

УДК 574.583 : 574.2

Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер (обзор)

В.П. Семенченко, В.И. Разлуцкий*

ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»
Беларусь 220072, Минск, ул. Академическая, 27¹

Received 1.06.2009, received in revised form 8.06.2009, accepted 15.06.2009

Видовое разнообразие зоопланктона в литоральной зоне озер значительно выше, чем в пелагиали озер, в основном за счет представителей родов Chydoridae и Macrotrichidae. Большинство видов Cladocera, считающихся преимущественно пелагическими, обычны и в литорали озер. Высокое видовое разнообразие обусловлено гетерогенностью местообитаний в литоральной зоне. Основным фактором, определяющим распределение и суточные миграции зоопланктона, является пресс рыб и беспозвоночных хищников. В разных водоемах обилие фитопланктона может возрасти в направлении литоральной зоны и наоборот, что сказывается на распределении и горизонтальных перемещениях зоопланктона. Метаболиты водной растительности могут оказывать как отрицательный, так и стимулирующий эффект на развитие различных видов фитопланктона, а также содержаться в достаточных концентрациях в литоральной зоне водоемов, чтобы оказать непосредственное влияние на зоопланктон. Экспериментальные исследования показывают, что в отсутствие других сигналов кладоцеры избегают зарослей макрофитов. В водоемах умеренной зоны зоопланктон движется в направлении макрофитов при наличии кайромонов рыб. Напротив, в субтропической зоне дафнии избегают водной растительности даже в присутствии сигналов от хищников. В умеренных широтах погруженная растительность служит достаточно хорошим рефугиумом для зоопланктона, который может контролировать развитие фитопланктона даже при дополнительном поступлении биогенных веществ. В низких широтах обеих полушарий погруженная растительность служит лишь слабой защитой для зоопланктона от мощного пресса мелких видов рыб, имеющих высокую численность во всех биотопах. Пресс рыб направлен на крупный зоопланктон, тогда как зоопланктон с малыми размерами не способен контролировать развитие фитопланктона. Различия в прессе рыб приводят к тому, что в умеренных мелководных озерах зоопланктон, в основном, совершает горизонтальные миграции, в то время как в субтропических – вертикальные. Кардинальные различия в функционировании водных сообществ в водоемах разных климатических зон могут служить основой для прогноза возможных последствий глобального потепления климата.

Ключевые слова: зоопланктон, Cladocera, суточные миграции, качество пищи, макрофиты, хищники.

* Corresponding author E-mail address: vladimirrazl@gmail.com

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

Введение

По сравнению с количеством исследований, связанных с изучением пелагического зоопланктона, число детальных исследований, посвященных разнообразию и динамике численности зоопланктона в литоральной зоне озер, невелико. Насчитываются единичные работы, в которых проводится сравнение разнообразия зоопланктона в пелагиали и литорали озер (Raspopov et al., 2002; Walseng et al., 2006; Разлуцкий, Бусева, 2007а). Наиболее обширный материал, собранный в 2466 норвежских озерах, проанализирован в работе Walseng et al. (2006). Все эти исследования показывают, что в литоральной зоне озер зоопланктон представлен значительно более разнообразно, чем в их открытой части. Основной вклад в видовое разнообразие литоральных кладоцер вносят представители семейства Chydoridae и Macrotrichidae (Flössner, 2000).

Более высокое разнообразие Cladocera и Copepoda в литоральной зоне отражает большее разнообразие прибрежных местообитаний по сравнению с относительно гомогенной пелагической частью озер. Для литоральной зоны характерна высокая пространственная структурированность, которая обусловлена как морфологией дна, так и наличием разнообразной водной растительности. Приуроченные к литоральной зоне кладоцеры предпочитают различные местообитания, включая чистую литораль, заросли погруженных макрофитов, различные типы донной поверхности (Pennak, 1966; Fryer, 1968; DiFonzo, Campbell, 1988; Paterson, 1993). В литоральной зоне озер достаточно часто наблюдаются более высокое разнообразие и биомасса зоопланктона, чем в пелагической (Lauridsen et al., 1996; Hanazato et al., 2001; Chang, Hanazato, 2005а).

Следует отметить, что подавляющее большинство Cladocera и Copepoda, относи-

мых к пелагическим видам, обычны в литорали озер (Walseng et al., 2006), хотя в густых зарослях водной растительности они встречаются в значительно меньших количествах (Wetzel, 2001). В то же время даже преимущественно пелагические виды используют край зарослей водной растительности в качестве рефугиума от хищников (Lauridsen, Buenk 1996).

В данном обзоре рассматриваются факторы, которые могут влиять на суточное распределение и миграции преимущественно эупланктонных видов зоопланктона в литоральной зоне озер.

Суточные вертикальные и горизонтальные миграции

В большинстве мелких озер умеренной зоны обширные участки прибрежий и поверхности дна покрыты водной растительностью, способной обеспечить пространственное убежище от пелагических хищников для зоопланктона, который совершает горизонтальные миграции из зоны открытой воды в заросли (Timms, Moss, 1984; Walls et al., 1990; Lauridsen et al., 1996; Burks et al., 2002 etc.). Примеры горизонтальных миграций, как прямых (в заросли макрофитов), так и обратных, а также явление «избегания берега» рассматриваются в недавних обзорах (Burks et al., 2002, Семенченко, 2006). Но мало известно о горизонтальных миграциях в стратифицированных глубоких и субтропических водоемах (Burks et al., 2002).

В данном обзоре будут рассмотрены типы миграций в литоральной зоне согласно (Meerhoff et al., 2007b): ДНМ (diel horizontal migration) – классические суточные горизонтальные миграции, состоящие из снижения численности в погруженных макрофитах и возрастания в открытой воде в ночное время;

DVM (diel vertical migration) – классические вертикальные миграции, заключающиеся в увеличении ночной численности во всех биотопах. Соответственно, противоположные тенденции наблюдаются при обратных (reverse) горизонтальных и вертикальных миграциях – RHM и RVM.

Использование пластиковых ловушек позволило непосредственно обнаружить направленные горизонтальные перемещения крупного зоопланктона (дафнии *Daphnia cucullata* Sars, *D. longispina* Müller и копеподы – преимущественно *Eucyclops serrulatus* Fischer) в мелководном водохранилище в Центральной Польше (Wojtal et al., 2003). В сумерках дафнии и копеподы двигались в открытую часть водоема, а на рассвете – в заросли. Таким образом, наблюдались DNM крупного зоопланктона.

Исследования процессов заселения искусственного биотопа, имитирующего заросли макрофитов, показали, что наблюдаемые быстрые изменения в видовой структуре и численности сообщества нового биотопа могут быть объяснены только активными передвижениями самих ракообразных из биотопа в биотоп, что служит прямым свидетельством существования суточных горизонтальных миграций зоопланктона (Семенченко и др., 2008). Анализ распределения ракообразных выявил, что уже через три часа после начала эксперимента в искусственных макрофитах было обнаружено 10 видов ракообразных: *Acroperus elongatus* Sars, *Alona quadrangularis* O.F.Müller, *Alonella nana* Baird, *Bosmina longispina* Leydig, *Chydorus sphaericus* O.F.Müller, *Daphnia cristata* Sars, *Polyphemus pediculus* Linné, *Mesocyclops leuckarti* Claus, *Macrocyclus albidus* Jurine, *Thermocyclops crassus* Fischer, которых не было в чистой литорали в момент их установки. В то же время, в момент начала экс-

перимента большинство из перечисленных видов, за исключением двух первых, присутствовали в расположенных в 30 м зарослях камыша, а *Th. crassus* – в открытой части озера. Экспериментальные данные показывают, что скорость плавания различных видов кладоцер и копепод составляет 3-5 мм/с, т.е. они могли преодолеть расстояние от ближайших зарослей до искусственных макрофитов (Fryer, 1968; Rybak, 1996). Быстрое увеличение численности *Ceriodaphnia pulchella* G.O. Sars в искусственном биотопе, которая уже на следующие сутки в десятки раз была выше, чем в литорали без растительности, и вполне сопоставима с численностью этого вида в естественной растительности (камыше), можно объяснить только активными горизонтальными перемещениями.

В мезотрофном мелком (средняя глубина 0,6 м, максимальная – 3,0 м) озере Лукняно (Польша), сильно заросшем макрофитами, кладоцеры (*Ceriodaphnia quadrangula* O.F. Muller, *Bosmina longirostris* O.F. Muller, *D.brachyurum*) днем в значительно больших количествах встречались в густых зарослях погруженной растительности (*Chara tomentosa*), чем в открытой воде и полупогруженной растительности (*Phragmites australis* Cav.) (Bowszys et al., 2006). В ночное время численность кладоцер в зарослях макрофитов была выше, чем днем и они более равномерно распределялись по всем биотопам, за исключением доминирующей *C. quadrangula*, которая выбрала заросли хары. Ювенильные стадии копепод, напротив, днем предпочитали открытую воду и полупогруженную растительность, а ночью – заросли обоих типов. Взрослые особи *Mesocyclops leuckarti* не зависимо от времени суток концентрировались в зарослях хары. Таким образом, кладоцеры совершали как DVM, концентрируясь в днев-

ное время в придонной растительности, так и горизонтальные миграции, поскольку в ночное время их численность в открытой воде и полупогруженной растительности увеличивалась приблизительно вдвое. Молодь копепоид демонстрировала отчетливо прослеживавшиеся RHM.

Использование метода главных компонент позволило установить, что в глубоком с хорошо выраженной стратификацией озере Киннерет 17-22 % общей пространственной вариации связаны с горизонтальным распределением различных групп зоопланктона (Pinel-Alloul et al., 2004). Макрозоопланктон (Copepoda, Cladocera) был наиболее обильным в пелагиали, а микрозоопланктон (колловратки и науплии) – в прибрежной части. Данные ночных проб, которые были отобраны по всему озеру, показали, что зоопланктон концентрировался в литоральной зоне, а его численность была положительно связана с температурой.

Литоральный зоопланктон может совершать вертикальные миграции между дном и толщей воды в результате воздействия хищничества рыб (Walls et al., 1990, Jeppesen et al., 2002). В экспериментальных мезокосмах в присутствии плотвы (5-10 см длиной) численность эупланктонных кладоцер (*B.longispina*, *C.pulchella*, *D.brachyurum*) была выше в верхних слоях воды ночью, чем днем (Hietala et al., 2004). В отсутствие рыб их численность в столбе воды достоверно не отличалась в разное время суток, что свидетельствует об их концентрировании в придонном слое в дневное время.

В эксперименте с использованием физического рефугиума (сетки, проницаемой для зоопланктона, но не проницаемой для рыб), наблюдалась явная агрегация *Ceriodaphnia* в нижней части микрокосма (Bertolo et al., 1999). В то же время вертикальное распре-

деление крупных копепоид не зависело от наличия рефугиума. *A.robustus* равномерно распределялся в столбе воды, а *Eudiaptomus gracilis* Sars – в верхних слоях. Для всех видов кладоцер наблюдалось снижение среднего размера особей. Таким образом, наличие рефугиума в виде физической преграды, непроницаемой для рыб, не обеспечивало полную защиту зоопланктона, который вынужден был совершать вертикальные миграции в верхние, более кормные слои воды, покидая рефугиум.

Для изучения различных аспектов горизонтальных миграций в озерах умеренной зоны были проведены специальные экспериментальные исследования (Meerhoff et al., 2007b). В открытой литорали пяти датских озер с различной прозрачностью на глубине 1 м были помещены искусственные (чтобы избежать химического воздействия метаболитов растений) заросли (диаметром 1 м), имитирующие естественную погруженную и с плавающими листьями растительность. В целом, эупланктонные кладоцеры в основном совершали классические ДНМ (встречались в большем количестве в зарослях погруженных макрофитов днем и в меньшем в открытой воде), за исключением озера с наибольшей прозрачностью, в котором наблюдались обратные миграции RHM. У отдельных видов происходили различные варианты миграций в разных озерах, но в целом была отмечена следующая закономерность. Более крупные виды в основном совершали вертикальные DVM (более высокая численность во всех биотопах в ночное время). Мелкие виды, напротив, преимущественно двигались горизонтально (ДНМ) при наибольшей прозрачности. Имевшая наибольшую численность *Bosmina* sp. показала отчетливо выраженные DVM, а чуть более крупная *Ceriodaphnia* sp. – ДНМ.

Горизонтальное и вертикальное распределение зоопланктона в субтропических и тропических озерах

В обзоре Burks et al. (2002) отмечено, что имеется крайне мало данных о ДНМ в мелких тропических и субтропических озерах, в которых хорошо развита растительность.

В Средиземноморье в весенний период зоопланктон скапливался в пелагической части озера Вела независимо от времени дня и совершал вертикальные миграции (концентрировался в придонном слое в дневное время) из-за высокого пресса рыб, несмотря на маленькую глубину водоема (1,6 м) (Castro et al., 2007).

Исследования, проведенные в мелководном эвтрофном озере Бланка, показали, что характер горизонтального распределения основных групп зоопланктона, особенно кладоцер, менялся в зависимости от сезона года (Iglesias et al., 2007). Циклопоиды предпочитали заросли погруженной растительности, а каланоиды распределялись равномерно по акватории озера. В отличие от мелких эвтрофных озер умеренной зоны, для которых обычно предпочтение кладоцерами зарослей макрофитов в дневное время, наиболее многочисленные виды, *B. longirostris* и *Diaphanosoma birgei* Korinec, предпочитали заросли растительности, особенно погруженной, в ночное время, т.е. демонстрировали РНМ (Burks et al., 2002). В зимние месяцы кладоцеры не совершали горизонтальных миграций и концентрировались в основном в открытой воде. Весной *B. longirostris* распределялась достаточно равномерно днем, а ночью мигрировала в погруженные заросли. Еще более выраженные миграции демонстрировала *Diaphanosoma*, которая ночью из полупогруженной растительности мигрировала в погруженные заросли, несмотря на обилие рыб. Летом

кладоцеры распределялись достаточно равномерно по всем биотопам.

