

УДК 574.55

## Роль консументов в динамике пищевых цепей и функционировании водных экосистем

**С.М. Голубков\***

*Зоологический институт РАН,  
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1*

Received 18.10.2012, received in revised form 04.07.2013, accepted 24.08.2013

*Приведен обзор исследований роли консументов в формировании структуры и функционировании экосистем. Рассмотрено влияние рыб и других позвоночных хищников на структуру и продуктивность сообществ зоопланктона и зообентоса, влияние планктонных и донных животных на сообщества фитопланктона и фитообращаний, а также роль консументов в микробном сообществе водоемов. Обсуждены современные достижения в применении биоманипуляции пищевыми цепями в экосистемах для борьбы с эвтрофированием водоемов. Показано, что пресс консументов может оказывать существенное влияние на биологическое разнообразие, структуру, динамику и продуктивность более низких трофических уровней, а также продуктивность и круговорот веществ в экосистеме в целом. Метод биоманипуляции рекомендован к практическому применению как сравнительно дешевый дополнительный метод для улучшения качества воды в водоемах.*

*Ключевые слова: динамика пищевых цепей, водные экосистемы, консументы, продуценты, биоманипуляция пищевыми цепями водоемов.*

### **Введение**

Исследования роли консументов в формировании структуры и функционировании экосистем водоемов интенсивно ведутся в течение последних нескольких десятилетий. Теоретической основой этого направления служат представления о «контроле сверху» трофической пирамиды (top-down control), согласно которым численность и биомасса организмов определенного трофического уровня определяются не только ко-

личеством доступных ресурсов (bottom-up control), но также прессом организмов последующего трофического уровня (McQueen et al., 1986).

За прошедшие 50 лет в этой области знаний накоплен обширный фактический материал, предложены новые концепции динамики водных экологических систем и разработаны оригинальные стратегии управления качеством воды в водоемах. Цель настоящего обзора – подвести некоторые

итоги развития этого направления гидробиологической науки.

### **Влияние рыб на сообщества зоопланктона и зообентоса**

Одной из первых работ, продемонстрировавших значительное влияние рыб на сообщества беспозвоночных животных, была работа Хрбачека (Hrbáček, 1962). Изучая зоопланктон безрыбных и зарыбляемых прудов, он обнаружил, что в первых доминируют крупные клadoцеры *Daphnia pulex*, в то время как в зарыбляемых прудах зоопланктон представлен мелкими видами ракообразных. В дальнейшем этот результат был многократно подтвержден, а в работе Брукса и Додсона (Brooks, Dodson, 1965) сформулирована гипотеза «размерной эффективности», согласно которой размер тела является важной характеристикой, определяющей численность различных видов в зоопланктоне. В отсутствие рыб-планктофагов крупный зоопланктон монополизует имеющиеся ресурсы, а мелкие виды элиминируются из состава сообщества. В присутствии рыб крупные виды зоопланктона исчезают из состава сообщества и освобождают ресурсы для более мелких видов.

К крупным видам зоопланктона с дефинитивными размерами тела  $\geq 2$  мм относятся крупные дафнии, крупные копеподы, брахиоподы, беспозвоночные хищники, например планктонные личинки комаров *Chaoborus*, и т.д. Крупный зоопланктон очень чувствителен к прессу позвоночных хищников: рыб, саламандр и некоторых видов птиц (Morin, 1987; Gliwicz, 2003), так как эти планктофаги в своем пищевом поведении в основном полагаются на зрительную рецепцию, а зоопланктон находится на нижней границе их размерной избирательности. Чем крупнее организм зоопланктона, тем он заметнее для

позвоночных хищников и эффективнее потребляется ими. Очень чувствительны к их прессу беспозвоночные хищники, например личинки комаров *Chaoborus* (Крылов и др., 1993). К мелким представителям зоопланктона с дефинитивными размерами тела  $< 2$  мм относятся мелкие клadoцеры (босмины, мелкие дафнии), мелкие копеподы, коловратки. Размеры этих животных меньше нижнего предела предпочитаемого размера потребляемых рыбами жертв, поэтому в присутствии рыб их смертность ниже, чем у крупного зоопланктона, который интенсивно выедается рыбами. С другой стороны, согласно гипотезе «размерной эффективности» при слабом прессе рыб или его отсутствии крупные виды зоопланктона вытесняют мелкие виды. Причин для этого несколько (Gliwicz, 2003). Во-первых, крупные виды способны расти при более низких концентрациях пищи по сравнению с мелкими, так как они имеют более низкие величины критической концентрации пищи, при которых их популяции способны к увеличению своей численности. Во-вторых, крупные животные имеют более низкие пищевые потребности из-за более низкой интенсивности обмена веществ по сравнению с мелкими. В-третьих, крупные виды имеют более широкий размерный диапазон потребляемых частиц и, следовательно, в меньшей степени зависят от колебаний численности отдельных видов фитопланктона.

Благодаря своей способности подавлять популяции крупных видов зоопланктона, более сильных конкурентов по сравнению с мелкими видами рыбы могут выступать в роли «ключевого хищника/потребителя» (key-stone predator). Эффект «ключевого хищника/потребителя» играет важную роль в поддержании структуры и потоков энергии в водных экосистемах (Paine, 1966). Он состоит в подавляющем воздействии хищника на вид

жертв, который имеет конкурентное преимущество перед другими видами в сообществе. В результате этого воздействия «ключевой хищник/потребитель» тормозит процесс конкурентного вытеснения и позволяет нескольким видам занимать близкие экологические ниши. Снижение его пресса приводит к вытеснению слабых в конкурентном отношении видов. Если «ключевой хищник/потребитель» относится к верхним трофическим уровням, то его исчезновение из состава сообщества может привести к редуцированию целых пищевых цепей, упрощению структуры пищевых связей и снижению видового богатства или выравниванию сообществ.

В качестве иллюстрации значения ключевого хищника можно привести результаты исследований на оз. Митчел (США). В пелагическом сообществе этого озера существуют две основные пищевые цепи (Kerfoot, 1987). Первая цепь идет от мелких пищевых частиц (детрита, бактерий, водорослей) к дафнии и затем к рыбе. Вторая – от тех же частиц к коловраткам и мелким кладоцерам, далее к беспозвоночному хищнику (*Mesocyclops*) и затем к рыбе. Было показано, что дафнии успешно конкурируют с мелкими кладоцерами и коловратками за съедобные виды фитопланктона. При этом рыбы более эффективно потребляли более успешных конкурентов – дафний. При увеличении количества рыб плотность дафний быстро уменьшалась, что приводило к увеличению биомассы съедобных видов водорослей и возрастанию численности популяций коловраток и мелких кладоцер и далее популяции циклопов, которые, в свою очередь, потреблялись рыбой. При низком прессе рыб (ключевого хищника/потребителя) основной поток энергии был направлен от водорослей и бактерий к рыбе через популяцию дафний. При этом на дафнию приходилось 90 % биомассы рачкового зоопланктона. Таким обра-

зом, при низкой численности рыб (ключевого хищника/потребителя) в озере резко доминировала первая пищевая цепь, а при высокой – вторая. При умеренном прессе рыб в озере одинаково эффективно функционировали обе трофические цепи, разнообразие планктонного сообщества было максимальным.

