

## Несинхронные вертикальные миграции зоопланктона в стратифицированных озерах

Е. С. ЗАДЕРЕЕВ<sup>1,2</sup>, А. П. ТОЛОМЕЕВ<sup>1</sup>, А. В. ДРОБОТОВ<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Институт биофизики СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок  
E-mail: egor@ibp.ru

<sup>2</sup> Сибирский федеральный университет  
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

### АННОТАЦИЯ

Несинхронные вертикальные миграции каланоидных копепод *Arctodiaptomus salinus* исследованы в двух стратифицированных озерах юга Сибири с помощью метода двухсекционных выделенных объемов. Обнаружено, что наличие выраженного термоклина и глубинного максимума фитопланктона (оз. Шира) способствует возникновению интенсивных индивидуальных миграций рачков между зонами эпи- и гипolimниона.

**Ключевые слова:** зоопланктон, стратифицированные озера, индивидуальные миграции.

Несмотря на многочисленные исследования, механизмы формирования вертикального распределения зоопланктона в природных водоемах до конца не изучены [1]. Согласно современным представлениям, формирование вертикального распределения зоопланктона в озере является следствием оптимизации приспособляемости (в англоязычной литературе используется устоявшийся термин optimization of fitness) животных в многомерном пространстве факторов [2]. Оптимизация может достигаться за счет физиологической и морфологической пластичности, а также адаптивных изменений в поведении и жизненном цикле животных. Важнейшими факторами, оказывающими влияние на приспособляемость особей, являются качественный и количественный состав пищи, пресс хищников, конкуренция, действие ультрафиолетового излучения, присутствие токсичных

соединений, температура, концентрация кислорода и др. [3–7].

В термически стратифицированных водоемах значения этих факторов зачастую имеют неоднородное вертикальное распределение. Если на какой-то глубине наблюдается неблагоприятное значение жизненно важного фактора, то нахождение там будет связано с определенными затратами для животного. В связи с этим пространственное положение каждой отдельной особи крайне важно с точки зрения ее дальнейшего успешного развития. В этом случае оптимизация приспособляемости в многомерном пространстве факторов возможна за счет миграций животных.

Если действие одного из неблагоприятных факторов связано с суточной периодичностью, то миграция большей части популяции зоопланктона будет носить синхронный ха-

рактер. В результате формируются суточные вертикальные миграции – явление, хорошо известное в морских и пресноводных экосистемах, связанное с тем, что зоопланктон вынужден в дневное время мигрировать в глубокие слои, чтобы избежать потерь от хищника [3, 8] или ультрафиолетового излучения [6].

В водных экосистемах возможны и несинхронные (индивидуальные) миграции зоопланктона. Наиболее типичный пример системы, в которой должны возникать такие миграции, это термически стратифицированное озеро с глубинным максимумом фитопланктона. В таком водоеме нахождение животных как в эпилимнионе (тепло, но мало пищи), так и в гиполимнионе (много пищи, но холодно) связано с затратами.

Таким образом, несинхронные миграции возникают как результат адаптации организмов к окружающей среде, в которой благоприятные значения жизненно важных факторов разделены пространственно. В этом случае животные вынуждены использовать эти ресурсы попеременно, распределяя время пребывания в зонах благоприятных значений либо одного, либо другого фактора [9]. Результатом такой оптимизации должно быть стабильное вертикальное распределение с максимумом численности на определенной глубине. Это предположение доказано теоретически [10]. Косвенные данные о существовании несинхронных индивидуальных перемещений получены и в лабораторных экспериментах [11]. Несинхронные миграции зоопланктона также зафиксированы с помощью акустических измерений [12] и однонаправленных планктонных ловушек [13].

Несмотря на наличие теоретических и экспериментальных доказательств, прямых измерений интенсивности несинхронных миграций в природных водоемах с разным вертикальным распределением действующих факторов нет. Такие исследования затруднены главным образом сложностью создания и манипулирования условиями возникновения несинхронных миграций в естественном водоеме [10]. Решением данной проблемы могут стать сравнительные исследования несинхронных миграций одного вида зоопланктона в сходных озерных экосистемах, имеющих различные градиенты распределения темпе-

ратуры и корма. В этих озерах должны наблюдаться также низкое видовое разнообразие зоопланктона и отсутствие хищников, чтобы исключить из рассмотрения сложные биологические взаимодействия и суточные вертикальные миграции.

