

На правах рукописи

ГУБАНОВ МИХАИЛ ВЛАДИМИРОВИЧ

**МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДОМИНАНТНЫХ ВИДОВ
БИОТЫ ОЗЕРА ШИРА В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ**

03.00.18 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Красноярск - 2009

Работа выполнена в Институте биофизики СО РАН

Научный руководитель: член-корр. РАН,
доктор физико-математических наук
Андрей Георгиевич Дегерменджи

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Ольга Петровна Дубовская

кандидат биологических наук,
доцент
Владимир Викторович Кириллов

Ведущая организация: Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН п. Борок

Защита диссертации состоится 18 сентября 2009 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.099.15 Сибирского федерального университета, по адресу: 660041, г. Красноярск, Свободный пр., 79; факс (3912) - 244-86-25

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Сибирского федерального университета.

Автореферат разослан 12 августа 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук, доцент

Н.А. Гаевский

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Исследования водных экосистем и их трофических цепей часто направлены на анализ трансформации вещества и энергии. Помимо трофических взаимодействий в водных экосистемах возможны химические взаимодействия, осуществляемые с помощью продуктов жизнедеятельности особей. В последнее время наблюдается увеличение интереса к исследованиям химических взаимодействий в водной среде (Новиков, Харламова, 2000; Bronmark, Hansson, 2000; Задереев, 2002; Magalhães et. al., 2005). Водные организмы разных таксонов и функциональных групп реагируют на химические вещества (продукты жизнедеятельности), продуцируемые другими организмами. Это объясняется тем, что водная среда обеспечивает распространение продуктов жизнедеятельности и благоприятствует как внутривидовым, так и межвидовым химическим коммуникациям.

Выделяемые химические вещества могут содержать информацию о состоянии популяции водных организмов и при оптимальных абиотических факторах влияют на популяционные и индивидуальные характеристики ракообразных, такие, например, как рост, размножение, развитие, обменные процессы и поведение отдельных особей (Dodson, Havel, 1988; Slusarczyk, 1995; Pijanowska, Stolpe, 1996). Продукты жизнедеятельности своего или конкурирующего вида влияют на различные репродуктивные параметры и поведенческие реакции зоопланктона, а также, в частности, способны воздействовать и на характер его вертикальных миграций. Действенность химических сигналов хищников на вертикальное распределение их жертв в основном изучалась в лабораторных условиях (Bollens, Frost, 1991; Bollens et. al., 1992, 1994; Loose, Dawidowicz, 1994; Chivers et al., 1995; Kvam, Kleiven, 1995; Pijanowska, Kowalczewski, 1997; Chivers, Smith, 1998; Han, Straskraba, 2001; Lass, Spaak, 2003; Magalhães et. al., 2005). Однако перенос подобных результатов на природную экосистему сложен и неоднозначен.

Поскольку одной из важнейших задач экологии водных систем является экспериментальное выявление механизмов взаимосвязанного действия абиотических и биотических факторов, определяющих динамику развития сообществ, то и исследование химических коммуникаций среди представителей зоопланктона является важной и актуальной задачей этого направления гидробиологии. Для водных экосистем в качестве физических носителей информации могут рассматриваться световые, электромагнитные и другие волны, а также молекулы растворенных веществ, в том числе аллелопатических и кайромонов (Остроумов, 1986). Для океанических экосистем показана важнейшая роль биолюминесценции как сигнального (информационного) фактора, определяющего формирование сообществ гидробионтов (Гительзон и др., 1992). В пресных водах, в которых биолюминесценция отсутствует, в настоящее время интенсивно исследуются химические сигналы (Задереев, 2002).

Целью работы являлось изучение в лабораторных условиях химических взаимодействий между двумя доминирующими представителями биоты озера Шира: *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) и *Arctodiaptomus salinus*

Daday (Crustacea: Copepoda), способных влиять на миграционное поведение *A. salinus*.

В задачи исследования входило:

1. Выявить наличие химических коммуникаций между *G. lacustris* и *A. salinus* и определить их характер.
2. Изучить действие продуктов жизнедеятельности бокоплава *G. lacustris* на вертикальное распределение веслоногого рачка *A. salinus*.
3. Исследовать видоспецифичность агенты химической коммуникации (продуцируемые вещества), определяющие характер реакции *A. salinus* на присутствие *G. lacustris*.
4. Выявить вертикальное распределение *G. lacustris* в пелагиали озера в период летней стратификации.

На защиту выносятся следующие положения:

1. Химические коммуникационные агенты (вещества), продуцируемые *G. lacustris* и *A. salinus*, входят в число факторов, определяющих вертикальное распределение *A. salinus* в экспериментах.
2. Химические взаимодействия между *G. lacustris* и *A. salinus* носят сигнальный характер.
3. Агенты (вещества) химической коммуникации, определяющие характер реакции *A. salinus* на присутствие *G. lacustris*, не являются видоспецифичными.

Научная новизна. Впервые в экспериментах показано наличие химических коммуникаций между доминантными видами биоты озера Шира (*G. lacustris* и *A. salinus*). Выявлено, что химические коммуникационные агенты (вещества), продуцируемые *G. lacustris* и *A. salinus*, могут быть одним из факторов, влияющих на вертикальное распределение *A. salinus*, и не являются видоспецифичными. Выявлено, что характер химических взаимодействий *G. lacustris* и *A. salinus* в озере Шира является сигнальным. Впервые для озера Шира обнаружено, что в период летней стратификации в июле пик численности *G. lacustris* находится на глубине 5 - 7 м в металимнионе озера и обладает устойчивостью.

Практическая значимость. Полученные результаты вносят свой вклад в понимание роли химических факторов в функционирование водных экосистем и, в частности, экосистемы озера Шира, и предоставляют новые возможности для управления качеством воды, структурой и функционированием водных экосистем. Результаты будут использоваться при построении математических моделей, предназначенных для управления качеством воды континентальных водоемов и, в том числе, озера Шира – важного бальнеологического объекта, имеющего значимый социальный статус.

Апробация. Результаты диссертационной работы представлялись на Южно-Сибирской региональной научной конференции студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири – 2000 г.» (Абакан, 1999), международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 2000, 2005), международном конгрессе «International Association of Theoretical and Applied Limnology» (Lahti, Finland, 2004), молодежной науч-

ной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2005), конференциях молодых ученых Института биофизики СО РАН (Красноярск, 2004, 2005, 2008).

Диссертационная работа выполнена в Институте биофизики СО РАН и поддержана Фондом содействия отечественной науке по программе «Лучшие аспиранты РАН» (2005); Российским фондом фундаментальных исследований - Красноярским краевым фондом науки (грант №07-04-96820); ФЦП «Интеграция» (грант №Э3137/1714); Красноярским краевым фондом науки (грант №14G134).