В малорыбном мелком (максимальная глубина 2 м) патагонском пруду численность циклопа *A. robustus*, предпочитавшего заросли полупогруженной растительности (*Juncus pallescens* Lam.), была выше в ночное время. В дневное время циклопы концентрировались в придонном слое водоема (Trochine et al., 2009).

При проведении исследований миграционного поведения в пяти тропических уругвайских озерах было установлено, что, в отличие от умеренной зоны, эупланктонные кладоцеры в основном совершают DVM. Только в одном озере отмечено поведение особей, характерное для ДНМ (Meerhoff et al., 2007b).

Идеальное свободное распределение с затратами

Ключевым фактором, вызывающим DVM зоопланктона, является избегание мирным зоопланктоном хищников (Lampert, 1993). При классических DVM в стратифицированных глубоких озерах зоопланктон, избегая визуальных хищников, днем мигрирует в менее освещенный гипolimнион, ночью, когда пресс хищников снижается, в эпилимнион. В то же время на вертикальное распределение зоопланктона оказывают влияние доступность пищи (Huntley, Brooks 1982; Dagg 1985; Johnsen, Jakobsen 1987; Leibold 1990; Dini, Carpenter 1992) и температура (Kerfoot 1985; Gliwicz, Pijanowska 1988). Верхние слои озер, как правило, более прогреты и имеют большее количество пищи, чем слои ниже термоклина. Именно этим обстоятельством объясняют возвращение зоопланктона в эпилимнион в ночное время. В олиготрофных и мезотрофных глубоких озерах часто максимум хлорофилла «а» располагается на горизонтах,

лежащих под термоклинном (Fee 1976; Padisak et al., 1997; Barbiero, Tuchman 2001; Winder, Spaak 2001). Тем не менее, зоопланктон в ночное время поднимается в прогретые верхние слои, несмотря на меньшее количество пищи, по сравнению с гиполимнионом (Williamson et al., 1996; Winder, Spaak 2001).

Исследования, проведенные в экспериментальных установках, имитирующих стратифицированный столб воды с максимумом пищи несколько ниже термоклина, показали, что дафнии (*Daphnia hyalina* x *galeata* clone) распределялись в столбе воды в зависимости от разницы температур между эпилимнионом и гиполимнионом (Lampert et al., 2003). Эти различия составляли 2, 5 и 10 °С. Чем больше были различия, тем меньший процент дафний (56, 74 и 81 % соответственно) скапливался ниже термоклина и тем больше они концентрировались в узком переходном слое, где было достаточно много пищи, а температура несколько выше, чем в нижних слоях. Характер распределения дафний не зависел от времени суток. В дальнейших экспериментах было установлено, что с увеличением плотности популяции на характер распределения дафний влияют также и конкурентные отношения (Lampert, 2005). При термоклине в 10 °С и высокой численности дафнии в меньшей степени концентрировались в переходном температурном слое (металимнионе) и более 80 % популяции смещались в сторону холодных, но более кормных нижних слоев. Молодь дафний в больших количествах присутствовала в верхних слоях экспериментальной емкости, что говорит о разных конкурентных способностях крупных и мелких особей.

Проводились также экспериментальные исследования горизонтального распределения *Daphnia pulex* в градиенте пищи при постоянной температуре (Larsson, 1997). Было

установлено, что в гомогенной среде с низкой концентрацией пищи дафнии распределялись случайно, а в градиенте пищи 88 % времени оставались в условиях наивысшей или повышенных концентраций пищи.

В естественных водоемах *Daphnia* и *Diaptomus* демонстрировали похожее поведение; в ночное время часть рачков поднималась в эпилимнион, но большая часть популяции оставалась в металимнионе, где наблюдался максимум хлорофилла «а» (Williamson et al., 1996).

Результаты экспериментов являются иллюстрацией активного выбора пространства дафниями как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях и хорошо согласуются с моделью идеального свободного распределения с затратами («Ideal Free Distribution (IFD) with Costs») для достижения оптимальной приспособленности (Lampert et al., 2003; Lampert, 2005). Модель IFD была предложена для описания распределения животных в неоднородных местообитаниях, когда пригодность местообитаний определяется только биотическими факторами (доступностью пищи, конкуренцией) (Fretwell, Lucas, 1970). Если животные были свободны в своем выборе без ограничений, они бы выбирали местообитания, наиболее выгодные для добывания пищи. В то же время такие местообитания привлекают других животных со сходными пищевыми потребностями. При скоплении большого количества ценность местообитания снижается из-за конкуренции и часть особей вынуждена перемещаться в местообитания с худшими трофическими условиями, но с меньшим числом конкурентов. Если все особи примерно одинаковы по конкурентоспособности, они распределяются в соответствии с наличием ресурсов в местообитании таким образом, что все особи будут иметь одина-

ковое количество пищи. Если известны скорости потребления и восстановления ресурсов, то можно предсказать, каким должно быть распределение при идеальных условиях. Модель IFD дополнительно включает в себя воздействие абиотических факторов и первоначально была предложена для речных рыб, где в качестве абиотического фактора выступала скорость течения (Tyler, Gilliam, 1995). Эта модель позволяет более адекватно описывать результаты представленных выше экспериментов, в которых платой за доступ к пище была низкая температура. В озерах с максимумом хлорофилла ниже термоклина зоопланктон вынужден искать компромисс между доступностью пищи, что подразумевает высокий репродуктивный потенциал, но в связи с низкой температурой – медленное развитие, или высокой температурой и меньшим количеством пищи. Таким образом, в отсутствие визуальных хищников (рыб) зоопланктон в ночное время распределяется в пространстве так, чтобы добиться максимальной выгоды для себя в зависимости от температуры и обилия пищи (Lampert et al., 2003; Lampert, 2005).

Полученные результаты, с одной стороны, являются подтверждением того, что трофические и температурные условия оказывают значительное влияние на распределение зоопланктона, а с другой – веским аргументом в пользу того, что пресс хищников оказывает более сильное воздействие на его распределение. Хищники вынуждают зоопланктон мигрировать в дневное время из теплого и обычно богатого качественной пищей эпилимниона в холодный, с меньшим количеством пищи гипolimнион. Поскольку градиенты температурных и трофических факторов наблюдаются в водоемах и в горизонтальном направлении, можно полагать, что модель IFD может быть успешно исполь-

зована и для объяснения горизонтальных миграций зоопланктона.

Сравнительный анализ трофических условий литорали и пелагиали

Исследования последних лет показывают, что стехиометрический состав углерода: азота : фосфора (C:N:P) и содержание незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) семейства $\omega 3$ в фитопланктоне лимитируют рост и репродукцию *Daphnia* (Gulati, DeMott, 1997; Sterner, Schulz, 1998). В экспериментах, проведенных с использованием проточной системы, установлено влияние элементного и биохимического состава естественного сестона из эвтрофного водоема на популяционный рост *Daphnia* (группы *longispina*). В результате регрессионного анализа было выявлено, что лучшим комплексным показателем для оценки качества пищи, которое определяло соматический рост, репродуктивные показатели и, в конечном итоге, рост биомассы популяции, служит содержание незаменимой $\omega 3$ ПНЖК и азота (Gladyshev et al., 2006).

Сравнение количества и состава сестона по содержанию хлорофилла «а», взвешенного углерода, фосфора, суммарных липидов, жирных кислот и основных групп фитопланктона в прибрежной и пелагической части озера Эри показало следующее (Smith et al., 2007). Концентрации хлорофилла и липидов были меньше в литоральной зоне, что противоречит классической схеме распределения этих веществ в больших озерах и объясняется вселением мощных фильтраторов – дрейссен (*Dreissena polymorpha* and *D. bugensis*). При этом известно, что до вселения дрейссенид биомасса фитопланктона, концентрация хлорофилла «а» и концентрация общего фосфора были выше в прибрежной части Великих

Озер, чем в пелагиали (Derew et al., 2006). Поскольку дрейссениды расселились практически повсеместно, подобное воздействие они могут оказывать во множестве водоемов. Количество фитопланктона в прибрежном секторе оказалось незначительно меньше, чем в пелагическом, а таксономический и биохимический составы мало отличались, что говорит о слабом различии в качестве фитопланктона как пищи в разных зонах.

В зарослях телореза (*Stratiotes aloides* L.) концентрация сестона также не снижалась по сравнению с открытой водой старичного озера, но снижалось отношение N:P, концентрация минерального азота и содержание хлорофилла «а». Биомасса фитопланктона была ниже, чем в пелагиали, в результате затенения или аллелопатии (Strzałek, Koperski, 2009).

Исследования показывают, что биомасса фитопланктона в разных озерах может быть больше в центральной части, чем в литорали, и наоборот (Pełechaty, Owsianny, 2003). Так, согласно нашим данным, биомасса фитопланктона в озере Обстерно, как правило, увеличивалась от литоральной зоны озера к пелагической. Однако, в некоторые периоды вегетационного сезона наблюдалась обратная тенденция.

Видовой состав макрофитов зачастую определяет видовой состав сообществ микроводорослей в литоральных биотопах. Так, в зарослях тростника (*Phragmitetum communis*) сине-зеленые водоросли развивались слабо, напротив, в больших количествах были представлены диатомовые, что объясняется пониженным током воды в густых зарослях (Ostendorp, 1993). В зарослях кубышки и кувшинки (*Nupharo-Nymphaetum albae*), растительности с плавающими листьями, обильно развивается *Scenedesmus ecornis* (Вука, 1989).

В мезотрофном озере Эркин пелагические фильтраторы в летние месяцы лимитировались количеством пищи, а бентические – ее качеством (Ahlgren et al., 1997). Качество пищи зообентоса было высоким только весной и осенью, при доминировании диатомовых водорослей. Сравнительный анализ стехиометрического состава и содержания жирных кислот как факторов качества пищи показал, что наибольшие различия наблюдаются в планктонных пробах, особенно по содержанию $\omega 3$ ПНЖК. Содержание жирных кислот коррелировало с содержанием фосфора в планктонных пробах, но не в бентических. Таким образом, содержание фосфора служит хорошим показателем качества пищи в живом фитопланктоне, но не в детрите.

В то же время оценка годовой продукции погруженных макрофитов и их эпифитных водорослей в мелководном озере умеренной зоны показала, что последние могут производить до 31,3 % общей продукции литорали и 21,4 % от общей годовой продукции всего озера (Allen, 1971). Количество углерода, фиксированного эпифитными водорослями, составило 75 % годовой продукции пелагического фитопланктона. Эти оценки показывают, что эпифитные водоросли являются одними из основных первичных продуцентов в мелководных экосистемах и вполне сопоставимы с фитопланктоном. Кроме того, метаболизм макрофитов-эпифитов – важный источник растворенных органических веществ и внеклеточных метаболитов, способствующих поддержанию высокой первичной продуктивности и хемоорганотрофии в озерах.

Исследование роли бентических и пелагических водорослей в первичной продукции целого ряда гренландских, американских и датских озер выявило, что продукция фитопланктона положительно связана с концентрацией общего фосфора (2-430 мг/м³), а

бентоса, напротив, снижается (Vadeboncoeur et al., 2003). В мелких олиготрофных озерах Гренландии со средней концентрацией фосфора перифитон производит 80-98 % первичной продукции, а в эвтрофных озерах Бельгии, напротив, на долю фитопланктона приходится до 100 % первичной продукции. В результате эвтрофирования происходит снижение доли первичной продукции перифитона и возрастает продуктивность фитопланктона. Использование радиоуглеродного метода установило, что различные трофические группы бентосных беспозвоночных и рыб, включая хищников, вовлечены в энергетический обмен с перифитоном в той же степени, что и с фитопланктоном (Vander Zanden, Vadeboncoeur, 2002; Vadeboncoeur et al., 2003), и даже в большей (Hecky, Hesslein, 1995).

Экспериментально показано, что такой типичный вид-фильтратор, как *Daphnia magna*, способен переключаться на питание перифитоном при низкой (0,05 мг С л⁻¹) концентрации фитопланктона (Siehoff et al., 2009). При питании только перифитоном дафния образовывала устойчивую популяцию с небольшой биомассой. В более ранних исследованиях изложено, что *D. magna* и *D. pulex*, питавшиеся *Scenedesmus* spp., переключались на питание осадками при снижении концентрации водорослей до величин 10⁷ – 10⁸ кл. л⁻¹ (Horton et al., 1979).

Таким образом, наблюдаются существенные различия в градиенте трофических условий в разных водоемах. Этот градиент может наблюдаться как в направлении берег – пелагиаль, так и наоборот, или же практически отсутствовать. Различия трофических условий между литоральными, пелагическими и различными прибрежными биотопами во многом зависят от наличия и вида водной растительности.

Макрофиты

Воздействие макрофитов на развитие фитопланктона

Водная растительность может различными путями воздействовать на циклы биогенных веществ в водоемах и опосредованно влиять на биомассу, видовой состав и конкурентные отношения фитопланктона. Например, макрофиты и ассоциированные с ними эпифиты накапливают и связывают биогенные элементы в формы, недоступные фитопланктону (Kufel, Ozimek, 1994; O'Dell et al., 1995).

Экспериментальные исследования выявили, что различные виды сосудистых растений, их экстракты и продукты жизнедеятельности оказывают отрицательный эффект на различные таксономические группы фитопланктона (Wium-Andersen et al., 1982; Jasser 1995; Gross et al., 1996; Mulderij et al., 2003, Mulderij et al., 2005). В некоторых исследованиях отмечено отсутствие такого эффекта в естественных условиях (Forsberg et al., 1990), в других снижение интенсивности цветения днепровских водохранилищ связывают именно с зарастанием мелководий высшими водными растениями (Романенко, 2004).

