic Ecology.* 2002. V. 36. № 2. P. 245-256.
126. Zadereev Ye. S., Gubanov M. V. The effect of chemicals released by *Gammarus lacustris* on the depth distribution of *Arctodiaptomus salinus* in laboratory conditions // *Aquatic Ecology.* 2002. № 36. P. 257-260.
127. Zadereev Ye. S., Tolomeyev A. P. The vertical distribution of zooplankton in brackish meromictic lake with deep-water chlorophyll maximum // *Hydrobiologia.* 2007. P. 69 - 82.

128. 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 V. 44. № 3. P. 531-539.