Личный вклад автора. Все исследования по теме диссертации выполнены лично автором или при его непосредственном участии, в том числе сбор данных, их анализ, обобщение и интерпретация.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 научных работ, из них 1 статья в рецензируемом журнале

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, трех глав, выводов и списка литературы. Общий объем составляет 109 страниц. Работа содержит 23 рисунка и 7 таблиц. Список литературы включает 150 источников, из них 106 – иностранные.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность Е.С. Задерееву за большую помощь в овладении навыками соответствующих экспериментальных методов, при планировании экспериментов, за постоянное творческое обсуждение результатов работы.

Глава 1. Миграционное поведение планктонных ракообразных и роль химических коммуникаций в этом процессе

Приведен обзор работ, в которых показана роль суточных вертикальных миграций зоопланктона в жизни морских и континентальных водоемов (Kerfoot, 1985; Lampert, 1989; Bollens et. al., 1992; Aguilera et.al., 2006). Представлены основные гипотезы о механизмах суточных вертикальных миграций и факторы, влияющие на их формирование. Показано, что химические взаимодействия в водной среде могут влиять на рост, размножение, развитие, обменные процессы и поведение отдельных особей, определять вертикальные миграции и вертикальное распределение зоопланктона (Dodson 1988; Bollens, Frost, 1991; Bollens et. al., 1992, 1994; Kats, Dill, 1998; Chivers, Smith, 1998; Bronmark, Hansson, 2000; von Elert, Pohnert, 2000; Han, Straskraba, 2001; Lass, Spaak, 2003; Задереев, 2002; Magalhães et. al., 2005; Aguilera et.al., 2006). Из анализа литературы следует необходимость проведения экспериментальных исследований взаимосвязанного действия абиотических и биотических факторов на вертикальные миграции зоопланктона и определения роли химических взаимодействий в формировании его вертикальной структуры в естественных водных экосистемах.

Глава 2. Объекты и методы исследования

2.1. Физико-химическая и биологическая характеристика озера Шира

Меромиктическое озеро Шира расположено в центральной части Чебако-Балахтинской котловины (N 54°30' и E 60°; 354 м над уровнем моря). Озеро бессточное, в юго-восточной части в него впадает небольшая река Сон. Максимальная длина озера составляет 9.35 км, а наибольшая ширина – 5.3 км. Длина береговой линии – 24.5 км, площадь водного зеркала – 34.5 км². Средняя глубина озера равна 11.2 м, а максимальная глубина 24 м. Ионный состав воды сульфатно-хлоридно-натриево-калиевый с повышенным содержанием магния. Средняя минерализация – 19 г/л (Кусковский, Кривошеев, 1989). В озере выявлена четкая стратификация по глубине кислорода и сероводорода. Максимальная концентрация кислорода в летнее время наблюдается на 6 - 8 метровом горизонте, где наиболее активны процессы фотосинтеза. В нижних слоях содержание кислорода снижается и на глубине 13-14 м исчезает совсем. На глубине ниже 13 м расположена зона с высокими концентрациями сероводорода. Термоклин в летнее время расположен на глубине 6-8 м (Kalacheva et. al., 2002). Биота экосистемы озера по числу видов и числу трофических уровней редуцирована. В пелагиали озера не зафиксированы представители ихтиофауны и моллюски. Фитопланктон представлен главным образом цианобактериями родов *Lyngbya* и *Microcystis*, которые в общей численности составляют около 90%. В зоопланктоне доминируют коловратки *Brachionus plicatilis* Muller и *Hexarthra oxiuris* Zernov и веслоногий рачок *Arctodiaptomus salinus* Daday (Copepoda). Донная фауна озера Шира представлена двумя группами организмов: собственно бентическими и бентопланктическими. К первой группе относятся личинки Chironomidae, Oligochaeta, Ostracoda, Nematoda, ко второй – *Gammarus lacustris* Sars (Amphipoda).

2.2. Объекты исследования

Основными объектами исследований являлись веслоногий рачок *Arctodiaptomus salinus* и разноногий рачок *Gammarus lacustris*.

Arctodiaptomus salinus Daday относится к отряду веслоногих ракообразных (Copepoda, п/отр. Calanoida), которые обитают практически во всех водоемах. Длина его тела 1.0-1.8 мм. Дыхание веслоногих осуществляется всей поверхностью тела, жабры отсутствуют, раздельнополы (Жизнь животных..., 1988). *A. salinus* очень характерен для пелагической области озер, где размножается в значительных количествах. В горизонтальном направлении рачки распространены по всей акватории водоема. В вертикальном отношении в неглубоких водоемах рачки распространены более или менее равномерно во всей толще эпилимниона. В глубоких водоемах в вертикальном распределении рачков наблюдается резкая стратификация: взрослые особи концентрируются ближе к придонным слоям, молодь – в поверхностных (Боруцкий и др., 1991).

***Gammarus lacustris* Sars** является разноногим ракообразным или бокоплавом (Amphipoda). Это бореально-арктический вид. Всеяден. *G.lacustris* может существовать как в пресных, так и в сильно минерализованных водоемах и переносить различные неблагоприятные условия, в том числе зимнее уменьшение содержания кислорода в воде (Жизнь животных..., 1988). Раздельнополый, оплодотворение внутреннее. Полициклический, с растянутым периодом размножения. Пределы видовой толерантности гаммаруса достаточно широки и по температуре сдвинуты в сторону низких значений. Этот вид может длительное время легко переносить температуры, близкие к нулю, и даже вмерзание в лед. Оптимальная температура для существования *G.lacustris* лежит в области 14-16 °С. Однако для поддержания численности популяции на достаточном уровне вегетационный сезон должен быть не менее трех месяцев, т.е. обеспечивать прохождение периода эмбриогенеза, а также подрастание отрожденной молоди до достижения половой зрелости (Хмелева, 1988).

2.3. Методы исследования

Лабораторные исследования с *A. salinus* проводились в вертикальных стеклянных квадратных по торцевой площади сосудах (высота - 60 см, ширина боковой стенки - 5 см, объем среды 1,3 литра). Эксперименты (рис. 1) проводились в термостате, где поддерживалась температура 17-19°С и фотопериод: 16 часов свет, 8 часов темнота.

