УДК 574.583

ЗООПЛАНКТОН ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ ОЗЕР: СТРУКТУРНЫЕ, ДИНАМИЧЕСКИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ

© 2006 В.П. Семенченко

Институт зоологии НАН Беларуси, г. Минск, Беларусь

Рассмотрены распределение, суточная изменчивость и влияние различных видов макрофитов на структуру сообщества кладоцерного зоопланктона в литоральной зоне озер. Установлено, что по мере увеличения глубины снижается изменчивость структурных показателей зоопланктона, а суточные коэффициенты вариации численности наиболее высоки у крупных видов кладоцер. Суточные горизонтальные миграции зоопланктона главным образом вызваны прессом рыб. Однако, остается неясным влияние хищного зоопланктона и трофического фактора на горизонтальные миграции. Выраженность горизонтальных миграций зоопланктона уменьшается с глубиной, а эффект «избегания берега» в основном наблюдается у крупных видов зоопланктона и вызван не только прессом рыб, но и другими факторами. Наблюдаются существенные различия в соотношении функциональных групп зоопланктона в разных типах литорали. Удельная роль планктобентических видов кладоцер с активным фильтрационным аппаратом уменьшается в сукцессионном ряду озер. Подчеркивается, что слабая изученность литоральной зоны озер дает достаточно пеструю картину объяснений различного рода взаимосвязей в зоопланктонном сообществе и динамики процессов.

Введение

Литоральная зона – один из компонентов экосистемы озер, играющий чрезвычайно важную роль как биофильтр, перехватывающий значительную часть поступающих с водосбора биогенов. Кроме того, литоральная зона является экотоном, для которого характерно развитие большого числа планктонных и бентосных организмов. По мнению Gliwicz [7], различия между литоральной и пелагической зонами озер гораздо больше, чем различия между водными и наземными экосистемами. В определенном смысле – это гиперболизированная точка зрения, но она подчеркивает специфичность условий обитания зоопланктона в литоральной зоне.

В отличие от пелагического зоопланктона данные по структурным, динамическим и функциональным показателям литорального зоопланктона весьма ограничены. В первую очередь это вызвано не только методическими трудностями его изучения, но и большим количеством различного рода факторов среды, как абиотических, так и биотических, воздействующих на литоральный зоопланктон.

Литоральная зона характеризуется большим набором функциональных групп кладоцерного зоопланктона: эупланктонные фильтраторы и хищники, прикрепленные виды фильтраторов, планктобентические виды с активным и пассивным фильтрационным аппаратом. Это увеличивает разнообразие потребляемых источников пищи, способствует разделению трофических ниш, и, соответственно, ведет к увеличению видового разнообразия. С другой стороны, могут возникать конкурентные отношения между отдельными видами зоопланктона.

Особую роль в литоральной зоне озер играет высшая водная растительность (погруженная, и полупогруженная), которая влияет на качественные и количественные показатели развития зоопланктона как прямым, так и косвенным образом. В частности, воздействие аллелопатических веществ макрофитов, роль макрофитов как фактора увеличивающего неоднородность местообитаний и изменяющего гидродинамические процессы

в литорали озер,

В данной работы мы рассмотрим только некоторые аспекты динамики и развития кладоцерного зоопланктона в литоральной зоне.

Структурные показатели кладоцерного зоопланктона в литоральной зоне озер

Распределения кладоцерного зоопланктона в литоральной зоне озер неоднородно и может быть вызвано различными причинами: наличием и степенью развития высшей водной растительности, образованием агрегаций, прессом хищников, гидродинамическими процессами и др. Кроме того, это распределение изменяется в пространственном, временном и сукцессионном аспекте. На закономерности распределения зоопланктона также существенное воздействие оказывают макрофиты.

В процессе исследования литоральной зоны озер разного типа установлено, что по мере увеличения глубины снижается суточная изменчивость различных структурных показателей сообщества зоопланктона (рис. 1).

Существуют различия в изменении коэффициента вариации (CV) численности у различных видов кладоцер. Величина CV у *D. brachyurum* закономерно уменьшалась от 92% до 42% по мере увеличения глубины станции отбора проб. Для *B. longispina* получена обратная закономерность: возрастание CV от 40% до 88%. У *D. cristata* значения CV были относительно постоянны (около 75%) в литоральной зоне, но резко снижались (41%) в пелагиали.