Этим условиям отвечают меромиктические озера Ши́ра и Шунет (Хакасия, Россия). Задачи наших исследований: а) зафиксировать наличие индивидуальных миграций зоопланктона в исследуемых озерах в экспериментах *in situ* и б) сравнить интенсивность индивидуальных миграций в озерах с разной выраженностью стратификации водной толщи. В качестве рабочей гипотезы мы предположили, что если индивидуальные миграции зоопланктона направлены на оптимизацию приспособляемости, то в озере с выраженным глубинным максимумом фитопланктона такие миграции должны быть более интенсивными.

#### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Озеро Ши́ра (54°30' с. ш. и 90°14' в. д.) – меромиктический водоем с максимальной глубиной 23,4 м и площадью поверхности 34,5 км<sup>2</sup>. Соленость воды изменяется с глубиной от 14 г/л в миксолимнионе до 19 г/л в аноксигенном монимолимнионе. Граница монимолимниона испытывает сезонные и межгодовые колебания и может находиться в интервале глубин от 12 до 16 м. Общее описание экосистемы озера представлено в работе Т. А. Зотиной с соавторами [14]; более детальные данные представлены в работе А. Г. Дегерменджи с соавторами [15].

Озеро Шунет (54°36' с. ш. и 90°20' в. д.) – небольшой меромиктический водоем с максимальной глубиной 6,2 м и площадью поверхности 0,47 км<sup>2</sup>. Соленость воды изменяется от 18 г/л в миксолимнионе до 60 г/л в монимолимнионе. Из-за существенного градиента солености граница монимолимниона не испытывает сезонных или межгодовых колебаний и находится на глубине 5 м [15].

В обоих озерах в сообществе пелагического зоопланктона доминируют каланоидные копеподы *Arctodiaptomus salinus* и несколько видов коловраток [16, 17]. В обоих озерах в пелагиали встречаются амфиподы *Gammarus lacustris*, занимающие бентопланктонную

нишу [18]. В пелагиали озер полностью отсутствуют рыбы и хищный зоопланктон.

Для исследования *in situ* индивидуальных миграций доминирующих в зоопланктоне озер копепоид *A. salinus* использовали специально разработанные двухсекционные выделенные объемы (enclosures) [19], которые были незначительно модифицированы для соответствия целям эксперимента. Выделенные объемы представляли собой полиэтиленовые трубы диаметром 6 и длиной 400 см. Для поддержания цилиндрической формы через каждые 30 см внутри труб разместили жесткие кольца. Выделенные объемы также имели сеточные окна-вставки (размер ячеек 71 мкм) через каждые 50 см для обмена с внешней средой. Сверху и снизу каждый цилиндр оканчивался сетчатым конусом с планктонным стаканом, служившим для заполнения выделенного объема зоопланктоном и отбора проб. Трубы имели пережимную кулису, которую приводили в действие отдельным фалом для разделения внутреннего объема на две секции в конце эксперимента.

В каждом озере мы провели по два эксперимента: один для исследования восходящих миграций и один для исследования нисходящих миграций (всего 4 эксперимента). Каждый эксперимент проводился с одновременным использованием трех выделенных объемов.

Эксперимент начинался с того, что животных, отловленных из озера, помещали в верхний (при исследовании нисходящих миграций) или в нижний (при исследовании восходящих миграций) 20-сантиметровый участок выделенного объема. Для заполнения выделенных объемов зоопланктон отбирали 6-литровым батометром с той же глубины, на которую затем опускали рачков внутри трубы во время эксперимента. Для того чтобы предотвратить перераспределение рачков в выделенном объеме во время его погружения, участок с рачками отделяли от основного пространства с помощью механического зажима.

Выделенные объемы вывешивали на буйковых станциях, расположенных в центральной части озер (Шира – над глубиной 23 м, Шунет – над глубиной 6 м). В оз. Шира выделенные объемы располагались таким образом, чтобы охватить термоклин и прилегаю-

щие зоны эпи- и гипolimниона. В менее глубоком оз. Шунет выделенные объемы располагались от поверхности до начала аноксигенной зоны.

