

ФЕНЕВА

Ирина Юрьевна

**МЕХАНИЗМЫ ВЛИЯНИЯ БИОТИЧЕСКИХ И АБИОТИЧЕСКИХ
ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ И СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ
ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ**

03.02.10 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание учёной степени
доктора биологических наук**

Москва

2016

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Научный руководитель (консультант),
доктор биологических наук, профессор академик Дгебуадзе Юрий Юлианович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
каф. общей экологии, Биологический
факультет ФГБОУ ВПО МГУ
им. М.В. Ломоносова

Полищук Леонард Владимирович

доктор биологических наук,
член-корр. РАН, зав. лабораторией
пресноводной и экспериментальной
гидробиологии, ФГБУН Зоологический
институт РАН

Голубков Сергей Михайлович

доктор биологических наук
доцент, зав. кафедрой
ихтиопатологии и гидробиологии,
ФГБОУ ВПО Калининградский
государственный технический университет

Науменко Елена Николаевна

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

Защита состоится на заседании диссертационного совета
Д.501.001.55 при Биологическом факультете Московского государственного университета им.
М.В. Ломоносова по адресу: Москва, 119899, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет,
ауд.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Биологического факультета
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан

Ученый секретарь Диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Н.В. Карташева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Ветвистоусые ракообразные очень важное звено в трофической сети, через которое происходит передача вещества и энергии от первичных продуцентов к животным на вышестоящие трофические уровни. Поэтому от их видовой структуры и обилия зависит функционирование всей экосистемы в целом. Регуляция сообществ ветвистоусых ракообразных может происходить «сверху» и «снизу». Контроль «снизу» связан с количеством (Lampert, Schober, 1980; Гиляров, 1987; Gliwicz, 2003) и качеством (Muller-Navarra, 1995; Вес et al., 2003) пищевых ресурсов. Контроль «сверху» осуществляется хищниками. Влияние биотических факторов на динамику сообществ ракообразных может меняться в зависимости от температуры, которая оказывает существенное влияние на их демографические и физиологические параметры (Hu, Tessier, 1995; Holzapfel, Vinebrooke, 2005; Havel, Graham, 2006; Dupuis, Hann, 2008).

Зная механизмы влияния указанных факторов на динамику и структуру ветвистоусых ракообразных, можно делать прогнозы по динамике популяций и видовой структуры их сообществ при изменении условий среды. В этой связи важно выделить основные стратегии выживания у ветвистоусых ракообразных в разных условиях для того, чтобы делать прогнозы не для каждого вида, что представляется проблематичным из-за их большого разнообразия, а с точностью до группы видов с определенной стратегией выживания. Поскольку размер тела выступает важной интегральной характеристикой экологии животных (Peters, 1986; Шмидт-Нильсен, 1987; Hart, Bychek, 2011), стратегия выживания ветвистоусых ракообразных может быть связана с размером тела, на что впервые указали Брукс и Додсон (Brooks, Dodson, 1965) в своей гипотезе «размерной эффективности». Согласно данной гипотезе крупные виды – более сильные конкуренты в борьбе за пищевые ресурсы, тогда как мелкие виды менее уязвимы по отношению к хищничеству со стороны рыб. Ю.Э. Романовский (Romanovsky, 1985) выделил три стратегии выживания у ветвистоусых ракообразных аналогично системе стратегий Л.Г. Раменского (1938) для растений: «пациенты»

(сильные конкуренты), «виоленты» (быстро размножающиеся виды) и «эксплеренты» (слабые конкуренты и быстро размножающиеся виды). К «пациентам» Ю.Э. Романовский относил мелкие виды ветвистоусых ракообразных, к «виолентам» – крупные виды и к «эксплерентам» – слабые конкуренты, но быстро размножающиеся виды, такие как *Moina* spp., которые в основном обитают во временных высокопродуктивных водоемах. Однако указанные системы стратегий экспериментально не были подтверждены (Lampert, 1977; Gliwicz, 1990, 2003; Achenbach, Lampert, 1997; Tessier, Woodruff, 2002). Тем не менее, необходимость в разделении видов по стратегиям выживания остается, поскольку без этого невозможно какое-либо предсказание изменения структуры сообществ в условиях меняющихся факторов среды.

Поскольку мелкие и крупные виды различаются особенностями жизненного цикла, предпочтениями к пищевым ресурсам, способностями к миграциям, привлекательностью для хищников и т.д. (Винберг, 1984, 1986; Сушня, 1975; Brown, West, 2000; Hart, Bychek, 2011), то их роль в сообществе может меняться в зависимости от условий среды. Поэтому актуальность деления видов по размерам, отражающим разные стратегии выживания, остается, хотя характеристики стратегий могут быть более сложными, чем это было предложено ранее. Несмотря на то, что разделение видов на мелкие и крупные условно, учет размеров при анализе динамики сообществ ветвистоусых ракообразных представляется важным на пути разработки методов для предсказания изменений их видовой структуры, численности и биомассы.

В природе сообщества ветвистоусых ракообразных испытывают одновременное влияние разных факторов среды. Комбинированные эффекты воздействия этих факторов не определяются простой суммой последствий от воздействия каждого из них (Weidman *et al.*, 2014). Поскольку в природе факторы действуют в различных комбинациях, то для понимания механизмов динамики зоопланктонных сообществ необходимо проводить комплексные исследования, учитывающие многофакторные воздействия. Исследования комбинированного влияния факторов среды на структуру сообществ более трудоемко, чем изучение

влияния изолированных факторов и по этой причине недостаточно изучено. Поэтому в настоящем исследовании мы не ограничились изучением влияния отдельных факторов среды, а изучали также эффекты их комбинированных воздействий.

В последнее время к числу значимых факторов, регулирующих структуру сообществ ветвистоусых ракообразных, добавилось влияние вселенцев (новых видов для конкретного сообщества). Ветвистоусые ракообразные очень хорошо распространяются. Поэтому при изменениях условий среды можно ожидать не только смену доминирующих видов, но и изменение видового состава в результате вселения чужеродных видов. В связи с этим, при анализе динамики сообществ ракообразных мы учитывали и роль регионального пула видов.

Исследование механизмов влияния факторов среды на динамику сообществ планктонных ракообразных особенно актуально в настоящий период климатических изменений, эвтрофирования водоемов, активного использования рыбных ресурсов, гидростроительства и других форм антропогенного воздействия. Возможные изменения на уровне планктонных сообществ могут отражаться на функционировании всей экосистемы. Результаты настоящей работы могут быть использованы при разработке мер по предотвращению нежелательных преобразований в структуре планктонных сообществ, происходящих в результате изменений условий среды.

Цель работы: Установить механизмы комбинированного воздействия биотических факторов – количества и качества пищи (контроль «снизу») и хищничества (контроль «сверху») – на динамику популяций ветвистоусых ракообразных, размерную структуру их сообществ и успех вселения чужеродных видов с учетом влияния температуры и регионального пула видов.

На рисунке 1 показаны основные регулирующие факторы динамики популяций и структуры сообществ ветвистоусых ракообразных, исследованные в настоящей работе. Моллюски-фильтраторы использовались как модификаторы качества пищевых ресурсов.



Рис. 1. Исследованные факторы, влияющие на обилие ветвистоусых ракообразных.

Основные задачи:

1. Установить, как меняется доминирование мелких и крупных видов ветвистоусых ракообразных (а) в градиенте трофических условий, (б) под воздействием температуры и (в) при комбинации трофических условий и температуры.

2. Определить влияние температуры на изменчивость демографических параметров (плодовитости, скорости популяционного роста, продолжительности развития до половозрелости и др.) и, как следствие, — на динамику популяций видов разного размера и их конкурентные взаимодействия.

3. Экспериментально исследовать комбинированные эффекты уровня обеспеченности пищей и воздействия хищника на динамику обилия видов разного размера, видовую структуру сообществ и успех вселения чужеродных видов.

4. Определить роль регионального пула видов и биотических отношений в формировании структуры сообществ ветвистоусых ракообразных.

5. Оценить роль моллюсков-фильтраторов как фактора, модифицирующего качество пищевых ресурсов, и тем самым влияющего на динамику обилия видов

разного размера, видовую структуру сообществ и успех вселения чужеродных видов в сообщества ветвистоусых ракообразных.

Материал

Количество проведенных опытов и обработанных проб

Всего обработано 3500 проб зоопланктона и фитопланктона. Для выполнения задачи 1а поставлено 75 лабораторных опытов, проведены полевые исследования на оз. Нарочь (Беларусь); задач 1б и 1в – 150 лабораторных опытов, 48 опытов с мезокосмами; для выполнения задачи 2 проведено 18 лабораторных опытов и 250 компьютерных экспериментов, проведены полевые исследования на трех польских озерах, характеризующихся разным термическим режимом; для выполнения задачи 3 поставлено 120 лабораторных опытов и 100 компьютерных экспериментов; задачи 4 – 1000 компьютерных экспериментов, 28 лабораторных опытов; задачи 5 – 48 опытов с мезокосмами. Все эксперименты и полевые исследования проводили с мая по октябрь.

Места и продолжительность проведенных работ

Опыты по оценке демографических параметров ветвистоусых ракообразных (плодовитости, смертности, продолжительности развития до половой зрелости и др.) в зависимости от концентрации пищи и температуры (ИБВВ РАН, Борок – 2 года, ВНИИПРХ – 5 лет, оз. Красное – 1 год; оз. Глубокое – 2 года, оз. Нарочь (Беларусь) – 5 лет, оз. Миколайское (Польша – 8 лет). По результатам этих опытов были подобраны параметры для компьютерной модели и проведена оценка конкурентной способности исследуемых видов.

Опыты по конкуренции между мелкими и крупными видами ветвистоусых ракообразных при разных уровнях трофности (ИБВВ РАН, Борок – 2 года, ВНИИПРХ – 5 лет, оз. Глубокое – 2 года, оз. Нарочь – 5 лет, оз. Миколайское – 3 года).

Опыты по конкуренции с имитацией пресса хищничества и без хищничества (оз. Нарочь – 2 года).

Опыты с имитацией вселения чужеродных видов (оз. Нарочь – 4 года).

Опыты по конкуренции при разной температуре (оз. Миколайское – 3 года).

Опыты по изучению влияния моллюсков и рыб на вселение чужеродных видов ветвистоусых ракообразных и структуру зоопланктонных сообществ в условиях разной трофности (оз. Майч, оз. Миколайское, Польша – 3 года).

Разработка компьютерной модели динамики экспериментальных сообществ ветвистоусых ракообразных, учитывающей влияние конкуренции, хищничества, температуры при разных сценариях проникновения новых видов (5 лет).

Проведение полевых наблюдений за динамикой популяций мелких и крупных видов ветвистоусых ракообразных в мезотрофном оз. Нарочь (2 года) и трех эвтрофных водоемах с разным температурным режимом (2 года, Конинские озера, Польша).

Основные положения, выносимые на защиту

1. Полученные экспериментальные данные не подтверждают концепцию деления видов на сильных и слабых конкурентов вне зависимости от факторов среды. При повышении уровня воспроизводства пищи доминирование мелких видов ветвистоусых ракообразных сменяется доминированием крупных видов. При этом обеспечивается относительное постоянство биомассы сообщества.

2. Скорость популяционного роста ветвистоусых ракообразных зависит от комбинированного воздействия температуры и пищевых условий; с увеличением температуры и снижением уровня воспроизводства пищи крупные виды замещаются мелкими, тогда как при снижении температуры и увеличении уровня воспроизводства пищи, наоборот, как правило, доминируют крупные виды. Так происходит потому, что популяционная скорость роста зависит от температуры и пищи в соответствии с куполообразной кривой, и оптимум развития популяций у мелких видов находится в зоне более высокой температуры и более низкой пищевой обеспеченности, чем у крупных видов. Такой механизм взаимозамещения крупных и мелких видов при изменении температуры и трофических условий обеспечивает поддержание относительного постоянства общей биомассы сообщества.

3. При низкой температуре индивидуальная изменчивость, оцениваемая по коэффициенту вариации демографических параметров, у крупных видов

ветвистоусых ракообразных выше, чем у мелких. Высокая индивидуальная изменчивость помогает виду пережить неблагоприятные трофические условия и дает конкурентное преимущество перед видом с меньшей индивидуальной изменчивостью. Таким образом, при низких температурах крупные виды получают дополнительное преимущество в конкуренции за общий лимитирующий ресурс с мелкими видами.

4. Вселение хищника делает сообщество ветвистоусых ракообразных более уязвимым по отношению к чужеродным видам и способствует увеличению разнообразия. Чем выше уровень воспроизводства пищи, тем выше уязвимость сообщества в присутствии хищника. Ослабление конкуренции в условиях с хищником происходит за счет увеличения частоты колебаний численности ракообразных и их пищевых ресурсов.

5. При повышении обеспеченности пищей и ослаблении конкурентных отношений повышается роль регионального пула видов и снижается роль биотических отношений в формировании видовой структуры сообществ ветвистоусых ракообразных. В таких условиях возможно формирование множества разных структур сообществ. Напротив, в условиях дефицита пищи и сильной конкуренции повышается роль биотических отношений в динамике сообществ ракообразных и формировании их видовой структуры. В этом случае видовая структура будет складываться из сильных конкурентов и в меньшей степени зависеть от случайных факторов.

6. Моллюски-фильтраторы модифицируют пищевые условия для ветвистоусых ракообразных, понижая уровень соотношения углерода к фосфору (C:P) в пищевых ресурсах, в результате чего обилие крупных видов увеличивается и создаются условия для их успешного вселения. Количество мелких видов и их биомасса под влиянием моллюсков, напротив, снижаются.

Научная новизна. Проведенные исследования позволили выявить причинно-следственные связи между факторами среды и структурными преобразованиями в сообществах ветвистоусых ракообразных. Впервые показано, что при конкуренции за один ресурс возможна смена доминирования мелких и крупных

видов ветвистоусых ракообразных вследствие их разной ответной реакции на динамику количества пищевых ресурсов. Впервые обосновано, почему хищничество приводит к возрастанию числа сосуществующих конкурирующих видов ракообразных и повышает уязвимость сообщества по отношению к чужеродным видам ракообразных. Это связано с повышением концентрации пищи в присутствии хищника и сокращением периодов дефицита пищи. Показано, что не только биотические отношения влияют на структуру сообществ ветвистоусых ракообразных, но и состав регионального пула видов. Впервые оценена роль регионального пула видов в формировании структуры сообществ ветвистоусых ракообразных при разных сценариях воздействия факторов среды. При изучении комбинированного влияния обеспеченности пищей и температуры показано, что мелкие и крупные виды оказываются комплементарными относительно друг друга. Биомасса у мелких видов возрастает при повышении температуры и понижении уровня воспроизводства пищи, а у крупных, наоборот, при понижении температуры и повышении уровня воспроизводства пищи. Такая взаимозаменяемость видов из одной функциональной группы обеспечивает сохранение биомассы сообщества при изменении условий среды, что способствует устойчивому функционированию всей экосистемы в целом. Установлена роль индивидуальной изменчивости демографических параметров при конкуренции между мелкими и крупными видами при разных температурах. Показано, что шансы крупных видов выжить в конкурентной борьбе с мелкими при повышении температуры снижаются в результате сокращения индивидуальной изменчивости их демографических параметров. Установлено, что моллюски-фильтраторы по-разному влияют на мелкие и крупные виды ракообразных. Моллюски способствуют вселению крупных видов ветвистоусых ракообразных в зоопланктонные сообщества, однако подавляют мелкие виды, в результате чего размерная структура зоопланктона сдвигается в сторону более крупных видов. Причина этого – снижение соотношения углерода к фосфору (C:P) в сестоне под влиянием моллюсков. Оказалось, что крупные виды более чувствительны к недостатку фосфора, чем мелкие виды. Для прогнозирования

динамики структуры сообществ ветвистоусых ракообразных при разных сценариях изменения факторов среды предложена математическая модель расчета.