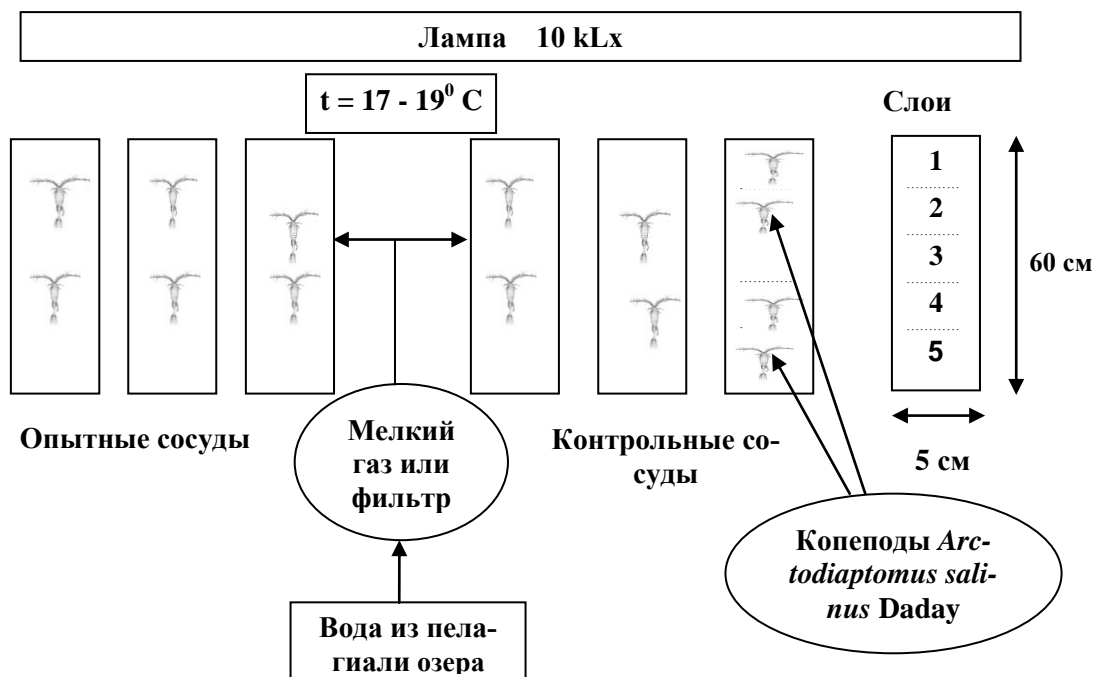


Рис. 1. Общая схема проведения экспериментов (детали в таблицах).

В качестве корма использовался природный фитопланктон озера Шира. Во всех экспериментах для оценки вертикального распределения *A. salinus* сосуды были разделены на 5 одинаковых вертикальных частей (слоев). Определение количества рачков в каждом слое производилось визуально. Средняя глубина

залегания популяции в водной толще экспериментального сосуда (\bar{d}) определялась как:

$$\bar{d} = \sum_{i=1}^5 \frac{i \cdot n_i}{n},$$

где: i – номер слоя, n_i – количество рачков в i -ом слое, n – общее количество рачков в сосуде.

Плотность посадки *A. salinus* в каждый экспериментальный сосуд составляла 45-50 одновозрастных особей. Визуальная регистрация вертикального распределения производилась через регулярные промежутки времени (каждые полчаса), по одиннадцать наблюдений в каждом эксперименте. В экспериментах контролировали концентрацию кислорода в сосудах с помощью портативного оксиметра HI 9142 (HANNA, Германия) в верхнем (1 слой) и в нижнем (5 слой) слоях экспериментальных сосудов в начале и в конце эксперимента. Все эксперименты проводились в трех повторностях.

2.3.1. Исследование химических взаимодействий между *Gammarus lacustris* и *Arctodiaptomus salinus*

2.3.1.1. Эксперименты по изучению непрямых межвидовых взаимодействий *Gammarus lacustris* и *Arctodiaptomus salinus* и их характера

Для заполнения экспериментальных сосудов использовалась озерная вода с глубины 3 метра в пелагиали озера (станция над глубиной 16 м), пропущенная через мелкий газ №76 (размер ячеек - 80 мкм).

Для того чтобы создать направленное воздействие на вертикальное распределение *A. salinus* на дно или у поверхности экспериментального сосуда помещали следующие «возмущения»:

а) закрытые «объемы» (диаметр – 2 см, длина – 7 см) из крупного газа (0.25 мм) с заключенным в них живым *G. lacustris* (1, 2, 3, 4, 10 и 20 особей/«объем»).

б) стеклянные сосуды объемом 5 мл с гомогенатом *A. salinus*, закрытые сверху мелким газом №76.

в) стеклянные сосуды объемом 5 мл с гомогенатом *G. lacustris*, закрытые сверху мелким газом №76.

г) электродвигателями для создания гидродинамического возмущения воды в верхнем слое опытных экспериментальных сосудов. Скорость вращения лопастей электродвигателей равнялась 9 оборотов в минуту.

д) пустые закрытые «объемы» (диаметр – 2 см, длина – 7 см) из крупного газа (0.25 мм).

В качестве контроля выступали сосуды, в которых *A. salinus* не испытывал никакого воздействия.

С использованием вышеописанной методики были проведены две серии экспериментов: а) при освещении, б) в темноте.

Визуальные наблюдения и регистрация вертикального распределения в экспериментах, выполненных в темноте, производились при свете красной лампы.

Достоверность различия между опытом и контролем во всех проведенных экспериментах оценивалась непараметрическим критерием Манна-Уитни в программе STATISTICA 6.0.

2.3.1.2 Эксперименты по изучению влияния продуктов жизнедеятельности *Gammarus lacustris* на активные вертикальные миграции *Arctodiaptomus salinus*

В качестве корма для *A. salinus* использовался фитопланктон озера Шира. Протестировано две концентрации корма, соответствующие: а) максимуму хлорофилла в озере (с глубины 10 метров) и б) концентрации хлорофилла в поверхностном слое воды.

Для тестирования действия химических сигналов бокоплава на вертикальное распределение *A. salinus* использовалась так называемая вода скоплений. Для этого в 1 литре озерной воды помещалось определенное количество взрослых бокоплавов *G. lacustris* (длина тела 8-10 мм), которые выдерживались в этой воде в течение суток. Во время приготовления воды скопления бокоплавам *G. lacustris* в качестве корма давали веслоногих рачков *A. salinus* в концентрации, близкой к концентрации *A. salinus* в озере. Затем полученная вода (вода скоплений) отфильтровывалась от бокоплавов и обогащалась водорослями с соответствующей концентрацией или не обогащалась водорослями и использовалась в качестве опытной среды в экспериментах. Исходная концентрация корма контролировалась на флуориметре Fl-303 (Gaevsky et. al., 2005). В экспериментах протестировано три плотности посадки *G. lacustris* - 10, 20 и 30 особей на литр среды. В качестве контроля использовалась озерная вода, изначально освобожденная от *G. lacustris*.

Значимость влияния на распределение *A. salinus* метаболитов *G. lacustris* и фактора времени оценивалось двухфакторным дисперсионным анализом (Плохинский, 1970). Достоверность различия между тест-данными оценивалась ранговым критерием Вилкоксона (Зайцев, 1991).