В недавнем обзоре (Burks, Lodge, 2002) говорится, что большое значение для экологических взаимодействий в пресноводных экосистемах имеют следующие вещества: специфические глюкозиды, ароматические соединения и лигнины, которые выделяются макрофитами для защиты от выедания травоядными животными. Абиотические факторы, такие как гидродинамика, существенно воздействуют на распространение химических сигналов и опосредованно сказываются на взаимоотношениях гидробионтов. Большое значение в реакции на химические сигналы имеет генетическая вариабельность гидробионтов. Все эти факторы обеспечивают

сложное и слабо предсказуемое воздействие химических сигналов на взаимоотношения гидробионтов в пресноводных экосистемах.

Среди активных аллелопатических веществ растений наибольший интерес представляют полифенольные соединения, которые выделяются в воду как прижизненно, так и после отмирания макрофитов. Сосудистые растения содержат различное количество фенольных соединений, но значительно большее, чем сине-зеленые водоросли (Усенко и др., 2003). В 1 г сухого вещества *Iris pseudocorus* содержится 37,12 мг фенолов, в *Typha latifolia* – 36,37, в *Nuphar lutea* (L) Smith – 31,56 и 25,80 (черешки и листья соответственно), в *Glyceria maxima* – 19,38, в *Potamogeton criptus* – 6,29. В различных штаммах водоросли *Aphanizomenon flos-aquae* их содержание составляет от 1,17 до 1,98 мг/г, в *Anabaena variabilis* и *Anabaena sp.* – 0,72 и 0,47 мг/г. В составе общих полифенолов растений 0,8 – 8,8 % приходится на долю биологически активных фенолкарбоновых кислот.

Таким образом, макрофиты являются основным источником полифенолов в водоемах. Наибольшие концентрации полифенолов (от 610 до 1480 мкг/л в разные годы) в Киевском водохранилище наблюдаются в его верхней части, где 70 % его акватории покрыты водной растительностью (Романенко и др., 2005). При концентрации фенолкарбоновых кислот более 434 мкг/л (Сакевич, Усенко, 2003) и общих полифенолов 500-800 мкг/л (Романенко и др., 2005) развитие сине-зеленых водорослей подавляется, а других таксономических групп может стимулироваться. На участках Киевского водохранилища с хорошо развитой высшей водной растительностью, где наблюдались высокие концентрации полифенолов, биомасса сине-зеленых водорослей не превышала 4-5 %, а доминировали диатомовые и зеленые водоросли. Аналогичная

смена доминирующих видов фитопланктона из естественного водоема под влиянием полифенолов, выделенных из *Glyceria maxima*, наблюдалась и в экспериментах (Романенко и др., 2005).

Еще одна группа аллелопатических веществ, выделяемых большим числом обычных видов высшей водной растительности, – алкалоиды. Например, содержание солей и свободных алкалоидов у *N.lutea* составляет 1,76 и 0,845 сухого веса соответственно, у *Elodea canadensis* – 1,09 и 0,33, *Nymphaea candida* – 0,62 и 0,28, *P. australis* – 0,15 и 0,07, *Potamogeton perfoliatus* – 0,27 и 0,09, у *Typha latifolia* – 0,15 и 0,05, у *Acorus calamus* – 0,13 и 0,06. Концентрация алкалоидов, растворенных в воде, в местах с зарослями водных растений может достигать 1 мг/л (Усенко, Сакевич, 2008). Введение алкалоидов кубышки желтой в культуры *Microcystis aeruginosa* и *Anabaena sp.* в концентрации 0,25 мг/л приводило к гибели 20-30 % клеток, а в концентрации 1,5 мг/л вызывало гибель практически всех клеток. В то же время рост зеленых водорослей *Chlorella vulgaris* и *Desmodesmus communis* угнетался только в начале эксперимента, а затем мало отличался от контроля при обеих концентрациях алкалоида (Баланда, 2005). Относительная скорость роста *D.communis* несколько снижалась при концентрациях алкалоида кубышки 0,5 и 1,0 мг/л, а *Ch.vulgaris*, *M. aeruginosa* и *Anabaena sp.* полностью угнетались. При внесении в воду из залива Оболонь Киевского водохранилища, содержащую сообщество фитопланктона из 39 видов, корневищ кубышки (5 и 10 г/л) наблюдалось снижение биомассы фитопланктона (Баланда и др., 2004). Оно происходило в основном за счет сине-зеленых водорослей, а именно подавления видов *M. aeruginosa* и *A.flos-aquae*, наиболее часто вызывающих цветение водоемов, показатели которых снизились в 2

раза по сравнению с контролем. Алкалоиды кувшинки белой, даже в больших концентрациях (1 и 3 мг/л), не оказывали какого-либо влияния ни на зеленые, ни на сине-зеленые водоросли. Исследования состава алкалоидов показали, что кубышка содержит 30,1 % неотиобинуфаридина, в кувшинке же обнаруживаются только его следы (Усенко, Сакевич, 2008).

Добавление различных концентраций эфирных масел (терпеновые соединения) из корневищ айра приводило к снижению численности и биомассы фитопланктона, хотя состав доминирующих видов не изменялся (Баланда, 2005). Наиболее выраженный эффект наблюдался при добавлении кусочков корневищ айра в количестве 5,0 мг/л, а именно происходило снижение общей биомассы фитопланктона в 1,5 раза, биомассы сине-зеленых водорослей, в первую очередь *M.aeruginosa*, в 2 раза. Установлено, что в присутствии кусочков корневищ айра в 5 раз по сравнению с контролем (со 120 до 700 мкг/л) увеличилась концентрация фенольных соединений, которые угнетали развитие сине-зеленых водорослей.

Низшая водная растительность также оказывает влияние на фитопланктон. Культуральная среда *Chara globularis* стимулировала рост зеленой водоросли *Ankistrodesmus*, но снижала рост другой зеленой водоросли – *Scenedesmus* (Hootsmans, Blindow, 1994). Специфическое воздействие *Chara* на *Scenedesmus* подтвердилось в экспериментах с естественным фитопланктоном (van Donk, van de Bund, 2002). При дополнительном внесении питательных веществ в отсутствие *Chara* наблюдалось цветение *Scenedesmus*, а в ее присутствии биомасса последнего осталась низкой. При отсутствии *Chara* доля цианобактерий оказалась выше. Следовательно, в отличие от других макрофитов, *Chara* оказывала инги-

бирующий эффект на зеленые водоросли, но не на сине-зеленые.

Таким образом, воздействие водной растительности на разные систематические группы и виды фитопланктона очень видоспецифично, что объясняется значительными различиями в биохимическом составе выделяемых ими метаболитов. Полевые и экспериментальные исследования показывают, что метаболиты макрофитов могут присутствовать в водной среде в достаточных количествах, чтобы оказывать влияние на фитопланктон, и являются одним из важных различий между условиями литорали и открытых участков водоемов. В свою очередь, эти различия могут служить причиной горизонтальных перемещений зоопланктона в поисках наиболее оптимальных условий обитания.

Результаты экспериментов с добавлением экстрактов или частей растений также доказали, что воздействие макрофитов на фитопланктон может происходить именно за счет аллелопатических свойств их метаболитов, а не из-за конкуренции за питательные вещества.

Возникает вопрос: являются ли аллелопатические вещества неотъемлемой особенностью макрофитов, или они вырабатываются как ответ на конкуренцию с фитопланктоном? Для ответа на него было проведено исследование с экстрактом телореза (*Stratiotes aloides*) (Kufel et al., 2007). Это растение весной плавает на поверхности воды, а летом опускается на дно и дает длинные корни. Таким образом, весной телорез может конкурировать с фитопланктоном за растворенные в воде вещества, а летом получать дополнительное питание из грунта, но лимитироваться светом. Для того чтобы фитопланктон не лимитировался биогенными элементами, их дополнительно вносили в экспериментальные емкости, а

освещение было одинаковым для всех вариантов опыта. Оказалось, что экстракт свежих листьев как весенней, так и летней форм телореза резко снижал биомассу фитопланктона. Таким образом, продукция аллелопатических веществ не провоцировалась конкуренцией с фитопланктоном.

К выводу о том, что именно метаболиты макрофитов, а не конкуренция за биогенные элементы, подавляют развитие некоторых видов фитопланктона, приводят и эксперименты с живыми харовыми водорослями, в которых угнетение зеленых водорослей наблюдалось при дополнительном внесении биогенных веществ (van Donk, van de Bund, 2002). В зарослях телореза в старичном озере было достаточно высокое содержание биогенных веществ, которое теоретически могло обеспечивать более интенсивное развитие фитопланктона, но интенсификации развития не наблюдалось (Strzałek, Koperski, 2009). Таким образом, и в естественных условиях имеет место аллелопатическое, а не конкурентное подавление фитопланктона макрофитами.

Воздействие метаболитов макрофитов на зоопланктон

Помимо опосредованного воздействия на зоопланктон через фитопланктон, метаболиты макрофитов могут оказывать на него и других гидробионтов прямое воздействие. Исследования острой токсичности компонентов алкалоидов *N.lutea* и *Nymphaea candida* на *Daphnia magna* показали, что согласно классификации ВОЗ у первого вида они относятся к высокотоксичным веществам ($LC_{50} < 1$ мг/л), у второго – к сильно токсичным (LC_{50} 1-10 мг/л) (Баланда, 2005; Сакевич, Усенко, 2008). Изучение влияния комплекса алкалоидов *N.lutea* на репродуктивные показатели *D.magna* позволило установить, что только минимальные концентрации из исследован-

ного диапазона (0.001-10 мкг/л) не оказывали статистически достоверного влияния (Баланда и др., 2004). Для дафний отмечено увеличение продолжительности ювенильного развития, промежутков между последовательными отрождениями молоди, уменьшение количества пометов на одну самку (табл. 1) и снижение числа потомков (рис.1). Причем уменьшение числа отрождаемой молоди происходило за счет ярко выраженной токсичности экстракта для эмбрионов. Эмбрионы рассасывались в выводковых камерах самок под воздействием препарата. Так, при концентрации 0,01 мкг/л число пометов было таким же, как в контроле (табл. 1), но из-за гибели эмбрионов число потомков на одну самку оказалось на 38 % меньше (рис. 1). Обнаружено воздействие метаболитов *N.lutea* и на другие группы гидробионтов: двустворчатых моллюсков рода *Dreissena* и их симбионтов (Юришинец, Баланда, 2004), а также рыб (Баланда и др., 2004).

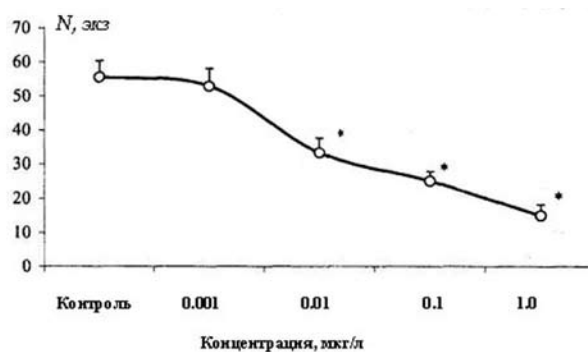
Распределение зоопланктона в биотопах с различными видами макрофитов

Проведенный нами анализ многолетних данных (с 1993 по 2004) по распределению кладоцер в одинаковых открытых и с моновидовыми зарослями биотопах двух разнотипных (Нобисто – дистрофное, Обстерно – слабоэвтрофное) озер на северо-западе Беларуси позволил выделить комплекс видов, соотношение которых различается в разных биотопах (Разлуцкий, Бусева, 2007). Поскольку численность может значительно варьировать в разные годы и в течение одного сезона, для анализа использовали процент данного вида в определенном биотопе от его суммарной численности во всех биотопах. При кластерном анализе биотопы пелагиали образовывали отдельные группы, а все прибрежные биотопы группировались произвольно в один кластер.

Таблица 1. Влияние алкалоидов *Numphar lutea* на репродуктивные показатели *Daphnia magna* в хроническом исследовании (n=10) (Баланда и др., 2004)

Концентрация алкалоидов, мг/л	Продолжительность ювенильного развития, сут		Продолжительность эмбрионального развития, сут		Количество выметов на одну самку	
	среднее	ошибка	среднее	ошибка	среднее	ошибка
контроль	5,7	0,5	2,43	0,16	5,2	0,4
0,001	5,8	0,4	2,45	0,17	5,0	0,0
0,010	6,2	0,6	2,66*	0,21	3,2*	0,2
0,100	6,3*	0,5	2,72*	0,33	2,8*	0,6
1,000	6,3*	0,5	2,70*	0,35	1,3*	0,9
10,000	7,3*	1,2	-	-	0,0	0,0

* Разница с контролем статистически достоверна



* Различия с контролем статистически достоверны.

Рис. 1. Влияние алкалоидов *Numphar lutea* на количество потомков, рожденных одной самкой за 21 сутки экспозиции (n=10) (Баланда и др., 2004)

Предположив, что отдельные виды могут предпочитать определенные биотопы, при дальнейшем анализе мы пошагово исключали виды, равномерно представленные во всех исследованных биотопах. В результате удалось выделить комплекс из 8 видов, распределение которых позволило получить дендрограмму, объединяющую большинство сходных биотопов в отдельные кластеры. В него вошли: *D.brachyurum*, *Sida crystallina* O.F.Muller, *Acroperus harpae* Baird, *Alona rectangula* Sars, *A.nana*, *Pleuroxus aduncus* Jurine, *P. truncatus* O.F.Muller, *Monospilus dispar* Sars. Наиболее отчетливо выделялись кластеры биотопов открытой литорали (без макрофитов) и тростника (*P.australis*). Большинство проб из биотопов с зарослями камыша (*Scirpus lacustris* L.) и рдеста (*Potamogeton natans* L.) сформиро-

вало единые кластеры. Анализ сгруппированных после кластеризации данных выявил, что наблюдаются существенные различия в распределении отдельных видов кладоцер в разных биотопах. Так, в открытой литорали доля всех видов оказалась очень небольшой (максимум 18 %), за исключением *M. dispar*, доля которого в этом биотопе достигала 100 %. В зарослях камыша практически отсутствовал *Pl. truncatus*, основная доля этого вида отмечена в рдесте и камыше. Напротив, в зарослях рдеста отсутствовал *Pl.aduncus*, вид, обычный в камыше. Доля *D. brachyurum* и *A. rectangula* была большей в тростнике, по сравнению с другими биотопами. Таким образом, особенности распределения данного комплекса видов кладоцер и определили результаты кластерного анализа.