Практическое значение. В настоящее время в зоопланктонных сообществах наблюдаются существенные структурные перестройки в связи с меняющимися факторами среды, среди которых наиболее важными считаются глобальное потепление, эвтрофирование и изменения состава рыбного населения. Полученные в работе закономерности динамики численности популяций разных видов ветвистоусых ракообразных в градиентах трофности, температуры, пресса хищничества и при их комбинированных воздействиях, необходимы для оценки устойчивости пресноводных экосистем по отношению к меняющимся условиям среды и при разработке мероприятий по предотвращению таких нежелательных последствий, как «цветение» сине-зеленых водорослей и эвтрофирование водоемов, вселение в водоемы инвазийных видов и др. В работе показаны возможности биоманипуляции. Так, установлено, что вселение моллюсков-фильтраторов приводит к снижению количества сине-зеленых водорослей в эвтрофных условиях, способствует увеличению биомассы ракообразных за счет стимулирования развития крупных видов. Для прогнозирования могут использоваться предложенные в работе методы математического моделирования, которые позволяют воспроизвести динамику сообществ ветвистоусых ракообразных при разных сценариях изменения условий среды.

Результаты исследований были использованы при разработке плана мероприятий по предотвращению и минимизации ущерба от инвазий агрессивных чужеродных видов растений и животных на 2006–2010 гг. по поручению Совета Министров Республики Беларусь от 23.05.2006 г. 06/540-168. Установленные в диссертации закономерности открывают возможности научного прогнозирования качества воды и рыбопродуктивности водоемов. Результаты работы позволяют разработать подходы для биоманипуляции с целью создания устойчивых водных экосистем.

Апробация работы. Основные результаты работы доложены на Пленуме научного совета по гидробиологии и ихтиологии РАН (2005), на VIII (Калининград) и X (Владивосток) Съездах Гидробиологического общества при РАН (2001, 2009), на международных конференциях: Второй Международный симпозиум "Чужеродные виды в Голарктике" (Борок – 2), 2005; Третья международная научная конференция «Озерные экосистемы», Минск, 2007; Международный симпозиум «Изменения водных экосистем», Плимут, 2007; Необиота, 5-ая Европейская конференция по биологическим инвазиям, Прага, 2008; Третий Международный симпозиум "Чужеродные виды в Голарктике" (Борок – 3), 2010; на Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии», г. Светлогорск, 2012; в Оклахомском университете, 2012; на кафедре биологии колледжа г. Буффало Университета штата Нью-Йорк и в Центре Великих озер (США, 2012); на 18-й международной конференции по водным чужеродным видам, Ниагара-Фоллс, Канада, 2013; на Международной научно-практической конференции, посвященной памяти профессора И.К. Лопатина (1923–2012), г. Гродно, Беларусь, 2013; на IV Международном симпозиуме «Чужеродные виды в Голарктике» (Борок-4), 2013; на II Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии», 2015 г., г. Светлогорск (Калининградская обл.), а также на семинарах и совещаниях в Минске (Государственный белорусский университет, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам – бывший Институт зоологии НАН Беларуси); в Варшаве на объединенном семинаре Центра экологических исследований ПАН и Варшавского университета с участием американских коллег из университетов США Оклахомы и Мичигана, а также на семинарах кафедры гидробиологии Биологического факультета МГУ и коллоквиумах ИПЭЭ РАН.

Финансовая поддержка работы была получена от Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 03-04-49147-а, 06-04-48409-а, 06-04-81017-Бел_а, 09-04-00353-а, 10-04-90013-Бел_а, 12-04-00715-а, 12-04-90005-Бел_а, 14-04-00087_а), проекта Фулбрайт, США, 2012, проектов Министерства науки и

образования Польши № 304 145837 и Национального научного центра Польши УМО-2012/05/B/N28/02684.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 36 работ, из них 22 в журналах из списка ВАК.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы и приложения. Работа изложена на 308 страницах, включает 73 рисунка и 26 таблиц. Список литературы содержит 326 названий, из них 284 на иностранном языке. Приложение содержит описание и текст компьютерной программы.

Личный вклад автора. Личный вклад соискателя состоит в непосредственном участии на всех этапах диссертационного исследования, в планировании и организации научной работы, подготовке научных проектов, в том числе и зарубежных, необходимых для проведения экспериментальных и полевых работ, разработке компьютерной модели и проведении моделирования, сборе материала совместно с коллегами, анализе отечественной и зарубежной научной литературы, анализе и интерпретации данных, написании основных публикаций (в т.ч. в соавторстве) по выполненной работе, написании и оформлении рукописи диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Конкуренция как фактор, регулирующий видовую структуру сообществ ветвистоусых ракообразных.

1.1. Анализ литературы. Большинство ветвистоусых ракообразных – неселективные фильтраторы и их спектры питания сильно перекрываются. Поэтому конкуренция выступает одним из факторов, регулирующих численность планктонных ракообразных (Гиляров, 1980; Gliwicz, 2003). Понимание механизмов конкуренции позволяет предвидеть изменения в структуре сообществ ветвистоусых ракообразных в условиях дефицита пищевых ресурсов. В литературе приведено множество гипотез, рассматривающих конкуренцию как фактор, отвечающий за динамику сообществ ракообразных. Многие из этих гипотез связаны с размером видов. Так, согласно широко известной гипотезе

«размерной эффективности», крупные виды ветвистоусых ракообразных более сильные конкуренты, чем мелкие, и поэтому будут доминировать в условиях дефицита пищи (Brooks, Dodson, 1965). Поскольку данная гипотеза не во всех случаях подтверждается, то возник целый ряд альтернативных гипотез. Среди них гипотеза конкурентного преимущества мелких видов (DeMott, 1982; Hanski, Ranta, 1983; Romanovsky, 1984); гипотеза максимально возможной скорости популяционного роста (*r*-max hypothesis), согласно которой вид с более высокой максимальной популяционной скоростью роста обладает преимуществом в конкуренции (Goulden et al., 1978); гипотеза о более высокой конкурентоспособности видов с наименьшей равновесной концентрацией пищи (Lampert, Schober, 1980; Tilman 2004; Semenchenko et al., 2007) и др. Бенгтссон (Bengtsson, 1987) на основе анализа множества эмпирических данных по ветвистоусым ракообразным показал, что ни одна из гипотез не имеет достаточной эмпирической поддержки. Следует отметить, что анализируемые исследования проводились при разных условиях среды. Поэтому можно предположить, что успех или вытеснение видов в условиях дефицита пищи во многом будет зависеть от тех условий, при которых проводились исследования.

Более сильными конкурентами в сообществе принято считать многочисленные виды, тогда как слабыми считаются виды, находящиеся в меньшинстве (Tilman, 2004). Однако при анализе механизмов конкуренции необходимо опираться на количественные характеристики конкурентной способности видов. Для этого введено понятие популяционной равновесной, или пороговой, концентрации пищи, при которой смертность популяции равна рождаемости (Tilman, 1981, 2004). Чем ниже пороговая концентрация пищи, тем вид более конкурентоспособен. Интересно, что была найдена связь между пороговой концентрацией пищи и размером тела различных видов ветвистоусых ракообразных (Lampert, 1977; Gliwicz, 1990, 2003), что подтверждает важность размера тела в исходе конкуренции. Часто в литературе используют индивидуальную пороговую концентрацию пищи, т.е. концентрацию пищи, при которой прекращается соматический рост животного (Lampert, 1977; Gliwicz,

1990, 2003; Achenbach, Lampert, 1997). Показано, что индивидуальная пороговая концентрация прямо пропорциональна популяционной пороговой концентрации пищи (Lampert, Trubetskova, 1996). Тем не менее, по нашему мнению, популяционная пороговая концентрация пищи – это более емкий показатель, который учитывает не только изменения скорости соматического роста в зависимости от концентрации пищи, но и множество других демографических параметров, таких как плодовитость, смертность, продолжительность ювенильного развития и др. Поэтому в настоящем исследовании в качестве меры конкурентной способности мы использовали популяционную пороговую концентрацию пищи.

1.2. Методы исследования конкуренции между видами разного размера.

Объектами исследования были крупные (*Daphnia magna*, *D. pulex*, *D. pulicaria*, *D. longispina*, *D. cucullata*, *D. galeata* × *D. hyalina*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina* и др.) и мелкие (*Ceriodaphnia quadrangula*, *C. reticulata*, *Diaphanosoma brachyurum* и др.) виды ветвистоусых ракообразных. В этой и других частях работы использовали сочетание лабораторных экспериментов, компьютерного моделирования и полевых исследований.

1.2.1. Методы оценки зависимости демографических параметров разных видов ветвистоусых ракообразных от концентрации пищевых ресурсов.

Опыты для построения таблиц жизни проводили в склянках объемом 500 мл, в которые помещали по 20–30 новорожденных особей каждого вида. Опыты проводили с шестью представителями мелких и крупных видов ветвистоусых ракообразных в трех повторностях. С момента рождения до начала второй–третьей кладки в каждой склянке с периодичностью один раз в два дня определяли следующие параметры: количество выживших животных, размер новорожденных особей, размер взрослых особей, возраст наступления половой зрелости, плодовитость в каждой кладке и среднюю плодовитость. На основании результатов строили таблицы жизни и вычисляли мгновенную популяционную скорость роста. В качестве пищевых ресурсов использовали зеленые водоросли *Scenedesmus quadricauda* или *Chlorella vulgaris*. В опытах создавали градиент

концентрации пищи, необходимый для получения зависимостей демографических параметров разных видов от концентрации пищи. Для поддержания постоянства концентрации пищи в опытах с когортами воду меняли два раза в сутки через проточную систему.

1.2.2. Опыты по конкуренции в лабораторных условиях. Животных в опытах содержали в склянках объемом 500 мл в условиях проточной культуры. Опыты проводили в трех повторностях. Продолжительность опытов составляла около 50 дней. Полный обмен воды осуществляли один раз в сутки. В опытные сосуды как с моно-, так и смешанными культурами помещали по 5–6 половозрелых особей каждого вида. Каждые 5 сут учитывали количество яиц, численность молоди и взрослых особей каждого вида, определяли размер тела, после чего животных возвращали в опыт. Массу особей рассчитывали, исходя из их линейных размеров (Балушкина, Винберг, 1979). Были проведены опыты по конкуренции между *C. reticulata* и *D. pulex*, *D. brachyurum* и *D. pulex*, *D. longispina* и *S. vetulus* при разных уровнях воспроизводства пищи.

1.2.3. Описание компьютерной модели. Для расчета динамики численности популяций ветвистоусых ракообразных использовали математическую модель. Математическая модель, описывающая конкуренцию между видами ветвистоусых ракообразных, предусматривала прямое влияние концентрации пищевого ресурса на популяционные и демографические параметры (Фенева, Будаев, 2003; Фенева и др., 2006). Динамика концентрации пищевого ресурса ($K(t)$), была задана уравнением, учитывающим логистический рост ресурса:

$$K(t+1) = K(t) + P/B \cdot K(t) - kK^2(t) - \sum_i \sum_l R_i(K(t), l) \cdot N_i(t, l),$$

где $K(t)$ – концентрация пищи в момент времени t ; $R_i(K(t), l)$ – рацион i -ого вида как функция концентрации пищи и размера тела l ; $N_i(t, l)$ – количество особей i -ого вида размера l в момент времени t ; P/B – суточный коэффициент продукции (отношение суточной продукции к биомассе), определяющий воспроизводство пищевого ресурса; k – коэффициент уравнения логистического роста концентрации пищи.

Исследование проводили при разных уровнях воспроизводства пищевых ресурсов, P/B -коэффициенты которых были соответственно равны 0.4 – аналог олиготрофных водоемов, 0.8 – аналог мезотрофных водоемов, 2.4 и 4.0 – аналоги эвтрофных водоемов (Romanovsky, Feniova, 1985).

Численность рассчитывали отдельно для разных размеров, т.к. такие параметры как рацион, смертность, плодовитость и др. зависят не только от концентрации пищи, но и от размера тела:

$$N(t+l; l+\Delta l) = N(t, l) - M[K(t - \tau), l] \cdot N(t, l),$$

$$N_n(t+1) = N_f(t) F[K(t - \tau)] / D_e,$$

где $N(t+1; l+\Delta l)$ – численность особей размера $l+\Delta l$ в момент времени $t+1$; $N_n(t+1)$ – численность новорожденных; $N_f(t)$ – численность взрослых особей; $M(K(t - \tau), l)$ – смертность как функция размера тела и концентрации пищи с временной задержкой τ равной 3 дням; $F(K(t - \tau), l)$ – плодовитость как функция концентрации пищи с временной задержкой τ равной 3 дням; D_e – продолжительность эмбрионального развития яиц. Модель была реализована в виде программы на языке C++ в операционной системе Microsoft Visual C++. Шаг модели составлял 3 часа.

Верификация имитационной модели была проведена по динамике *D. longispina* и *S. vetulus* в смешанных культурах в лабораторных экспериментах. Предварительно в опытах с когортами были получены необходимые зависимости демографических параметров от концентрации пищевых ресурсов. Далее с помощью имитационной модели была воспроизведена динамика этих видов в смешанных культурах и сопоставлена с динамикой тех же видов в лабораторных условиях. Результаты верификации показали хорошее соответствие.