В литоральной зоне озера (чистая песчаная литораль, глубина 1,5 м) наибольшие колебания численности в течение суток наблюдались у видов, развитие которых в основном приурочено к пелагиали (*D. brachyurum*, *D. cristata*). В тоже время у *B. longispina*, C.reticulata численность в литоральной зоне изменялась в относительно небольших пределах. Суточные изменения численности практически в одинаковой степени характерны как для мелких, так и крупных видов, однако размах колебаний, как правило, выше у крупных видов.

Коэффициенты вариации в чистой литорали оказались значительно выше, чем в литорали с зарослями макрофитов. Так, в песчаной литорали без высшей водной растительности коэффициенты вариации составили: для эупланктонных кладоцера – 64%, для планктобентических кладоцера – 113%, тогда как в литорали с зарослями рдеста блестящего – 15% и 79% соответственно. Известно, что во многих экосистемах, пространственная неоднородность положительно скоррелирована и с числом микрообитаний

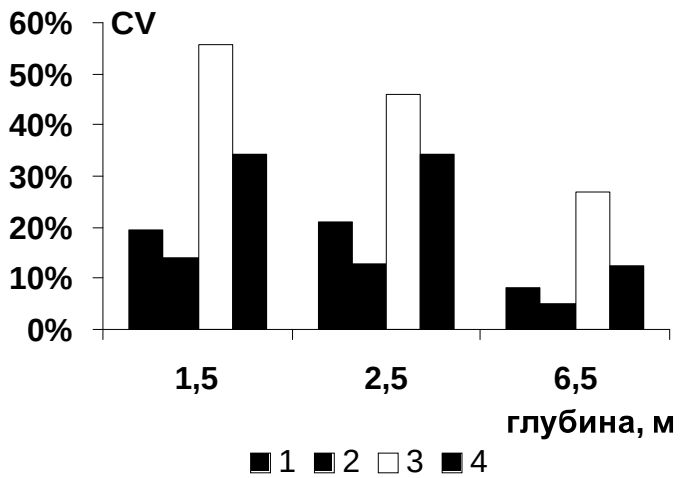


Рис. 1. Изменение коэффициента вариации для числа видов (1), индекса Шеннона (2), численности (3), индекса Маргалефа (4) для рачкового зоопланктона в градиенте глубины в песчаной литорали оз. Северный Волос [4].

и с видовым богатством. Это позволяет сделать вывод о том, что увеличение пространственной неоднородности литоральной зоны, вызванной развитием высшей водной растительности, ведет к уменьшению вариабельности в составе сообщества кладоцерного зоопланктона.

Макрофиты могут также оказывать сдерживающее влияние на различный зоопланктон [10]. Это предположение вполне логично, так как растительные заросли содержат несколько ассоциированных с растениями факультативных фильтраторов, которые являются мощными конкурентами пелагическому зоопланктону в растительном сообществе, в котором продукция перифитонных водорослей существенно выше, чем фитопланктона. Кроме того, воздействие аллелопатических веществ, выделяемых макрофитами, также может оказывать влияние на пелагический зоопланктон, который не адаптирован к условиям обитания в литоральной зоне.

Динамические характеристики зоопланктона в литоральной зоне озер

Динамика численности зоопланктона в литоральной зоне обусловлена не только изменением величин рождаемости и смертности. Из-за отсутствия стратификации в мелководных озерах только низкая освещенность у дна может служить рефугиумом для зоопланктона от пресса хищников, особенно в эвтрофных озерах. С другой стороны, даже в глубоководных мезотрофных озерах в литоральной зоне большие территории с растительностью могут обеспечивать пространственное убежище от пресса рыб и повышать шансы зоопланктона к выживанию благодаря суточным горизонтальным миграциям [12].

Проблеме суточных горизонтальных миграций зоопланктона посвящен целый ряд работ, в которых основное внимание уделено влиянию рыбного населения на горизонтальные миграции [6]. Следует подчеркнуть, что несмотря на целый ряд исследований, причины, вызывающие горизонтальные миграции, окончательно не выяснены.

Суточные горизонтальные миграции подразделяют на два типа: прямые (максимум численности зоопланктона в зарослях макрофитов днем) и обратные (максимум численности зоопланктона в зарослях ночью).

Мы проанализировали суточные изменения численности модельных видов кладоцер на различных станциях по мере их удаления от берега. На рис. 2 представлены данные по динамике численности *D. cristata*.