В присутствии рыб крупные виды зоопланктона вырабатывают различные приспособления для уменьшения эффективности их пресса, например совершают вертикальные миграции, при которых они в дневное время мигрируют в нижние слои воды, куда свет не достигает и где они становятся невидимыми для рыб, а в ночное время поднимаются в верхние трофогенные слои для питания. Это помогает им избегать планктофагов и поддерживать высокую плотность популяции даже при высокой численности рыб в водоеме. Однако вертикальные перемещения требуют затрат энергии, а при погружении за пределы эвфотной зоны зоопланктеры оказываются в слоях, бедных пищей, что снижает скорость воспроизводства их популяций (Dawidowicz, Loose, 1992).

При вертикальных миграциях зоопланктона происходит перенос вещества и энергии между поверхностными и придонными слоями воды в водоеме. Крупные фильтраторы, совершая вертикальные миграции, ночью потребляют водоросли в эпилимнионе, а днем экскретируют биогенные вещества и выделяют неусвоенную пищу в гипolimнионе (Wright, Shapiro, 1984).

Таким образом, рыбы-планктофаги могут быть важным регулятором структуры и интенсивности потоков энергии в пелагиали водоемов, включая изменения в обмене веществом и энергией между поверхностными и придонными слоями водоема.

Трофические взаимоотношения между донными животными и рыбами также до-

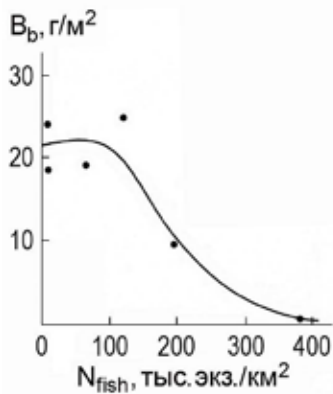


Рис. 1. Зависимость биомассы зообентоса (г/м<sup>2</sup>) на литорали оз. Большой и Малый Окуенок от численности рыб (тыс. экз./км<sup>2</sup>) в водоеме (Голубков, 1997)

статочны напряженны. Исследования показали значительное уменьшение численности и биомассы зообентоса при увеличении пресса рыб (Lellák, 1978; Post, Cucin, 1984; Голубков и др., 1993 и др.) и влияние различной плотности рыб-бентофагов на продуктивность и структуру зообентоса в озерах. На рис. 1 приведена зависимость средней за июль-август биомассы зообентоса в оз. Большой и Малый Окуенок (Ленинградская обл.) от численности рыб в этих водоемах. Эти озера были искусственно обезрыблены и периодически зарыблялись в начале вегетационного сезона молодью карпа. В конце сезона карпов вылавливали. Как видно из рис. 1, биомасса макробентоса была связана обратной зависимостью с конечной численностью рыб в водоеме. Причем величина элиминации донных животных в основном определялась выеданием молодью карпа (Голубков и др., 1993).

В бентосе оз. Большой и Малый Окуенок при низкой численности рыб возрастало значение крупного зообентоса: пиявок, личинок стрекоз, ручейников, вислокрылок, изопод *Asellus aquaticus*. В оз. Малый Окуенок в отсутствие рыб биомасса беспозвоночных хищников (пиявок) составляла до 40 % от

общей биомассы зообентоса. Их было много на песчаной литорали, свободной от высшей водной растительности (Голубков и др., 1993). При сильном прессе рыб пиявки встречались лишь в зарослях макрофитов.

Рыбы потребляют жертв значительно больших размеров по сравнению с беспозвоночными хищниками. Увеличение пресса рыб приводит к уменьшению средней массы тела донных животных. Это связано с тем, что в питании большинства бентоядных рыб (и других позвоночных хищников) хорошо выражена размерная избирательность, при которой избирательно потребляется крупный зообентос (Mittelbach, 1988; Persson, Greenberg, 1990). Например, размерная избирательность хорошо выражена в питании окуня, который при поиске пищи почти исключительно полагается на зрительную рецепцию жертв (Persson, Greenberg, 1990). Повышение пресса рыб приводит к увеличению смертности крупных видов зообентоса и, соответственно, к сдвигу средних размеров донных животных к нижнему пределу размеров потребляемых рыбами жертв, при этом средняя масса тела организмов зообентоса и в особенности средняя масса тела крупных животных, таких как Hirudinea, Bivalvia, Trichoptera, Odonata, может уменьшиться в несколько раз (Crowder, Cooper, 1982; Post, Cucin, 1984; Mittelbach, 1988). Напротив, снятие пресса рыб приводит к увеличению размеров зообентоса (Petridis, 1990; Diehl, 1992; Голубков и др., 1993; Голубков, 2000а).

Крупные и подвижные донные животные гораздо более чувствительны к прессу рыб и других позвоночных хищников по сравнению с малоподвижными видами (Rask, Hiisivuori, 1985; Nemjo, 1990; Parker, 1993). Особенно чувствительны к их прессу нектонные формы: водные клопы Notonectidae и Corixidae, жуки Dytiscidae, Chaoboridae (Diptera) (Cook,

Streams, 1984; Evans, 1989). Конституциональная защищенность, например домики у личинок ручейников, повышает выживаемость донных животных при сильном прессе рыб (Otto, Svensson, 1980).

С повышением пространственной неоднородности биотопов, например плотности зарослей макрофитов, эффективность пищевого поведения рыб значительно снижается и, соответственно, уменьшается их влияние на донных животных (Gilinsky, 1984; Diehl, 1992). Поэтому уязвимость зообентоса по отношению к рыбам зависит от способности представителей различных таксонов активно использовать естественные убежища. Присутствие рыб может изменять поведение животных, заставляя их больше времени проводить в укрытиях, недоступных рыбам (Kohler, McPeck, 1989; Macchinsi, Baker, 1992), или на субстратах, цвет которых делает их менее заметными для рыб (Feltmate, Williams, 1989). Пресс рыб также может изменять суточную активность их жертв, заставляя донных животных в дневное время, когда они наиболее заметны для хищников, оставаться в укрытиях (на нижних поверхностях камней, коряг и т. д.). В ночное время эти животные выползают на «открытые» для рыб участки субстрата с лучшими пищевыми условиями (Culp et al., 1991; Feltmate et al., 1992), что сходно с суточными вертикальными миграциями зоопланктона.

Низкая численность рыб в водоеме часто приводит к монополизации ресурсов литорали немногими нехищными видами зообентоса. Такими животными могут быть изоподы, амфиподы, моллюски, личинки поленок и ручейников (Post, Cucin, 1984; Luecke, 1993; Голубков, 2000). Пресс рыб-бентофагов подавляет развитие популяций этих животных. Следовательно, рыб-бентофагов, как и планктофагов, можно рассматривать как

«ключевых хищников», предотвращающих монополизацию ресурсов немногими видами организмов и тем самым способствующих поддержанию высокого видового разнообразия и сложной структуры потоков энергии в сообществах животных.

Прекращение прессы рыб также приводит к резкому увеличению роли в зообентосе крупных беспозвоночных хищников: личинок стрекоз (Crowder, Cooper, 1982), вислокрылок (Diehl, 1992), пиявок (Голубков и др., 1993), водных клопов (Pajunen, 1990), водных жуков Dytiscidae (Henrikson, Oscarson, 1978; Evans, 1989). В безрыбных водоемах их популяции активно колонизируют пелагические и донные биотопы, достигая там высокой численности. Интродукция рыбы в эти водоёмы уменьшает плотность этих хищников на 1–2 порядка величин (Evans, 1989).