1.3. Динамика численности видов разных размеров в условиях конкуренции в градиенте уровня воспроизводства пищи. Опыты по конкуренции между крупной *D. pulex* и мелкой *C. reticulata* (Romanovsky, Feniova, 1985) были проведены на разбавленной прудовой воде с сестоном (низкий уровень воспроизводства ресурса = 1.7 мг С/л в проточной системе) и воде с добавлением хлореллы (высокий уровень воспроизводства ресурса = 10 мг С/л в проточной

системе). В монокультурах оба вида развивались как при низком, так и при высоком уровнях воспроизводства ресурсов (Рис. 2 А, Б). В смешанной культуре при низком уровне обеспечения пищей происходило конкурентное вытеснение крупной *D. pulex*, при высоком оба вида сосуществовали при доминировании крупного вида (Рис. 2). Таким образом, результат конкуренции качественно менялся при повышении уровня обеспечения пищей. Переход конкурентного преимущества от мелких видов к крупным при повышении уровня воспроизводства пищи был также получен для случая конкуренции между мелкой *D. brachyurum* и крупной *D. magna* (Romanovsky, Feniova, 1985), а также между мелкой *C. reticulata* и крупной *D. magna* (Фенева и др., 2010).

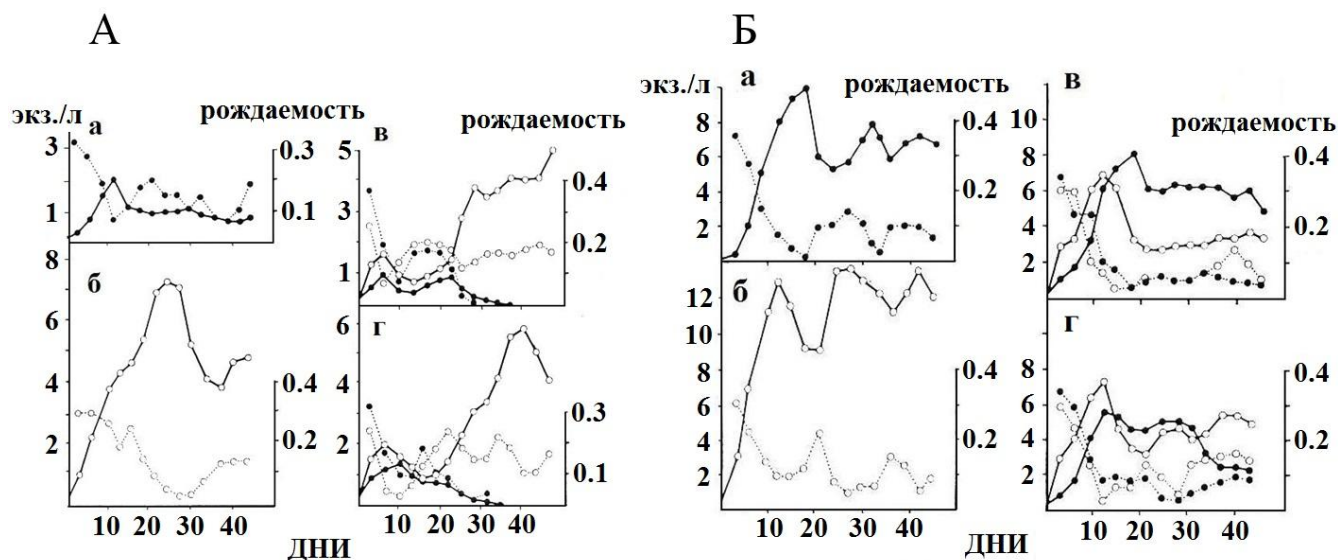


Рис. 2. Динамика численности (темная линия) и рождаемости (светлая линия) мелкой *C. reticulata* (светлые кружки) и крупной *D. pulex* (черные кружки) при низком (А) и высоком (Б) уровнях обеспеченности пищей. а и б – монокультуры, в и г – две повторности опытов по конкуренции.

Для более общего случая конкурентных отношений между мелкими и крупными видами ветвистоусых ракообразных провели имитационное моделирование динамики популяций гипотетических видов разных размеров в градиенте *P/B*-коэффициента, варьирующего от высокотрофных условий к низкотрофным (Рис. 3). Для этой цели был создан массив из 2000 видов ветвистоусых ракообразных, величины демографических параметров которых

принимали значения в пределах реальных значений соответствующих параметров известных для ветвистоусых ракообразных. Поскольку размер тела связан прямой зависимостью с величиной суточного рациона ракообразных (Сущенко, 1975), то в имитационных экспериментах оценивали отклонения величины максимального рациона выжившего вида от средней величины в группе пяти случайно выбранных из базы данных видов, приведенное к стандартной шкале (среднее равно нулю, стандартное отклонение – единице). Данный показатель определял, насколько отличается максимальный рацион между выжившими и вытесненными видами.

Размер выживших видов, оцениваемый по величине максимального рациона, в наибольшей степени зависел от величины P/B -коэффициента ($r_s = 0.64$, $t_{26} = 4.25$, $p < 0.001$) и не зависел от начальной концентрации пищи ($r_s = 0.21$, $t_{26} = 1.07$, $p > 0.2$) (Рис. 3). При низкой продуктивности ресурса (P/B -коэффициента) выживали преимущественно мелкие виды, а по мере возрастания уровня воспроизводства пищи средний размер тела выживших видов увеличивался. Таким образом, компьютерное моделирование подтвердило основной результат, полученный в лабораторных экспериментах, состоящий в том, что при повышении P/B -коэффициента конкурентное преимущество может переходить от мелких видов к крупным.

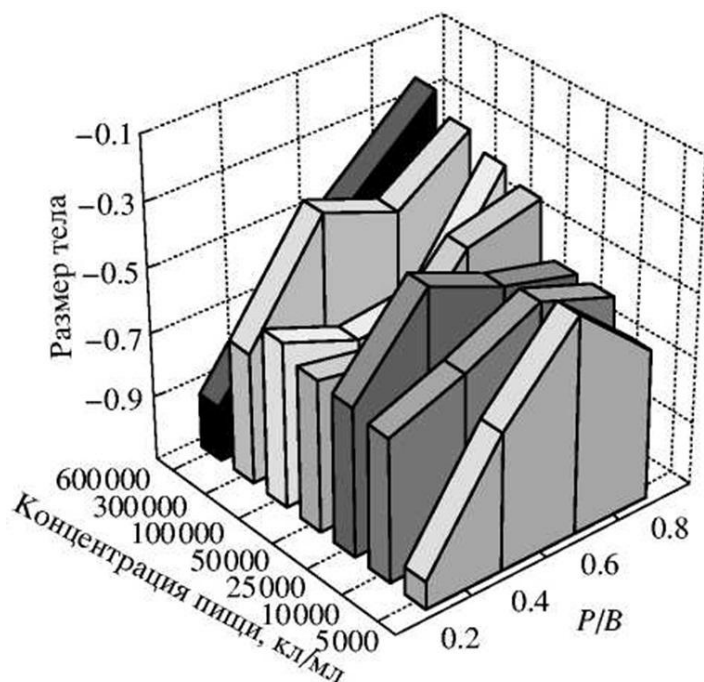


Рис. 3. Зависимость размера тела выживших видов от начальной концентрации пищи (кл/мл) и P/B -коэффициента, представленная как стандартизированное отклонение от среднего размера по всем конкурирующим видам.

Полученные результаты находятся в соответствии с наблюдениями в природе. Например, отмечено, что мелкий вид *Daphnia lumholtzi* преимущественно распространяется в олиготрофных водоемах США, избегая близлежащих эвтрофных водоемов (Dzialowski *et al.*, 2000). Крупные же виды ветвистоусых ракообразных, наоборот, как правило, не встречаются в олиготрофных водоемах. Так, крупный вид *D. pulex* отсутствовал в олиготрофных водоемах в пределах своего ареала в Британской Колумбии (Канада) (Neill, 1978). Однако в озерах США отмечалось его вселение после повышения их трофического статуса (Vanni, 1986). Кроме того, в опытах в микрокосмах оказалось, что успешному внедрению этого вида способствовало повышение содержания пищевых ресурсов. Однако далеко не всегда можно объяснить динамику сообществ ветвистоусых ракообразных действием одного трофического фактора.

Глава 2. Влияние температуры на межвидовые конкурентные отношения у ветвистоусых ракообразных.

2.1. Анализ литературы. Температура может влиять на конкурентные отношения в планктонных сообществах (Hu, Tessier, 1995; Holzapfel, Vinebrooke, 2005; Havel, Graham, 2006; Dupuis, Hann, 2008). При изменении температуры

может меняться не только структура сообществ, но и их способность противостоять вселениям чужеродных видов (Schoener, Spiller, 1995; Davis et al., 2001; Holzapfel, Vinebrooke, 2005). Например, одной из причин вселения *Daphnia lumholtzi* в водоемы США было повышение температуры (Lennon et al., 2001). Показано, что влияние температуры на популяционные параметры меняется в градиенте пищевых условий (Foran, 1986; Giebelhausen, Lampert, 2001). Например, популяционная скорость роста *Ceriodaphnia dubia* и *D. pulex* зависела от совместного воздействия температуры и количества пищевых ресурсов (Gama-Flores et al., 2011). Однако механизмы комбинированного влияния температуры и пищевых условий на конкурентные взаимодействия остаются мало изученными.

2.2. Влияние комбинированного воздействия количества пищевых ресурсов и температуры. Опыты по конкуренции при трех разных температурах 15, 21 и 27°C были поставлены с крупными видами *D. magna* и *D. pulex*, а также с мелким видом *C. quadrangula* (Feniova et al., 2013). Использовали методику, описанную в разделе 1.2.2. Динамика биомассы крупных и мелкого вида показала разные ответные реакции на изменения температуры и пищевых условий. Биомасса крупных дафний возрастала при всех температурах при высоком уровне пищи в проточной системе. Мелкий вид, наоборот, слабо развивался при тех концентрациях пищи, при которых наблюдался рост биомассы крупных видов. Однако рост биомассы мелкого вида начинался после падения концентрации пищевых ресурсов до уровня, недостаточного для развития крупных видов. Уровни биомассы крупных видов с понижением температуры возрастали, а мелкого вида, наоборот, снижались. На рисунке 4 А представлена общая биомасса ракообразных при трех разных температурах, но при одном и том же режиме питания. Разница в динамике объясняется разной реакцией развития мелких и крупных видов при разных сочетаниях температуры и обилия пищи. При 21 и 27°C рост биомассы мелкого вида полностью компенсировал потери биомассы крупных видов после снижения количества пищевых ресурсов, тогда как при 15°C взаимозамещения не произошло.

Наблюдаемые различия в ответных реакциях мелких и крупных видов на повышение температуры связаны с их разной удельной скоростью фильтрации, выраженной в концентрации хлорофилла в час на единицу биомассы рачка (Feniova et al., 2013). Опыты показали, что удельная скорость фильтрации цериодафнии резко возрастает при повышении температуры, а у крупных дафний, наоборот, снижается (Рис. 4 Б). Это означает, что для мелкой цериодафнии при повышении температуры требуется значительно меньше пищи, чтобы обеспечить свои потребности.

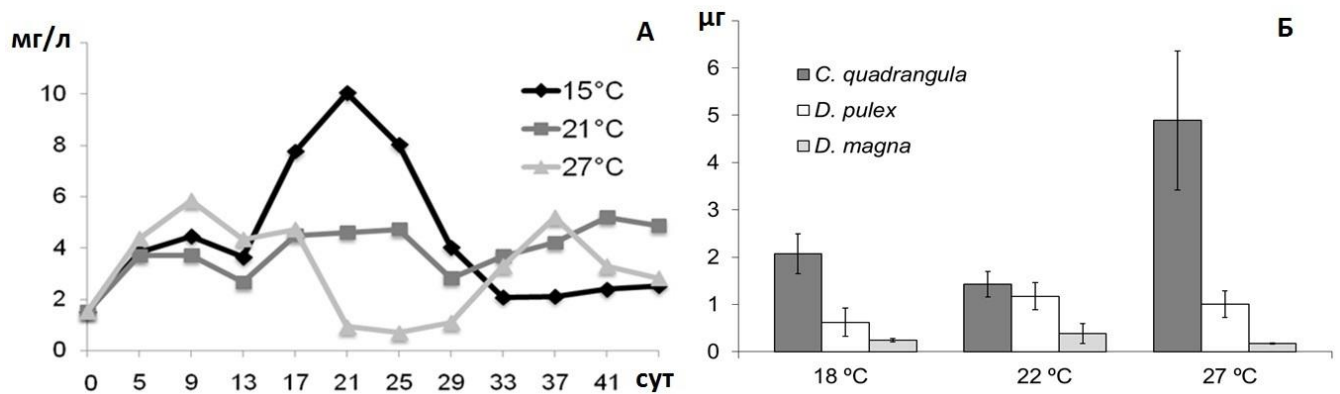


Рис. 4. А. Динамика общей биомассы (мг/л) при трех разных температурах. Количество поступающей пищи было вдвое снижено после 10-го дня эксперимента. Б. Скорость фильтрации исследуемых видов при трех разных температурах (µг хлорофилла/час/мг биомассы ракообразных).

Поэтому схематично можно предположить, что крупные дафнии и мелкая цериодафния занимают разные позиции в трехмерном пространстве (Рис. 5). Оптимум развития дафний располагается в области более низких температур и более высоких концентраций пищевых ресурсов, тогда как у цериодафний, наоборот, в области высоких температур и низких концентраций пищевых ресурсов. Такой механизм взаимозамещения видов в градиенте изменения факторов среды позволяет поддерживать общую биомассу сообщества при изменении температуры и условий питания.

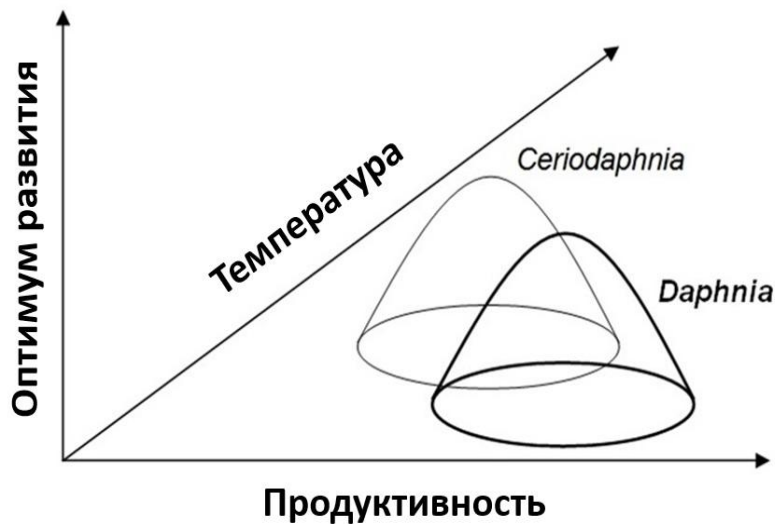


Рис. 5. Схематическое изображение оптимумов развития популяций у крупных дафний и мелкой цериодафнии (Feniova et al., 2013).

2.3. Влияние температуры на индивидуальную изменчивость.