Таблица 2. Индексы сходства Чекановского-Сьеренсена (Ics) для сообществ *Cladocera* в литоральных биотопах разного типа

Сравниваемые биотопы	Величина индекса Ics	Число степеней свободы, df
Биотопы без зарослей	0,85 ± 0,06	19
Биотопы с зарослями макрофитов	0,69 ± 0,19	41
Чистая литораль – заросли	0,58 ± 0,21	9

Из результатов кластеризации также следует, что плотность зарослей не влияла на распределение видов. Плотность зарослей оценивали как процент занимаемого макрофитами объема (PVI – percent plant volume infested, Canfield et al., 1984). В одни и те же кластеры попали биотопы с разным PVI. Тем не менее, этот вопрос требует дальнейшего изучения, поскольку он не являлся основным в данном исследовании и градиент PVI был небольшим.

Тот факт, что PVI макрофитов имеет большое значение для распределения кладоцер в озерах, подтверждают новейшие исследования (Schou et al., 2009). В озере с высокой прозрачностью дафнии мигрировали в дневное время в искусственные заросли макрофитов и предпочитали наиболее густые с PVI 80 % и в меньшей степени 40 %. Численность дафний в зарослях днем составляла 1800–2600 экз. л⁻¹, а ночью снижалась до 300–500 экз. л⁻¹.

Сравнительные исследования разных биотопов макрофитов, а именно моновидовых зарослей камыша озерного (*S.lacustris*), рдеста плавающего (*P. natans*), рдеста блестящего (*P. lucens*) и расположенных в непосредственной близости к ним участков без растительности (чистая литораль), были выполнены в озере Обстерно (Разлуцкий и др., 2007). Для каждого вида макрофитов было выбрано по две станции, расположенных на расстоянии около 1 км друг от друга. Обнаружено, что сообщества кладоцер из биотопов без растительности, несмотря на достаточно большие расстояния между ними, очень сходны между

собой (табл. 2). Различия между сообществами из зарослей разных видов макрофитов были примерно такими же, как с прилегающими к ним участками открытой литорали.

При проведении дисперсионного анализа для оценки достоверности влияния типа биотопа на видовой состав кладоцер, как и в предыдущем исследовании (Разлуцкий, Бусева, 2007), исключили виды, равномерно распределенные в исследуемых биотопах. Оказалось, что в этот комплекс входили многие из выделенных ранее с помощью кластерного анализа видов, предпочитающих тот или иной тип биотопа: *S. crystallina*, *A. harpae*, *A. rectangula*, *A. nana*, *M. dispar*. Предпочтение определенным биотопам отдавали следующие виды: *A. harpae*, *Biapertura affinis* Leydig, *D. cristata*, *D. cucullata*, *Pleuroxus trigonellus* O.F.Muller – тростнику, *M. dispar*, *D. cucullata* – рдесту блестящему, *B. affinis* – кубышке, *A. rectangula*, *Pl. aduncus* – камышу. Некоторые виды не встречались или отмечены в минимальных количествах в отдельных биотопах, например, *A. harpae*, *D. cristata*, *D. cucullata* – в рдесте, *B. affinis* – в кубышке и в камыше и т.д. Дисперсионный анализ подтвердил достоверное влияние типа биотопа на распределение кладоцер.

Полученные результаты достаточно хорошо согласуются с данными исследований, проведенных ранее (Разлуцкий, Бусева, 2007). Следует отметить, что оз. Нобисто значительно отличается от оз. Обстерно по своим характеристикам и представляет собой довольно большой (3,75 км²) мелкий (средняя глубина

менее 2 м) дистрофный водоем макрофитного типа. Данные, использованные для анализа, были получены в течение достаточно длительного периода – с 1993 по 2004 гг. Таким образом, результаты исследований, полученные для разнотипных водоемов и в разные годы, хорошо согласуются между собой, что говорит о предпочтении кладоцерами участков литоральной зоны, покрытых определенным видом водной растительности. Следует отметить, что наиболее четко выраженное предпочтение или избегание для многих из обнаруженных видов наблюдалось в отношении зарослей тростника.

По данным Meerhoff et al. (2007b), средняя численность свободноплавающего зоопланктона в искусственных зарослях макрофитов в пяти датских озерах была значительно выше в дневное время. В погруженной растительности этот эффект был выражен в значительно большей степени. Аналогичные исследования в субтропических озерах не обнаружили таких различий ни для погруженной растительности, ни для растительности с плавающими листьями.

В лабораторных экспериментах по выбору местообитания *Daphnia obtusa* Kurz из субтропического озера Ривера (Уругвай) установлено явное избегание трех видов: свободноплавающих *Eichhornia crassipes* Mart. (Solms), *Pistia stratiotes* L. и *Salvinia auriculata* Aubl и погруженного *Ceratophyllum demersum* L. (Meerhoff et al., 2006). Аллелопатический эффект растений различался и снижался в том же порядке, как представлены растения в списке, т.е. наименьшим он оказался у погруженной растительности. Для того чтобы выяснить, влияют ли целые растения на поведение дафний или только их метаболиты, использовали корни *E. crassipes*, имевшего наибольший аллелопатический эффект. Оказалось, что химическое воздействие от кор-

ней обладает отпугивающим эффектом, но он проявляется медленнее, чем от целого растения.

В то же время результаты исследований, проведенных с применением такого же метода в малорыбных прудах аргентинской пампы, оказались противоположными (Trochine et al., 2009). Какой-либо определенной реакции у циклопов *A. robustus*, каляноид *Boeckella gracilis* и кладоцер *Ceriodaphnia dubia* Richard на погруженную растительность *Myriophyllum quitense* Kunth выявлено не было. *B. gracilis* предпочитала часть экспериментального сосуда, где присутствовали химические вещества полупогруженной растительности *Juncus pallescens* Lam.

В субтропическом мелководном эвтрофном озере Бланка *B. longirostris* и *D. birgei* мигрировали в ночное время в заросли погруженной растительности (*Egeria densa* Planch. и *C. demersum*), но такие миграции они совершали, только когда численность основного хищника, мелкой рыбы *Jenynsia multidentata* Jenyns (Anablepidae), была относительно невысокой (Iglesias et al., 2007).

Влияние архитектуры зарослей макрофитов на поведение зоопланктона

Впервые избегание искусственных макрофитов, имитирующих заросли *Meriophyllum verticillatum*, было обнаружено в экспериментах с *D. magna* из водоемов умеренных широт (Lauridsen, Lodge, 1996). Экспериментальные исследования в субтропических широтах также показали, что *D. obtusa* избегала не только целых растений (в качестве модельного использовался *E. crassipes*) или их частей (корни – отростки длиной несколько миллиметров), но и их пластиковых копий. На пластиковые растения дафнии реагировали медленнее, чем на целые растения, но быстрее, чем на корни (Meerhoff et al., 2006).

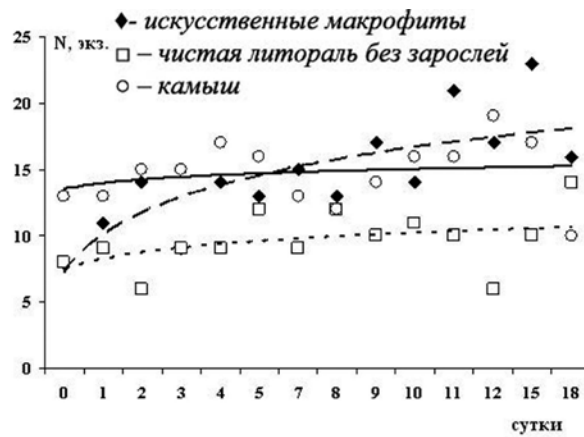


Рис. 2. Динамика изменения числа видов зоопланктона в искусственном и естественных биотопах в оз. Обстерно (Семенченко и др., 2008)

В искусственных макрофитах, установленных в естественных водоемах, наблюдались существенные различия в распределении зоопланктона для разных климатических зон (Meerhoff et al., 2007). В умеренной зоне средняя численность кладоцер была в несколько раз выше в зарослях погруженной и плавающей растительности, чем в открытой воде, причем в погруженных зарослях более чем в 2 раза превышала численность в плавающей растительности. В субтропиках наибольшая численность наблюдалась также в погруженной растительности, приблизительно в два раза меньше в открытой воде и еще меньше в растительности с плавающими листьями. Бентические и ассоциированные с растениями кладоцеры были наиболее многочисленны в погруженных макрофитах. *Cyclopoidea* распределялись по численности в такой последовательности: погруженная растительность, плавающая растительность и меньше всего в открытой воде в обеих зонах. Напротив, *Calanoida* предпочитали открытые местообитания.

Численность потенциальных хищников также различалась в разных биотопах макрофитов. *Chaoborus* spp. достаточно равномерно распределялся в разных биотопах

обеих зон. *Leptodora kindtii* Focke в больших количествах встречалась в открытой воде, а *Poliphetus pediculus* L., наоборот, только в растительности и в дневное время. В умеренной зоне рыбы в больших количествах концентрировались в зарослях плавающей растительности, а в субтропиках – в погруженной растительности. Хищные макробеспозвоночные обеих зон предпочитали плавающую растительность.

В умеренной зоне в озере Обстерно число видов в установленном искусственном биотопе очень быстро увеличивалось (рис. 2) (Семенченко и др., 2008).

К моменту окончания эксперимента общее число видов кладоцер, обнаруженных в искусственных макрофитах, оказалось даже несколько больше, чем в естественных зарослях камыша. Всего в литорали без зарослей, в биотопе с зарослями камыша и в искусственных макрофитах за весь период наблюдений было обнаружено соответственно 9, 13 и 11 видов копепод и 25, 25 и 30 видов кладоцер. Число видов копепод в новом биотопе сравнялось с их числом в камыше уже на вторые сутки, в то время как у кладоцер – на четвертые. Численность *C. pulchella* увеличилась почти в 30 раз по сравнению с изначальной

в день установки искусственных макрофитов, *B. longispina* – в 3,1, *D. brachyurum* – в 2,3 раза. Численность пелагических видов – *D. cucullata*, *B. crassicornis*, *L. kindtii* – в искусственных макрофитах была ниже, чем в чистой литорали, на протяжении всего периода эксперимента. С седьмых суток после начала эксперимента общая численность кладоцер в искусственных и естественных макрофитах достоверно не отличалась и была больше, чем в открытой литорали. Копеподы достаточно равномерно распределялись по всем биотопам. Сравнение состава сообществ с помощью индекса общности Чекановского–Сьеренсена показало, что между искусственными и естественными макрофитами наблюдается очень высокое сходство ($Ics=0,946$) уже на третьи сутки. Это объясняется тем, что в данных биотопах доминировала *C.pulchella*, составлявшая до 91,6 % в общей численности кладоцер, и ее доля оказывала определяющее влияние на величины индексов сходства. В свою очередь, виды с меньшей численностью практически не влияли на коэффициент Ics . Оценка сходства без *C.pulchella* показала, что сообщество кладоцер в естественной и искусственной растительности различаются между собой в той же степени, как и с открытой водой. Таким образом, в биотопе с новой архитектурой сложилось сообщество кладоцер со своеобразной структурой.

Влияние химических сигналов от хищников и поврежденных особей на рефугиальную роль макрофитов

В экспериментах с *D.magna* из водоемов умеренных широт при добавлении кайромонов рыб животные двигались как в искусственные, так и естественные заросли (Lauridsen, Lodge, 1996).

В субтропических условиях *D.obtusa* реагировала только на сигналы от поврежден-

ных особей своего вида, но не реагировала на сигналы от рыб (Meerhoff et al., 2006). В присутствии плавающих видов макрофитов дафнии быстро уплывали прочь от растений при поступлении сигналов от поврежденных особей. В присутствии погруженной растительности отпугивающий эффект был примерно одинаковым от обоих сигналов.

Кладоцера *C.dubia* и циклоп *A.robustus* из малорыбных патагонских прудов не реагировали на сигналы от погруженной растительности и беспозвоночного хищника (*Mesostoma ehrenbergii* Focke (Turbellaria)), но отрицательно реагировали на сигналы от поврежденных особей. Каляноида *Boeckella gracilis*, напротив, двигалась в сторону сигналов от растений, а на другие не реагировала (Trochine et al., 2009). Тем не менее, полевые наблюдения показали, что циклопы и кладоцера предпочитали зарослевые биотопы. Исследования выявили, что *M.ehrenbergii* менее эффективно охотится в сложноустроенных местообитаниях (Trochine et al., 2006). К тому же в зарослях макрофитов, в которых обитала *C.dubia*, концентрация хлорофилла «а» в sestone была выше ($5,71 \pm 1,11$) мкг/л, чем в открытой воде ($1,96 \pm 0,36$), и кладоцера получала, с одной стороны, защиту от хищника, а с другой – более благоприятные трофические условия.