После того как выделенные объемы с заблокированным либо в нижней, либо в верхней секции зоопланктоном вывешивали в озере, зажим удаляли и рачки могли свободно мигрировать. Выделенные объемы устанавливали в озеро на 12 ч в дневное время. По окончании времени экспозиции их доставали из воды, вытягивая за фал, который в момент натяжения приводил в действие пережимную кулису. Место пережима располагалось на расстоянии 1 м от верхнего конца трубы при исследовании восходящих миграций и нижнего – при исследовании нисходящих миграций. В результате корпус цилиндра оказывался разделенным на две части, к тому же при подъеме он складывался, исключая сообщение между секциями. Затем из обеих секций через сливные краники планктонных стаканов отбирали весь зоопланктон, находящийся в выделенном объеме. Пробы фиксировали 70 % спиртовым раствором с добавлением 1 % глицерина и позднее определяли численность рачков при увеличении  $\times 32$ .

За день до эксперимента собирали данные о вертикальном распределении основных физико-химических и биологических параметров водной толщи. Все эксперименты и отборы проб проводили в солнечные, безветренные дни в июле 2004 г. Температуру воды, концентрацию кислорода, соленость, редокс-потенциал и концентрацию хлорофилла «а» измеряли с помощью многоканального зонда качества воды YSI6600 (YSI, США).

Данные по вертикальному распределению зоопланктона в озерах Шира и Шунет собраны во время отборов проб в 2001, 2004 гг. в июле в аналогичные по погодным условиям дни. Отбор проб проводили по единой методике с помощью 6-литрового батометра от поверхности до начала аноксигенного молиминиона с интервалом в 1 м. При подсчете популяцию *A. salinus* разделяли на самок, самцов, копепоидов C1–C3 и C4–C5 и науплиусов.

Так как количество зоопланктона заметно варьировало в разные даты отбора проб, то численности отдельных размерно-возраст-

ных групп популяции *A. salinus* нормировали на их содержание в столбе воды под 1 м<sup>2</sup>. Наличие вертикальных неоднородностей в распределении популяции *A. salinus* определяли с помощью дисперсионного анализа данных в программе STATISTICA 6.0.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Стратификация водной толщи озер во время проведения экспериментов была типичной для них в летнее время [15].

В оз. Шира наблюдался четко выраженный термоклин на глубине 6 м. Водная толща четко разделялась на эпи-, мета-, оксигенный гипо- и аноксигенный монимолимнион. Максимум концентрации хлорофилла "а" находился в нижней части металимниона и в

оксигенном гиполимнионе. Максимальная концентрация растворенного кислорода наблюдалась в металимнионе над максимумом хлорофилла "а". Хемоклин (граница сероводородной зоны) находился на глубине 14 м (рис. 1). Вертикальное распределение популяции *A. salinus* в период летней стратификации в оз. Шира неоднородно. Различные размерно-возрастные группы образуют несколько максимумов на разных глубинах. Так, максимальная плотность науплиев, копепоидов С1–С3 и самцов наблюдается в эпилимнионе, тогда как максимальные плотности старших копепоидов С4–С5 и самок фиксируются в металимнионе (табл. 1).

Оз. Шунет также стратифицировано. Термоклин совпадал с хемоклином на глубине 5 м. Хлорофилл "а" в миксолимнионе распреде-