2.3.2. Эксперименты по проверке видоспецифичности агентов химической коммуникации, определяющих характер реакции *Arctodiaptomus salinus* на присутствие *Gammarus lacustris*

Для заполнения экспериментальных сосудов использовалась озерная вода с глубины 3 метра пелагиали озера (станция над глубиной 16 м), пропущенная через мелкий газ №76. Веслоногие рачки *A. salinus* и жаброногие рачки *Artemia salina* Linnaeus (Crustacea: Branchiopoda), вылавливались соответственно из озера Шира и озера Тус (Республика Хакассия) в прибрежной зоне.

Были протестированы следующие варианты:

а) закрытые «объемы» (диаметр – 2 см, длина – 7 м) из крупного газа (0.25 мм) с заключенной в них живой *A. salina* (1, 2, 3 и 4 особи/«объем»).

б) стеклянные сосуды объемом 5 миллилитров с гомогенатом *A. salina*, закрытые сверху мелким газом №76.

В качестве контроля выступали сосуды, в которых *A. salinus* не испытывал никакого воздействия. Все эксперименты проводились при постоянном освещении. Длительность экспериментов составляла 6 часов.

Достоверность различия между опытом и контролем во всех проведенных экспериментах оценивалась непараметрическим критерием Манна-Уитни в программе STATISTICA 6.0.

2.3.3. Оценка вертикального распределения *Gammarus lacustris* в пелагиали озера

Для оценки вертикального распределения *G. lacustris* в пелагиали озера пробы отбирали вертикальным тралом послойно с глубины до поверхности с интервалом 4 метра (последовательно облавливались слои 0-4 м, 0-8 м, 0-12 м, 0-16 м) в 2003 году и с интервалом 3 метра (последовательно облавливались слои 0-3 м, 0-6 м, 0-9 м, 0-12 м) в 2004 году. Весь объем отфильтровывали через сеть с размером ячеек 75 мкм и концентрировали в пробе объемом 50 мл. Пробы фиксировали 70% спиртом. Пробы просчитывали под световым бинокуляром при увеличении $\times 32$.

Сырую массу тела *G. lacustris* в 2003 г. подсчитывали по уравнению: $W = 0.086 \cdot l^{2.13}$, где, W – сырая масса (мг), l – абсолютная длина тела (мм) (Емельянова, 2003). В 2004 г. каждый экземпляр *G. lacustris* высушивали от избытка влаги на фильтровальной бумаге, после чего каждую пробу взвешивали на электронных весах Acculab VI-200.

Глава 3. Химические взаимодействия между бокоплавом *Gammarus lacustris* и веслоногим рачком *Arctodiaptomus salinus*

3.1. Исследование наличия химических коммуникаций между *Gammarus lacustris* и *Arctodiaptomus salinus*

В экспериментах, проведенных при освещении, практически все протестированные воздействия оказали значимое влияние на вертикальное распределение *A. salinus*, что свидетельствует о наличии химических коммуникаций между *G. lacustris* и *A. salinus* (табл. 1).

Как при освещении, так и в темноте, *A. salinus* реагирует на присутствие «объема» с *G. lacustris* внизу подъемом в верхние слои сосуда. Известно, что копеподы очень чувствительны к гидродинамическим возмущениям. Можно предположить, что заключенные в небольшой объем *G. lacustris*, сталкиваясь со стенками сосуда, являются источником гидродинамических возмущений, вызывающих реакцию подъема вверх у копепод. Для проверки этого предположения и был проведен эксперимент с созданием гидродинамических возмущений

вверху экспериментальных сосудов. Однако в наших экспериментах гидродинамические возмущения не повлияли на результаты эксперимента (см. табл.1, опыт В). Несмотря на наличие гидродинамических возмущений вверху, *A. salinus* демонстрировал реакцию ухода вверх от заключенного в объеме из газа *G. lacustris*. Наличие химических взаимодействий между *G.lacustris* и *A. salinus* подтверждается в экспериментах, где в качестве воздействия на *A. salinus* выступают гомогенаты *G. lacustris* и *A. salinus* (см. табл. 1, опыт Г, Д).

Таблица 1.

Непрямые межвидовые взаимодействия между
G. lacustris (Crustacea: Amphipoda) и *A. salinus* (Crustacea: Copepoda)

Обозначение	Эксперименты		Свет	Темнота	P
			Средняя глубина залегания популяции <i>A.salinus</i> ± стандартное отклонение среднего		
А	Опыт – живой <i>G. lacustris</i> (4 особи/«объем») в 5 слое Контроль – нет воздействующего фактора	Опыт Контроль P	2.98 ± 0.16	3.38 ± 0.39	< 0.001 **
			4.08 ± 0.07	3.79 ± 0.03	
Б	Опыт – живой <i>G. lacustris</i> (4 особи/«объем») в 1 слое Контроль – нет воздействующего фактора	Опыт Контроль P	4.05 ± 0.04	4.14 ± 0.06	** **
			4.35 ± 0.03	*	
В	Опыт – живой <i>G. lacustris</i> (4 особи/«объем») в 5 слое + ГДВ в 1 слое Контроль – ГДВ в 1 слое	Опыт Контроль P	2.42 ± 0.06	3.22 ± 0.07	< 0.0001 **
			3.30 ± 0.03	4.01 ± 0.05	
Г	Опыт – гомогенат <i>G. lacustris</i> в 5 слое Контроль – нет воздействующего фактора	Опыт Контроль P	2.07 ± 0.04	4.23 ± 0.03	< 0.0001 **
			3.35 ± 0.05	4.53 ± 0.03	
Д	Опыт – гомогенат <i>A. salinus</i> в 5 слое Контроль – нет воздействующего фактора	Опыт Контроль P	2.41 ± 0.06	3.88 ± 0.10	< 0.0001 **
			3.48 ± 0.06	*	
Е	Опыт – пустые «объемы» в 5 слое Контроль – нет воздействующего фактора	Опыт Контроль P	3.56 ± 0.09	3.96 ± 0.12	< 0.0001 **
			3.60 ± 0.11	4.09 ± 0.25	
Ж	Опыт – живой <i>G. lacustris</i> (4 особи/«объем») в 5 слое Контроль – пустые «объемы» в 5 слое	Опыт Контроль P	3.16 ± 0.09	3.74 ± 0.18	< 0.0001 **
			3.66 ± 0.14	4.14 ± 0.11	
			< 0.0001	< 0.0001	

Примечание: P – уровень значимости, н.д.о – нет достоверного отличия, ГДВ – наличие гидродинамических возмущений, * - данные отсутствуют, ** - контроли не сравнивали, n = 33 - количество измерений (11 измерений в трех повторностях).