Таким образом, в тропических мелководных водоемах кладоцера нейтрально относится к химическим сигналам, поступающим от хищников. Более выражена реакция на сигналы непосредственной опасности – от поврежденных особей своего вида. Исследования, проведенные на зоопланктоне из водоемов умеренной зоны, показывают, что сигналы как позвоночных, так и беспозвоночных хищников вызывают реакцию избегания (Burks et al., 2002; Burks, Lodge, 2002). Дафнии избегают сигналов, поступающих от хищников, не

встречающихся в местах их обитания (Stabell et al., 2002). Клоны, взятые из малорыбных водоемов, реагируют на сигналы рыб (Boersma, et al., 1998; Michels, De Meester, 2004).

В водоемах умеренных широт макрофиты предоставляют крупному фильтрующему зоопланктону убежище от хищничества рыб (Burks et al., 2002), который эффективно фильтрует фитопланктон, и, тем самым, способствуют поддержанию высокой прозрачности воды (Canfield et al., 1984). Пан-европейские эксперименты с мезокосмами подтверждают (см. например, Vakkilainen et al., 2004), что погруженные макрофиты являлись рефугиумом для зоопланктона, а крупные кладоцеры (*Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Sida* и *Simocephalus*) хорошо контролировали развитие фитопланктона при различных уровнях биогенных веществ, за исключением самого южного региона (Валенсия, Испания). Причиной этого был тот факт, что при повышенных температурах рыбы активно потребляли крупный зоопланктон, а оставшиеся мелкие ракообразные не справлялись с развитием фитопланктона при избытке биогенов.

Еще одним подтверждением того, что в южных широтах макрофиты не предоставляют достаточного рефугиума от пресса рыб, стали полевые исследования в средиземноморском озере Вела (Castro et al., 2007). Пресс мелких планктоноядных рыб был настолько велик в зарослях водной растительности, что зоопланктон в дневное время вынужден был концентрироваться в центральной части озера и мигрировать в придонные слои, несмотря на глубину всего 1,6 м.

Приведенные выше данные показывают, что в субтропиках южного полушария водная растительность, особенно большие свободноплавающие растения, не предоставляет убежища крупному зоопланктону и не способствует каскадному эффекту, приводящему

к поддержанию высокой прозрачности воды (Meefhoff et al., 2006; 2007; Iglesias, 2007). В зарослях широко распространенного в Южной Америке и расширяющего свою экспансию на других континентах свободноплавающего растения – водного гиацинта *Eichhornia crassipes* Mart. – наблюдалась низкая, по сравнению с погруженными макрофитами, численность рыб, которая, тем не менее, сопровождалась низкими численностью и разнообразием таксонов, особенно крупных, видов зоопланктона (Meerhoff et al., 2003). Кроме того, крупные свободноплавающие растения оказывают отрицательный эффект на погруженную растительность, затеняя ее.

Эффект избегания зоопланктоном растительности в субтропиках объясняется исключительно высоким прессом рыб (а также креветок) в зарослевых биотопах. Сравнительные исследования показали, что в субтропиках разнообразие рыб значительно больше, размеры меньше, доля потенциально рыбоядных также меньше, поведение предпочтительно литоральное, численность в зарослях макрофитов в 11 раз выше, чем в сходных по параметрам озерах умеренной зоны (Meerhoff et al., 2007a,b). В свою очередь, численность зоопланктона в 5,5 раз, макробеспозвоночных в 8 раз и биомасса перифитона в 4 раза меньше в субтропических зарослях, по сравнению с умеренной зоной. Среди зоопланктона доминируют мелкие виды и мало представителей рода *Daphnia*, что подтверждают и другие исследования (Pinto-Coelho et al., 2005). Напротив, разнообразие зоопланктона и макробеспозвоночных выше в умеренной зоне. В макрозообентосе больше представлены крупные виды. В умеренной зоне погруженная растительность служит хорошим рефугиумом для зоопланктона, в отличие от растительности с плавающими листьями. В умеренной зоне горизонтальные перемеще-

ния зоопланктона оправдываются, поскольку растительность позволяет укрываться от хищников. В субтропиках горизонтальные миграции наблюдаются в значительно меньшей степени (Meerhoff, 2007b).

Если рассматривать результаты сравнительного анализа структуры сообществ разных климатических зон с точки зрения глобального потепления, то основным фактором, который может оказать влияние на экосистемы мелких озер, является усиление пресса рыб на крупный зоопланктон, который контролирует развитие фитопланктона, что приведет к эвтрофированию, снижению прозрачности и биоразнообразия.

Генетическая обусловленность поведения избегания хищников и макрофитов

В лабораторных экспериментах обычно используют культуры кладоцер, которые в течение многих поколений живут в лабораторных условиях. Например, при исследовании репеллентного эффекта субтропических растений *D.obtuza* содержалась в лабораторных условиях в течение 2 месяцев до начала экспериментов. Тем не менее, дафнии реагировали как на натуральные растения, так и на их муляжи (Meerhoff et al., 2006).

Разные клоны *D.magna*, полученные из покоящихся яиц с разных горизонтов донных осадков датского озера Ринг, совершали ДНМ в присутствии кайромонов рыб. До 1970 г. озеро было сильно эвтрофным водоемом, а затем подверглось восстановлению. Таким образом, в его истории достаточно четко выделяются два периода: сильного (до 80-х гг.) и слабого пресса рыб. Дафнии оставались в центре экспериментального желоба, избегая литоральной зоны (крайних участков с 11 натуральными с одной стороны и 11 искусственными растениями роголистника *Ceratophyllum demersum* с другой) в отсутствие сигналов от

рыб, и двигались в растительность в их присутствии. Дальнейший анализ показал, что клоны дафний, полученные из эфиппийных яиц, соответствующих периоду с высоким прессом рыб, более активно совершали ДНМ. Была обнаружена и корреляция между реакцией различных клонов и площадью покрытия макрофитов, прессом рыб и прозрачностью. Полученные результаты говорят о том, что существует микроэволюция ДНМ дафний в ответ на изменение условий окружающей среды.

В субтропической зоне дафнии слабо реагировали на кайромоны рыб и даже в присутствии сигналов от рыб и от поврежденных особей избегали свободноплавающей растительности. В другом исследовании (Trochine et al., 2009) в малорыбных субтропических прудах циклопида *A.robustus* и кладоцера *C.dubia* нейтрально реагировали на кайромоны беспозвоночного хищника *M.ehrenbergii* (Turbellaria) в погруженной растительности и совершали типичные ДНМ.

Сравнение исследований различных зон, с одной стороны, еще раз подтверждают, что в умеренных широтах заросли макрофитов служат рефугиумом для зоопланктона в отличие от субтропиков. С другой стороны, поведенческие реакции могут изменяться в зависимости от условий в водоеме.

Рыбы

Как уже подчеркивалось, рыбы служат ключевым фактором, определяющим распределение зоопланктона в озерных экосистемах. В большинстве равнинных европейских озер в рыбных сообществах доминируют плотва и окунь (Lewin et al., 2004), а основным хищником является щука (Irg et al., 2002). Еще один широко распространенный вид, который обычен в литорали таких озер, – карась (Jeppesen et al., 2006). Исследования, проведенные в ти-

пичном европейском озере Парелу (Франция) в течение всего сезона вегетации, выявили следующие закономерности в распределении рыб в литоральной зоне (Brosse, 2007). Среди 17 эквидов, включающих 9 видов рыб в литорали, 98 % приходилось на 0+. В наибольших количествах встречались 3 вида: плотва – 67 %, карась – 26 %, окунь – 2 %. С середины мая по середину июля взрослые особи занимают открытую воду, в то время как сеголетки (0+) – зарослевые биотопы. Среди особей 0+ доминировала плотва (78 %) и в меньших количествах карась и окунь. Большинство особей 0+ предпочитали заросли растительности. Сеголетки плотвы и окуня предпочитали глубины >0,4 м, а линь 0+ (*Tinca tinca*), карась 0+ и взрослые щуки <0,3 м. С середины июля по август часть особей 0+ сосуществовала со взрослыми, но большинство оставалось в зарослях растительности. Численность особей 0+ плотвы очень снизилась (до 8,8 %), доминировал 0+ карась (82 %). Сеголетки окуня, плотвы и пескаря (*Gobio gobio*) предпочитали более глубокие биотопы, а молодь карася и уклей (*Alburnus alburnus*) – более мелкие биотопы с густой растительностью. Взрослые особи (0+ щука и 0+ линь) занимали мелководные участки с редкой растительностью. В последующий период до середины октября большинство рыб покидало растительность, за исключением видов, ассоциированных с растительностью. Доля особей 0+ составила: карася – 55, плотвы – 16, леща – 11, уклей – 5 и окуня – 4 %. На взрослых особей приходилось 2 % от общей численности, из них на окуня – 75 %. Распределение сеголетков и взрослых рыб отличалось от двух предыдущих периодов, поскольку и те и другие предпочитали открытую воду.

Таким образом, распределение рыб менялось в течение сезона, и предпочтение ры-

бами различных биотопов также менялось в зависимости от их вида и возраста. Такой характер пространственного и временного распределения рыб, вероятно, типичен для многих озер умеренной зоны и может определять распределение и структуру зоопланктона.

Различные группы зоопланктона по-разному ведут себя в присутствии рыб. Были проведены наблюдения за распределением рыб и зоопланктона в трех типах биотопов в эвтрофном мелководном озере Ханебьберг: в открытой воде, вблизи погруженной растительности и растительности с плавающими листьями (Romare et al., 2003). Молодь окуня и плотвы в дневное время концентрировалась на краю зоны зарослей, преимущественно в плотной погруженной растительности. Копеподы избегали погруженной растительности, а для кладоцер не наблюдалось предпочтения определенных биотопов. В ночное время и мелкие рыбы, и кладоцеры в больших количествах встречались на краю зарослей и в открытой воде, чем в дневные часы, т.е. наблюдались горизонтальные миграции.

Для кладоцер, в отличие от копепоид, получена статистически достоверная обратная связь их численности с численностью рыб в зарослях обоих типов, в то время как в открытой воде такой зависимости не обнаружено (рис. 3). Таким образом, кладоцеры использовали оба типа растительности в качестве укрытия от молоди рыб.

Хищничество планктоноядных рыб и их суточные миграции – один из важнейших факторов, определяющих горизонтальные перемещения зоопланктона в умеренной зоне (Burks et al., 2002; Lewin et al., 2004) и в меньшей степени в субтропиках, где из-за очень сильного пресса рыб во всех биотопах мелководных озер преобладают вертикальные миграции.

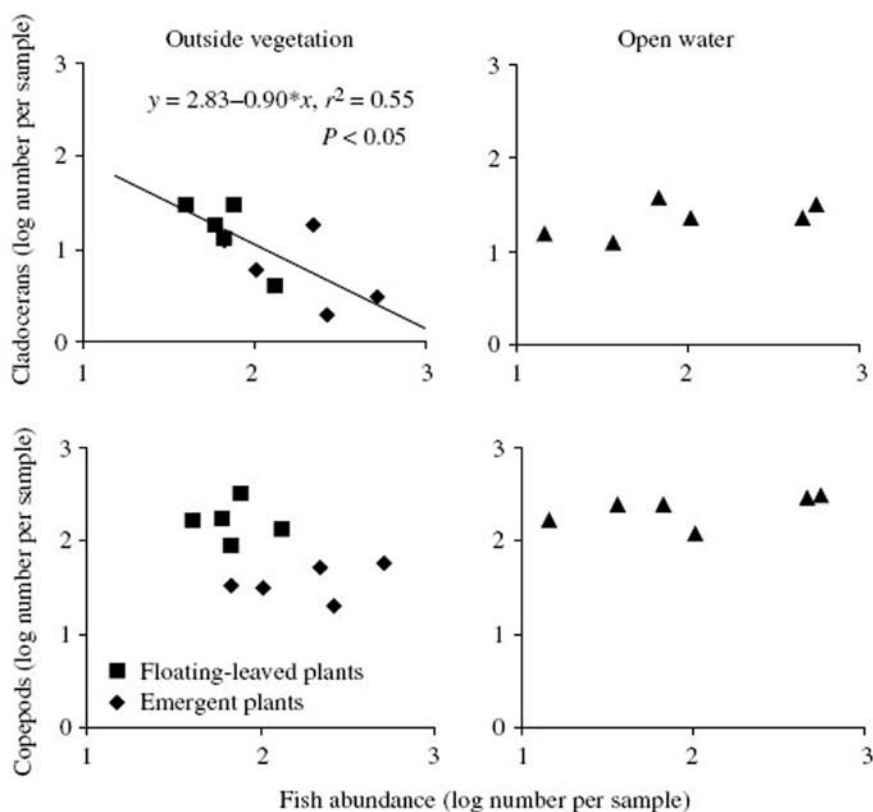


Рис. 3. Корреляция между численностью рыб и численностью клadoцер и копепод в различных типах высшей водной растительности и открытой воде в оз. Ханебъерг (Romare et al., 2003)

Пресс рыб в основном направлен на крупный зоопланктон, и он возрастает по мере продвижения в южные широты (Vakkilainen et al., 2004; Meerhoff, 2007b). Исследования в литоральной зоне мелкого эвтрофного озера Литл Миер в Англии с использованием 36 изолятов показали, что обычные для водоемов умеренной зоны виды рыб по-разному воздействуют на зоо- и фитопланктон (Williams, Moss, 2003). В экспериментах использовали 4 вида рыб: карп (*Cyprinus carpio* L.), лещ (*Abramis brama* L.), линь (*Tinca tinca* L.) и плотва (*Rutilus rutilus* L.) размером около 15 см. По мере увеличения биомассы рыб (от 0 до 700 кг га⁻¹) наблюдалось явное снижение средних размеров и обилия зоопланктона. Крупные виды замещались более многочисленными мелкими, особенно в присутствии леща, ко-

торый хуже приспособлен потреблять мелкий зоопланктон, но лучше схватывает более крупный и подвижный, чем остальные три вида. В присутствии карпа и плотвы в больших количествах были представлены *Cyanophyta*. Воздействие на фитопланктон определялось как процессами сверху через размерно-селективный пресс рыб на зоопланктон, так и снизу через регенерацию биогенных веществ, направление и интенсивность которых зависели от вида рыб.