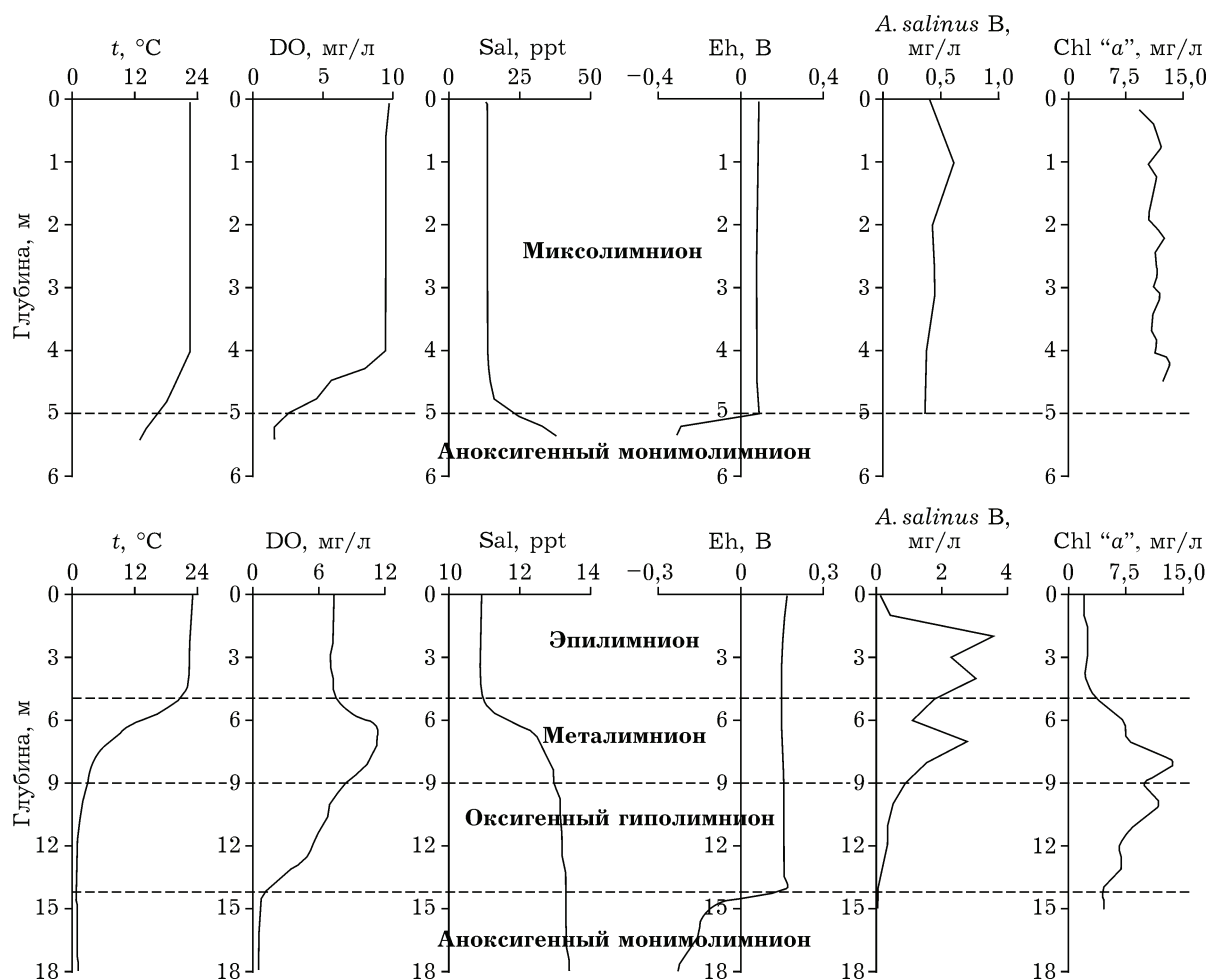


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры ( $t$ ), концентрации растворенного кислорода (DO), солености (Sal), редокс-потенциала (Eh), биомассы популяции *A. salinus* (*A. salinus* B) и концентрации хлорофилла "а" (Chl "а") в озерах Шунет (сверху) и Шира (снизу) в период летней стратификации (07.2004)

Вертикальное распределение популяции *A. salinus* в водной толще озер Шунет и Ши́ра