Из результатов всех экспериментов, рассмотренных выше, видно, что *A. salinus* реагирует на присутствие «объема» с живым *G. lacustris* внизу подъемом в верхние слои сосуда. Однако, «объемы» в виде стаканчиков из газа могут сами по себе являются дополнительным фактором, способным оказывать влияние на вертикальное распределение копепоид, независимо от того, присутствует в них живой *G. lacustris* или нет. Поэтому дополнительно на дно сосудов в экс-

периментах помещались пустые объемы в виде стаканчиков из газа (см. табл. 1, опыт Е, Ж).

Выявлено, что как при освещении, так и в темноте *A. salinus* реагирует на присутствие «объемов» с живым *G. lacustris* внизу экспериментальных сосудов подъемом в верхние слои (опыт Ж), и не реагирует на присутствие внизу экспериментальных сосудов пустых «объемов» (см. табл. 1, опыт Е).

Концентрация кислорода в экспериментальных сосудах оставалась неизменной в течение всех экспериментов выполненных при освещении.

Необходимо отметить, что при сравнении результатов экспериментов с одинаковыми воздействиями на свету и в темноте зафиксировано достоверное различие в средней глубине залегания *A. salinus*. Последняя в темноте больше, чем при освещении (см. табл. 1, опыт А, В, Г, Д, Е, Ж).

3.2. Характер химической коммуникации между *Arctodiaptomus salinus* и *Gammarus lacustris*

Для выяснения характера химической коммуникации между *G. lacustris* и *A. salinus* (концентрационный, сигнальный, пороговый) была проведена отдельная серия экспериментов (табл. 2).

В экспериментах, проведенных при освещении, все протестированные воздействия оказали значимое влияние на вертикальное распределение *A. salinus*. При помещении на дно опытных сосудов «объемов» с заключенным в них живым *G. lacustris*, копеподы отреагировали поднятием в верхние слои во всех проведенных экспериментах (опыты А-Е). Концентрация кислорода в экспериментальных сосудах оставалась неизменной в опытах А-Г, а в опытах Д-Е концентрация кислорода в нижнем слое опытных сосудов снизилась с 7.4 до 6.4 мг/л (опыт Д) и с 7.4 до 4.8 мг/л (опыт Е) соответственно.

При разной плотности посадки живого *G. lacustris* внизу экспериментальных сосудов *A. salinus* реагирует подъемом в верхние слои. При этом, с увеличением плотности посадки живого бокоплава внизу сосудов от одного до четырех особей/«объем» разница между средними глубинами залегания опытной и контрольной групп *A. salinus* возрастает (рис. 2), но концентрация кислорода остается неизменной. В экспериментах с плотностью посадки живого *G. lacustris* 10 и 20 особей/«объем», разница между средними глубинами залегания опытной и контрольной групп *A. salinus* не увеличивается и практически совпадает с разницей между средними глубинами опытной и контрольной групп *A. salinus* с плотностью посадки живого *G. lacustris* 4 особи/«объем» (рис. 2), хотя при этом в опытных сосудах наблюдается значительное снижение концентрации кислорода в нижнем слое.

Можно предположить, что *A. salinus* способен определять по концентрации химических веществ, продуцированных *G. lacustris*, не только присутствие последнего, но и его изобилие. Так, например, в работе (Van Gool, Ringelberg, 2002) показано, что концентрация кайромонов окуня может вполне коррелировать с биомассой окуня и, таким образом, может сообщить дафнии не только о присутствии окуня, но и о его изобилии.

Таблица 2.

К характеру химических коммуникаций между
G. lacustris и *A. salinus*

Обозначение	Эксперименты		Свет
			Средняя глубина залегания популяции <i>A. salinus</i> ± стандартное отклонение среднего
А	Опыт - живой <i>G. lacustris</i> в 5 слое (1 особь/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт Контроль Р	3.55 ± 0.03
			3.70 ± 0.05
			< 0.0001
Б	Опыт - живой <i>G. lacustris</i> в 5 слое (2 особи/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт Контроль Р	3.80 ± 0.04
			3.98 ± 0.08
			< 0.0001
В	Опыт – живой <i>G. lacustris</i> в 5 слое (3 особи/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт Контроль Р	3.59 ± 0.10
			4.20 ± 0.04
			< 0.0001
Г	Опыт – живой <i>G. lacustris</i> в 5 слое (4 особи/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт Контроль Р	3.69 ± 0.03
			4.45 ± 0.03
			< 0.0001
Д	Опыт – живой <i>G. lacustris</i> в 5 слое (10 особей/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт Контроль Р	3.62 ± 0.06
			4.30 ± 0.06
			< 0.0001
Е	Опыт – живой <i>G. lacustris</i> в 5 слое (20 особей/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт Контроль Р	3.27 ± 0.03
			4.10 ± 0.09
			< 0.0001

Примечание: Р – уровень значимости, ** - контроли не сравнивали, n = 33 - количество измерений (11 измерений в трех повторностях).

Под концентрационным характером взаимодействия понимается такое, когда монотонное изменение воздействующего фактора приводит к монотонному изменению ответа в области значений воздействующего фактора.

Для порогового взаимодействия требуется накопление до определенного существенного – порогового значения воздействующего фактора, приводящее к ответу (не обязательно существенному).

Сигнальное взаимодействие характеризуется существенным (порядки) значением ответа на воздействие при малосущественном изменении от начальных условий воздействующего фактора, и после воздействия этого фактора его дальнейшее увеличение не приводит к изменению ответа (плато).

На рис. 2 прямая (3) и кривая (2) соответствуют концентрационному характеру взаимодействия между *G. lacustris* и *A. salinus*: чем выше плотность посадки живого бокоплава, тем больше разница между средними глубинами залегания опытной и контрольной групп *A. salinus* в экспериментальном сосуде (монотонное изменение).