Рыбы влияют на сукцессию сообществ зообентоса (Голубков, 1997, 2000а, 2000б). Развитие сообществ донных животных в пресных водах начинается с заселения субстрата видами, способными к быстрому расселению и обладающими высокой скоростью увеличения численности популяции. Амфибиотические насекомые как животные, имеющие воздушную стадию развития и способные благодаря этому к расселению на большие расстояния, играют важную роль в процессе заселения ранее не колонизированного субстрата. Среди насекомых к животным, быстро заселяющим биотопы, относятся виды с поливольтинным жизненным циклом, имеющие несколько генераций в течение сезона, такие как многие виды хирономид. У этих видов на протяжении большей части вегетационного сезона наблюдается вылет имаго. В результате эти насекомые способны в любой момент начать колонизацию новых биотопов (Голубков, 2000а). Помимо способности к быстрому расселению ранние иммигранты обладают

Таблица 1. Состав и функциональные характеристики сообществ зообентоса на различных стадиях сукцессии (Голубков, 2000а)

| Стадия сукцессии | Состав макрозообентоса                                                                                                                                                 | Функциональные характеристики                    |
|------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|
| Ранняя           | Преобладание ранних видов иммигрантов: поливольтинных видов насекомых с постоянным пополнением популяции                                                               | $P_c/R_c > 0.5$<br>$K_2 > 0.3$                   |
| Средняя          | Развитие популяций крупных моновольтинных и семивольтинных видов хищных и нехищных насекомых и других представителей зообентоса с относительно крупными размерами тела | $0.1 < P_c/R_c \leq 0.5$<br>$0.1 < K_2 \leq 0.3$ |
| Поздняя          | Резкое доминирование популяций отдельных видов хищного или всеядного зообентоса                                                                                        | $P_c/R_c \leq 0.1$<br>$K_2 \leq 0.1$             |

Примечание:  $K_2$  – коэффициент использования усвоенной пищи на рост сообщества зообентоса ( $K_2 = P_c / (P_c + R_c)$ ),  $P_c$  – продукция сообщества зообентоса ( $P_c = (P_{нх} + P_x) - C_x$ , где  $P_{нх}$  – продукция нехищных животных,  $P_x$  – продукция хищных животных,  $C_x$  – рацион хищных животных),  $R_c$  – суммарные траты на обмен донных животных.

коротким жизненным циклом и высокими Р/В-коэффициентами (табл. 1). Дальнейшее развитие сообществ зообентоса связано с появлением и увеличением доли крупных форм зообентоса, а также беспозвоночных хищников. Увеличение значения хищников в сообществах донных животных можно рассматривать как один из критериев их зрелости. Крупный зообентос имеет гораздо более низкие Р/В-коэффициенты по сравнению с ранними иммигрантами. Однако он способен постепенно вытеснять ранних поселенцев из уже занятых ими биотопов (Голубков, 1997, 2000а).

Механизмы вытеснения ранних иммигрантов более поздними могут быть различными. Так, беспозвоночные хищники потребляют в основном относительно мелких животных. Поэтому заселение ими биотопов усиливает пресс на мелких ранних иммигрантов и тем самым способствует вселению в биотопы более крупных поздних иммигрантов. Крупные нехищные беспозвоночные способны вытеснять ранних мелких иммигрантов благодаря факультативному хищничеству (Голубков, 1997, 2000а). Так, крупные виды ручейников, изопод и даже брюхоногих моллюсков способны потреблять мелких жи-

вотных (Bovbjerg, 1968; Soszka, 1975; Bechara et al., 1992). Кроме того, крупные виды способны вытеснять мелких за счет территориального поведения, а их пищевая активность разрушает микробиотопы мелких соскребаателей и снижает общее количество пищевых ресурсов (McAuliffe, 1984).

Пресс рыб тормозит сукцессию зообентоса. Он поддерживает доминирование мелких животных, которые относятся к ранним иммигрантам. Развитие популяций подвижных и относительно крупных видов нехищного макрозообентоса, крупного хищного макрозообентоса и нектона, доминирующих на поздних стадиях экологической сукцессии, подавляется. Животные, которых можно отнести к поздним иммигрантам, доминируют в безрыбных водоемах. После заселения водоемов рыбами их численность резко снижается и в сообществе зообентоса начинают доминировать виды, которых можно отнести к ранним иммигрантам. Например, после заполнения Симферопольского водохранилища весной 1955 г., когда рыбы в нём еще не было, в прибрежье быстро развились популяции водных насекомых: личинки хирономид, кулицид, стрекоз, поденок, водных жуков и клопов (Мельников, Лувянов, 1958). К концу лета

биомасса зообентоса в прибрежье составляла 19–22 г/м<sup>2</sup>. Осенью после вселения в водохранилище рыб биомасса зообентоса за несколько недель снизилась до 0,25–1,1 г/м<sup>2</sup>. Все водные насекомые, за исключением личинок хирономид, исчезли.

Таким образом, выступая в роли «ключевого хищника/потребителя», рыбы снижают доминирование в сообществах беспозвоночных животных наиболее успешных конкурентов – крупных видов зообентоса, тем самым блокируя переход сообщества на позднюю стадию сукцессии. В настоящее время безрыбные водоемы достаточно редки. Напротив, в мезозое такие водоемы были широко распространены, что дало возможность в полной мере проявиться тенденциям в развитии приспособлений, характерных для поздних стадий развития сообществ донных животных.

Сравнение жизненных форм водных насекомых в водоемах мезозоя и кайнозоя показывает, что общие направления эволюционных преобразований водных насекомых в эти геологические эры существенно различались. Различия, прежде всего, касались активного освоения водными насекомыми в юрский и раннемеловой периоды ресурсов пелагиали водоемов и появления в связи с этим в различных группах насекомых приспособлений к активному плаванию и парению в толще воды (Жерихин, 1978). Напротив, в палеогене основным направлением эволюционных преобразований становится выработка приспособлений к донному образу жизни.

Массовое развитие пелагических нектонных форм насекомых в континентальных водоемах мезозоя было возможно благодаря слабому развитию в них ихтиофауны. В палеогене это направление эволюции насекомых оказалось почти закрытым из-за распространения в озерах пелагических видов

рыб, что определило дальнейшее развитие у насекомых приспособлений к донному образу жизни. С развитием в озерах в конце палеогена высшей водной растительности, создавшей убежища от рыб, тенденции к освоению насекомыми донных лицензий и лицензий экосистем в толще воды почти уравнились (Голубков, 2000а, 2000б). Следовательно, пресс рыб является не только важным экологическим фактором, влияющим на состав населения, структуру и интенсивность потоков в пелагиали и бентали водоемов, но и важным фактором эволюции обитающих в них животных.

### **Влияние консументов на сообщества продуцентов**

Интенсивная эксплуатация пищевых ресурсов может приводить к снижению биомассы и продуктивности фитообрастаний и фитопланктона (Golubkov, Anokhina, 1992; Gliwicz, 2003 и др.). Следовательно, для оценки продуктивности системы продуценты – консументы необходимо учитывать воздействие, которое могут оказывать консументы на структурные и функциональные характеристики сообщества продуцентов.