Диапазон глубин, м	Доля животных различных размерно-возрастных групп популяции <i>A. salinus</i> ± S.E.				
	Взрослые	C4-C5 копепоидиты	C1-C3 копепоидиты	Науплии	
Шунет					
0-1	0,21 ± 0,20	0,26 ± 0,20	0,43 ± 0,01	0,51 ± 0,11	
2-3	0,29 ± 0,09	0,49 ± 0,24	0,42 ± 0,03	0,30 ± 0,11	
4-5	0,50 ± 0,27	0,20 ± 0,07	0,15 ± 0,04	0,19 ± 0,02	
Достоверность различий			$P_{0-1 \text{ vs } 4-5} < 0,001$ $P_{2-3 \text{ vs } 4-5} < 0,001$	$P_{0-1 \text{ vs } 4-5} = 0,016$	
Горизонт	Самцы	Самки	C4-C5 копепоидиты	C1-C3 копепоидиты	Науплии
Ши́ра					
Эпилимнион	0,60 ± 0,06	0,33 ± 0,05	0,25 ± 0,02	0,79 ± 0,07	0,76 ± 0,11
Металимнион	0,30 ± 0,05	0,45 ± 0,03	0,45 ± 0,02	0,15 ± 0,06	0,14 ± 0,06
Гиполимнион	0,10 ± 0,02	0,22 ± 0,05	0,30 ± 0,03	0,06 ± 0,02	0,10 ± 0,05
Достоверность различий	$P_{\text{epi-meta}} = 0,015$ $P_{\text{epi-hypo}} = 0,001$	$P_{\text{meta-hypo}} = 0,04$	$P_{\text{epi-meta}} = 0,004$ $P_{\text{meta-hypo}} = 0,02$	$P_{\text{epi-meta}} < 0,001$ $P_{\text{epi-hypo}} < 0,001$	$P_{\text{epi-meta}} = 0,006$ $P_{\text{epi-hypo}} = 0,005$

лен равномерно. Кислород распределен равномерно до глубины 4 м, далее его концентрация начинала резко снижаться. Вертикальное распределение популяции *A. salinus* в период летней стратификации более равномерно, чем в оз. Ши́ра (см. рис. 1). Лишь науплиусы и копепоидиты C1-C3 преимущественно находятся в диапазоне глубин от 1 до 3 м. Более взрослые животные распределяются в оксигенной толще равномерно (см. табл. 1).

Эксперименты *in situ* показали, что в оз. Ши́ра около 40 % животных, помещенных в верхнюю или в нижнюю часть выделенного объема, совершают нисходящие или восходящие миграции соответственно. Доля животных, обнаруженных в нижней (нисходящие миграции) или в верхней секции (восходящие миграции) выделенного объема, достоверно отличалась от нуля (рис. 2). Отметим, что эксперимент проводился в последовательные дни в одно и то же время и в схожих погодных условиях. Таким образом, в *in situ* эксперименте с *A. salinus* в оз. Ши́ра зафиксированы несинхронные миграции, в ходе которых животные переместились на расстояние не менее 3 м и пересекли термоклин.

В оз. Шунет интенсивность индивидуальных миграций была существенно меньше: лишь 12-13 % животных, помещенных в выделенный объем, переместились на расстояние более 3 м за время экспозиции. При этом доля животных, обнаруженных в нижней секции выделенного объема (нисходящие миграции), достоверно не отличалась от нуля (см. рис. 2). Доля животных, совершающих несинхронные миграции в оз. Ши́ра, достоверно отличалась от таковой в оз. Шунет ( $t$ -тест:  $p < 0,05$  для восходящих миграций,  $p < 0,01$  для нисходящих миграций).

Разные возрастные группы *A. salinus* демонстрировали разную интенсивность миграций (табл. 2). В обоих озерах науплиусы и младшие копепоидиты C1-C3 мигрировали лишь в восходящем направлении. Однако биомасса рачков этих стадий в общей биомассе популяции была невелика (< 7 %), поэтому они слабо влияли на общий уровень интенсивности миграций. Наиболее существенный вклад вносили копепоидиты C4-C5, составляющие 50-75 % биомассы популяции. Именно высокая миграционная активность рачков этих стадий в оз. Ши́ра и низкая в оз. Шунет