Как следует из рис. 2, минимальные значения численности дафний на литоральных станциях наблюдаются в период между 12^{00}

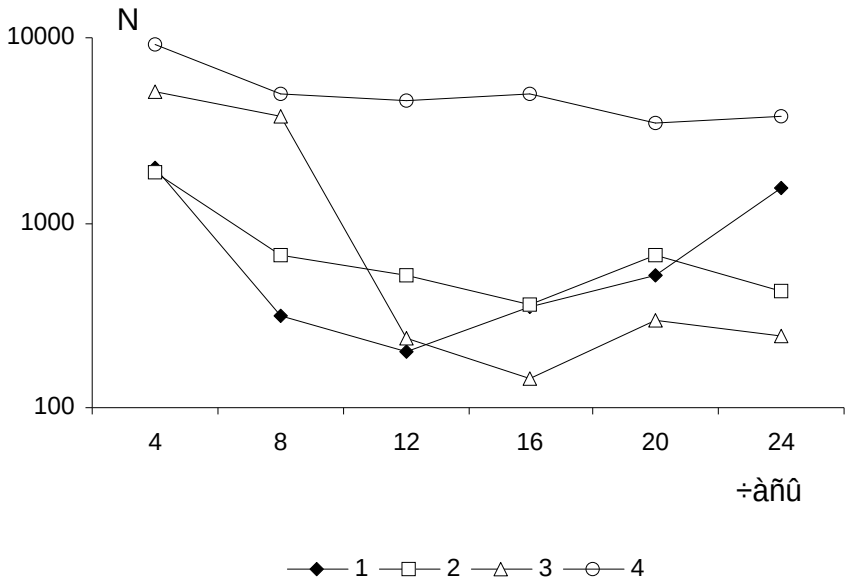


Рис. 2. Суточная динамика численности *D. cristata* на различных станциях оз. Северный Волос: 1-4 - номера станций по мере их удаления от берега

и 16^{00} часами дня. В пелагиали изменения численности относительно постоянны с небольшим снижением к 24^{00}. Таким образом, дафния проявляет четкие суточные горизонтальные миграции в литоральной зоне озера.

Если предположить, что популяция дафнии в изученной части озера является замкнутой, а величины рождаемости и смертности равны между собой, то суммарная численность по станциям для каждого часа должна быть постоянной. Действительно, на временном отрезке с 12^{00} до 24^{00} эта величина колебалась в незначительных пределах: от 5,5 до 6,5 тыс. экз./м^3. Однако в период с 4^{00} до 8^{00} суммарная численность оказалась в 2,5 раза выше. Эти различия связаны главным образом со ст. 3, где величины численности оставались относительно постоянными с 4^{00} до 8^{00} (см. рис. 2). Следовательно, в этот период мог существовать дополнительный приток особей из пелагической зоны в литоральную.

Суточная динамика численности диафанозомы изменялась сходным образом с минимумом численности в 12^{00}, при этом степень выраженности миграций увеличивалась по направлению к берегу.

Проведенный нами анализ изменения численности босмины показал, что для этого вида ярко выраженные миграции наблюдаются только для самой мелководной ст. 1 (рис. 3).

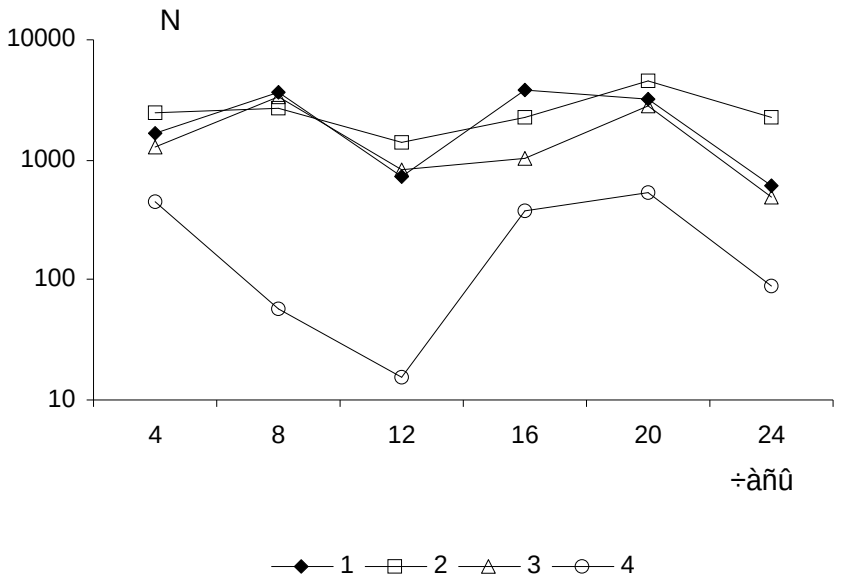


Рис. 3. Суточная динамика численности *B. longispina* на различных станциях оз. Северный Волос: 1-4 - номера станций по мере их удаления от берега