Зоопланктон в озерах умеренной зоны оказывает важное воздействие на сообщество фитопланктона, которое наряду с меняющимися условиями среды является важной движущей силой закономерной динамики всего планктонного сообщества, которую принято называть *сезонной сукцессией* планктона. Модель сезонной сукцессии была предложена международной группой экспертов (Plankton Ecology Group: PEG). Полное описание этой модели содержит 24 последовательные стадии (Sommer et al., 1986), но в краткой форме оно сводится к следующему. В начале весны благодаря высокому содержанию в водоеме накопившихся за зиму минеральных форм

биогенных веществ и увеличению количества света происходит быстрый рост популяций относительно мелких, быстро растущих форм водорослей, что приводит к весенней вспышке («цветению») фитопланктона. В этот период пресс зоопланктона на фитопланктон невелик, так как популяции зоопланктона гораздо медленнее наращивают свою численность, чем фитопланктон, что способствует быстрому нарастанию биомассы последнего. Однако постепенно благодаря хорошим пищевым условиям численность и пресс зоопланктона на фитопланктон многократно возрастают. В результате плотность фитопланктона в течение короткого промежутка времени (нескольких дней) резко падает. Планктонное сообщество переходит к следующей стадии: «фазе прозрачной воды» (clear-water phase), которая длится примерно от одной недели до месяца. Эта стадия характеризуется очень низкой биомассой фитопланктона, многократным возрастанием прозрачности воды и накоплением минеральных форм биогеохимических элементов. Движущей силой этого перехода оказывается пищевая активность зоопланктона, рацион которого в конце первой стадии значительно превышает продукцию планктонных продуцентов, что приводит к резкому падению численности их популяций (Lampert et al., 1986; Sommer et al., 1986).

Вслед за «фазой прозрачной воды» планктонное сообщество через несколько промежуточных стадий переходит к стадии летнего планктона. На этой стадии развитие зоопланктона зависит не только от пищевых условий, но и от выедания хищными беспозвоночными и рыбами, чей пресс на зоопланктон благодаря повышению температуры воды и появлению молодежи заметно возрастает. В результате пресс зоопланктона на фитопланктон снижается. Состав сообщества продуцентов становится более разнообразным. Из-за уме-

ренного пресса зоопланктона конкурентное преимущество получают несъедобные медленно развивающиеся виды: колониальные формы или формы с острыми шипами. Мелкие съедобные виды занимают второстепенное место.

Таким образом, интенсивность пресса зоопланктона на фитопланктон является важным фактором, определяющим продуктивность и состав сообщества планктонных продуцентов. В ходе сезонной сукцессии наблюдается закономерная смена весеннего планктона с преобладанием мелких продуцентов и консументов с высокой скоростью оборота биомассы (мелких быстро растущих видов водорослей, инфузорий и коловраток) на летний планктон с преобладанием крупных организмов (крупных и колониальных видов водорослей и рачкового зоопланктона) (Sommer et al., 1986; Padisák, 2003). Трофодинамическим следствием этой сукцессии служит переход от весеннего сообщества с одним-двумя трофическими уровнями к летнему сообществу с двумя-тремя уровнями (Straile, 2005), а также от высокой весенней продуктивности к более низкой летней.

Следует отметить, что крупные донные фильтраторы также могут снижать биомассу и продуктивность фитопланктона. К таким фильтраторам относятся, например, двустворчатые моллюски рода *Dreissena*, которые вследствие высокой плотности поселений и фильтрационной активности способны значительно снижать первичную продукцию водоемов (Голубков, 2004).

Пищевая активность донных животных также оказывает существенное влияние на развитие сообщества эпифитных водорослей. Развитие фитообрастаний начинается с формирования однослойного сообщества с последующим переходом к многослойному эпифитному мату (McCormick, Stevenson,



1991). При многослойном сообществе плотно прикрепленные и стелящиеся по поверхности субстрата виды водорослей, которые доминируют на ранних стадиях сукцессии за счет своей способности быстро колонизировать субстрат, оказываются лимитированными биогенными веществами и светом. В этих условиях конкурентное преимущество получают виды, талломы которых приподнимаются над поверхностью субстрата, проникая в верхние слои эпифитонного мата. К ним, в частности, относятся виды диатомовых водорослей, способные образовывать длинные слизистые «ножки». Если скорость течения воды над поверхностью мата невелика, то его поверхность покрывается оседающими планктонными формами, образующими рыхлый верхний слой мата. На поздних стадиях сукцессии доминируют длинные нитчатые водоросли, выступающие над поверхностью эпифитонного мата (Fisher et al., 1982; McCormic, Stevenson, 1991).

Донные соскребаатели (личинки амфибиотических насекомых, брюхоногие моллюски) способны тормозить сукцессию сообщества перифитона, так как в процессе питания ими легче потребляются слабо прикрепленные виды водорослей, занимающие верхние слои перифитонного мата (Hill, Knight, 1987; Golubkov, Anokhina, 1992; Голубков, 2000). Ими также легко потребляются виды, значительно выступающие над поверхностью субстрата: нитчатые водоросли и водоросли со слизистыми «ножками». Все эти виды преобладают на поздних стадиях развития перифитонного мата. Напротив, виды, доминирующие в сообществе перифитона на ранних стадиях экологической сукцессии, благодаря их способности плотно прикрепляться к субстрату оказываются относительно устойчивы к выеданию, поэтому высокий пресс соскребаателей тормозит сукцессию перифитона или

даже «возвращает» сообщество на более раннюю стадию развития.

Умеренный пресс соскребаателей стимулирует продукцию фитообрастаний, что создает лучшие пищевые условия для животных и способствует увеличению их скорости роста (Lamberti et al., 1987; Hill, Knight, 1987; Jacoby, 1987; Голубков, 2000a). Это происходит за счет: (1) уменьшения самозатенения и снижения конкуренции за биогенные элементы из-за уменьшения толщины водорослевого мата благодаря выеданию животными его поверхностных слоев; (2) ускорения регенерации биогенных элементов в результате разрыва некоторых водорослей при питании соскребаателей или за счет экскреции их животными; (3) замедления процессов «старения» сообщества водорослей в результате выедания животными мертвых или стареющих водорослей.

Таким образом, пресс консументов может оказывать существенное влияние на структуру, динамику и продуктивность сообществ фитопланктона и фитоперифитона. При умеренном прессе консументы могут выступать в роли пищевых «ключевых потребителей (хищников)», препятствуя вытеснению медленно растущих, но плохо потребляемых видов водорослей более быстро растущими, но съедобными видами, что способствует поддержанию высокого биологического разнообразия сообществ и улучшению пищевых условий для самих потребителей.

### **Влияние консументов и вирусов на состав и продуктивность микробиальных сообществ**

Экология водных микробиальных сообществ – одно из наиболее быстро развивающихся направлений в гидробиологии последних десятилетий. Это связано с появлением в 1970–80-х гг. новых методов исследований,

которые позволили по-новому взглянуть на роль микроорганизмов в трофических цепях водоемов и привели к созданию и развитию концепции «микробальной петли» в пастбищной цепи водоемов (Azam et al., 1983; Бульон, 2002 и др.). В ней подчеркивается важная роль микроорганизмов в использовании энергии растворенных органических веществ, образовавшихся в результате автотрофных и гетеротрофных процессов, и возвращения её в пищевые цепи водных экосистем. «Микробальная петля» представляет собой сложно организованное сообщество, которое включает микроорганизмы и вирусы, объединенное в единую систему сложными трофическими и другими взаимодействиями.