Индивидуальную изменчивость оценивали по коэффициенту вариации (C_v) демографических параметров, определяемых в лабораторных экспериментах, методика которых описана в разделе 1.2.1. Результаты опытов по оценке влияния температуры (18 и 27°C) на параметры жизненного цикла и коэффициент вариации у *C. quadrangula* и *S. vetulus* для особей одного помета показали, что индивидуальная изменчивость при понижении температуры сокращается, и у крупных видов это сокращение проявляется в большей степени, чем у мелких.

Значения демографических параметров, полученные в лабораторных экспериментах, были использованы для проведения имитационного моделирования (модель описана в разделе 1.2.3) динамики численности *C. quadrangula* и *S. vetulus*. Оценка пороговой концентрации пищи для этих видов методом имитационного моделирования для однородных популяций, т.е. популяций в которых не была учтена изменчивость демографических параметров, показала, что *C. quadrangula* более сильный конкурент, чем *S. vetulus*. При моделировании динамики однородных популяций, в которых не учитывалась индивидуальная изменчивость, вытеснение слабого конкурента происходило при низкой и высокой температурах. Однако при учете индивидуальной изменчивости при низких температурах *S. vetulus* вытеснял *C. quadrangula*, а при высокой, по-

прежнему, более сильный конкурент вытеснял слабого (Рис. 6). Следовательно, температура может влиять на исход конкуренции опосредованно, меняя размах индивидуальной изменчивости. Таким образом, индивидуальная изменчивость выступает дополнительным механизмом, обеспечивающим крупным видам успех выживания при низких температурах.

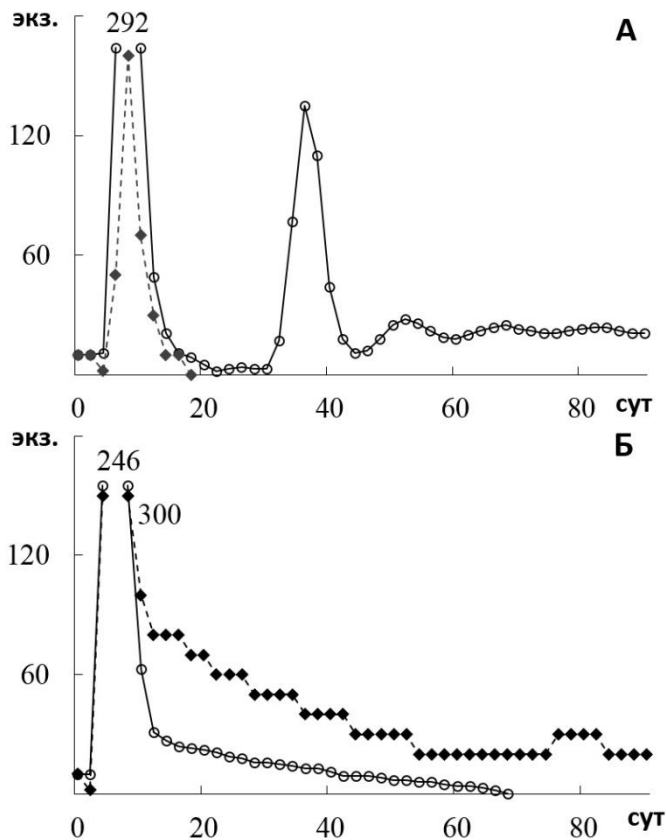


Рис. 6. Динамика численности *S. vetulus* (кружки) (неоднородная популяция) и *C. quadrangula* (ромбы) (однородная популяция) в смешанных культурах при температурах 18°C (А) и 27°C (Б) (Feniova et al., 2013).

2.4. Полевые исследования влияния температуры на структуру сообществ ветвистоусых ракообразных. Влияние температуры на структуру сообществ ветвистоусых ракообразных было изучено на примере трех мезо-эвтрофных озер. Все три озера характеризуются сходными гидрохимическими и морфометрическими характеристиками, но разным термическим режимом. Озеро Лихеньское – самое теплое, оно подогревается сбрасываемыми водами с двух электростанций, оз. Щелещеньское является вторично подогреваемым озером, т.к. связано каналом с оз. Лихеньское, оз. Скульска Вещ – самое холодное, не подогревалось и служило контролем.

Особенностью этих озер было низкое содержание кислорода в металимнионе и поэтому все ракообразные располагались в основном в зоне эпилимниона. Поскольку металимнион ими мало использовался как убежище, то эффект температуры мог быть выражен сильнее, чем в тех озерах, где ракообразные могут уходить в металимнион в результате вертикальных миграций. Установлено, что самая низкая биомасса ветвистоусых ракообразных была в теплом оз. Лихеньское (Рис. 7). В этом озере в теплое время дафнии отсутствовали, однако с похолоданием в конце лета они появлялись, но составляли не более 4% от общей биомассы ветвистоусых ракообразных. Доминирующим видом в этом озере была *C. reticulata*. В двух других менее теплых озерах доля дафний достигала 19–36 % от общей биомассы. Анализ пищевых условий, смертности и рождаемости у разных видов ветвистоусых ракообразных и пресса хищников показал, что главным фактором регуляции популяций ветвистоусых ракообразных в исследуемых озерах была температура (Feniova et al., 2014; Фенева и др., 2016). Экспериментальные данные, полученные в разделах 2.2 и 2.3, раскрывают механизмы, обеспечивающие преобладание *Ceriodaphnia* в теплом озере, а также увеличение обилия дафний с понижением температуры воды.

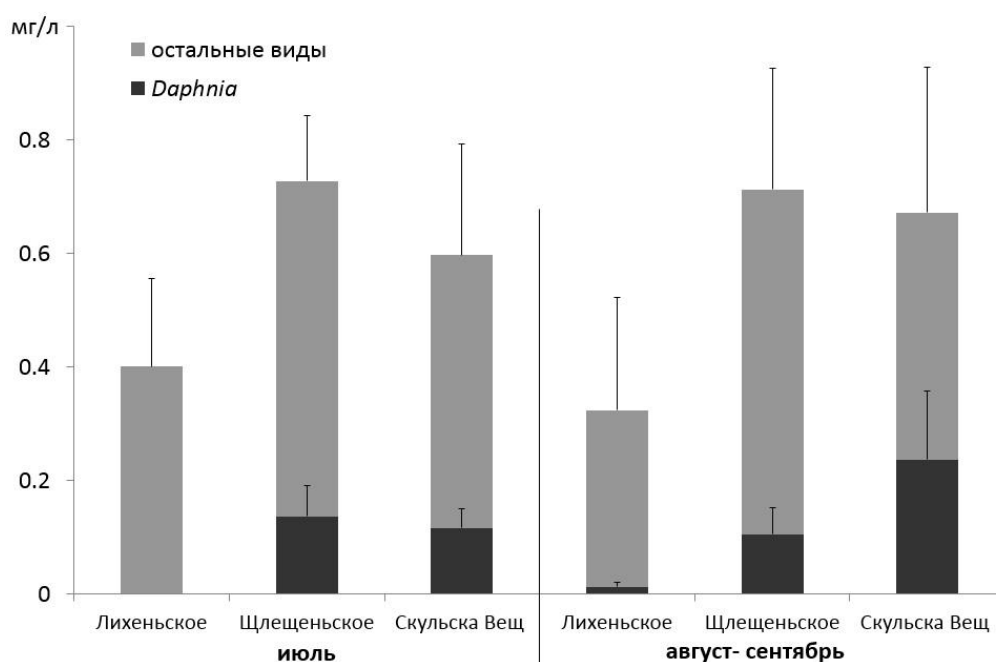


Рис. 7. Сравнение усредненной биомассы ракообразных озер в июле и августе 2010 г.

Фактов доминирования мелких видов ветвистоусых ракообразных в природных теплых водах, а крупных в холодных, в литературе много (Gillooly et al., 2002; Atkinson, 1994; Sarma et al., 2005; Pinto-Coelho et al., 2005; Meerhoff et al., 2007), что может объясняться комбинированным воздействием температуры и пищевых условий, механизмы которого подробно рассмотрены в настоящей главе.

Глава 3. Хищничество как фактор, регулирующий видовую структуру сообществ ветвистоусых ракообразных.

3.1. Модели пищевого поведения рыб. Хищничество со стороны рыб выступает важным регулирующим фактором в динамике видовой структуры сообществ ветвистоусых ракообразных. Показано, что вселение рыб в безрыбные водоемы приводило к значительным изменениям их разнообразия (Hughes, Connell, 1999; Jackson et al., 2001; Miller et al., 2002). Поскольку хищничество рыб характеризуется размерной селективностью, то предполагается, что мелкие виды или более ранние стадии крупных ракообразных будут преобладать в сообществе при воздействии планктоноядных рыб (Gliwicz, 2003).

Однако рыбы характеризуются двумя типами поведения относительно жертвы. С одной стороны, они выбирают более заметных жертв, а с другой, способны переключаться на более многочисленную жертву, даже если она менее привлекательна с точки зрения ее размера. Переключаясь с одной жертвы на другую, рыбы выбирают наиболее выгодную стратегию, представляющую компромисс между двумя моделями поведения (Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975; Gliwicz, 2002). Поэтому прогнозы о видовой структуре планктонных ракообразных под воздействием рыб требует учета двух упомянутых стратегий их пищевого поведения.

Гливич (Gliwicz, 2005) предполагал, что рыбы могут удерживать численность популяции ракообразных на уровне ниже уровня насыщения относительно их пищевых ресурсов. Следовательно, могут создаваться условия

для вселения чужеродных видов за счет освободившегося ресурса. Опыты *in situ* свидетельствуют в пользу данного заключения (Shurin, 2000). В садках с изъятием части зоопланктона было зарегистрировано вселение чужеродных видов, тогда как в аналогичных опытах без изъятия чужеродные виды не вселялись. Таким образом, можно предположить, что пресс хищничества будет определять как разнообразие сообщества, так и возможность вселения в них новых видов. Поскольку в Главе 1 было показано, что уровень воспроизводства пищи влияет на видовую структуру ветвистоусых ракообразных, то нашей задачей было установить, как хищничество влияет на размерную структуру ветвистоусых ракообразных и успех вселения чужеродных видов в градиенте изменения уровня воспроизводства пищи ракообразных.

3.2. Механизмы влияния хищничества на конкурентные отношения ветвистоусых ракообразных. При изучении влияния хищника на структуру сообществ ракообразных применяли модель, описанную в разделе 1.2.3. Предварительно была создана база данных, включавшая 2000 гипотетических видов ветвистоусых ракообразных разного размера, популяционные параметры которых варьировали в пределах значений их реальных аналогов (Павлов и др., 2006; Дгебуадзе и др., 2006). Влияние хищника (планктоноядной рыбы) моделировали путем изменения функции смертности, которая менялась в зависимости как от размера тела, так и от численности ветвистоусых ракообразных. Трофические условия (олиго-, мезо-, эвтрофные и гипертрофные условия) определялись уровнем воспроизводства пищевых ресурсов – P/B -коэффициентом (см. раздел 1.2.3).

В отсутствие хищника при всех уровнях P/B -коэффициента в большинстве случаев из 2000 случайных "ссаживаний" конкуренция за один ресурс приводила к выживанию одного сильного конкурента и вытеснению слабых конкурентов (Рис. 8). Когда же в систему вводился хищник, то количество сосуществующих видов, конкурирующих за один ресурс, возрастало по мере повышения P/B -коэффициента. В эвтрофных условиях смогли сосуществовать четыре вида (Павлов и др., 2006). Таким образом, конкурентные отношения под воздействием

хищничества меняются в зависимости от трофических условий. При этом конкуренция ведет к сокращению числа видов в сообществе зоопланктона, в то время как вселение хищника способствует увеличению разнообразия.

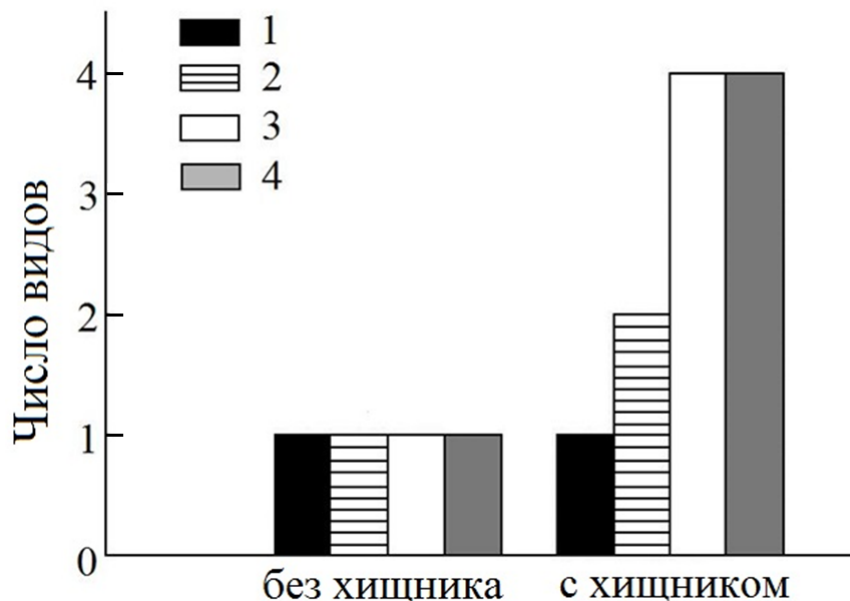


Рис. 8. Число сосуществующих видов при разных P/B -коэффициентах в условиях без хищника и с хищником. 1 – олиготрофные условия; 2 – мезотрофные условия; 3 – эвтрофные условия; 4 – гипертрофные условия.

С помощью разработанной нами модели имитировали динамику численности популяций разных видов ветвистоусых ракообразных из оз. Нарочь (Беларусь). Предварительно были проведены лабораторные эксперименты с когортами, чтобы установить зависимости демографических параметров *S. crystallina*, *D. magna*, *S. vetulus*, *D. longispina*, и *D. brachyurum* от пищевых условий, необходимые для компьютерного моделирования (Semenchenko et al., 2007). Динамика численности в смешанных культурах исследуемых видов для олиго-, мезо- и эвтрофных условий в отсутствие хищника и при тех же уровнях воспроизводства пищи с хищником приведены на рисунке 9.

В олиго- и мезотрофных условиях без хищника, как и ожидалось, побеждал вид с наименьшей пороговой концентрацией пищи, т.е. самый сильный конкурент – *S. vetulus*. При введении в модельные эксперименты хищника в олиготрофных условиях побеждала менее уязвимая для хищника, хотя и менее конкурентоспособная *D. brachyurum*, тогда как в мезотрофных условиях наблюдалось сосуществование *D. brachyurum* и *D. longispina*. В эвтрофных

условиях с хищником сосуществовали четыре вида – два вида дафний, *D. brachyurum* и *S. vetulus* (Рис. 9).