На более глубоководных ст. 3 и 4 численность рачков хотя и уменьшалась к 12^{00}, но не столь значительно как на ст. 1. Таким образом, босмина, несмотря на небольшие размеры, также демонстрирует суточные горизонтальные миграции.

По данным Якобсена [8] *D. longispina* мигрирует к пелагической зоне, в то время как *B. longispina*, будучи меньше и менее заметна хищникам, двигается к литорали. В целом для крупных представителей разных видов кладоцер суточные горизонтальные миграции более выражены, так как планктоядные рыбы отбирают наиболее крупную жертву [1, 11]. В то же время, по данным Лоридсена с соавторами [9], в богатом рыбой озере Stigsholm, даже для мелких видов (*B. longirostris*, *Ceriodaphnia* spp.) отмечены горизонтальные миграции из литорали в пелагиаль.

Наиболее важным вопросом является выяснение причин горизонтальных миграций зоопланктона в литоральной зоне. Ана-

лиз имеющихся данных показывает, что горизонтальные миграции зоопланктона, как прямые, так и обратные, главным образом вызваны прессом рыб [3, 6]. Влияние хищного зоопланктона имеет меньшее значение и в основном направлено на мелкие виды. Однако имеется ряд фактов, указывающих на наличие горизонтальных миграций и в безрыбных водоемах или водоемах с низкой плотностью рыбного населения [14]. Горизонтальные миграции также могут быть вызваны трофическим фактором [13].

Установлено, что выраженность горизонтальных миграций зоопланктона уменьшается с глубиной, а эффект «избегания берега» в основном наблюдается у крупных видов зоопланктона и вызван не только прессом рыб, но и другими, как биотическими, так и абиотическими факторами [3, 7].

Функциональные характеристики литорального кладоцерного зоопланктона

Литоральная зона характеризуется большим набором функциональных групп кладоцер, различающихся по типу питания и пространственного размещения: эупланктонные фильтраторы и хищники, прикрепленные виды фильтраторов, планктобентические виды с активным и пассивным фильтрационным аппаратом. Принято считать, что такой широкий набор видов в первую очередь обусловлен гетерогенностью местообитания, вызванной макрофитами. Однако даже в чистой песчаной литорали без макрофитов отмечается большое число видов кладоцер [4].

Для оценки функциональных характеристик сообщества кладоцерного зоопланктона литоральной зоны озер были использованы группы кладоцер, различающиеся по своим экологическим нишам. Для каждой из этих групп были рассчитаны удельные значения в общей численности зоопланктона для четырех различных биотопов: чистая литораль, камыш+рдест, тростник и кубышка. Эти данные явились основой для последующего кластерного анализа биотопов (рис. 4). Как в эвтрофном оз. Обстерно, так и мезотрофном Южный Волос среди кластеров четко выделяется чистая песчаная литораль. Остальные биотопы фактически составляют один кластер. Таким образом, наличие в литорали высшей водной растительности приводит к изменению соотношения между различными функциональными группами кладоцер.

Полученные результаты на первый взгляд достаточно тривиальны и только подтверждают тот факт, что наличие макрофитов влияет на соотношение функциональных групп кладоцер в литоральной зоне. Однако более важным является соотношение функциональных групп кладоцер в различных типах макрофитных зарослей. По мнению ряда исследователей, в биотопе кубышки наблюдаются как максимальные величины видового богатства кладоцер, так и их численности [2, 5 и др]. Действительно, в оз. Обстерно биотоп кубышки можно выделить в качестве самостоятельного кластера, в то же время в оз. Южный Волос биотоп кубышки попадает в один и тот же кластер с тростником. Учитывая, что эти озера принадлежат к разному трофическому статусу (мезотрофное и эвтрофное), можно предполагать, что биотопическое распределение также связано с уровнем трофии водоема.