Во многих водоемах через микробальную трофическую сеть проходит основная часть потока энергии в экосистеме. Большая часть неиспользованных в «классической» (макро)цепи органических веществ (внеклеточная продукция фитопланктона, не потребленная и не ассимилированная многоклеточными животными пища и пр.) переходит в растворенные органические вещества (РОВ) и в дальнейшем используется микробальным сообществом. Центральное место в этом сообществе занимают бактерии. Благодаря их жизнедеятельности и выделениям гидролизующих ферментов большая часть взвешенных органических веществ быстро переводится в растворенную форму. Бактерии потребляются гетеротрофными нанофлагеллятами (ГНФ), а те, в свою очередь, более крупными простейшими и рачковым зоопланктоном, и таким образом энергия, заключенная в соединениях РОВ, передается по трофической цепи и попадает в пастбищную «классическую» трофическую цепь. Биомасса бактерий и их роль в трофодинамике водоема зависят от его трофического статуса. В олиготрофных водах бактериальная биомасса

обычно равна или даже превышает биомассу фитопланктона, а в эвтрофных водах – наоборот (Копылов, Косолапов, 2011). В эвтрофных водах, где отношение биомассы бактерий к биомассе фитопланктона низкое, большую роль играют пастбищные макропищевые цепи.

Другим важным компонентом микробального сообщества является пикофитопланктон (размеры 0,2–2,0 мкм), состоящий в основном из мелких цианобактерий, а также мелких водорослей. До недавнего времени его роль в трофодинамике водоемов была малоисследованной, так как размеры его клеток слишком малы для корректного количественного учета под обычным световым микроскопом. Однако применение методов эпифлуоресцентной микроскопии позволило показать важную роль этой группы организмов в первичной продукции водоемов. Роль пикофитопланктона, как и бактерий, особенно велика в олиготрофных водах (Weisse, 2003; Копылов, Косолапов, 2011).

Основным потребителем продукции бактерий и пикофитопланктона выступают ГНФ. К ним относятся разнообразные группы жгутиковых организмов с размерами тела 2–20 мкм. Как и бактерии, они играют ключевую роль в «микробальной петле», прежде всего как промежуточное звено между бактериями, пикофитопланктоном и многоклеточным мезозоопланктоном. Верхний трофический уровень «микробальной петли» занимают организмы микропланктона (размеры 20–200 мкм): инфузории, гетеротрофные динофлагелляты, амёбы, миксотрофные простейшие. Инфузории относятся к постоянным компонентам микропланктона, достигая в некоторых водоемах высокой численности в весеннее время, когда они выступают основными потребителями фитопланктона. Они также способны эффективно потреблять ГНФ и бак-

терий (Weisse, 2003). С увеличением трофности водоема численность ГНФ возрастает, но медленнее, чем численность бактерий, и в эвтрофных водах отношение их численности к биомассе бактерий заметно снижается, что, по-видимому, связано с «контролем сверху» (выеданием) со стороны инфузорий и мезозoopланктона, в основном дафний (Jürgens et al., 1996).

Взаимоотношения внутри протозойного планктона достаточно сложны. Основную роль в выедании бактерий и пикофитопланктона играют ГНФ, которые способны эффективно контролировать их численность, осуществляя контроль по типу «сверху вниз» (top-down control). ГНФ активно выедаются инфузориями, а также крупными жгутиконосцами: гетеротрофными и миксотрофными динофлагеллятами и пр. В свою очередь, их численность может контролироваться крупными коловратками или рачковым мезозoopланктоном.

Особую роль в «микробной петле» водоемов играют бактериофаги и другие вирусы. Вирусы способны воздействовать на все компоненты планктонного сообщества. Они инфицируют и вызывают гибель бактерий, протистов, цианобактерий и водорослей, представителей мезо- и макропланктона, а также верхних трофических уровней в водной экосистеме. Кроме прямого летального воздействия на водные организмы вирусы оказывают существенное влияние на биохимические круговороты углерода и других элементов, эволюционные процессы, формирование структуры и биологическое разнообразие сообществ гидробионтов, продуктивность водных экосистем (Копылов, Косолапов, 2011). Особенно велика их роль в регуляции численности бактерио- и фитопланктона. В Мировом океане до 30 % смертности цианобактерий и до 60 % бактерий вызывается вирусами

(Proctor, Fuhrman, 1990). К положительным свойствам вирусов относится их способность ускорять круговорот биогенных элементов и пополнять запасы РОВ. Инфицируя бактерий, вирусы вызывают их лизис. Это пополняет запас РОВ и биогенных веществ, что, в свою очередь, стимулирует продукцию бактерий и фитопланктона.

Воздействие вирусов также может влиять на исход конкуренции между бактериями и фитопланктоном за биогенные вещества. Контролируя численность бактерий и цианопикопланктона и вызывая лизис их клеток, бактериофаги способствуют развитию более слабого конкурента – водорослей планктона – и тем самым способствуют развитию мезозoopланктона и пастбищной цепи в целом. Иными словами, воздействие вирусов на микробное сообщество во многом сходно с эффектом «ключевого хищника/потребителя», способствующего поддержанию высокого биологического разнообразия и пищевой сети планктонного сообщества.

Таким образом, даже из такого очень краткого обзора становится ясно, насколько сложно организовано микробное сообщество, играющее важнейшую роль в функционировании экосистем водоемов. В целом нужно констатировать, что биотические взаимоотношения и динамика пищевых цепей внутри микробного сообщества изучена гораздо хуже, чем в пределах «классической» пищевой цепи, и еще ждет своих исследователей.

### **Применение метода биоманипуляции для снижения эвтрофирования водоемов**

Под методом биоманипуляции понимается направленное воздействие на трофическую цепь для борьбы с эвтрофированием водоема. Теоретической основой этого метода служит концепция трофического каскада (Carpenter et

al., 1985). Согласно этой концепции изменение плотности популяции на верхних трофических уровнях (хищных или планктоноядных рыб) должно вызывать (за счет изменения их пресса на популяции жертв) «каскад» изменений на более низких трофических уровнях до уровня продуцентов.

В работах представителей этого направления было продемонстрировано, что изъятие или значительное уменьшение количества планктоноядных рыб в водоеме без изменения нагрузки биогенными веществами может приводить к значительному снижению величины первичной продукции планктона. В некоторых случаях наблюдавшиеся изменения в трофодинамике экосистем были весьма впечатляющими. Например, уничтожение рыб ротеноном в эвтрофном оз. Хангатыен (Норвегия) привело к снижению биомассы водорослей в 10 раз, а первичной продукции планктона – в 2–3 раза (Reinertsen, Olsen, 1984). Для восстановления качества воды в оз. Раунд Лэйк (США) было искусственно уменьшено количество рыб планктофагов и увеличено количество хищных рыб (Shapiro, Wright, 1984). В результате прозрачность воды увеличилась в 2–3 раза, а концентрация хлорофилла уменьшилась в 3 раза, возросла площадь дна, занятая высшей водной растительностью. Все эти изменения произошли благодаря перестройке зоопланктонного сообщества. До биоманипуляции в озере доминировали мелкие кладоцеры родов *Bosmina* и *Ceriodaphnia*, а после – крупные дафнии, популяции которых прежде были подавлены рыбами. В результате общая скорость фильтрации зоопланктона в озере увеличилась в 3 раза. Кроме того, экспериментальные исследования показали, что дафнии, совершая вертикальные миграции, ночью потребляли водоросли в эпилимнионе, а днем выделяли неусвоенную пищу и экскретировали био-

генные вещества в гиполимнионе (Wright, Shapiro, 1984). Вследствие этого общее количество общего фосфора в эпилимнионе к концу лета снизилось в 1,5 раза, что также способствовало уменьшению первичной продукции.