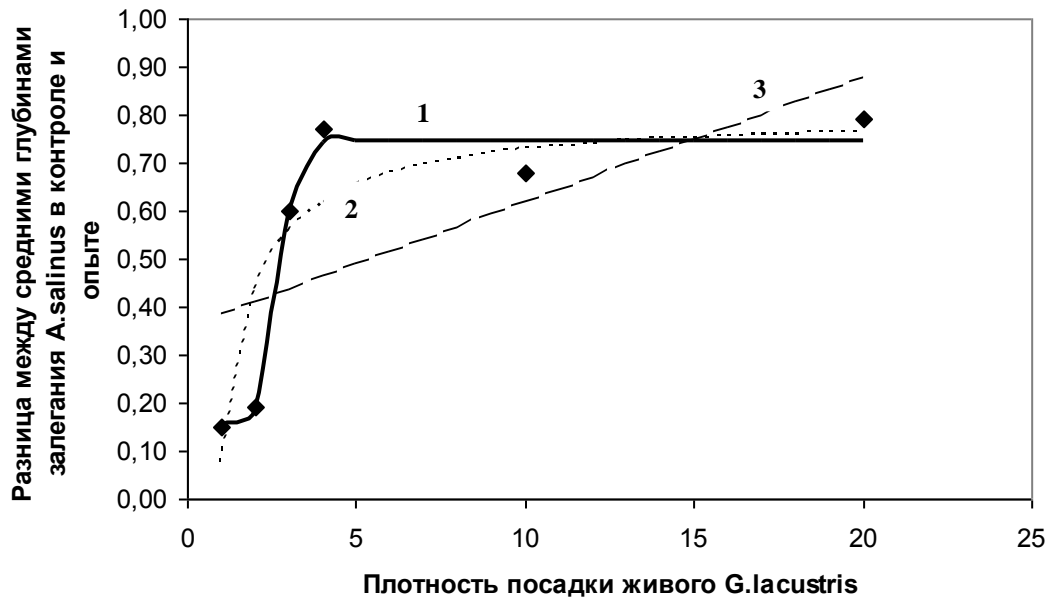


Рис. 2. Зависимость разницы между средними глубинами залегания *A. salinus* в контроле и опыте при освещении от плотности посадки живого *G. lacustris* внизу экспериментальных сосудов.

1) $y=a+b/(1+\exp(-(x-c)/d))$, где $a=0.15$, $b=0.6$, $c=2.71$, $d=0.26$, $r^2=0.98$

2) $y=a+b/x$, где $a=0.8$, $b=-0.73$, $r^2=0.77$

3) $y=a+bx$, где $a=0.36$, $b=0.03$, $r^2=0.43$

Кривая (1) с насыщением (плато) соответствует сигнальному характеру взаимодействий между *G. lacustris* и *A. salinus* и лучше всего аппроксимирует экспериментальные данные (см. ранги регрессий) из приведенных кривых.

Для порогового воздействия-ответа должно происходить существенное накопление (до определенного значения – порога) воздействующего фактора, здесь – количества особей бокоплава внизу сосуда. Например, в работе (Loose, Dawidowicz, 1994) в экспериментах с *Daphnia magna* продемонстрировано наличие изменений в вертикальном распределении рачков под действием продуктов жизнедеятельности планктонофага верховки *Leucaspius delineatus*. С превышением пороговой концентрации содержания хищника в среде (100-500 литров/особь) амплитуда и характер миграций дафний увеличиваются с ростом концентрации продуктов жизнедеятельности хищника. Авторы подчеркивают эту достаточно высокую пороговую концентрацию содержания хищника (100-500 литров/особь) для инициации вертикальных миграций по сравнению, как с крупномасштабными экспериментами, так и природными данными.

Таким образом, результаты экспериментов свидетельствуют в пользу того, что химические коммуникации, существующие между *G. lacustris* и *A. salinus*, носят сигнальный характер.

3.3. Влияние продуктов жизнедеятельности *Gammarus lacustris* на активные вертикальные миграции *Arctodiaptomus salinus*

В проведенных экспериментах зафиксировано достоверное влияние продуктов жизнедеятельности *G. lacustris* на активные вертикальные миграции *A. salinus* в экспериментальных сосудах. Так, при использовании концентрации пищи, соответствующей максимуму хлорофилла в озере, рачки *A. salinus* в опытных сосудах располагаются достоверно выше по сравнению с контролем ($P < 0.0001$).

С увеличением плотности посадки *G. lacustris* при изготовлении воды скоплений средняя глубина залегания популяции *A. salinus* уменьшается - *A. salinus* располагаются выше (рис. 3). Так, при использовании воды, в которой содержалось 30 экземпляров *G. lacustris* на литр, все копеподы располагаются в верхнем слое сосуда – практически у поверхности.

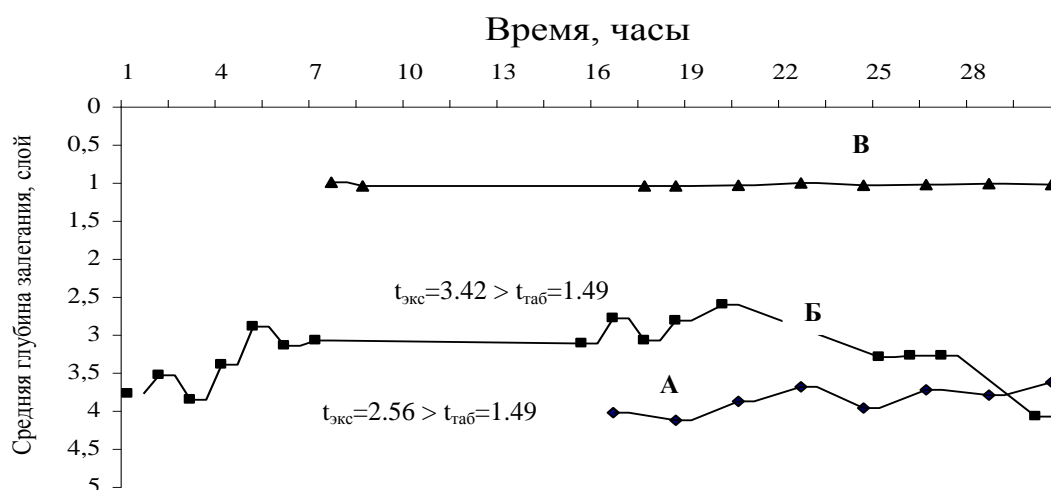


Рис. 3. Влияние плотности посадки *G. lacustris* на вертикальное распределение *A. salinus* в экспериментальных сосудах (концентрация пищи соответствует максимуму хлорофилла в озере) (3 эксперимента).

Плотность посадки при изготовлении воды скоплений *G. lacustris*: А) 10 особей/литр; Б) 20 особей/литр; В) 30 особей/литр.

Таким образом, эти результаты также свидетельствуют в пользу предположения о сигнальном характере взаимодействий между *G. lacustris* и *A. salinus*.

3.4. Проверка на видоспецифичность агентов химической коммуникации, определяющих характер реакции *Arctodiaptomus salinus* на присутствие *Gammarus lacustris*

Для проверки на видоспецифичность агентов (веществ) химической коммуникации, определяющих характер реакции *A. salinus* на присутствие бокоплава *G. lacustris*, был выбран жаброногий рачок *Artemia salina*, обитающий в соленом озере Тус.

A. salina относится к подклассу жаброногих ракообразных. Живет обычно при солености от 40 до 230 ‰, но может встречаться и при более низкой (вплоть до полного опреснения), и при более высокой солености. Основной пищей артемии служит несколько видов микроскопических водорослей, так же, как она, приспособленных к жизни в соленых водоемах, и бактерии грунта (Жизнь животных..., 1988).

В экспериментах, проведенных при освещении, все протестированные воздействия артемии оказали значимое влияние на вертикальное распределение *A. salinus* (табл. 3).

Таблица 3.