В подтверждение данного факта можно привести данные по изменению соотношения различных функциональных групп планктобентических кладоцер в сукцессионном ряду озер. В данном случае рассматривался только один тип литоральной зоны во всех озерах – чистая песчаная литораль. Установлено, что по мере увеличения прозрачности возрастает удельное значение планктобентических видов с активным фильтрационным аппаратом (рис. 5).

Учитывая высокое видовое и функциональное разнообразие литорального зоопланктона возникает вопрос об ох взаимосвязи. Используя данные по различным биотопам оз. Обстерно, было установлено, что структурные (индекс Симпсона) и функциональные (удельное значение функциональных групп) показатели связаны между собой логарифмической зависимостью (см. рис. 6).

Из рис. 6 следует, что увеличение доминирования в сообществе литорального зоо-

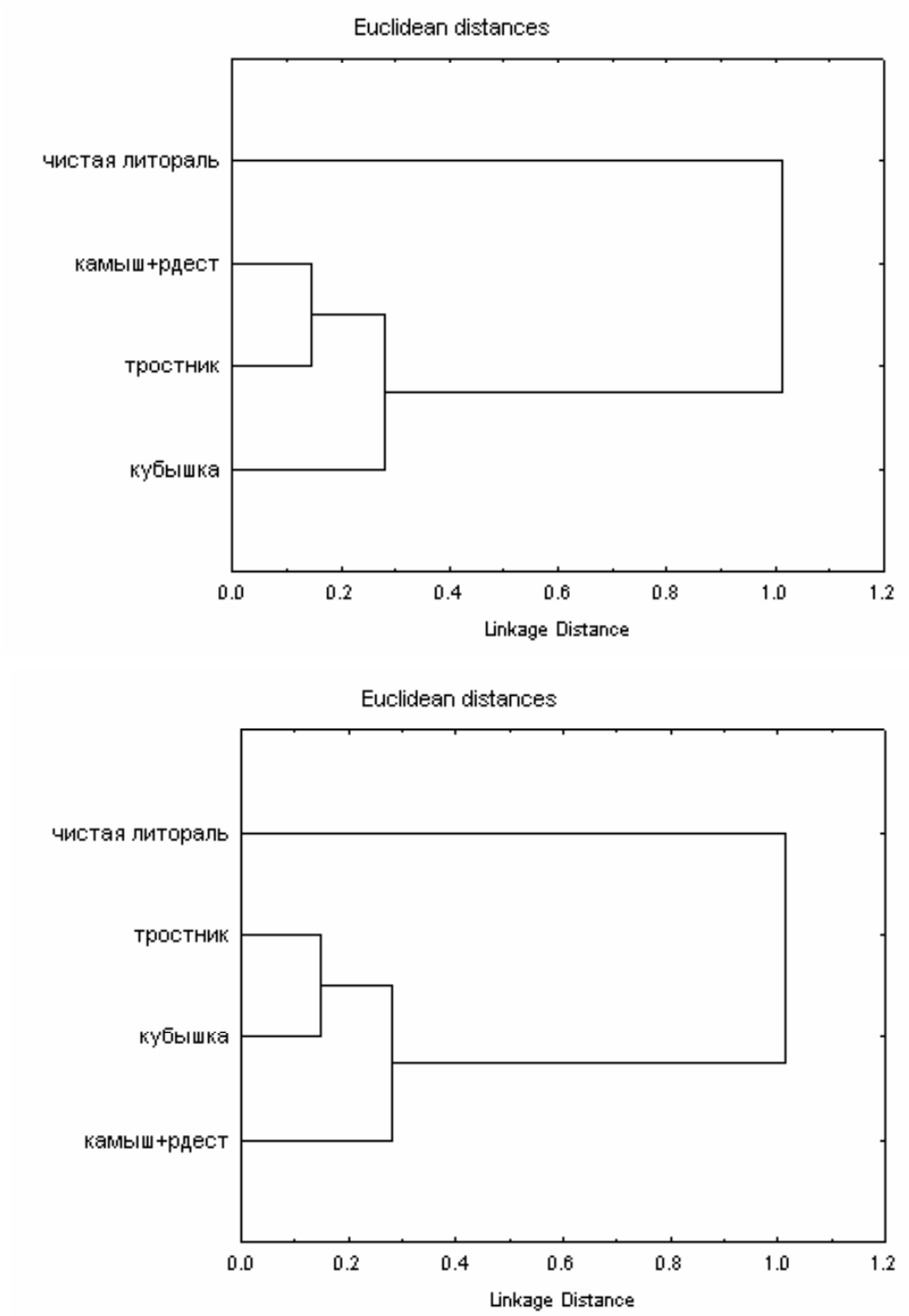


Рис. 4. Кластеризация различных биотопов в озерах Обстерно (вверху) и Южный Волос (внизу)

планктона вызвано возрастанием удельной роли эупланктонных фильтраторов и планктобентических активных фильтраторов.