Важно отметить, что такого рода перестройки в экосистеме озер могут происходить и естественным путем. Так, было показано, что исчезновение рыбы в результате замора или болезней приводило к быстрому увеличению популяций крупного зоопланктона и многократному снижению уровня первичной продукции (de Bernardi, Giussani, 1978; Hendrikson et al., 1980).

Изучение «нисходящих» влияний в водных экосистемах внесло много нового в понимание закономерностей формирования их продуктивности. Был поставлен вопрос об управляющем воздействии верхних трофических уровней в экосистеме. Показано, что поток энергии в экосистемах водоемов зависит не только от биогенной нагрузки на водоем, но и от взаимодействий между видами. Было высказано мнение, что нагрузка биогенными элементами определяет потенциальную продуктивность озер, отклонение от которой обусловлено биотической структурой сообществ и взаимоотношениями в них по типу хищник – жертва (Bendorf, 1987). Однако энтузиазм в изучении этих явлений, наблюдавшийся в 1980-х гг., сменился сдержанным пессимизмом. Было отмечено, что трофический каскад эффективен в озерах с невысоким трофическим статусом и малоэффективен в эвтрофных водоемах (McQueen et al., 1992). Однако дальнейшие тщательные исследования не подтвердили это мнение (Гладышев, 2001). Основная проблема состоит в другом: в достаточно высоком уровне неопределенности в ответе системы на пертурбации, происходящие на верхних трофи-

ческих уровнях, на который влияет целый ряд факторов, таких как видовой состав фитопланктона и зоопланктона, взмучивание осадков бентоядными рыбами и усиление за счет этого потока фосфора из донных отложений, интенсивность перемешивания воды, глубина водоема, выраженность микробальной петли и др. (McQueen et al., 1992; Гладышев, 2001; Бульон, 2002; Голубков, 2006). К нерешенным научным проблемам, связанным с применением метода биоманипуляции, также относится недостаточная изученность количественных трофодинамических закономерностей динамики экосистемы при биоманипуляции, а также ответные реакции экосистемы, связанные с пространственной гетерогенностью, взаимодействиями литораль–пелагиаль, вертикальными миграциями гидробионтов, наличием убежищ от рыб (Гладышев, 2001).

Значительные успехи в исследовании факторов, способствующих успешному применению метода биоманипуляции, достигнуты на мелководных озерах (Hosper et al., 2005). Теоретической предпосылкой успеш-

ного применения этого метода служит представление о том, что при низкой биогенной нагрузке в мелководных озерах формируется «гидробиологический режим прозрачной воды» (clear water regime), при котором доминируют донные продуценты, а при высокой биогенной нагрузке – «гидробиологический режим мутной воды» (turbid water regime), при котором основным продуцентом является фитопланктон. Изменение биогенной нагрузки вызывает переход от одного гидробиологического режима к другому. Однако при некотором промежуточном диапазоне нагрузки биогенными веществами может наблюдаться как один, так и другой гидробиологический режим (Scheffer et al., 1993). В этом случае переход от одного режима к другому возможен без изменения биогенной нагрузки, а благодаря действию других факторов, например увеличению прессы фильтраторов на фитопланктон, которого добиваются в ходе биоманипуляционных мероприятий, что приводит к увеличению прозрачности воды и способствует развитию донных продуцентов – макрофитов (рис. 2). Фактически речь идет о

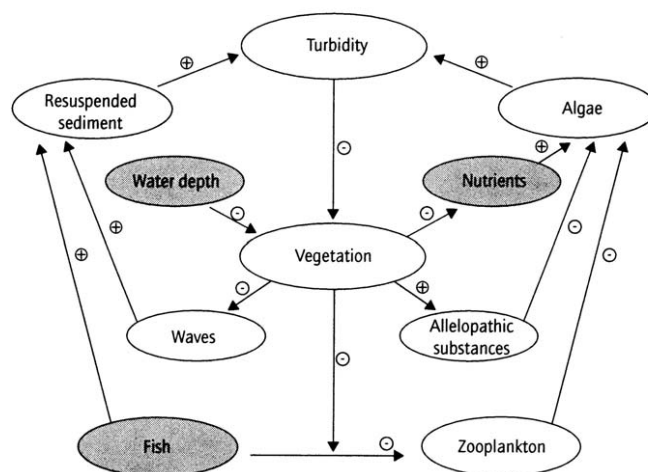


Рис. 2. Биотические взаимодействия в мелководном эвтрофном озере, где «ключевую роль» играет погруженная растительность. Знаками + и – показаны положительные и отрицательные взаимодействия (влияния). Закрашенные блоки означают переменные, которыми можно манипулировать для управления качеством воды (Scheffer et al., 1993, с изменениями)

продлении на длительное время весенней фазы «прозрачной воды» в сезонной динамике планктона (Hosper et al., 2005).

Развитие макрофитов стабилизирует достигнутый за счет биоманипуляции «режим прозрачной воды». К механизмам, способствующим стабилизации этого режима в мелководных озерах, относятся: (1) создание в зарослях макрофитов убежищ для рачков-фильтраторов от пресса рыб-планктофагов, (2) создание в зарослях макрофитов убежищ для хищных рыб, таких как щука, в которых они подстерегают нехищных рыб, что препятствует восстановлению популяций рыб-планктофагов после искусственного снижения их численности в ходе проведения биоманипуляции, (3) уменьшение за счет развития макрофитов ресуспензии донных отложений, что также способствует увеличению прозрачности воды, (4) выделение многими макрофитами аллелопатических веществ, которые подавляют рост планктонных водорослей (рис. 2).

Для успешного проведения биоманипуляций в мелководных озерах требуется сочетание многих условий, поэтому специалисты, планирующие их проведение, должны поставить перед собой следующие вопросы (Hosper et al., 2005): (1) возможно ли с технической точки зрения существенное уменьшение в водоеме численности рыб-планктофагов, (2) насколько вероятно установление «режима прозрачной воды» после уменьшения численности планктофагов, (3) будет ли «режим прозрачной воды» стабилен? Только при положительных ответах на каждый вопрос имеет смысл планировать проведение соответствующих мероприятий.

Например, для существенного уменьшения в водоеме численности рыб-планктофагов морфометрические особенности водоема должны позволять проведение тотального

вылова рыб, питающихся зоопланктоном, при этом должна быть исключена их иммиграция из других водоемов. Для установления «режима прозрачной воды» внешняя нагрузка биогенными веществами должна быть в пределах диапазона, когда этот режим возможен, так как при очень высокой нагрузке переход к «режиму прозрачной воды» становится невозможным. Для стабилизации этого режима в водоеме должна существенно увеличиться площадь, занятая зарослями макрофитов. Очевидно, что для этого он как минимум должен быть достаточно мелководным.