Данные компьютерных экспериментов с аналогами конкретных видов также, как и моделирование с гипотетическими видами, свидетельствуют о том, что хищник способствует сосуществованию конкурирующих видов. Динамика обилия пищи и численности конкурирующих видов показали, что периоды дефицита пищи в условиях без хищника значительно длиннее, чем в условиях с хищником (Рис. 9). Период дефицита пищи, например, в эвтрофных условиях без хищника продолжался 60 дней, тогда как с хищником всего 20 дней (Рис. 9). Таким образом, флуктуации как концентрации пищевых ресурсов, так и численности ракообразных при вселении хищника учащались. Поскольку процесс вытеснения одного конкурента другим требует длительного времени, то сокращение периодов дефицита пищи при вселении хищника может обеспечивать сосуществование конкурирующих видов.

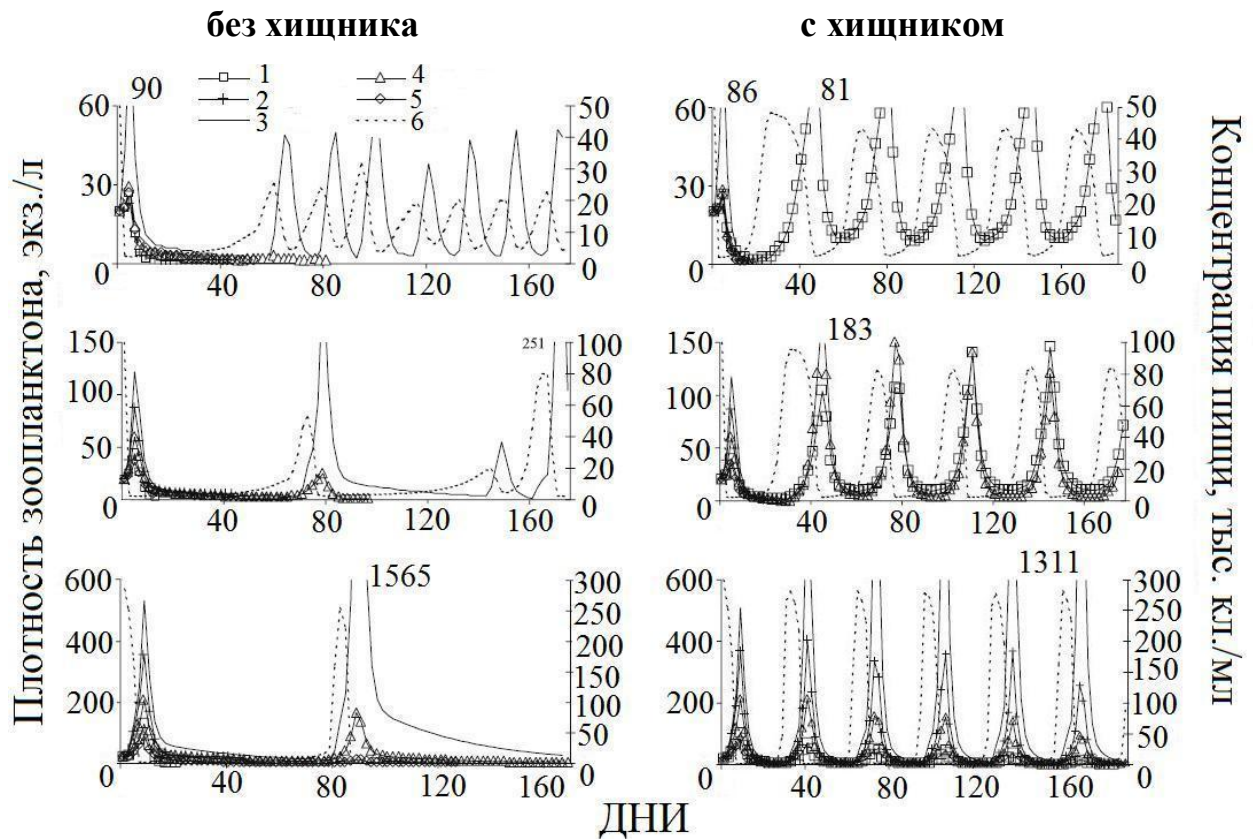


Рис. 9. Имитация динамики численности у пяти видов ветвистоусых ракообразных в смешанных культурах в олиготрофных (сверху), мезотрофных (в середине) и эвтрофных (снизу) с хищником (справа) и без хищника (слева). 1 – *D. brachyurum*, 2 – *D. magna*, 3 – *S. vetulus*, 4 – *D. longispina*, 5 – *S. crystallina*, 6 – концентрация пищи.

Сосуществование слабых и сильных конкурентов наблюдали и в природе (Semenchenko et al., 2007). В мезотрофном оз. Нарочь динамика популяций ветвистоусых ракообразных контролируется не только конкуренцией за пищу, но и хищничеством, что, по нашему мнению, позволяло сосуществовать трем видам дафний в течение всего лета при дефиците пищи.

Глава 4. Механизмы формирования структуры сообществ ветвистоусых ракообразных в условиях вселения новых видов.

4.1. Факторы, ответственные за вселение чужеродных видов в зоопланктонные сообщества. Основными факторами, ответственными за успех вселения чужеродных видов ветвистоусых ракообразных, выступают биотические факторы (конкуренция и хищничество) и случайные (стохастические) процессы, связанные в основном с возможностями и скоростью распространения вида, первенства заселения, условиями среды во время заселения и другими случайными событиями.

4.2. Основные гипотезы по формированию структуры водных сообществ. При прогнозировании динамики водных сообществ необходимо учитывать роль случайных факторов, таких как, например, первенство заселения нового пространства, условия среды во время заселения или способность видов к расселению. В настоящее время сформировались две альтернативные гипотезы, объясняющие причины формирования структуры водных сообществ – нейтральная теория и теория ниш. Согласно теории ниш (Chesson, 2000, 2002) все изменения в сообществах происходят в жесткой зависимости от лимитирующего фактора. В условиях конкуренции за лимитирующий ресурс должен доминировать или побеждать более сильный конкурент.

Согласно нейтральной теории различия в конкурентной способности между видами значения не имеют и поэтому сосуществование или доминирование одних

видов над другими устанавливается случайно, а преимущество в численности получают виды, которые чаще других попадают в новое местообитание, т.е. это, как правило, хорошо расселяющиеся виды.

Регулирующая роль детерминированных и стохастических процессов в формировании состава сообществ ветвистоусых ракообразных к настоящему времени недостаточно ясна. Показано, что для многих видов ветвистоусых ракообразных скорость колонизации вновь образовавшихся местообитаний чрезвычайно важна (Louette, De Meester, 2005). Поэтому можно ожидать формирование структуры сообществ ракообразных в зависимости от скорости распространения видов. Однако нельзя игнорировать и такие барьеры, как биотические отношения, которые могут препятствовать проникновению новых видов в сообщества (Shurin, 2000). Мы предположили, что как стохастические, так и детерминированные процессы могут определять состав и структуру сообществ ветвистоусых ракообразных, однако их роль относительно друг друга может меняться в градиенте трофических условий.

4.3. Компьютерное моделирование динамики сообществ ветвистоусых ракообразных под воздействием пресса вселенцев. Компьютерное моделирование с использованием модели, описанной в разделе 1.2.3, проводили при разных P/B -коэффициентах. Оценивали возможность выживания гипотетических видов из массива, состоящего из 2000 видов, созданного по данным демографических параметров ветвистоусых ракообразных, уже используемого в разделах 1.3 и 3.2. Определяли отклонение величины равновесной концентрации пищи, характеризующей конкурентную способность выжившего вида, от средней величины в группе пяти конкурирующих видов, приведенное к стандартной шкале (среднее равно нулю, стандартное отклонение – единице). Данный показатель указывает насколько отличаются равновесные концентрации пищи между выжившими и вытесненными видами. При проведении моделирования для генерации случайных чисел использовали процедуру Wichmann-Hill (Wichmann, Hill, 1982).

Стандартизированное отклонение величины равновесной концентрации пищи, характеризующей выжившие виды, зависело от P/B -коэффициента ($r_s = 0.53$, $t_{26} = 3.15$, $p < 0.05$). В условиях наименьшей обеспеченности пищей ($P/B = 0.4$) выживали преимущественно сильные конкуренты (Рис. 10). В условиях максимальной обеспеченности пищей ($P/B = 0.8$) наряду с сильными конкурентами участились случаи выживания и слабых конкурентов. Таким образом, конкурентная способность важна для выживания преимущественно в условиях низкого уровня воспроизводства ресурса и низкой максимально возможной концентрации пищевого ресурса.

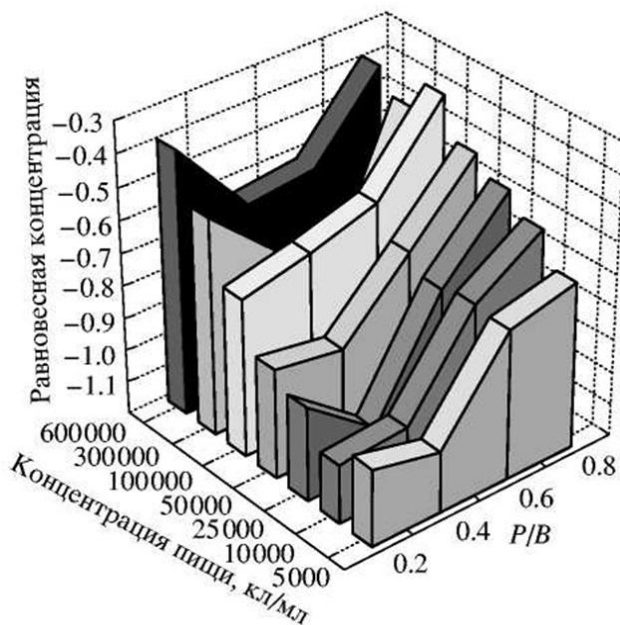


Рис. 10. Зависимость равновесной концентрации (кл/мл) выживших видов от P/B -коэффициента, представленная как стандартизированное отклонение от ее средней величины по всем конкурирующим видам.

На следующем этапе мы моделировали динамику пяти видов ветвистоусых ракообразных – *S. crystallina*, *D. magna*, *S. vetulus*, *D. longispina* и *D. brachyurum* при разных сценариях вселения чужеродных видов. С помощью модели были определены равновесные концентрации R^* исследуемых видов, используемые в качестве показателя их конкурентной способности, которые оказались равны 14700 (*S. crystallina*), 14500 (*D. magna*), 9200 (*S. vetulus*), 13200 (*D. longispina*) и 16100 (*D. brachyurum*) клеток хлореллы/мл. Согласно приведенным оценкам, самым сильным конкурентом был *S. vetulus* – вид с наименьшей R^* , а самым слабым – *D. brachyurum*.

Модельные эксперименты проводили в условиях острой и слабой конкуренции (Dgebuadze, Feniova, 2009). Острота конкуренции задавалась уровнем воспроизводства лимитирующего ресурса, т.е. P/B -коэффициентом. В компьютерных экспериментах меняли очередность вселения видов в сообщества. На рисунке 11 показана структура сообщества, сформировавшаяся при разных сценариях вселения видов. В случае острой конкуренции видовая структура сообществ была одинаковой при всех сценариях вселения – выживал только самый сильный конкурент *S. vetulus*. В случае слабой конкуренции наблюдалось сосуществование слабых и сильных конкурентов, при этом видовые структуры сообществ различались между разными вариантами вселений.

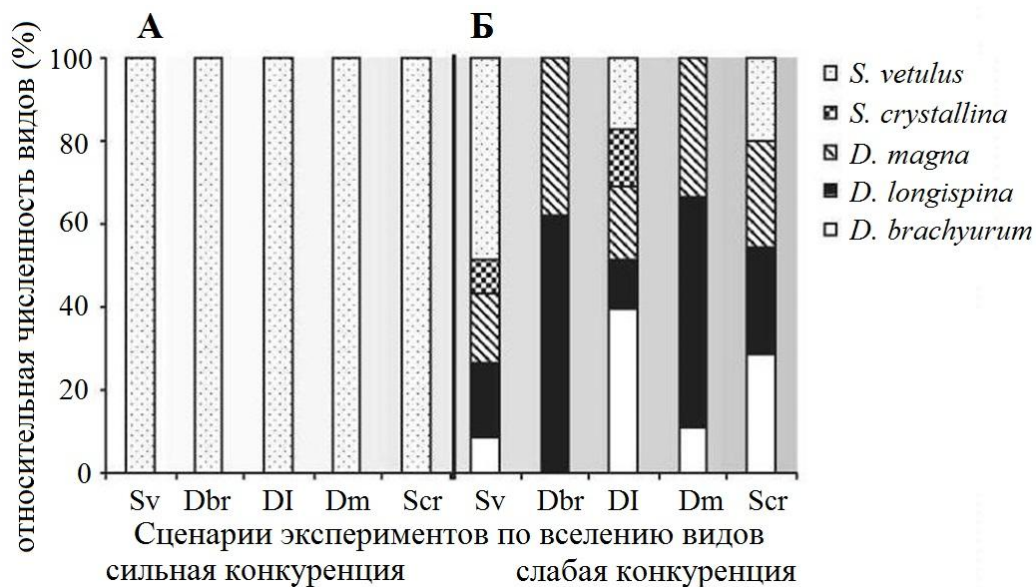


Рис. 11. Окончательная структура сообществ (численность каждого вида представлена в процентах от суммарной численности ветвистоусых ракообразных), рассчитанная с использованием компьютерного моделирования при сильной (А) и слабой конкуренции (Б). По оси абсцисс приводятся виды, заселившиеся первыми: Sv = *S. vetulus*, Dbr. = *D. brachyurum*, DI = *D. longispina*, Dm = *D. magna*, Scr = *S. crystallina*.

Полученные нами результаты находятся в соответствии с наблюдениями в природе на мелких водоемах, в которых при отсутствии сильной конкуренции за ресурсы видовая структура планктонных ракообразных варьировала между водоемами, в то время как при усилении конкуренции складывался устойчивый

видовой состав сообщества (Pajunen, Pajunen 2003). Способность хорошо распространяться увеличивает шансы вида закрепиться в новом местообитании. Поэтому в условиях ослабления конкуренции за пищу слабый, но хорошо распространяющийся вид может сосуществовать с сильными конкурентами, что было продемонстрировано на примере *Daphnia obtusa* – вида с высокой способностью к распространению и более сильного конкурента *D. magna* (Louette, De Meester, 2007). Полученные нами результаты находятся в соответствии с гипотезой градиента лимитирующего фактора (shifting limitations hypothesis, (Foster et al., 2004)), предложенной на основе изучения растительных сообществ. Согласно данной гипотезе, при формировании структуры сообществ происходит смена роли локальных процессов, в частности, конкуренции, относительно региональных процессов (расселения видов) вдоль градиента продуктивности. Наши данные свидетельствуют о том, что данная гипотеза вполне справедлива и для ракообразных. Следовательно, чтобы закрепиться в новом местообитании, для вида важны как умение хорошо распространяться (основной показатель успешности вида по нейтральной теории), так и высокая конкурентная способность вида (основной показатель успешности по теории ниш), при этом относительная роль каждой из указанных характеристик будет меняться в градиенте трофических условий среды.