Заключение

Показатели, характеризующие литоральный зоопланктон (видовое богатство, численность и биомасса, потоки энергии) и свойства литоральной зоны как таковой (протяженность и выраженность, типы биотопов, степень развития макрофитов, гидродинамические процессы), должны быть связаны между собой. Эта связь может быть как прямой, так и косвенной. В настоящее время представляется важным не только установление таких связей, но и причин их возник-

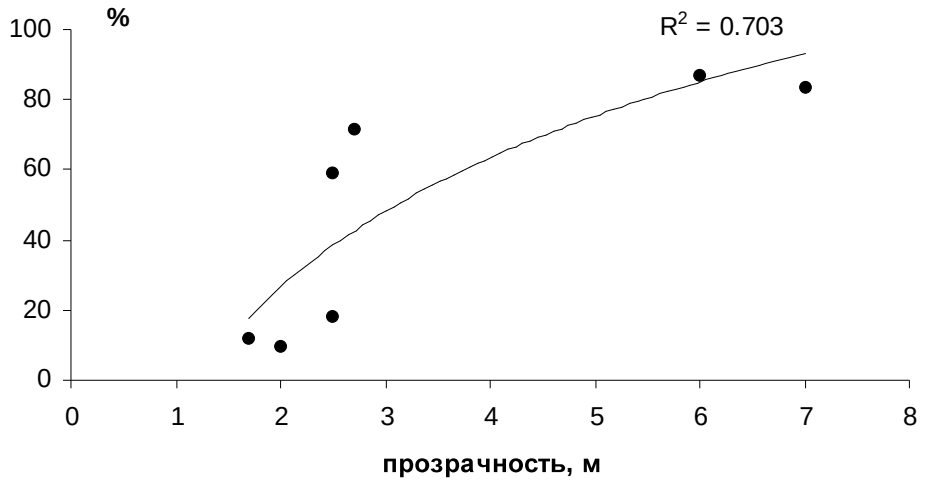


Рис. 5. Зависимость удельной численности планктобентических видов кладоцер с активным фильтрационным аппаратом от прозрачности озер [2].

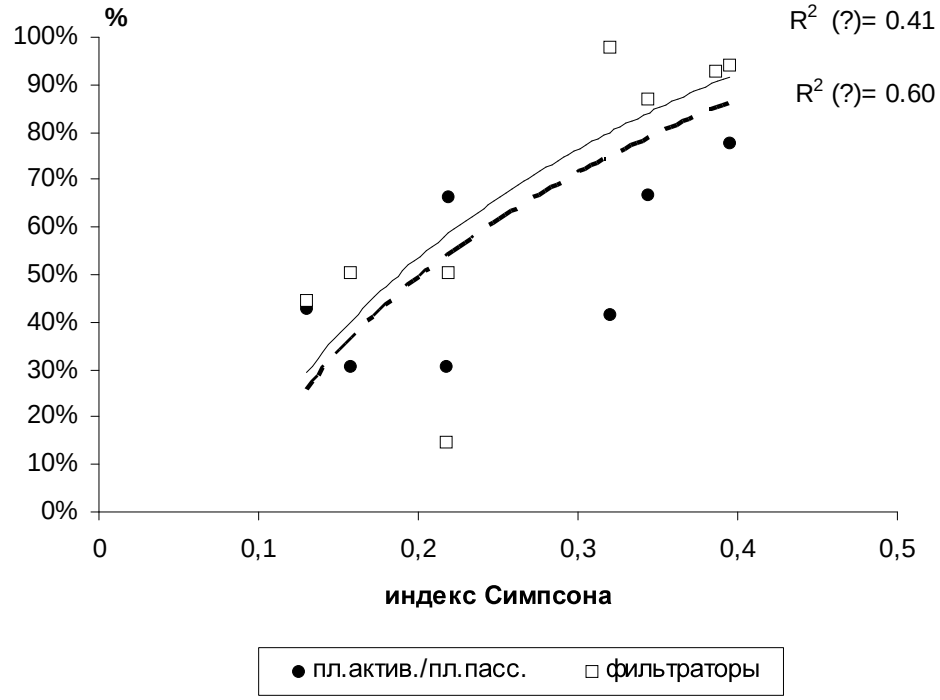


Рис. 6. Связь между индексом доминирования Симпсона и удельной численностью эупланктонных и планктобентических активных фильтраторов