Важно подчеркнуть, что, несмотря на большое количество дополнительных условий, метод биоманипуляции является одним из наиболее дешевых способов борьбы с эвтрофированием водоемов, во многих случаях доказавшим свою эффективность. Кроме того, его применение может существенно ускорять деэвтрофирование водоема с помощью традиционных методов, таких как снижение внешней нагрузки биогенными веществами. Поэтому в настоящее время метод биоманипуляции может быть рекомендован к применению как сравнительно дешевый дополнительный метод для борьбы с эвтрофированием водоемов. Важность учета «контроля сверху» в выявлении механизмов динамики пищевых цепей и продуктивности водоемов в последнее время доказана на примере крупных и важных с практической точки зрения водных экосистем, таких как, например, экосистема Балтийского моря (Österblom et al., 2007).

### Заключение

Представления о «контроле сверху» (top-down control) являются важным элементом современной теории динамики пищевых цепей в водоемах. Пресс консументов может оказывать существенное влияние на биоло-

гическое разнообразие, структуру, динамику и продуктивность более низких трофических уровней, а также на продуктивность и круговорот веществ в экосистеме в целом. Хотя механизмы этого влияния в различных сообществах могут существенно различаться, его последствия во многом сходны. К важнейшим механизмам влияния консументов на популяции организмов более низких трофических уровней относится эффект «ключевого хищника/потребителя». В качестве «ключевого хищника/потребителя» могут выступать самые различные животные: от рыб до простейших. Благодаря воздействию «ключевого хищника/потребителя» происходит тормо-

жение процесса конкурентного вытеснения слабых в конкурентном отношении видов и поддерживается высокое видовое и структурное разнообразие биологических сообществ. Сходный эффект на микробиальное сообщество оказывают вирусы.

Практическим приложением современной теории динамики пищевых цепей служит метод биоманипуляции для борьбы с эвтрофированием водоемов, который во многих случаях доказал свою эффективность. Однако для успешного его применения требуется дальнейшая разработка научных основ этого метода, в первую очередь с позиций продукционной гидробиологии.

*Исследования поддержаны проектами РФФИ № 11-04-00591 и 11-04-01742 и программами Российской академии наук «Живая природа» и «Биологические ресурсы России».*

#### Список литературы

1. Бульон В.В. (2002) Структура и функция микробиальной «петли» в планктоне озерных экосистем. Биол. внутр. вод 2: 5–14.
2. Гладышев М.И. (2001) Биоманипуляция как инструмент управления качеством воды в континентальных водоемах (обзор литературы 1990–1999 гг.). Биол. внутр. вод 2: 3–15.
3. Голубков С.М. (1997) Динамика пищевых цепей и сукцессия сообществ донных животных в пресных водах. Биол. внутр. вод. 1: 41–52.
4. Голубков С.М. (2000а) Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых. Тр. Зоол. ин-та РАН 284: 1-294.
5. Голубков С.М. (2000б) Роль хищничества в эволюции животных: влияние рыб на структуру таксоценоза и эволюцию водных насекомых. Успехи соврем. биол. 120 (5): 441–451.
6. Голубков С.М. (2004) Влияние чужеродных видов на функционирование водных экосистем. В: Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. (ред.) Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Научный мир, с. 243–253.
7. Голубков С.М. (2006) Трофодинамика континентальных водоемов: от балансового подхода к динамической изменчивости экосистем. Изв. Самарского науч. центра РАН 5: 18–25.
8. Голубков С.М., Алимов А.Ф., Балущкина Е.В., Полякова Е.А. (1993) Влияние рыб на структуру и динамику сообществ зообентоса. В: Алимов А.Ф. (ред.) Биотические взаимоотношения в экосистеме озер-питомников. СПб.: Гидрометеоздат, с. 274–282.
9. Жерихин В.В. (1987) Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 197 с.
10. Копылов А.И., Косолапов Д. Б. (2011) Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: Ин-т биол. внутр. вод РАН, 330 с.

11. Крылов П.И., Арбачяускас К.С., Гутельмахер Б.Л. (1993) Планктонные ракообразные и личинки Chaobogus. В: Алимов А.Ф. (ред.) Биотические взаимоотношения в экосистеме озер-питомников. СПб.: Гидрометеиздат, с. 49–55.
12. Мельников Г.Б., Лувянов И.П. (1958) Формирование зоопланктона и донной фауны Симферопольского водохранилища. Зоол. журн. 37: 820–831.
13. Поддубный А.Г., Баканов А.И. (1980) О количественной оценке выедания бентоса рыбами. Вопросы ихтиологии 20 (6): 888–896.
14. Azam F., Fenchel T., Field J.G., Gray J.S., Meyer-Reil L.F., Thingstad F. (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10: 257–263.
15. Bechara J.A., Moreau G., Planas D. (1992) Top-down effects of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in boreal forest stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 2093–2103.
16. Bovbjerg R.V. (1968) Responses to food in lymnaeid snails. Physiol. Zool. 41: 412–423.
17. Brooks J.L., Dodson S.I. (1965) Predation, body size and composition of plankton. Science 150: 28–35.
18. Carpenter S.R., Kitchell J.F., Hodgson J. (1985) Cascading trophic interaction and lake productivity. BioScience 35: 634–639.
19. Cook W.L., Streams F.A. (1984) Fish predation on Notonecta (Hemiptera): relationships between prey risk and habitat utilization. Oecologia 64: 177–183.
20. Crowder L.B., Cooper W.E. (1982) Habitat structural complexity and the interaction between bluegill and their prey. Ecology 63 (5): 1802–1813.
21. Culp J.M., Grier N.E., Scrimgeour G.J. (1991) Reduction of predation risk under the cover of darkness: avoidance responses of mayfly larvae to a benthic fish. Oecologia 86: 163–169.
22. Dawidowicz P., Loose C.J. (1992) Metabolic costs during predator-induced diel vertical migration of Daphnia. Limnol. Oceanogr. 37: 1589–1595.
23. Bendorf J. (1987) Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? Schweiz. Z. Hydrol. 49 (2): 237–248.
24. de Bernardi R., Giussani G. (1978) Effect of mass fish mortality on zooplankton structure and dynamics in a small Italian lake (Lago di Annone). Verh. Internat. Verein. Limnol. 20 (2): 1045–1048.
25. Diehl S. (1992) Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. Ecology 73 (5): 1646–1661.
26. Evans R.A. (1989) Response of limnetic insect populations of two acidic, fishless lakes to liming and brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46(2): 342–351.
27. Feltmate B.W., Williams D.D. (1989) Influence of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on density and feeding behaviour of a perlid stonefly. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 1575–1580.
28. Feltmate B.W., Williams D.D., Montgomerie A. (1992) Relationship between diurnal activity patterns, cryptic coloration, and subsequent avoidance of predaceous fish by perlid stoneflies. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 2630–2634.
29. Fisher S.G., Gray L.J., Grimm N.B., Busch D.E. (1982) Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. Ecol. Monogr. 52: 93–110.
30. Gilinsky E. (1984) The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. Ecology 65(2): 455–468.