Глава 5. Механизмы изменения структуры сообществ ветвистоусых ракообразных в градиенте трофических условий при воздействии рыб и моллюсков-фильтраторов с учетом качества пищевых ресурсов.

5.1. Анализ литературы. В предыдущих разделах рассматривались количественные механизмы регуляции планктонных сообществ. К настоящему времени накопилось много свидетельств в пользу того, что регуляция на уровне «фитопланктон – зоопланктон» происходит не только на количественном, но и на биохимическом уровне, а обилие видов часто зависит от содержания полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) семейства омега-3 (Muller-Navarra, 1995; Gulati, DeMott, 1997). Кроме того, качество пищевых ресурсов ракообразных может зависеть от содержания азота и фосфора в сестоне и от соотношения C:N:P (White, 1993; Schoo et al., 2013). Мы предполагаем, что как

качество пищевых ресурсов, так и их количественные характеристики могут быть регуляторами динамики структуры зоопланктонных сообществ. Как моллюски-фильтраторы, так и рыбы в процессе своей жизнедеятельности могут менять качественный состав пищевых ресурсов, что учитывалось при проведении экспериментов.

5.2. Методы проведения экспериментов по изучению влияния рыб и моллюсков-фильтраторов на структуру сообществ ветвистоусых ракообразных в мезокосмах. Опыты проводили в 300-литровых пластиковых аквариумах ($0.94 \times 0.64 \times 0.50$ м) в трех повторностях. Продолжительность экспериментов составляла 54 дня. Аквариумы наполнялись водой с содержащимся в них естественным фито- и зоопланктоном из мезотрофного оз. Майч, эвтрофного оз. Миколайское (северо-восточная Польша) и третий уровень трофности создавался в результате добавления в начале эксперимента азота и фосфора в виде соединений $P-PO_4$ (0.12 мг/л), $N-NH_4$ (0.192 мг/л) и $N-NO_3$ (1.728 мг/л) в соотношении Редфилда 16 N:1 P. Создавались всевозможные комбинации из исследуемых факторов – рыбы, моллюски, чужеродные виды ветвистоусых ракообразных, что было необходимо для проведения статистического анализа для многофакторных экспериментов (дисперсионный анализ с повторными измерениями, ANOVA).

В опыты с вселением чужеродных видов к озерному зоопланктону были добавлены крупные виды ветвистоусых ракообразных (*D. magna* и *D. pulicaria*) из расчета 1 экз./л. В опытах с рыбой был добавлен один экз. молоди ерша *Gymnocephalus cernuus* размером от 7.5 до 11 см. Рыбы помещались в контейнеры объемом 5 л, которые подвешивались в мезокосмах. Моллюски *Dreissena polymorpha* были добавлены исходя из того, что в исследуемых нами ранее озерах Лихеньское и Щелещеньское их биомасса в среднем составляла 300 г/м^2 (Sinicyna, Zdanovski, 2007). Пробы из мезокосмов брали батометром 2.6 л с интервалом 10 дней. В конце опытов брали пробы объемом 60 л, что было необходимо для получения размерной структуры основных видов. Количество фитопланктона оценивали по концентрации хлорофилла. Для этого использовали флуориметр

РНУТОРАМ, который отдельно определяет концентрацию хлорофилла зеленых, сине-зеленых и диатомовых водорослей. Поскольку на структурные преобразования в фитопланктоне влияет содержание биогенных веществ в воде, то измеряли концентрации $N-NO_3$, $N-NO_2$, $N-NH_4$ и $P-PO_4$. Для определения концентрации биогенов использовали стандартную методику (Standard methods, 2005). Концентрация растворенного кислорода в опытах варьировала от 8 до 10 мг/л, т.е. его дефицита не наблюдалось. pH также была в пределах нормы.

5.3. Механизмы влияния рыб и моллюсков-фильтраторов на структуру сообществ ветвистоусых ракообразных в мезокосмах в мезотрофных условиях.

5.3.1. Влияние рыб на структуру планктонных ракообразных в мезокосмах.

Рыбы не влияли на концентрацию хлорофилла в опытах ($P > 0.05$, RM-ANOVA). Также не было обнаружено отрицательного воздействия рыб на биомассу мелких видов ветвистоусых ракообразных. Однако биомасса крупных чужеродных видов снижалась в присутствие рыб ($P = 0.04$, RM-ANOVA). В присутствие рыб было отмечено возрастание числа сосуществующих видов ветвистоусых ракообразных (Табл. 1). Так, в контроле (C) сосуществовало 3 вида, а в опытах с рыбой (F) – 4 вида. В опытах с вселением чужеродных видов (Z) сосуществовали 3 вида, а в опытах с рыбой и чужеродными видами (FZ) – 5 видов. Таким образом, результаты опытов в мезокосмах подтвердили ранее сделанные выводы о том, что хищники способствуют увеличению биоразнообразия.

Анализ выедания рыбой размерных групп не показал строгой связи селективности выедания с размером. Так, у *C. pulchella* избирательно выедаются размерные классы выше 0.5 мм (старшие стадии), а у *D. pulicaria*, новорожденные особи которой ~ 0.6 мм, т.е. больше, чем старшие стадии цериодафии, рыбы предпочитают размеры выше 1.3 мм (Рис. 12), что свидетельствует о видоспецифической селективности по размерам. Таким образом, рыбы могут переключаться с одного вида на другой, что способствует их сосуществованию.

Таблица 1. Доля биомассы отдельных видов от общей биомассы в разных вариантах опытов (мезотрофные условия). С – контроль; Z – опыты с чужеродными видами; F – присутствие рыбы; M – присутствие дрейссены.

	<i>Ch. sphaericus</i>	<i>Sc. mucronata</i>	<i>C. pulchella</i>	<i>B. longispina</i>	<i>D. magna</i>	<i>D. pulicaria</i>	<i>D. brachyurum</i>
C		35-40%	25-30%	5-10%			
Z		5-10%			50-55%	20-25%	
M	70-75%	15-20%					
F	5-10%	10-15%	30-35%	40-45%			
FM	40-45%	15-20%	20-25%	5-10%			
MZ	5-10%	5-10%			20-25%	60-65%	
FZ	15-20%		10-15%	30-35%		5-10%	20-25%
FM Z	20-25%	45-50%	15-20%	5-10%			

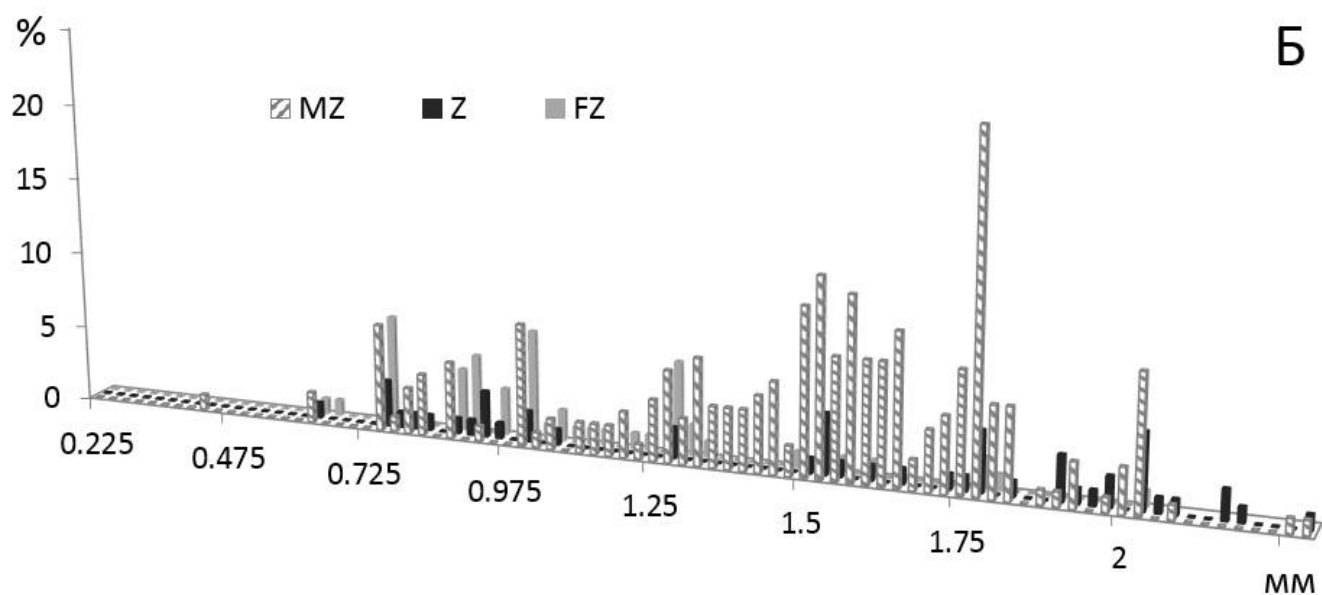
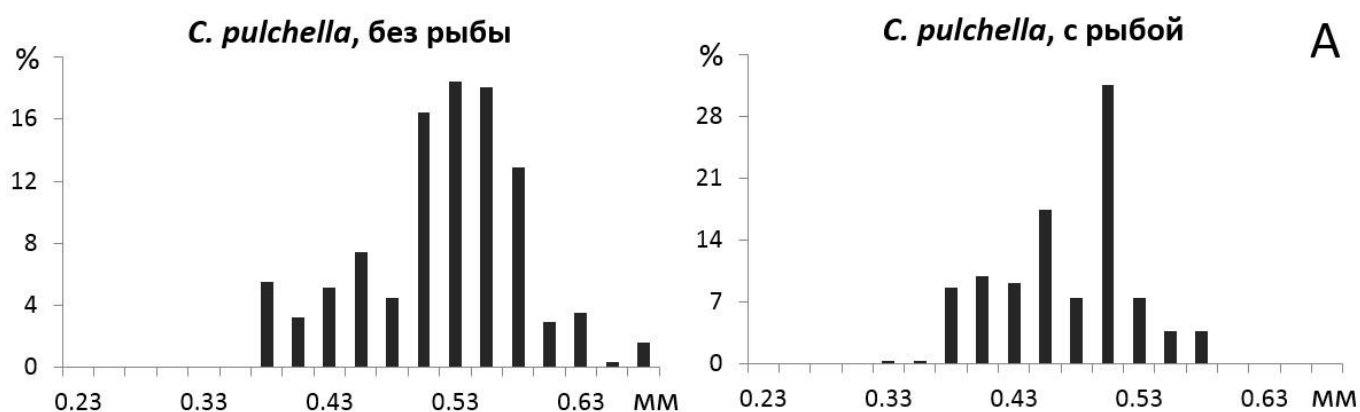


Рис. 12. Размерная структура (частота встречаемости размерных классов) *C. pulchella* (А) и *D. pulicaria* (Б) в мезокосмах с рыбой и без рыбы. М – вариант с моллюсками, Z – опыты с чужеродными видами, F – вариант с рыбами.

5.3.2. Влияние моллюсков на структуру планктонных ракообразных в мезокосмах. В опытах дрейссены оказывала выраженное воздействие на уровень биогенных веществ в воде. В присутствии дрейссены концентрации $P-PO_4$, $N-NO_3$, $N-NO_2$ и $N-NH_4$ были статистически значимо выше, чем без дрейссены ($P < 0.001$, RM-ANOVA). В мезотрофных условиях в присутствии дрейссены возрастала концентрация общего хлорофилла в основном за счет повышения концентрации хлорофилла сине-зеленых водорослей ($P < 0.001$, RM-ANOVA)

Моллюски отрицательно влияли на биомассу мелких видов ветвистоусых ракообразных ($P < 0.001$, RM-ANOVA), однако биомасса крупных дафний в присутствии моллюсков, наоборот, достигала более высоких уровней, чем в вариантах без моллюсков (Рис. 13).

5.4. Механизмы влияния рыб и моллюсков-фильтраторов на структуру сообществ ветвистоусых ракообразных в мезокосмах в эвтрофных условиях.

5.4.1. Влияние рыб на структуру планктонных ракообразных в мезокосмах. В отличие от мезотрофных, в эвтрофных условиях в присутствии рыб статистически значимо возрастала концентрация как общего хлорофилла ($P < 0.001$), так и сине-зеленых водорослей ($P = 0.01$). Статистически значимого влияния рыб на обилие как мелких ($P = 0.72$), так и крупных видов ветвистоусых ракообразных ($P = 0.55$) обнаружено не было. В этой связи хотелось бы напомнить, что в Главе 4 отмечалось, что в эвтрофных условиях случайные факторы играют более значимую роль в динамике сообществ планктонных ракообразных, чем в условиях низкой трофности (см. Dgebuadze, Feniova, 2009). Поэтому расхождения в обилии видов между повторностями оказались слишком высокими, чтобы получить статистически значимые результаты влияния исследуемых факторов на обилие разных видов.

Рыбы сдвигали соотношение между обилием мелких и крупных видов в сторону увеличения доли мелких видов. В присутствии рыб данное соотношение

составляло 1:1 как в опытах с обогащением воды биогенными веществами, так и без обогащения. При обогащении воды биогенами в отсутствие рыб доля крупных видов увеличивалась и составляла 1:26 и 1:40 в опытах без обогащения и в опытах с обогащением соответственно. Результаты настоящего исследования подтвердили предположение о том, что, чем выше трофность, тем успешнее вселение чужеродных видов ветвистоусых ракообразных (Павлов и др., 2006; Дгебуадзе и др., 2006).

5.4.2. Влияние моллюсков на структуру планктонных ракообразных в мезокомах. Как моллюски, так и обогащение воды биогенными веществами влияли на концентрацию биогенных веществ. Значимый положительный эффект обогащения был получен для $N-NH_4$, $N-NO_3$ и $N-NO_2$ (RM-ANOVA, $P < 0.001$). Моллюски усиливали эффект обогащения. Значимое влияние взаимодействия обогащения и моллюсков было получено для $P-PO_4$ (RM-ANOVA, $P < 0.001$). Моллюски снижали количество водорослей, включая сине-зеленых, до более низкого уровня, чем тот, который наблюдался в контроле (RM-ANOVA, $P < 0.001$), тогда как в мезотрофных условиях моллюски, наоборот, повышали количество сине-зеленых водорослей (см. раздел 5.3.2). В вариантах с моллюсками значительно возрастала биомасса крупных видов ветвистоусых ракообразных, т.е. наблюдался тот же эффект, что и в мезотрофных условиях (влияние моллюсков, $P = 0.007$ для общей биомассы чужеродных видов, RM-ANOVA). Биомасса ветвистоусых ракообразных не была связана с трофическими условиями ($P=0.007$, RM-ANOVA) (Рис. 13).