Именно уменьшением доли крупного зоопланктона в результате повышенного потребления его рыбами при высоких температурах объясняется ослабление его способности контролировать развитие фитопланктона в низких широтах (Vakkilainen et al., 2004; Meerhoff, 2007b).

Полевые эксперименты с мезокосмами показали, что при слабом развитии растительности даже при низкой биомассе рыб (4 г м⁻²) численность крупного зоопланктона была недостаточной для контроля развития фитопланктона (Nietala et al., 2004). Эти результаты хорошо согласуются с данными других исследований (Post, McQueen, 1987; Pergow et al., 1999), в которых рыбы при биомассе 2-5 г м⁻² элиминировали дафний. При хорошем развитии макрофитов, особенно свободноплавающего вида *Lemna trisulca* L., зоопланктон контролировал фитопланктон даже при уровне биомассы рыб в 20 г м⁻² и дополнительном внесении биогенных веществ (90 мкг Р л⁻¹, 0.9 мг N л⁻¹). Таким образом, в умеренных широтах макрофиты значительно повышают пороговую биомассу рыб, при которой зоопланктон способен контролировать развитие водорослей.

Пресс беспозвоночных хищников

Помимо рыб, значительное влияние на обилие, видовую и размерную структуру мирного зоопланктона оказывают беспозвоночные хищники, в том числе и зоопланктонные. Широкий спектр жертв, от коловраток до кладоцер, активно потребляют различные виды циклопов из родов *Mesocyclops*, *Acanthocyclops* и *Cyclops* (Williamson, 1986; Gliwicz, Umana, 1994; Chang, Hanazato, 2003; 2005b,c). Экспериментально показано, что такой широко распространенный вид, как *M. Leuckarti*, успешно потребляет *D.brachyurum* и молодь *C.reticulata* и слабо – *B.longirostris*, *Daphnia ambigua* Scourfield и *D.pulex* (Chang, Hanazato, 2003). Защитными механизмами от потребления служат выступающие структуры, скорость и особенности плавания. Размер жертв также имеет большое значение: более крупные особи лучше избегали атак *Mesocyclops*, тем не менее, они часто были успешными даже при на-

падении на крупные виды *Daphnia*. Тот факт, что *Mesocyclops* sp. может потреблять крупные жертвы, подтверждают эксперименты с *L.kindti* (Chang, Hanazato, 2005b). Циклопы в основном эффективно и полностью потребляли мелких (<2,5 мм) особей, значительно менее эффективно более крупных, съедали у них в основном вторые антенны.

В свою очередь, *L.kindti* является обычным хищником в эвтрофных обильных рыбой озерах и оказывает значительное влияние на зоопланктонные сообщества, что наблюдалось после ее случайного вселения в небольшое по размерам озеро (McNaught et al., 2004). Уже на следующий год сезонный максимум *L.kindti* достигал 85 экз. м⁻³, в результате мелкие виды кладоцер (*Ceriodaphnia*, *Bosmina*) практически исчезли из озера. Произошел сдвиг в доминирующем комплексе и кладоцер, и копепоид и возросло разнообразие *Daphnia*.

Таким образом, вселение беспозвоночных хищников может привести к кардинальным изменениям в зоопланктонных сообществах даже в присутствии рыб. В озере Сува (Япония) смена доминирования двух видов *Bosmina* (*B.longirostris* и *B.fatalis*) определялась селективным хищничеством *L.kindti* (Chang, Hanazato, 2004).

Попытки повысить прозрачность в озере Киннерет снижением численности планктоноядного вида рыб – киннеретской сардины *Acanthobrama terraesanctae* Steinitz, не оказали предполагаемого эффекта. Сравнение потенциального воздействия рыбы и хищных копепоид *Mesocyclops ogunnus* Onabamiro и *Thermocyclops dybowskii* Lande установило, что, несмотря на меньшую биомассу, циклопы могут оказывать большее влияние на смертность мирного зоопланктона, чем сардина (Blumenshine, Hambright, 2003).

В мелководном водохранилище (Центральная Польша) миграции (ДНМ) крупного

зоопланктона были значительно более выраженными в год с очень низкой (<1 экз. м^2) численностью молоди рыб в прибрежных зарослях и очень высокой (около 12 экз. л^{-1}) численностью хищной кладоцеры – *L. kindti* в пелагиали (Wojtal et al., 2003). В следующем году, в период низкой миграционной активности, молодь плотвы и окуня (>100 экз. м^2) была очень многочисленной, а численность *L. kindti*, напротив, меньше (3-4 экз. л^{-1}), чем в предыдущем сезоне. Таким образом, интенсивность миграций определялась, с одной стороны, прессом позвоночных хищников в прибрежных зарослях (молоди рыб), а с другой – прессом беспозвоночного хищника *L. kindti* в пелагической части водоема.

Эксперименты с огороженными участками озера, проведенные в литорали озера Лос Радрес (Аргентина), показали, что личинки различных таксонов насекомых очень эффективно потребляют зоопланктон, представленный *D.brachyurum*, *Bosmina huaronensis* Delachaux, *Moina micrura* Kurz, и самцов и самок *Notodiptomus incompositus* Brian (Sagrario et al., 2009). Эксперимент проводили при низкой и высокой численностях и разнообразии беспозвоночных хищников, которые соответствовали условиям озера. Оказалось, что при высокой численности хищников численности популяций зоопланктонных видов значительно снижались (приблизительно на 80 %) по сравнению с контролем и низкими величинами численности хищников. Такие хищники, как бокоплавы *Buena sp.*, взрослые травяные креветки *Palaemonetes argentinus* Nobili и личинки стрекоз-стрелок *Cyanallagma interruptum* Selys, потребляли от 75 до 100 % зоопланктона. Поскольку все эти виды были ассоциированы с растительностью и имели очень высокую численность, они представляли значительную угрозу для зоопланктона, а роль макрофитов как рефу-

гиума зависела от соотношения пресса рыб и беспозвоночных хищников.

Численность мелких зоопланктеров оказалась достаточно жестко связанной с обилием *L. kindti* (Семенченко, 2006). Следует отметить, что влияние беспозвоночных хищников на динамику численности зоопланктона потенциально может быть большим, и упомянутые выше исследования это подтверждают, но работ, в которых количественно сравнивается их воздействие с прессом рыб, крайне мало.

Различия абиотических условий литоральных биотопов

По сравнению с различиями в условиях между эпи- и гипolimнионом в стратифицированных глубоких озерах, в мелких водоемах суточные изменения различных параметров при обычных погодных условиях выражены в значительно меньшей степени. Подобным примером является динамика некоторых параметров в различных литоральных биотопах слабоэвтрофного, мелководного (средняя глубина 5 м) озера Обстерно: температуры, содержания растворенного кислорода, активной реакции и электропроводности воды (табл. 3). Так, различия в температуре в ночное и дневное время составляли 1 °C. В периоды резкого изменения погоды, очевидно, градиент условий может быть больше, но устойчивого горизонтального градиента условий, подобного вертикальному, в обычное время ожидать не следует.

В большом стратифицированном озере Киннерет различия в температуре и концентрации кислорода между прибрежной и пелагической частями эпилимниона были незначительными – 27,1-29,9 °C и 8,7-9,3 мг л^{-1} , pH варьировала от 7,6 до 8,7 (Pinel-Alloul, 2004).

Сравнение различных характеристик открытой части и биотопов с погруженной и полупогруженной растительностью эвтрофного

Таблица 3. Данные однофакторного дисперсионного анализа видовой структуры сообществ *Cladocera* в литоральных биотопах разного типа

Фактор	Критерий Фишера, F	Число степеней свободы, df	Ошибка df	Уровень достоверности, p
Случайный для всех биотопов	5500,3	19	1,0	0,011
Топический (все биотопы)	15,9	76	6,3	0,00075
Случайный для биотопов с зарослями	4302,8	10	1,0	0,012
Топический (биотопы с зарослями)	15,1	30	3,6	0,012

полимиктического озера в Уругвае показало, что в погруженной растительности концентрация кислорода была ниже, чем в других биотопах весной, летом и осенью. В погруженной растительности летом ночная насыщенность воды кислородом составляла 44 % от дневной, а прозрачность по диску Секки была на 46 % выше, чем в открытой воде (Iglesias et al., 2007).

В то же время в гиперэвтрофной части озера Хииденвеси (Финляндия) в период сильного цветения рН поднялась выше 10 и фильтрующий зоопланктон концентрировался в биотопах с пониженными величинами рН (Nurminen, Norppila, 2002).

Освещенность

Доступность пищи для животных обратно связана с их безопасностью. В укрытиях, где они скапливаются в больших количествах, имеет место дефицит пищи, а по мере удаления от укрытий возрастает опасность быть съеденными (Lima, 1998; Tollrian, Harvell, 1999; Gliwicz, 2003). В озерах градиент обилия пищи и степени защищенности обычно существует в вертикальном и горизонтальном направлении (Werner, Gilliam, 1984; Clark, Levy, 1988). Во многом это зависит от интенсивности освещения, поскольку хищные и планктоноядные рыбы при захвате своих жертв ориентируются с помощью зрения. В верхних слоях водоемов наибольшее количество пищи, но и наибольший пресс

хищников. По мере продвижения в глубину интенсивность освещения снижается, соответственно, ухудшаются условия для визуальных хищников. Такие вертикальные пространственные убежища с определенной интенсивностью освещения получили название «окна антихищничества» (Clark, Levy, 1988). В дальнейшем было предложено распространить это понятие и на горизонтальные перемещения рыб, приуроченных к прибрежной зоне водоемов (Gliwicz et al., 2006). Они пользуются высокой плотностью зоопланктона в открытой части озер в пред-рассветное и сумеречное время суток, когда освещенность позволяет им укрываться от собственных хищников, но остается достаточной для поиска жертв. В качестве убежища в дневное время выступает водная растительность. Исследования, проведенные в пяти небольших озерах, в которых отсутствовали пелагические планктоноядные рыбы, показали, что плотва не отплывает далеко от береговой линии даже в ночное время (Gliwicz et al., 2006). В маленьких озерах с диаметром до 600 м рыбы равномерно распределялись по всей акватории, а в озерах большего (более 1000 м) размера в центральной части встречались только отдельные экземпляры рыб. Следует отметить, что наибольшая активность планктоноядных рыб наблюдалась в сумеречный период. Эхограммы показали массовое перемещение плотвы по направлению от береговой линии к центру водоемов.

Причем возрастание численности рыб по мере удаления от берега происходило очень быстро – в течение получаса (с 20⁰⁰ до 20³⁰). В дальнейшем (к 22⁰⁰) во всех озерах наблюдалось агрегирование рыбы в поверхностных слоях воды. В дневное время плотва и укляя концентрировались возле дна у уреза пояса растительности на глубинах 5-8 м в озерах с узкой литоральной зоной и среди погруженной растительности в озере с более широкой зоной прибрежного мелководья. Распределение рыб в водоемах соответственно влияло и на распределение зоопланктона. Анализ содержимого желудков плотвы *Rutilus rutilus* L. и уклей *Alburnus alburnus* L. показал, что у рыб возраста 1+, оставшихся в прибрежной части акватории, состав пищи был более разнообразным, чем у рыб, пойманных дальше (более 50 м) от береговой линии. Однако процент пустых желудков (до 63 %) у рыб из прибрежья оказался значительно выше, а наполнение желудков – в десятки раз меньше. Содержимое желудков рыб в прибрежной части включало в себя любое сочетание всех видов зоопланктона, отмеченных в этой части озер, или представителей бентоса. Рыбы, пойманные в удаленных от берега участках, отличались большей избирательностью в потреблении жертв. По количеству экземпляров в желудках рыб преобладали наиболее многочисленные в зоопланктоне *D. cuculata* и *D. galeata*, а по биомассе – *L. kindti*, численность которой составляла всего около 1 % от общей, и *Chaoborus* sp. О избирательном выедании рыбами наиболее крупных и с большими кладками особей говорилось и ранее (Gliwicz, Pijanowska, 1989). Таким образом, анализ распределения рыб и содержимого их желудков прямо показывает, что в сумеречное время рыбы специально мигрируют в направлении центральной части водоемов за дополнительной пищей. У остающихся в

прибрежной части особей количество пищи на порядки меньше.

В глубоких озерах зоопланктон находит убежище от хищников, мигрируя вертикально в глубокие слабо освещенные слои (Gliwicz, 1986; Dini, Carpenter, 1988; Lampert, 1993). В мелких озерах без макрофитов, из-за отсутствия стратификации и недостаточного градиента глубины, единственным убежищем для зоопланктона может служить низкая освещенность у дна, особенно в эвтрофных озерах. Литоральный зоопланктон может совершать вертикальные миграции между дном и толщей воды в результате воздействия хищничества рыб (Walls et al., 1990; Jeppesen et al., 2002). В экспериментальных мезокосмах (Hietala et al., 2004) в присутствии плотвы (5-10 см длиной) численность эупланктонных кладоцер (*B. longispina*, *C. pulchella*, *D. brachyurum*) была выше в ночное время, чем в дневное. В отсутствие рыб их численность в столбе воды достоверно не отличалась в разное время суток, что свидетельствует об агрегации кладоцер в придонном слое в дневное время.

Исследования, проведенные в средиземноморском озере Вела, подтверждают, что зоопланктон совершает вертикальные миграции и в естественных мелких водоемах вследствие изменений освещенности (Castro et al., 2007). В весенний период при высокой прозрачности воды зоопланктон концентрировался в пелагической части озера независимо от времени дня и совершал вертикальные миграции, несмотря на маленькую (1,6 м) глубину водоема. Численность циклопа *A. robustus*, предпочитавшего заросли полупогруженной растительности *J. pallescens*, в мелком (глубина до 2 м) эвтрофном пруду была выше в ночное время, что также объясняется вертикальными миграциями.