31. Gliwicz Z.M. (2003) Zooplankton. In: O'Sullivan P.E., Reynolds C.S. (eds.) The lakes handbook. Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. Malden, Oxford: Blackwell Publishing, p. 461–516.
32. Golubkov S.M., Anokhina L.E. (1992) The effect of grazing by mayfly larvae on the species composition, diversity and primary production of periphyton. *Russ. J. Aquat. Ecol.* 1: 137–142.
33. Hendrikson L., Nyman H.G., Oscarson H.G., Stenson J.A.E. (1980) Trophic changes without nutrient loading. *Hydrobiologia* 68 (3): 257–263.
34. Hill W.R., Knight A.W. (1987) Experimental analysis of the grazing interaction between a mayfly and stream algae. *Ecology* 68: 1955–1965.
35. Hosper S.H., Meijer M.-L., Gulati R.D., van Donk E. (2005) Biomanipulation in shallow lakes: concepts, case studies and perspectives. In: O'Sullivan P.E., Reynolds C.S. (eds.) The Lakes Handbook. V. 2. Lake restoration and rehabilitation. Oxford: Blackwell Publishing, p. 462–482.
36. Hrbáček J. (1962) Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpravy Českoslov. Akad. Véd, Rada Matematických a Přírodních Véd.* 72: 137–146.
37. Jacoby J.M. (1987) Alteration in periphyton characteristics due to grazing in a Cascade foothill stream. *Freshwater Biol.* 18: 495–508.
38. Jürgens K., Wickham S.A., Rothhaupt K.O., Santers B. (1996) Feeding rates of macro- and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1833–1839.
39. Kerfoot W.C. (1987) Cascading effects and indirect pathways. In: Kerfoot W.C., Sih A. (eds.) *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities.* Hanover, London: University Press of New England, p. 57–70.
40. Kohler S.L., McPeck M.A. (1989) Predation risk and the foraging behavior of competing stream insects. *Ecology* 70: 1811–1825.
41. Lamberti G.A., Feminella J.W., Resh V.H. (1987) Herbivory and intraspecific competition in a stream caddisfly population. *Oecologia* 73: 75–81.
42. Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B.E. (1986) Phytoplankton control by grazing zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 31: 478–490.
43. Lellák J. (1987) Population dynamics of the bottom fauna and its respect to the fish stock in the carp ponds. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 20 (4): 2194.
44. Luecke C. (1990) Changes on abundance and distribution of benthic macroinvertebrates after introduction of cutthroat trout into previously fishless waters. *Trans. Am. Fish Soc.* 119: 1010–1021.
45. Macchiusi F., Baker R.L. (1992) Effect of predators and food availability on activity and growth of *Chironomus tentans* (Chironomidae: Diptera). *Freshwater Biol.* 28: 207–216.
46. McAuliffe J.R. (1984) Competition for space, disturbance, and the structure of a benthic stream community. *Ecology* 65: 894–908.
47. McCormic P.V., Stevenson R.J. (1991) Grazer control of nutrient availability in the periphyton. *Oecologia* 86 (2): 287–291.
48. McQueen D.J., Post J.R., Mills E.L. (1986) Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571–1581.
49. McQueen D.J., France R., Kraft C. (1992) Confounded impacts of planktivorous fish on freshwater biomanipulation. *Arch. Hydrobiol.* 125 (1): 1–24.
50. Mittelbach G.G. (1988) Competition between refuging sunfishes and effects of fish densities on littoral zone invertebrates. *Ecology* 69 (3): 614–623.

51. Morin P.J. (1987) Salamander predation, prey facilitation, and seasonal succession in microcrustacean communities. In: Kerfoot W.C., Sih A. (eds.) Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. Hanover, London: University Press of New England, p. 174–187.
52. Nemjo J. (1990) The impact of colonization history and fish predation in larval odonates (Odonata: Anizoptera) in a Central New Jersey farm pond. *J. Freshwater Ecol.* 5: 297–305.
53. Österblom H., Hansson S., Larsson U., Hjerne O., Wulff F., Elmgren R., Folke C. (2007) Human-induced trophic cascades and ecological regime shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems* 10: 877–889.
54. Otto C., Svensson B.S. (1980) The significance of case material selection for the survival of caddis larvae. *J. Anim. Ecol.* 49(3): 855–865.
55. Padišák J. (2003) Phytoplankton. In: O’Sullivan P.E., Reynolds C.S. (eds.) The lakes handbook. Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. Malden, Oxford: Blackwell Publishing, p. 251–308.
56. Paine R.T. (1966) Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100 (1): 65–75.
57. Pajunen V.J. (1990) The population dynamics of rock-pool corixids living on supplementary food (Hemiptera, Corixidae). *Ann. Zool. Fenn.* 27 (4): 337–350.
58. Parker M.S. (1993) Size-selective predation on benthic macroinvertebrates by stream-dwelling salamander larvae. *Arch. Hydrobiol.* 128: 385–400.
59. Persson L., Greenberg L.A. (1990) Optimal foraging and habitat shift in perch (*Perca fluviatilis*) in a resource gradient. *Ecology* 71: 1699–1713.
60. Petridis D. (1990) Influence of grass carp and tench on the ecology of *Asellus aquaticus*. *Arch. Hydrobiol.* 118: 105–124.
61. Post J.R., Cucin D. (1984) Changes in the benthic community of a small precambrian lake following the introduction of yellow perch, *Perca flavescens*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41 (10): 1496–1501.
62. Proctor L.M., Fuhrman J.A. (1990) Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature* 343: 60–62.
63. Rask M., Hiisivuori C. (1985) The predation on *Asellus aquaticus* by perch, *Perca fluviatilis*, in a small forest lake. *Hydrobiologia* 121: 27–33.
64. Reinertsen H., Olsen J. (1984) Effect of fish elimination on phytoplankton community of a eutrophic lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22 (1): 649–657.
65. Shapiro J., Wright D.I. (1984) Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota the first two years. *Freshwater Biol.* 14: 371–383.
66. Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.-L., Moss B., Jeppesen E. (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275–279.
67. Sommer U., Gliwicz Z. M., Lampert W., Duncan A. (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433–471.
68. Soszka G.J. (1975) Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral. *Ecol. Polska* 23 (3): 393–415.
69. Strile D. (2005) Food webs in lakes – seasonal dynamics and the impact of climate variability In: Belgrano A., Scharler U.M., Dunne J., Ulanowicz R.E. (eds.) Aquatic food webs. An ecosystem approach. Oxford: Oxford University Press, p. 41–50.
70. Weisse T. (2003) Pelagic microbes – Protozoa and the microbial food web In: O’Sullivan P.E., Reynolds C.S. (eds.) The lakes handbook. Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. Malden, Oxford: Blackwell Publishing, p. 417–460.

71. Wright D.I., Shapiro J. (1984) Nutrient reduction by biomanipulation: An unexpected phenomenon and its possible cause. Verh. int. Ver. Limnol. 22 (1): 518–524.

## **The Role of Consumers in Food Web Dynamics and Functioning of Aquatic Ecosystems**

**Sergey M. Golubkov**

*Zoological Institute RAS*

*1 Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russia*

---

*The review of the role of consumers in forming of the structure and functioning of water ecosystems is presented. The influence of fishes and other vertebrate predators on the structure and productivity of zooplankton and zoobenthos communities, the influence of planktonic and benthic animals on phytoplankton and epiphyte communities, and the role of consumers in microbial community has been considered. Modern achievements in application of the method of biomanipulation by food webs to prevent eutrophication have been discussed. It is shown that press of consumers can considerably affected biodiversity, structure, dynamics and productivity of organisms of lower trophic levels, and also productivity and matter cycle in the ecosystem as a whole. The method of biomanipulation could be recommended for the practice as relatively inexpensive method to improve water quality.*

*Keywords: food webs dynamics, aquatic ecosystems, consumers, producers, biomanipulation by food webs of water bodies.*

---