Поскольку биомасса крупных дафний не зависела от количества пищевых ресурсов, то мы предположили, что этот показатель определяется скорее качеством, чем количеством пищи. Для этого были взяты пробы сестона для анализа состава полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) и элементного состава на углерод (C), азот (N) и фосфор (P) в пищевых ресурсах ракообразных. Пробы были обработаны в Институте биофизики РАН (лаб. экспериментальной гидроэкологии).

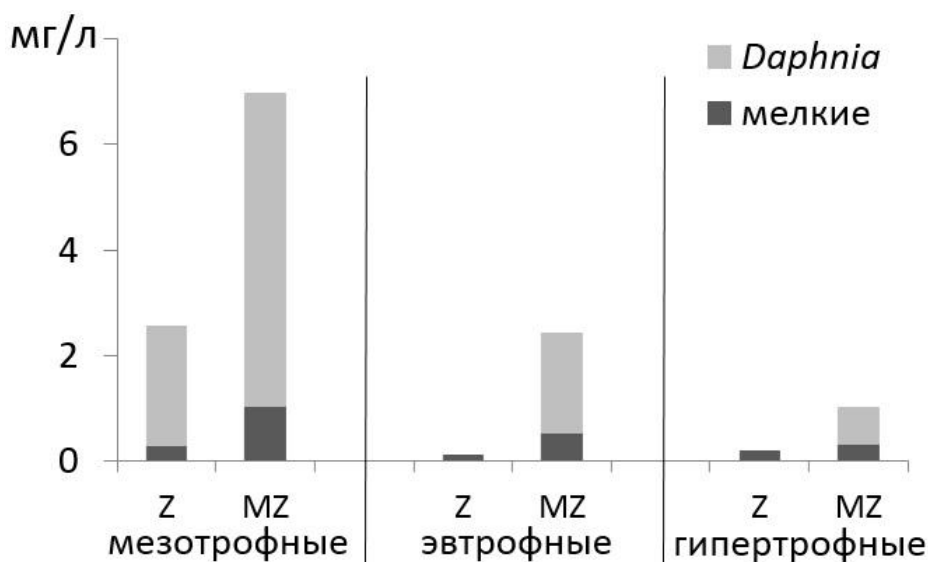


Рис. 13. Биомасса мелких видов и крупных дафний (чужеродные виды) в мезотрофных, эвтрофных и гипертрофных условиях (мг/л). Z – опыты с чужеродными видами; M – вариант с моллюсками.

Оказалось, что концентрация эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) в пище ракообразных в вариантах опытов с дрейссеной была ниже, чем в опытах без дрейссены (Табл. 2). Такой результат согласуется с данными по избирательности питания дрейссены, которая, как правило, выедает наиболее ценные водоросли (Makhutova et al., 2013). Однако, соотношение С:Р в пищевых ресурсах в опытах с дафниями без дрейссены было значимо ниже, чем с дафниями и с дрейссеной ($t = 3.01$, $P < 0.05$, $d.f. = 4$). Это значит, что крупные дафнии могли реагировать на содержание фосфора в пищевых ресурсах, который, по-видимому, лимитировал их развитие. Анализ пороговых концентраций ЭПК и соотношения С:Р для развития ветвистоусых ракообразных подтвердил данное предположение.

Таблица 2. Содержание эйкозапентаеновой кислоты и соотношение углерода (С) к фосфору (Р) в пищевых ресурсах в вариантах с крупными дафниями без дрейссены и с крупными дафниями с дрейссеной (результаты однофакторного дисперсионного анализа); F –критерий Фишера, n – количество проб.

	<i>Daphnia</i>		n	Дрейссена & <i>Daphnia</i>		n	F	P
ЭПК, мкг/л	0.79	± 0.18	3	0.19	± 0.03	3	5.31	0.032
С:Р, мг/мг	38.2	± 4.5	3	19.5	± 4.3	3	2.69	0.117

ЭПК:С, $\mu\text{г}/\text{мг}$	4.1	± 0.9	3	1.7	± 0.44	3	3.10	0.099
--------------------------------	-----	-----------	---	-----	------------	---	------	-------

Фосфор часто выступает лимитирующим фактором в водных экосистемах (Elser et al., 2003; Acharya et al., 2004; Sikora et al., 2014). Разные виды имеют разную потребность в фосфоре. Быстро растущие виды, а это, как правило, крупные виды, более чувствительны к содержанию фосфора (Sterner, Hessen, 1994). Отмечается, что лимитирование развития ракообразных фосфором может наступать и при высоких концентрациях пищевых ресурсов (Ferraó-Filho, Tessier, 2007). Поэтому мы пришли к выводу, что дрейссена обогащает фосфором пищевые ресурсы ракообразных и таким образом способствует развитию крупных дафний. Однако, как показали эксперименты, мелкие виды не реагировали на недостаток фосфора. Следовательно, дрейссена оказывает видоспецифическое воздействие на ветвистоусых ракообразных, подавляя мелкие виды, но стимулируя развитие крупных видов. Таким образом, распространенное представление о том, что моллюски сокращают поток энергии в планктонную сеть (Higgins et al., 2014) не подтверждается, несмотря на то, что моллюски мощные фильтраторы.

5.4.3. Опыты с когортами, жизненные таблицы и оценка демографических параметров в присутствии/отсутствии рыб и присутствии/отсутствии моллюсков-фильтраторов в эвтрофных условиях. Опыты с когортами проводили по методике, изложенной в разделе 1.2.1. Диапазон изменения концентрации общего хлорофилла в мезокосмах в эвтрофных условиях был выше равновесной концентрации пищи для исследуемых видов, которая располагается в диапазоне ниже 2 тыс. $\mu\text{гChl}/\text{л}$. Следовательно, исследуемые виды не испытывали недостатка в углероде. Поэтому мы ожидали, что демографические параметры будут зависеть не от количества хлорофилла, а от структуры фитопланктонного сообщества.

Структура фитопланктонного сообщества различалась в вариантах опытов с моллюсками и с рыбами по сравнению с контролем. В контроле во время первой генерации ракообразных хлорофилл сине-зеленых составлял 16% от общего

хлорофилла, а во время второй генерации после резкого падения температуры ниже 16°C они исчезли совсем. В опытах с рыбой при температуре выше 20°C во время первой генерации они составляли примерно 35% от общего хлорофилла, а во время второй генерации после падения температуры – 1.3%. В вариантах с моллюсками, как во время первой, так и второй генерации, концентрация хлорофилла сине-зеленых не превышала 0.5% от общего хлорофилла. Известно, что сине-зеленые – малоценный корм для ракообразных (Ahlgren et al., 1992; Vanderploeg et al., 1996) и поэтому, чем выше их количество, тем ниже качество пищи ракообразных. Зеленые водоросли, представляющие более ценный корм для ракообразных, наиболее активно развивались только в опытах с моллюсками во второй генерации, где они составляли $\approx 35\%$ от общего хлорофилла.

Скорость популяционного роста, являющаяся интегральным показателем, демонстрирующая возможности развития популяций исследуемых видов в условиях с рыбой, моллюсками и контроле, показала, что мелкие и крупные виды по-разному реагируют на указанные факторы (Табл. 3). Скорость популяционного роста у крупных дафний, как в первой, так и во второй генерации на воде из мезокосмов с моллюсками была выше, чем в соответствующем контроле, в то время как у *C. quadrangula*, наоборот, ниже. У крупных дафний в первой генерации скорость популяционного роста была ниже в опытах на воде из мезокосмов с рыбами, где сине-зеленых водорослей было больше, чем в контроле. Во второй генерации, когда количество сине-зеленых водорослей резко сократилось, скорость популяционного роста дафний в опытах на воде из мезокосмов с рыбами стала выше, чем в контроле. Видимо, дафнии отрицательно реагировали на присутствие сине-зеленых водорослей. *S. vetulus* так же, как дафнии имел более высокую скорость популяционного роста в опытах на воде из мезокосмов с моллюсками, но в отличие от дафний, в опытах на воде из мезокосмов с рыбами его популяционная скорость роста в присутствии сине-зеленых водорослей была выше, чем в контроле. Мелкий вид *C. quadrangula*, наоборот, реагировал отрицательно на качество пищевых ресурсов в опытах на воде из мезокосмов с моллюсками. К сожалению, на какое конкретно изменение в

качестве пищевых ресурсов реагировала *C. quadrangula* в данных опытах не установлено.

Таблица 3. Скорость роста популяции (сут⁻¹)

	<i>D. magna</i>	<i>D. pulicaria</i>	<i>S. vetulus</i>	<i>C. quadrangula</i>
1-ая генерация				
Контроль	-0.01	0.06	0.01	0.24
Моллюски	0.06	0.11	0.08	0.16
Рыба	—	-0.04	0.03	0.24
2-ая генерация				
Контроль	0.10	0.10	0.12	0.21
Моллюски	0.23	0.22	0.23	0.06
Рыба	0.12	—	0.16	0.13

Прочерк означает отсутствие результата

Заключение

Проведенные исследования позволили расширить представления о стратегиях мелких и крупных видов ветвистоусых ракообразных. Гипотеза «размерной эффективности» (Brooks, Dodson, 1965) или выделение трех типов стратегов, преимущество которых связано с уровнем воспроизводства пищевых ресурсов, по схеме Ю.Э. Романовского (Romanovsky, 1985) оказались верны для условий дефицита пищи, но недостаточны для предсказания структуры сообществ при многофакторных воздействиях. У планктонных ракообразных прослеживается хорошо выраженная способность к взаимозамещению в зависимости от комбинаций факторов среды. Возможность такого взаимозамещения оказывает буферный эффект на общую биомассу сообществ ветвистоусых ракообразных при резких изменениях факторов среды. На рисунке 14 представлены направления воздействий исследованных факторов среды на обилие крупных и мелких видов, а также условия, благоприятствующие их сосуществованию.

Мелкие виды, к которым относятся представитель родов *Diaphanosoma*, *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, характеризуются быстрым развитием до половой зрелости,

не задерживаются в развитии при неблагоприятных условиях и поддерживают популяционную скорость роста за счет короткого жизненного цикла. Из-за небольших размеров их потенциально возможная плодовитость невысокая. Крупные виды, к которым относятся представители родов *Daphnia*, *Simoccephalus* и *Sida*, способны задерживаться в развитии до половой зрелости, экономя на расходах индивидуального роста, но при наступлении благоприятных условий реагируют резким увеличением популяционной скорости роста за счет высоких кладок и, следовательно, рождаемости. Однако если учитывать, что стратегии как мелких, так и крупных видов могут быть выигрышны лишь при сочетании определенных условий среды, то и те, и другие могут быть в одних условиях «пациентами», а в других – «виолентами». Поэтому деление на стратегов невозможно проводить в отрыве от анализа условий среды. Следовательно, ответные реакции мелких и крупных видов будут меняться в градиенте факторов среды и их сочетаний, а переход преимущества от мелких к крупным видам, и наоборот, обусловлен противоположными ответными реакциями представителей разных стратегий на изменения условий среды.

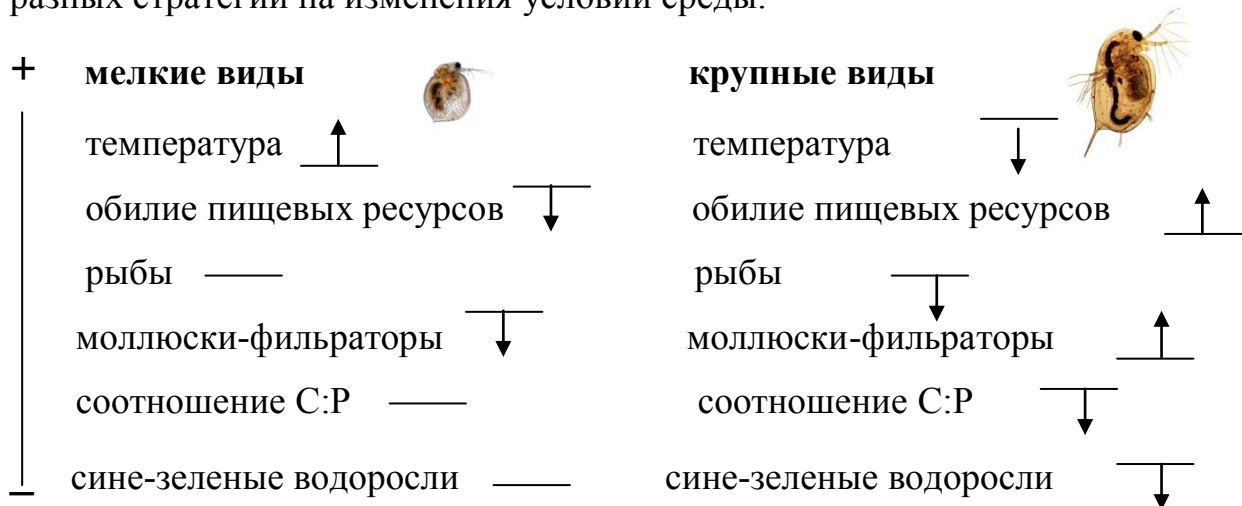


Рис. 14. Зависимость обилия мелких и крупных видов от факторов среды. Направление стрелки в сторону плюс означает положительную связь обилия ракообразных с уровнем фактора среды. Направление стрелки вниз означает отрицательную связь, отсутствие стрелки означает отсутствие влияния.

Предсказание структуры сообществ при изменении факторов среды оказалось значительно более сложным процессом, чем, например, если исходить

из положений гипотезы «размерной эффективности». Для этого требуется анализ как видов, составляющих сообщество, так и трендов в изменениях основных факторов среды и их комбинаций. Необходимо также рассматривать и состав регионального пула видов, т.к. при изменении факторов среды возможно замещение локальных видов на виды из регионального пула, а также из метасообщества.

Поскольку расчеты динамики популяций в сообществе в многофакторных системах могут быть трудоемкими, то необходимо привлекать компьютерное моделирование. Предложенная в работе модель, учитывающая все особенности развития ветвистоусых ракообразных, может использоваться для прогностических целей. Проведенная параметризация компьютерной модели для наиболее распространенных видов ветвистоусых ракообразных озер Европейской части России, Беларуси и Польши, а также разработка методов проведения многофакторных экспериментов с ракообразными помогут разобраться в механизмах изменения видовой структуры водных сообществ, смены доминирующих видов, оценить уязвимость экосистем по отношению к вселению чужеродных видов. Установленные в диссертации закономерности открывают возможность научного прогнозирования качества воды и обилия зоопланктона. Результаты работы позволяют разработать подходы для биоманипуляций с целью создания устойчивых водных экосистем, что особенно важно на фоне постоянно усиливающегося антропогенного воздействия и глобального потепления.