Непрямые межвидовые взаимодействия между *A. salinus* (Crustacea: Copepoda) и *A. salina* (Crustacea: Branchiopoda)

Обозначение	Эксперименты	Свет	
		Средняя глубина залегания популяции <i>A. salinus</i> ± стандартное отклонение среднего	
А	Опыт – живая <i>A. salina</i> в 5 слое (1 особь/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт	3.66 ± 0.04
		Контроль Р	3.85 ± 0.07 < 0.0001
Б	Опыт – живая <i>A. salina</i> в 5 слое (2 особи/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт	3.69 ± 0.09
		Контроль Р	4.06 ± 0.04 < 0.0001
В	Опыт – живая <i>A. salina</i> в 5 слое (3 особи/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт	3.27 ± 0.05
		Контроль Р	3.80 ± 0.00 < 0.0001
Г	Опыт – живая <i>A. salina</i> в 5 слое (4 особи/«объем») Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт	4.00 ± 0.03
		Контроль Р	4.42 ± 0.04 < 0.0001
Д	Опыт – гомогенат <i>A. salina</i> (4 особи/«объем») в 5 слое Контроль - нет воздействующего фактора	Опыт	3.00 ± 0.07
		Контроль Р	3.38 ± 0.03 < 0.0001

Примечание: Р – уровень значимости, n = 33 - количество измерений (11 измерений в трех повторностях).

При помещении на дно экспериментальных сосудов объемов с заключенной в них живой *A. salina*, копеподы отреагировали поднятием в верхние слои при разной плотности посадки артемии (см. табл. 3, опыт А-Г). В экспериментах с гомогенатом из *A. salina*, они отреагировали так же, как и в случае помещения на дно опытных сосудов «объемов» с заключенным в них живой *A. salina* (см. табл.3, опыт Д).

Следовательно, результаты экспериментов по изучению химических коммуникаций как между бокоплавом *G. lacustris* и копеподой *A. salinus*, так и между копеподой *A. salinus* и жаброногим рачком *A. salina*, дают основания говорить о том, что химические коммуникационные агенты, определяющие харак-

тер реакции *A. salinus* на присутствие *G. lacustris*, не являются видоспецифичными.

3.5. Вертикальное распределение *Gammarus lacustris* в пелагиали озера Шира в период летней стратификации

Максимум биомассы *G. lacustris* наблюдается в зоне термоклина в течение трех лет. Причем, пик численности *G. lacustris* в металимнионе озера обладает свойством устойчивости (сохраняется за 2003-2005 гг.) и позиционируется на глубине 5-7 м (рис. 4, 5).

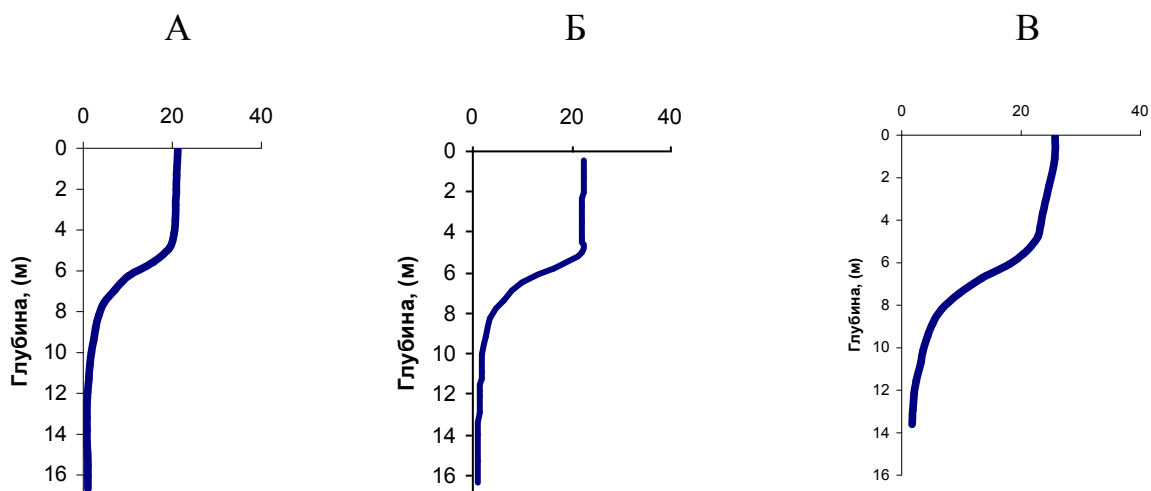


Рис. 4. Вертикальное распределение температуры воды в пелагиали озера Шира в июле по годам: А) 2003 г.; Б) 2004 г.; В) 2005 г.

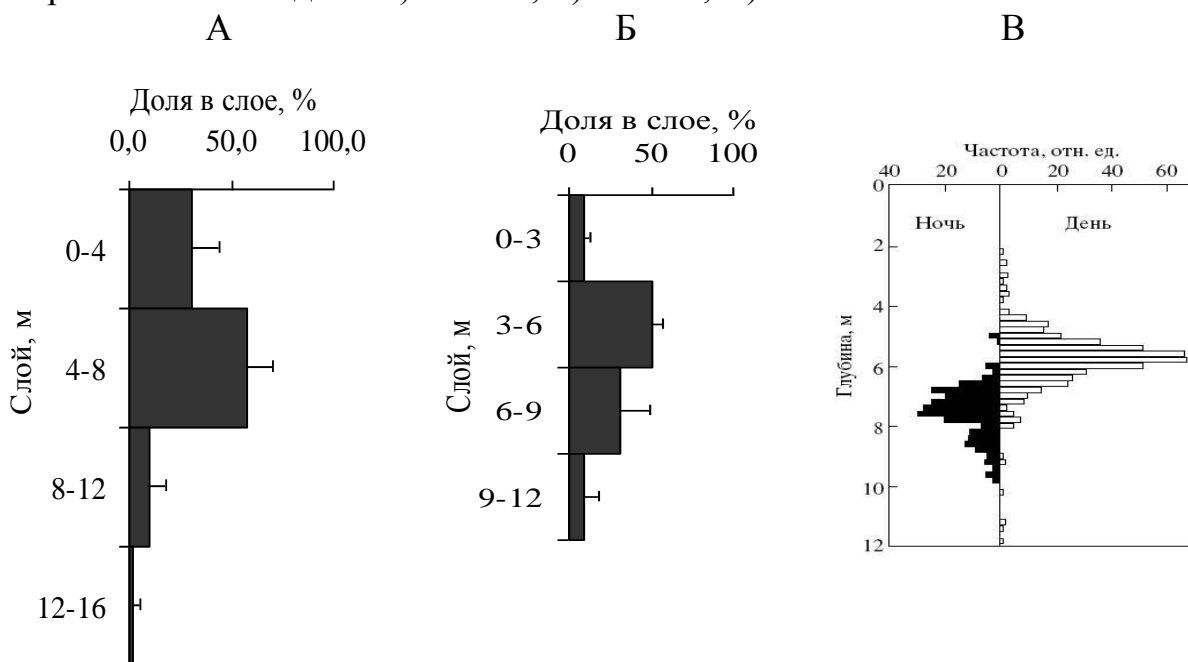


Рис. 5. Вертикальное распределение *G. lacustris* в пелагиали озера Шира в июле по годам: А) 2003 г.; Б) 2004 г.; В) 2005 г. (Толмеев и др., 2006).