Можно предполагать, что снижение пресавизуальных хищников может происходить в

Таблица 4. Ослабление освещенности в зарослях различных видов растительности на поверхности воды и глубине 0,5 м в мезоэвтрофном оз. Обстерно

Биотоп	Освещенность (тыс. люкс/м ²)		
	поверхность	полиэтилен	глубина 0,5 м
Открытая вода	55,0	55,0	33,0
Камыш (70 экз./м ²)	45,0	55,0	15,0
Камыш (200 экз./м ²)	11,0		1,5-2,0
Кубышка (под листом)	3,0-7,0		
Кубышка (между листьям)			15,0
Рдест (под листьями)	10,0		
Рдест (между листьям)			10,0

результате ухудшения освещенности в зарослях макрофитов. Наши наблюдения установили, что в зарослях различных видов водной растительности происходит существенное снижение освещенности по сравнению с открытыми участками воды (табл. 4). Снижение идет как по мере продвижения в глубину, так и в зависимости от вида растений, плотности их зарослей. В то же время быстрое увеличение численности *C.pulchella* наблюдалось в установке, имитирующей заросли макрофитов, сделанной из полиэтиленовых полос, хотя, как показывают измерения (табл. 4), полиэтиленовая пленка практически не снижает освещенности. Уже на следующие сутки численность этого вида была выше в десятки раз в искусственных макрофитах, чем в литорали без растительности, и вполне сопоставима с численностью этого вида в естественной растительности (камыше). В целом, процесс заселения искусственного биотопа сопровождался очень быстрым увеличением числа видов. Таким образом, зоопланктон использовал искусственный и естественный биотопы сходным образом, несмотря на различные условия освещенности.

В гипертрофном заливе озера Хииден-веси освещенность на дне (от поверхностной радиации) составляла в зарослях макрофитов менее 2 %, а в мезотрофном заливе – 7-11 %

((Nurminen, Hooppila, 2002). Лабораторные исследования вертикальных миграций выявляют, что достаточно низкая освещенность от 1 до 10 люкс может служить рефугиумом для дафний от пресса рыб (Burks et al., 2002). Такие виды, как плотва (*Rutilus rutilus*) и лещ (*Abramis brama*), одинаково эффективно охотятся в полной темноте и при ярком освещении, хотя окунь (*Perca fluviatilis* L.) при снижении освещенности схватывает только крупных дафний. В недавнем обзоре Burks et al. (2002) показано, что в мелких озерах и в зарослях водной растительности ослабление освещенности недостаточно, чтобы служить рефугиумом от рыб. По данным других авторов, даже при маленькой глубине и именно в периоды высокой прозрачности воды в естественных водоемах ряд видов зоопланктона мигрирует в придонные слои от пресса рыб (Hietala et al., 2004; Castro et al., 2007; Trochine et al., 2009).

Температура

Температура оказывает существенное влияние на различные физиологические и популяционные характеристики зоопланктона, и наблюдаются определенные различия в ее величинах между литоральной и пелагической частями водоема, а также между различными литоральными биотопами (Burks

et al., 2002). Наши наблюдения не выявили существенных суточных различий в температуре между разными участками озер (табл. 3), поэтому можно предполагать, что небольшой градиент температуры в мелких водоемах не оказывает заметного влияния на суточные перемещения зоопланктона.

Тем не менее, ночная съемка в озере Киннерет показала, что зоопланктон распределялся в соответствии с градиентом температуры и концентрировался в литоральной зоне (Pinel-Alloul et al., 2004).

В последнее время появились исследования, в которых рассматривается влияние температуры на зоопланктон и озерные экосистемы в целом в различных климатических зонах. Такие работы ориентированы также на предсказание возможных последствий глобального повышения температуры. Паневропейские эксперименты выявили, что в самом южном из обследованных регионов (Валенсия, Испания) зоопланктон в экспериментальных микрокосмах не мог контролировать биомассу фитопланктона, в отличие от экспериментов в более высоких широтах (Vakkilainen et al., 2004).

В результате сравнительных исследований было установлено, что ключевым фактором, отличающим озера умеренной и субтропической зон, является повышенный пресс рыб, особенно усиливающийся при высоких температурах (Liboriussen et al., 2005). Даже если увеличение температуры не оказывает непосредственного существенного влияния на зоопланктон, оно может воздействовать опосредованно через изменение трофической структуры мелких озер или усиливать воздействие рыб.

Моделирование процессов, вызывающих летний спад численности доминирующей в биоманипуляционном водоеме *Daphnia galeata* (Mehner, 2000), на основании прове-

денных полевых исследований позволило сделать вывод, что этот спад во многом определяется весенней температурой воды (Mehner et al., 1998). Сравнение сценариев для холодной и теплой весны позволило заключить, что при более высоких весенних температурах сеголетки окуня растут быстрее и размер их рта позволяет им раньше начинать питаться половозрелыми самками дафний. К тому же, с ростом температуры размер дафний при достижении половозрелости снижается. Смертность сеголетков также снижается с ростом температуры. В результате потребление взрослых дафний сеголетками окуня резко возрастает в годы с теплыми веснами. Полученные данные подтверждают предположение, что даже незначительное глобальное потепление может вызывать тонкие изменения во взаимодействиях между трофическими группами, которые могут привести к существенным изменениям в функционировании озерных экосистем.

Заключение

Основными факторами, влияющими на распределение, перемещения, размерную и видовую структуры зоопланктона в литоральной зоне пресноводных водоемов, являются пресс позвоночных хищников и наличие и структура макрофитов. В умеренной зоне макрофиты, особенно погруженные, служат хорошим рефугиумом для крупного фильтрующего зоопланктона от прессы хищников, что позволяет ему контролировать развитие фитопланктона. В тепловодных озерах макрофиты зачастую выступают как сигнальный фактор опасности. Связано это с очень высокой численностью планктоноядных рыб и беспозвоночных хищников, ассоциированных с растительностью. Беспозвоночные хищники при их высокой численности могут оказывать значительное влияние на структу-

ру зоопланктона даже в богатых рыбой озерах. В умеренной зоне зоопланктон совершает преимущественно горизонтальные миграции в водную растительность, используя ее как рефугиум. В субтропической и тропической зонах миграции выражены слабее, среди них преобладают вертикальные, в придонный слой, даже при небольшой глубине водоемов. Количество и качество пищевых ресурсов в разных водоемах может возрасти как из литоральной зоны в пелагиаль, так наоборот. Метаболиты макрофитов могут оказывать как стимулирующее, так и угнетающее влияние на фитопланктон, а также опосредованно и прямым путем на зоопланктон. Зоопланктон реагирует не только на химические сигналы от макрофитов, но и на их архитектуру. Освещенность является одним из основных абиотических факторов, влияющих на воз-

можности визуальных хищников (рыб) и, соответственно, на миграции зоопланктона.

Обзор литературных данных показывает, что масштабы и расстояние суточных горизонтальных миграций зоопланктона и затраты на них практически не изучены. Представляется, что для такого рода оценок подходит модель IFD. Мало что известно о конкурентных отношениях между эупланктонными и ассоциированными с растительностью видами зоопланктона в зарослях макрофитов. Слабо изучена роль макрофитов как фактора, оказывающего влияние на гидродинамику водных масс в стоячих водоемах в результате ветрового воздействия. Исследования выявили, что негибкие растения, к которым можно отнести многие виды макрофитов в озерах, могут оказывать существенный тормозящий эффект на водные потоки (Sand-Jensen, 2003).

Работа выполнена в рамках совместного проекта Белорусского и Российского (СО РАН, Ур РАН) фондов фундаментальных исследований (грант Б09СО-008).

Список литературы

Баланда О.В., Зиньковский О.Г., Потрохов А.И. (2004а). Влияние алкалоидов *Numphar lutea* (L) Smith. на икру и сперматозоиды карпа и белого амура. Гидробиологический журнал 40(5): 71-77.

Баланда О.В., Медведь В.А., Сакевич А.И. (2004б). Алкалоиды *Numphar lutea* (L) Smith и их влияние на жизнедеятельность цианобактерий и водорослей. Гидробиологический журнал 40(4): 106-118.

Разлуцкий В.И., Бусева Ж.Ф. (2007а) Биотопическое распределение кладоцер в озерах разного типа. Вес. Нац. Акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. №2: 95-99.

Разлуцкий В.И., Бусева Ж.Ф. (2007б) Структура сообществ рачкового планктона в макрофитах разного типа литорали эвтрофного озера на севере Беларуси. Материалы международной школы-конференции «Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов». С. 252-257.

Романенко В.Д. (2004) Основы гидрoэкологии. Киев – Генеза. 664 с.

Романенко В.Д., Сакевич А.И., Усенко О.М. (2005) Метаболические механизмы взаимодействия высших водных растений и сине-зеленых водорослей-возбудителей «цветения» воды. Гидробиологический журнал 41(3): 45-57.

Сакевич А.И., Усенко О.М. (2003) Экзометаболиты водных макрофитов фенольной природы и их влияние на жизнедеятельность планктонных водорослей. Гидробиологический журнал 39(3): 36-44.

- Семенченко В.П. (2006) Роль макрофитов в изменчивости структуры сообщества зоопланктона в литоральной зоне мелководных озер. Сибирский экологический журнал 1: 89-96.
- Семенченко В.П., Разлуцкий В.И., Бусева Ж.Ф. (2008) Заселение искусственных макрофитов зоопланктоном. Доклады НАН Беларуси 52(2): 86-89.
- Усенко О.М., Сакевич А.И., Паламарчук В.Д. (2003) Влияние фенольных кислот гидрофитов на развитие планктонных водорослей. Альгология 13(1): 26-33.
- Усенко О.М., Сакевич А.И. (2008) Аллелопатія в гідроекосистемах. Київ: Логос. 342 с.
- Юришинец В.И., Баланда О.В. (2004) Влияние алкалоидов кубышки желтой *Numphar lutea* (L) Smith на симбиотические системы некоторых видов двустворчатых моллюсков. В: Сборник научных работ по эколого-функциональным и фаунистическим аспектам исследования моллюсков, их роль в биоиндикации состояния окружающей среды. Житомир. Волянь. С. 251-254.
- Ahlgren G., Goedkoop W., Markensten H., Sonesten L., Boberg M. (1997) Seasonal variations in food quality for pelagic and benthic invertebrates in Lake Erken – the role of fatty acids. Freshwater Biology 38: 555-570.
- Allen H.L. (1971) Primary Productivity, Chemo-organotrophy, and Nutritional Interactions of Epiphytic Algae and Bacteria on Macrophytes in the Littoral of a Lake. Ecological Monographs 41: 98-127.
- Barbiero R.P., Tuchman M.L. (2001) Results from the U.S. EPA's biological open water surveillance program of the Laurentian Great Lakes: II. Deep chlorophyll maxima. J Great Lakes Res. 27:155-166.
- Bertolo A., Lacroix G., Lescher-Moutoué F., Sala S. (1999) Effects of physical refuges on fish-plankton interactions. Freshwater Biology 41: 795-808.
- Blumenshine SC, Hambright KD (2003) Top-down control in pelagic systems: a role for invertebrate predation. Hydrobiologia 491: 347-356.
- Brosse S., Grossman G.D., Lek S. (2007) Fish assemblage patterns in the littoral zone of a European reservoir. Freshwater Biology 52: 448-458.
- Bucka H. (1989) Ecology of selected planktonic algae causing water blooms. Acta Hydrobiologica 31: 207-258.
- Burks R.L., Lodge D.M. (2002) Cued in: advances and opportunities in freshwater chemical ecology. Journal of Chemical Ecology 28: 1901-1917.
- Burks R.L., Lodge D.M., Jeppesen E., Lauridsen T. L. (2002) Dial horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. Freshwater Biology 47: 343-365.
- Boersma M., Spaak P., De Meester L. (1998) Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: the uncoupling of responses. American Naturalist 152: 237-248.
- Canfield D.E.Jr, Shireman J.V., Colle D.E., Haller W.T. (1984) Prediction of chlorophyll-a concentrations in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 41: 497-501.
- Chang K.H., Hanazato T. (2005a). Heterogeneous distribution of zooplankton in a shallow eutrophic lake: species composition and diversity of the zooplankton community associated with habitat structure in a littoral area. Verh. Internat. Verein. Limnol. 29: 922-926.
- Chang K.H., Hanazato T. (2003). Vulnerability of cladoceran species to predation by the copepod *Mesocyclops leuckarti*: laboratory observations on the behavioral interactions between predator and prey. Freshwater Biology 48: 476-484.

Chang K.H., Hanazato T. (2004) Predation impact of *Leptodora kindtii* on population dynamics and morphology of *Bosmina fatalis* and *B. longirostris* in mesocosms. *Freshwater Biology* 49: 253-264.

Chang K.H., Hanazato T. (2005b) Impact of selective predation by *Mesocyclops pehpeiensis* on a zooplankton community: experimental analysis using mesocosms. *Ecol. Res.* 20: 726-732.

Chang K.H., Hanazato T. (2005c) Prey handling time and ingestion for *Mesocyclops* sp. Predation on small cladoceran species *Bosmina longirostris*, *Bosminopsis deitersi*, and *Scapholeberis mucronata*. *Limnology* 6: 39-44.

Depew D.C., Guildford S.J., Smith R.E.H. (2006) Spatial organization of trophic status in large lakes: chlorophyll and primary production in post-dreissenid Lake Erie (east basin). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 1115-1129.

Di Fonzo, C. D., and J. M. Cambell. (1988) Spatial partitioning of microhabitats in littoral Cladoceran communities. *J. Freshwat. Ecol.* 4: 303-313.

Fee E.J. (1976) The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario: Implications for primary production estimates. *Limnology and Oceanography* 21: 767-783.