ВЫВОДЫ

1. На основе лабораторных экспериментов с несколькими парами видов ветвистоусых ракообразных и компьютерного моделирования установлено, что с возрастанием P/B -коэффициента их пищевых ресурсов наблюдается переход доминирования от мелких видов к крупным в результате конкуренции за один ресурс.

2. Методами компьютерного моделирования и экспериментальных исследований, а также наблюдениями в природе показано, что влияние температуры на скорость популяционного роста мелких и крупных видов ветвистоусых ракообразных зависит от пищевых условий: с увеличением температуры и снижением уровня воспроизводства пищи крупные виды замещаются мелкими, тогда как при снижении температуры и увеличении уровня воспроизводства пищи, наоборот, доминируют крупные виды. В результате такого взаимозамещения крупных и мелких видов возможно поддержание общей биомассы сообществ ветвистоусых ракообразных при изменении температуры и условий питания.
3. Возможным механизмом смены доминирования крупных и мелких видов в зависимости от условий питания и температуры может быть их разная реакция в изменении удельной скорости фильтрации, т.е. скорости фильтрации, отнесенной к единице биомассы, в ответ на повышение температуры. В лабораторных условиях показано, что мелкая цериодафния в отличие от крупных дафний резко увеличивает скорость фильтрации при повышении температуры.
4. В лабораторных условиях показано, что демографические параметры у крупных видов ветвистоусых ракообразных характеризуются более высокой индивидуальной изменчивостью, чем у мелких. В компьютерных экспериментах установлено, что индивидуальная изменчивость повышает шансы вида выжить при дефиците пищи. Однако индивидуальная изменчивость демографических параметров у крупных видов резко сокращается с повышением температуры. Поэтому низкие температуры дают дополнительные шансы крупным видам преобладать в условиях конкуренции с мелкими.
5. С использованием компьютерного моделирования, экспериментальных и полевых исследований показано, что конкуренция и хищничество выступают как два разнонаправленных фактора. Конкуренция ведет к сокращению числа видов в сообществе зоопланктона, в то время как вселение хищника, ослабляя

конкуренцию, делает сообщество более уязвимым по отношению к чужеродным видам и способствует увеличению числа сосуществующих конкурирующих видов. В присутствие хищника можно ожидать сосуществование крупных и мелких видов ветвистоусых ракообразных. Механизмом, обеспечивающим сосуществование видов в сообществе в присутствие хищника, является учащение колебаний как количества пищевых ресурсов, так и численности ракообразных. Хищничество не оказывает значительного влияния на среднюю биомассу ветвистоусых ракообразных, которая определяется P/B -коэффициентом их пищевых ресурсов.

6. При формировании планктонных сообществ важную роль играют как конкурентная способность вида, так и его способность к расселению, относящаяся к категории стохастических факторов. Роль стохастических процессов повышается с увеличением уровня воспроизводства ресурса. Роль конкурентной способности в динамике сообществ возрастает с усилением конкуренции. Методом компьютерного моделирования и в лабораторных экспериментах показано, что в случае острой конкуренции в сообществе преобладают сильные конкуренты. При ослаблении конкуренции структура сообществ складывается в зависимости от случайного попадания в него индивидуумов извне. В этом случае может создаваться множество альтернативных вариантов структуры сообщества.
7. В экспериментах с мезокосмами на природной воде с естественным фито- и зоопланктоном было показано, что *Dreissena polymorpha* способствуют повышению обилия крупных дафний как в мезотрофных, так и в эвтрофных условиях. Обилие мелких видов ветвистоусых ракообразных сокращается в присутствие моллюсков. Вселение крупных видов ветвистоусых ракообразных в мезокосмы с дрейссеной было связано с увеличением растворенного фосфора, что изменило качество пищевых ресурсов в сторону понижения в них соотношения углерода к фосфору (C:P). В результате этого преимущество получили крупные виды дафний, отличающиеся большей чувствительностью к недостатку фосфора в пищевых ресурсах, чем мелкие виды.

Основные публикации по теме диссертации

Журналы, рекомендованные ВАК

1. Romanovsky Yu.E., Feniova I.Yu. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // *Oikos*. 1985. V. 44. P. 243–252.
2. Фенева И.Ю., Гливич З.М. Выбор между риском гибели от голода и опасностью стать жертвой хищника: экология животных пелагиали. Рецензия // *Журнал общей биологии*. 2005. Т. 66. № 2. С. 190 – 192.
3. Фенева И.Ю., Будаев С.В., Дгебуадзе Ю.Ю. Имитационное моделирование стратегий выживания ветвистоусых ракообразных в условиях дефицита пищи // *Экология*. 2006. № 1. С. 32 – 38.
4. Фенева И.Ю., Будаев С.В. Оценка возможности внедрения и выживания ветвистоусых ракообразных в условиях конкуренции в мезотрофном озере Глубоком // *Экология*. 2006. № 3. С. 221–226.
5. Дгебуадзе Ю.Ю., Фенева И.Ю., Будаев С.В. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // *Биология внутренних вод*. 2006. № 1. С. 67–73.
6. Павлов Д.С., Фенева И.Ю., Будаев С.В., Дгебуадзе Ю.Ю. Роль биотических взаимоотношений в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // *Доклады Академии наук*. 2006. Т. 408. № 1. С. 139–141.
7. Semenchenko V.P., Razlutskiy V.I., Feniova I.Yu., Aibulatov D.N. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // *Hydrobiologia*. 2007. V. 579. P. 219–231.
8. Фенева И.Ю., Разлутский В.И., Палаш А.Л. Экспериментальное изучение влияния хищничества и конкуренции на видовую структуру ракообразных // *Биология внутренних вод*. 2007. № 3. С. 41–47.
9. Дгебуадзе Ю.Ю., Фенева И.Ю., Айбулатов Д.Н. Роль биотических взаимоотношений в динамике сообществ ветвистоусых ракообразных // *Успехи современной биологии*. 2008. Т. 128, № 2. С. 167–177.
10. Dgebuadze Yu.Yu., Feniova I.Yu. Stochastic and deterministic mechanisms structuring aquatic communities invaded by alien species // *Biological invasions: Towards a Synthesis. Neobiota*. 2009. V. 8. P. 61–74.
11. Фенева И.Ю., Палаш А.Л., Будаев С.В. Влияние обилия пищи и биотических отношений на успех вселения крупных и мелких видов ветвистоусых ракообразных в экспериментальных условиях // *Зоологический журнал*. 2010. Т. 89. № 4. С. 416–423.
12. Фенева И.Ю., Разлутский В.И., Палаш А.Л. Влияние температуры на исход конкуренции между видами ветвистоусых ракообразных в экспериментальных условиях // *Биология внутренних вод*. 2011. № 1. С. 71–78.
13. Semenchenko V. P., Razlutskiy V.I., Feniova I.Yu. Influence of trophic conditions on biotic interactions under introduction of new species into communities of Cladocera // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010. V. 1. № 3. P. 212–217.
14. Фенева И.Ю., Зилитинкевич Н.С. Зависимость демографических параметров и исхода конкуренции у ветвистоусых ракообразных от температуры // *Экология*. 2012. № 2. С. 112–117.
15. Feniova I.Yu., Palash A.L., Razlutskiy V.I., Dzialowski A.R. Effects of temperature and resource abundance on small- and large-bodied cladocerans: Community stability and species replacement // *Open Journal of Ecology*. 2013. V. 3. P. 164–171.

16. Feniova I. Yu., Aibulatov D. N., Zilitinkevich N. S. Effects of individual variability on the outcome of competition between cladoceran species // *Inland Water Biology*. 2013. Vol. 6, № 4. P. 294–300.
17. Feniova I. Yu., Razlutskiy V.I., Palash A.L., Tunowsky J., Sysova E.A., Dzialowski A.R. Cladoceran community structure in three meso-eutrophic Polish lakes with varying thermal regimes // *Limnetica*. 2014. V. 33. P. 13–30.
18. Kalinowska K., Ejsmont-Karabin J., Rzepecki M., Kostrzevska-Szlakowska I., Feniova I. Yu., Palash A., Dzialowski A. Impacts of large-bodied crustaceans on the microbial loop // *Hydrobiologia*. 2015. V. 744. P. 115–125.
19. Gladyshev Michail I., Sushchik Nadezhda N., Dubovskaya Olga P., Buseva Zhanna F., Makhutova Olesia N., Fefilova Elena B., Feniova Irina Y., Semenchenko Vitaliy P., Kolmakova Anzhelika A., Kalachova Galina S. Fatty acid composition of Cladocera and Copepoda from lakes of contrasting temperature // *Freshwater Biology*. 2015. V. 60. P. 373–386.
20. Feniova Irina, Dawidowicz Piotr, Gladyshev Michail I., Kostrzevska-Szlakowska Iwona, Rzepecki Marek, Razlutskiy Vladimir, Sushchik Nadezhda N., Majsak Natalia, Dzialowski Andrew R. Experimental effects of large-bodied *Daphnia*, fish and zebra mussels on cladoceran community and size structure // *J. Plankton Res.* 2015. V. 37. P. 611–625.
21. Разлуцкий В.И., Сысова Е.А., Бусева Ж.Ф., Фенева И.Ю. Сравнение экологического статуса и качества воды озер, заселенных и незаселенных *Dreissena polymorpha* (Pallas) // *Российский журнал биологических инвазий*. 2015. №2. С. 75 – 93.
22. Фенева И.Ю., Разлуцкий В.И., Палаш А.Л., Туновский Я., Зилитинкевич Н.С. Вертикальное распределение планктонных ракообразных в мезо-эвтрофных озерах с разным термическим режимом // *Зоологический журнал*. 2016. Т.95, № 2. DOI: 10.7868/S00445134160200

Рецензируемые журналы, не входящие в список ВАК

1. Фенева И.Ю., Будаев С.В. Моделирование инвазионных процессов в условиях эксплуатационной конкуренции / Инвазии чужеродных видов в голарктике. Институт биологии внутренних вод. Борок. 2003. С. 35 – 49.
2. Разлуцкий В.И., Фенева И.Ю., Л.М. Суцень, Палаш А.Л. Механизмы сосуществования видов в микрокосмах ветвистоусых ракообразных (Cladocera) // Доклады Национальной академии наук Беларуси. Биология. 2010. Т. 54. № 2. С. 93–97.

Тезисы.

1. Семенченко В.П., Разлуцкий В. И., Фенева И.Ю. Биотические взаимодействия как фактор, влияющий на успех вселения ветвистоусых ракообразных в водные сообщества // Тезисы докладов Второго международного симпозиума "Чужеродные виды в Голарктике" (Борок – 2). 2005. С. 116–117.
2. Фенева И.Ю., Палаш А.Л., Разлуцкий В.И., Айбулатов Д.Н. 2007. Биотические взаимодействия как фактор, влияющий на формирование видовой структуры ветвистоусых ракообразных // Тезисы третьей международной научной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» 17 – 22 сентября 2007. Минск – Нарочь (Беларусь). С. 265–266.
3. Feniova I. Yu., Palash A.L., Razlutskiy V.I., Aibulatov D.N. Biotic relations affecting success of invasions in cladoceran communities // Abstracts of the International symposium "Change in Aquatic Ecosystems: Natural and Human Influences." Plymouth University. UK. 2007. P. 39.

4. Dgebuadze Yu.Yu., Feniova I.Yu. Stochastic and deterministic mechanisms structuring aquatic communities invaded by non-indigenous species. NEOBIOTA: Towards a Synthesis // Abstracts of the 5th European Conference on Biological Invasions. Prague (Czech Republic), 23–26. September, 2008. Institute of Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic. P. 25.
5. Дгебуадзе Ю.Ю., Фенева И.Ю. Нейтральность и детерминизм в формировании водных сообществ при биологических инвазиях чужеродных видов // Тезисы X Съезда Гидробиологического общества при РАН. Владивосток. 2009. С. 115–116.
6. Feniova I.Yu., Palash A.L., Razlutski V.I., Tunowski J. Mechanisms of global warming effects on invasion success of small and large cladoceran species // Тезисы докладов Третьего международного симпозиума "Чужеродные виды в Голарктике" (Борок – 3). Invasion of alien species in Holarctic (Borok-3). 2010. С. 45.
7. Разлуцкий В.И., Фенева И.Ю., Туновский Я., Палаш А.Л., Сысова Е.А. Сравнительные исследования сообществ фито- и зоопланктона в озерах с различным температурным режимом // Тезисы 4-ой Международной научной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» 17 – 22 сентября 2011 г., Минск- Нарочь (Беларусь). С. 39.
8. Фенева И. Ю., Разлуцкий В.И., Палаш А.Л., Туновский Я, Сысова Е.А., Дгебуадзе Ю.Ю. Совместное влияние температуры и обилия пищи на переход доминирования между крупными и мелкими видами ветвистоусых ракообразных // Тезисы Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии» 9 –14 сентября, 2012, г. Светлогорск (Калининградская область) Россия. С. 9–10.
9. Фенева И. Ю., Разлуцкий В.И., Палаш А.Л., Туновский Я., Сысова Е.А. Combined effects of food abundance and temperature on large bodied vs small bodied cladoceran species replacement // Abstracts of the 18th International Conference on Aquatic Invasive Species. 21–25 April, 2013. Niagara on the Falls, Canada. P. 52.
10. Разлуцкий В. И., Фенева И.Ю., Дзиаловски А., Сысова Е.А., Майсак Н.Н., Репецки М., Костржевска-Славовска И. Факторы, определяющие возможность вселения новых видов Cladocera в планктонные сообщества // Материалы международной научно-практической конференции, посвященной памяти профессора И.К. Лопатина (1923 – 2012), 14–16 марта 2013 года, г. Гродно. С. 254–257.
11. Feniova I.Yu., Razlutski V.I., Palash A.L., Tunowski J., Sysova E.A. Combined effects of food abundance and temperature on large bodied vs small bodied cladoceran species replacement // Тезисы IV Международного симпозиума «Чужеродные виды в Голарктике» (Борок-4), 22–29 сентября 2013. С. 53.
12. Фенева И.Ю., Давидович П., Гладышев М.И., Костшевска-Шлаковска И., Жапецкий М., Разлуцкий В.И., Сущик Н.Н., Майсак Н.Н. Влияние рыбы и моллюсков-фильтраторов на успех вселения чужеродных видов в зоопланктонные сообщества // Тезисы II международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии» с таксономическим тренингом для молодых ученых. 14–18 сентября 2015. г. Светлогорск (Калининградская область). С. 23–24.