новения. Так «эффект избегания берега» объясняется целым рядом отдельных факторов, как биотических, так и абиотических. Не исключено, что в данном случае присутствует комплексное влияние, а не только пресс планктоядных рыб на зоопланктон. Как уже было показано, ряд структурных и функциональных показателей литорального зоопланктона изменяется как в зависимости от типа биотопа, так и в сукцессионном ряду озер. В настоящее время можно констатировать тот факт, что слабая изученность литоральной зоны приводит к достаточно пестрой картине объяснения взаимосвязей различных процессов и причин их высокой вариабельности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Гиляров А.М.* Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 1987.
2. *Палаш А.Л.* Пространственная структура сообщества ветвистоусых ракообразных придонного слоя воды озер разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Минск, 2006.
3. *Семенченко В.П.* Роль макрофитов в изменчивости структуры сообщества зоопланктона в литоральной зоне мелководных озер // Сиб. экол. журн., 2006. № 1.
4. *Семенченко В.П., Сущеня Л.М.* Роль макрофитов в структурной организации литорального зоопланктона // Озерные экосистемы. Минск, 2000.
5. *Столбунова В.Н.* Зоопланктон озера Плещеево: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2006.
6. *Burk R.L. et al.* Diel horizontal migration of zooplankton: cost and benefits of inhabiting in the littoral // Freshwater Biol. 2002. Vol. 47.
7. *Gliwicz Z.M.* Between Hazards of Starvation and Risk of Predation: The Ecology of Offshore Animals // Excellence in Ecology. 2003. Vol. 12.
8. *Jacobsen L. et al.* Interactions between piscivores, zooplanktivores and zooplankton in submerged macrophytes: preliminary observations from enclosure and pond experiments // Hydrobiol. 1997. Vol. 342/343.
9. *Lauridsen T.L., et al.* The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake // J. Plankton. Res. 1996. Vol. 18.
10. *Lauridsen T. L., Lodge D.* Avoidance by Daphnia magna fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat // Limnol. Oceanogr. 1996. Vol. 41.
11. *Moss B., Kornijow R., Measey G.J.*. The effects of nymphaeid density and predation by perch on the zooplankton communities in a shallow lake // Freshwater Biol. 1998. Vol. 39.
12. *Timms R.M., Moss B.* Prevention of growth of potentially dense phytoplankton population by zooplankton grazing in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem // Limnol. Oceanogr. 1984. Vol. 29.
13. *White M. D.* Horizontal distribution of pelagic zooplankton in relation to predation gradients // Ecography. 1998. Vol. 21, № 1.
14. *Wicklum D.* Variation in horizontal zooplankton abundance in mountain lakes: shore avoidance or fish predation // J. Plankton. Res. 1999. Vol. 21, № 10.

ZOOPLANKTON OF THE LAKES' LITTORAL ZONE: STRUCTURAL, DYNAMIC AND FUNCTIONAL PARAMETERS

© 2006 V.P. Semenchenko

Institute of zoology of National academy of sciences of Byelorussia, Minsk, Byelorussia

Distribution, daily variability and influence of various species of macrophytes on the communities' structure of cladoceran zooplankton in lakes' littoral zone are considered. It is established, that the variability of structural parameters of zooplankton reduces as the depth increases, and large species of cladocer have the highest daily coefficients of number variation. Daily horizontal migrations of zooplankton are mainly caused by fish press. However the influence of predatory zooplankton and trophic factor on horizontal migrations is obscure. Expressiveness of horizontal migrations of zooplankton decreases together with the depth, and the effect of «coast avoidance» is basically observed at the large species of zooplankton and caused by both fish press and another factors. Essential distinctions are observed in the ratio of zooplankton functional groups in different types of littoral zones. The specific role of planktobenthos cladocer species with an active filtration device decreases in succession series of lakes. It is emphasized, that the weak scrutiny of the lakes' littoral zone gives different explanations of various interrelations in the zooplankton community and processes dynamics.