Flössner D. (2000) *Die Haplopoda und Cladocera Mitteleuropas*. Leiden: Backhuys.

Fretwell S.D., Lucas H.J. (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19: 16-36.

Fryer D.G. (1968) Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): A study in comparative morphology and ecology. *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B.* 254: 221-385.

Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dubovskaya O. P., Makhutova O. N., Kalachova G. (2006) Influence of sestonic elemental and essential fatty acid contents in a eutrophic reservoir in Siberia on population growth of *Daphnia (longispina)* group). *Journal of Plankton Research* 28: 907-917.

González Sagrario M.A., Balseiro E., Ituarte R., Spivak E. (2009) Macrophytes as refuge or risky area for zooplankton: a balance set by littoral predacious macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 54: 1042-1053.

Gulati R.D., DeMott W. R. (1997) The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. *Freshwater Biology* 38: 753-768.

Hanazato T., Arakawa T., Sakuma M., Chang K.H., Okino T. (2001) Zooplankton community in Lake Suwa: community structure and its role in the ecosystem. *Japanese Journal of Limnology* 62: 151-167.

Hecky R. E., Hesslein R. H. (1995) Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 14: 631-653.

Hietala J., Vakkilainen K., Kairesalo T. (2004) Community resistance and change to nutrient enrichment and fish manipulation in a vegetated lake littoral. *Freshwater Biology* 49: 1525-1537.

Hillbricht-Ilkowska A., Stańczykowska A. (1969) The production and standing crop of planktonic larvae of *Dreissena polymorpha* Pall. in two Mazurian lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 16 (29): 193-203.

Horton P.A., Rowan M., Webster K.E., Peters R.H. (1979) Browsing and grazing by cladoceran filter feeders. *Canadian Journal of Zoology* 57: 206-212.

Irz P., Laurent A., Messad S., Pronier O., Argillier C. (2002) Influence of site characteristics on fish community patterns in French reservoirs. *Ecology of Freshwater Fish* 11: 123-136.

Iglesias C., Goyenola G., Mazzeo N., Meerhoff M., Rodó E., Jeppesen E. (2007) Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia* 584: 179-189.

Jeppesen E., Søndergaard Ma., Søndergaard Mo., Christoffersen K., TheilNielsen J., Jürgens K. (2002) Cascading trophic interactions in the littoral zone: an enclosure experiment in shallow Lake Stigsholm, Denmark. *Arch. Hydrobiol.* 153: 533-555.

Jeppesen E., Pekcan-Hekim Z., Lauridsen T.L., Søndergaard M., Jensen J.P. (2006) Habitat distribution of fish in late summer: changes along a nutrient gradient in Danish lakes. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 180-190.

Kufel L., Pasztaleniec A., Czapla G., Strzałek M. (2007) Constitutive allelochemicals from *Stratiotes aloides* L. affect both biomass and community structure of phytoplankton. *Pol. J. Ecol.* 55: 387-393.

Lampert W., McCauley E., Manly B. (2003) Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 765-773.

Lampert W. (1993) Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie*, 39: 79-88.

Lampert W., McCauley E., Manly B.F.J. (2003) Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society of London, Series Biological Sciences* 270: 765-773.

Larsson P. (1997) Ideal free distribution in *Daphnia*? Are daphnids able to consider both the food patch quality and the position of competitors? *Hydrobiologia* 360: 143-152.

Lauridsen T.L., Buenk I. (1996) Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Arch. Hydrobiol.* 137: 161-176.

Lauridsen T.L., Lodge D.M. (1996) Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnology and Oceanography* 41: 794-798.

Lauridsen T., Pedersen L.J., Jeppesen E., Søndergaard M. (1996) The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. *Journal of Plankton Research* 18: 2283-2294.

Lewin W-Ch., Okun N., Mehner T. (2004) Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshwater Biology* 49(4): 410-424.

Liboriussen L., Landkildehus F., Meerhoff M., Bramm M.E., Søndergaard Mo., Christoffersen K., Richardson K., Søndergaard Ma., Lauridsen T.L., Jeppesen E. (2005) Global warming: Design of a flow-through shallow lake mesocosm climate experiment. *Limnology and Oceanography: Methods* 3: 1-9.

McNaught AS, Kiesling RL, Ghadouani A (2004) Changes to zooplankton community structure following colonization of a small lake by *Leptodora kindti*. *Limnology and Oceanography* 49: 1239-1249.

Meerhoff, M., Fosalba, C., Bruzzone, C., Mazzeo, N., Noordoven, W., Jeppesen, E. (2006) An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 51: 1320-1330.

Mehner, T. (2000) Influence of spring warming on the predation rate of underyearling fish on *Daphnia* -a deterministic simulation approach. *Freshwater Biology* 45:253-263.

Mehner T., Hülsmann S., Worischka S., Plewa M., Benndorf J. (1998) Is the midsummer decline of *Daphnia* really induced by age-0 fish predation? Comparison of fish consumption and *Daphnia* mortality and life history parameters in a biomanipulated reservoir. *Journal of Plankton Research* 20: 1797-1811.

Meerhoff M., Clemente J.M., Teixeira de Mello F., Iglesias C., Pedersen A.R., Jeppesen E. (2007a) Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology* 13: 1888-1897.

Meerhoff M., Iglesias C., Teixeira De Mello F., Clemente J.M., Jensen E., Lauridsen T.L., Jeppesen E. (2007b) Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology* 52(6): 1009-1021.

Michels E., De Meester L. (2004) Inter-clonal variation in phototactic behaviour and key life-history traits in a metapopulation of the cyclical parthenogen *Daphnia ambigua*: the effect of fish kairomones. *Hydrobiologia* 522: 221-233.

Nurminen L.K.L., Horppila J.A. (2002) A diurnal study on the distribution of filter feeding zooplankton: Effect of emergent macrophytes, pH and lake trophy. *Aquat. Sci.* 64: 198-206.

Stabell O., Ogbeto F., Primicerio R. (2003) Inducible defenses in *Daphnia* depend on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators. *Chemical Senses* 28: 141-153.

Ostendorp W. (1993) Reed bed characteristics and significance of reeds in landscape ecology. *Aktuelle Limnologie* 5: 149-161.

Paterson M. (1993) The distribution of microcrustacea in the littoral zone of a freshwater lake. *Hydrobiologia* 263: 173-183.

Pełechaty M., Owsiany P.M. (2003) Horizontal distribution of phytoplankton as related to the spatial heterogeneity of a lake – a case study from two lakes of the Wielkopolski National Park (Western Poland). *Hydrobiologia* 510: 195-205.

Pennak, R. W. (1966) Structure of zooplankton populations in the littoral macrophyte zone of some Colorado lakes. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 85: 329-349.

Perrow M.R., Jowitt A.J.D., Stansfield J.H., Phillips G.L. (1999) The practical importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in shallow lake restoration. *Hydrobiologia* 395/396: 199-210.

Pinel-Alloul B., Merthot G., Malinsky-Rushansky N.Z. (2004) A short-term study of vertical and horizontal distribution of zooplankton during thermal stratification in Lake Kinneret, Israel. *Hydrobiologia* 526: 85–98

Pinto-Coelho R., Pinel-Alloul B., Methot G., Havens K.E. (2005) Crustacean zooplankton in lakes and reservoirs of temperate and tropical regions: variation with trophic status. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 348-361.

Post J.R., McQueen D.J. (1987) Impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community. *Journal of Freshwater Biology* 21: 79-89.

Raspopov I.M., Adamec L., Husák Š. (2002) Influence of aquatic macrophytes on the littoral zone habitats of the Lake Ladoga, NW Russia. *Preslia, Praha*, 74: 315-321.

- Sagrario G., de los Ángeles M., Balseiro E., Ituarte R., Spivak E. (2009) Macrophytes as refuge or risky area for zooplankton: a balance set by littoral predacious macroinvertebrates *Freshwater Biology* 54: 1042-1053.
- Schou M.O., Risholt C., Lauridsen T.L., Søndergaard M., Grønkjaer P., Jacobsen L., Berg S, Skov C., Brucet S., Jeppesen E. (2009) Restoring lakes by using artificial plant beds: habitat selection of zooplankton in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biology* 54: 1520-1531.
- Siehoff S., Hammers-Wirtz M., Strauss T., Toni H. (2009) Periphyton as alternative food source for the filter-feeding cladoceran *Daphnia magna*. *Freshwater Biology* 54: 15-23.
- Smith R.E.H., Parrish C.C., Depew D.C., Ghadouani A. (2007) Spatial patterns of seston concentration and biochemical composition between nearshore and offshore waters of a Great Lake. *Freshwater Biology* 52: 2196-2210.
- Sterner, R. W. and Schulz, K. L. (1998) Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check. *Aquat. Ecol.* 32: 261-279.
- Strzalek M., Koperski P. 2009. The *Stratiotes aloides* L. stand as a habitat in oxbow lake Buzysko. *Aquatic Botany* 90: 1-6.
- Trochine C., Modenutti B.E. & Balseiro E.G. (2009) Chemical signals and habitat selection by three zooplankters in Andean Patagonian ponds. *Freshwater Biology* 54: 480-494.
- Trochine C., Modenutti B. & Balseiro E. (2006) Influence of spatial heterogeneity on the predation of *Mesostoma ehrenbergii* (Focke) on calanoid and cyclopoid copepods. *Journal of Plankton Research* 28: 267-274.
- Tyler J. A., Gilliam J. F. (1995) Ideal free distributions of stream fish: a model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus*. *Ecology* 76: 580-592.
- Vadeboncoeur Y., Jeppesen E., Vander Zanden M. J., Schierup H.-H., Christoffersen K., Lodge D.M. (2003) From Greenland to green lakes: Cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes. *Limnology and Oceanography* 48(4): 1408-1411.
- Van Donk E., van de Bund W.J. (2002) Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms *Aquatic Botany* 72: 261-274.
- Vakkilainen K., Kairesalo T., Hietala J., Balayla D., Bécares E., Van de Bund W., Van Donk E., Fernández-Aláez M., Gyllström M., Hansson L.A., Miracle M.R., Moss B., Romo S., Rueda J., Stephen D. (2004) Response of zooplankton to nutrient enrichment and fish in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Freshwater Biology* 49: 1619-1632.
- Van de Meutter F., Stoks R., De Meester L. (2005) Spatial avoidance of littoral and pelagic invertebrate predators by *Daphnia*. *Oecologia* 142: 489-499.
- Vander Zanden M. J., Vadeboncoeur Y. (2002) Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152-2161.
- Walls M., Rajasilta M., Sarvala J., Salo J. (1990) Diel changes in horizontal microdistribution of littoral Cladocera. *Limnologica* 20: 253-258.
- Walseng B., Hessen D.O., Halvorsen G., Schartau A. K. (2006) Major contribution from littoral crustaceans to zooplankton species richness in lakes. *Limnology and Oceanography* 51(6): 2600-2606.
- Wetzel R.G. (2001) *Limnology: Lake and River Ecosystems*. W. B. Saunders. P. 151-167.

Williams A.E., Moss B. (2003) Effects of different fish species and biomass on plankton interactions in a shallow lake. *Hydrobiologia* 491: 331-346.

Williamson C.E. (1986) The swimming and feeding behavior of *Mesocyclops*. *Hydrobiologia* 134: 11-19.

Williamson C.E., Sanders R.W., Moeller R.E., Stutzman P.L. (1996) Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. *Limnology and Oceanography* 41: 224-233.

Winder M., Spaak P., Mooij W.M. (2004) Trade-offs in *Daphnia* habitat selection. *Ecology* 85: 2027-2036.

Wium-Andersen S., Christophersen C., Houen G. (1982) Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos* 39: 187-190.

Wojtal A., Frankiewicz P., Izidorczyk K., Zalewski M. (2003) Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia* 506-509: 339-346.

Factors Controlling Diurnal Distribution and Migration of Zooplankton in the Littoral Zone of Freshwater Lakes

Vitaliy P. Semchenko and Vladimir I. Razlutskiy
*State Scientific and Production Amalgamation
Scientific-practical center of the National Academy
of Sciences of Belarus for biological resources
SPS NANB for bioresources
27 Akademicheskaya st., Minsk, 220072 Belarus*

Species diversity of zooplankton in the littoral zone of lakes is higher than pelagic zone due to presence of the genus Chydoridae u Macrotrichidae. The most of cladoceran species which are considered as pelagic are typical in the littoral zone. Higher diversity is determined by heterogeneity of littoral habitats. Fish and invertebrate predator pressure are the main factor influencing on diurnal distribution and migration of zooplankton. In the different lakes phytoplankton abundance may increase as in a direction to the pelagic of water-body and wise versa. The influence of macrophyte metabolites on development of the different phytoplankton species may be both negative and positive. Metabolite concentrations in the natural condition are sufficient to effect directly on zooplankton and other animals. Experiments show that cladocerans avoid macrophyte beds in the absence other signals. In the temperate zone zooplankton migrate in the daytime toward macrophyte beds in the presence of fish kairomones and wise versa in subtropical lakes. Daphnia avoids macrophytes even in the presence of predator cues. Its may be explained by the higher abundance of planktivorous fish and invertebrate predators especially in macrophyte beds of subtropical lakes. Macrophyte beds are a good refuge for zooplankton which may control phytoplankton bloom in temperate lakes even under nutrient enrichment. In the low latitudes only submerged vegetation give a weak refuge for zooplankton under strong pressure of predators which have high density in the all habitats. Fish graze preferably of large-body species and small zooplankton cannot provide clear-water control. Furthermore, the differences in fish pressure leads mainly to horizontal zooplankton migrations in the temperate lakes and vertical

migrations in the subtropical shallow lakes. Cardinal distinctions in functioning water communities in lakes of different climatic zones may be a basis for the prognosis of possible consequences of global warming.

Keywords: zooplankton, Cladocera, migrations, food quality, macrophytes, predators.