3.6. Анализ возможных трофических отношений между бокоплавом *Gammarus lacustris* и веслоногим рачком *Arctodiaptomus salinus*

Традиционно *Gammarus spp.* рассматривают как детритоядного потребителя (Жизнь животных..., 1988; Сафронов, 1993; Yemelyanova et. al., 2002), но в некоторых работах предполагается, что *Gammarus* функционирует и как детритоядное животное, и как хищник, с балансом этих двух ролей, возможно в зависимости от наличия и качества пищи (Wilhelm, Schindler, 1999; Kelly et. al., 2002). Можно предположить, что и в нашем случае характер химических взаимоотношений в озере между *G. lacustris* и *A. salinus* складывается по схеме «хищник – жертва». В пользу данной гипотезы свидетельствуют следующие результаты: а) при изучении влияния продуктов жизнедеятельности бокоплава на активные вертикальные миграции *A. salinus* средняя глубина залегания популяции *A. salinus* уменьшается с увеличением плотности посадки *G. lacustris*, б) в присутствии живого бокоплава *G. lacustris*, помещенного в «объем» из газа, реакция ухода *A. salinus* в верхние слои экспериментальных сосудов выражена сильнее при освещении, чем в темноте, в) характер химических коммуникаций, существующий между *G. lacustris* и *A. salinus* является сигнальным, г) *A. salinus* реагирует на присутствие *G. lacustris* и посредством химических веществ, присутствующих в составе гомогенатов как *G. lacustris*, так и гомогенатов *A. salinus*, поскольку гомогенаты являются аналогом поврежденных рачков в процессе их потребления. Однако устойчивое присутствие гаммаруса в термоклине может свидетельствовать о том, что он трупоед (копрофаг, детритофаг), так как именно в термоклине наблюдаются скопления трупов организмов из эпилимниона, в т.ч. и трупов рачков (Маркевич и др., 1982). С помощью подводной видеосъемки в озере Шира показано, что *G. lacustris* образует в зоне термоклина “живой барьер” на пути осаждающегося сестона (Толмеев и др., 2006). Биофизический и биохимический анализы содержимого кишечника *G. lacustris* показывают, что литоральный *G. lacustris* в озере Шира потребляет прежде всего свежесажженный сестон, находящийся на дне (Gladyshev, et. al., 2000). Тем не менее представляется, что гаммарус может занимать нишу терминального хищника, питаясь в основном трупами организмов из эпилимниона, но возможно и потребляя отдельных рачков, которые могут быть ему доступны, судя по их вертикальному распределению.

Таким образом, результаты работы показывают, что между доминантными видами биоты озера Шира *G. lacustris* и *A. salinus* существуют химические взаимодействия. Как следствие этого, можно утверждать, что в число факторов, определяющих вертикальное распределение *A. salinus*, входят химические коммуникационные агенты (вещества), продуцируемые *G. lacustris* и *A. salinus*.

ВЫВОДЫ

1. Между доминирующими представителями биоты озера Шира *G. lacustris* и *A. salinus* существуют химические коммуникации.
2. Характер химических коммуникаций, существующий между *G. lacustris* и *A. salinus*, является сигнальным.
3. Химические коммуникационные агенты (вещества), продуцируемые *G. lacustris* и *A. salinus*, являются фактором, определяющим вертикальное распределение *A. salinus* в экспериментах, и могут являться одним из факторов, определяющих вертикальное распределение *A. salinus* озере Шира.
4. Химические коммуникационные агенты, определяющие характер реакции *A. salinus* на присутствие *G. lacustris*, не являются видоспецифичными.
5. В пелагиали озера Шира в летний период пик численности у *G. lacustris* находится в металимнионе, на глубине 5-7 м и обладает свойством устойчивости.

Список публикаций по теме диссертации:

1. Губанов М.В. Влияние продуктов жизнедеятельности хищника *Gammarus lacustris* на вертикальное распределение его жертвы *Arctodiaptomus salinus* / М.В. Губанов, Е.С. Задереев // Материалы III Южно-Сибирской региональной научной конференции студентов и молодых ученых. - Абакан. 1999. - С. 67.
2. Губанов М.В. Влияние продуктов жизнедеятельности хищника *Gammarus lacustris* на вертикальное распределение его жертвы *Arctodiaptomus salinus* / М.В. Губанов // Материалы XXXVIII международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс». - Новосибирск. 2000. - С. 61-62.
3. Zadereev Y.S. The effect of chemicals released by *Gammarus lacustris* on the depth distribution of *Arctodiaptomus salinus* in laboratory conditions / Y.S. Zadereev, M.V. Gubanov // Aquatic Ecology. 2002. № 36. - P. 257-260.
4. Gubanov M.V. Chemical interactions in zooplankton Shira lake: why *Arctodiaptomus salinus* escape from *Gammarus lacustris*? / M.V. Gubanov, Y.S. Zadereev, A.P. Tolomeyev // XXIX Congress «Internationals Association of Theoretical and Applied Limnology» – Lahti. 2004. - С. 211.
5. Губанов М.В. Исследование в лабораторных условиях межвидовых взаимодействий доминантных видов зоопланктона озера Шира *Gammarus lacustris* и *Arctodiaptomus salinus* / М.В. Губанов, Е.С. Задереев // Материалы XII молодежной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии». - Сыктывкар. 2005. - С. 63-64.
6. Губанов М.В. Исследование нетрофических взаимодействий между доминантными видами зоопланктона озера Шира *Gammarus lacustris* и *Arctodiaptomus salinus* / М.В. Губанов // Материалы XLIII международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс». - Новосибирск. 2005. - С. 141-142.
7. Губанов М.В. Исследование химических коммуникаций у доминантных видов биоты солоноватого озера Шира (Хакасия) в лабораторных условиях / М.В. Губанов // Электронный журнал “Исследовано в России”, 241, - С. 2472-2479, 2005. <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2005/241.pdf>

8. Губанов М.В. Исследование в лабораторных условиях межвидовых взаимодействий доминантных представителей биоты озера Шира *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) и *Arctodiaptomus salinus* (Crustacea: Copepoda) / М.В. Губанов // Вестник КГУ. - 2005. - № 5. - С. 129 - 136.