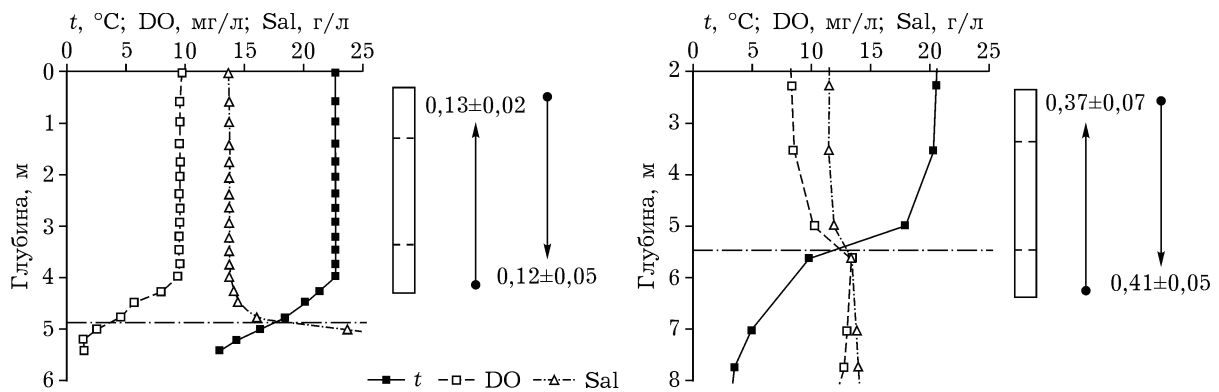


Рис. 2. Доля животных, совершающих несинхронные миграции ( $\pm$  S.E.), расстояние и направление миграций (обозначены стрелкой) и схематичное изображение расположения выделенного объема (пунктирными линиями обозначены места разделения выделенного объема на две секции в момент окончания эксперимента) и значений температуры ( $t$ ), концентрации растворенного кислорода (DO) и солености (Sal) в озерах Шунет (слева) и Ширы (справа). Прерывистая линия с точками – хемоклин (оз. Шунет), термоклин (оз. Ширы). Достоверность отличия доли мигрировавших животных от нуля ( $t$ -тест, оз. Шунет: нисходящие миграции  $P = 0,06$ , восходящие миграции  $P < 0,01$ ; оз. Ширы: нисходящие и восходящие миграции  $P < 0,001$ )

обеспечила основную разницу миграций *A. salinus* между озерами.

Проведенные эксперименты *in situ* с выделенными объемами подтвердили предположение, что интенсивность несинхронных миграций зоопланктона в оз. Ширы, где наблюдается глубинный максимум фитопланктона и стратифицированное распределение температуры, выше, чем в оз. Шунет с равномерным распределением корма в толще воды, доступной для обитания ракообразных. Важно, что в наших исследованиях использован один и тот же вид зоопланктона, населяющий два географически близких (расстояние между озерами 15 км) озера. Учитывая, что еще 100 лет назад соленость оз. Шунет была выше 300 г/л, а глубина озера не превышала 20 см [20], можно предположить, что этот водоем заселен популяцией *A. salinus* совсем недавно, во время подъема уровня озера и распреснения, произошедших за последние 100 лет. Таким образом, наблюдаемые различия в интенсивности несинхронных миграций одного и того же вида в разных озерах скорее всего связаны не с эволюционно закрепившимся поведением, а являются примером негенетической адаптации к условиям окружающей среды.

Наличие несинхронных миграций экспериментально и косвенно подтверждалось и ранее другими авторами. Так, в лаборатор-

ных экспериментах с использованием термически стратифицированных небольших (высота 1 м, диаметр 2 см) цилиндров путем прямых наблюдений зафиксировано, что ювенильные особи *Daphnia* предпочитают находиться в верхней части цилиндра (эпилимнион), тогда как взрослые особи преимущественно находились в гиполимнионе, но совершали индивидуальные несинхронные миграции в эпилимнион [2].

Эксперименты с планктонными башнями (высота 11,5 м, диаметр 1 м) также показали, что вертикальное распределение *Daphnia* было динамичным [11]. В экспериментах в термически стратифицированных башнях был создан глубинный максимум фитопланктона. Водоросли поместили стабильными изотопами азота. Несмотря на то что вертикальное распределение дафний было стабильным с максимумом в зоне термоклина, через определенное время стабильные изотопы азота зафиксировали в эпилимнионе. Это свидетельствует о том, что животные совершали несинхронные перемещения через термоклин.

Несинхронные миграции зоопланктона зафиксированы и с помощью акустических методов [12]. При исследовании арктических фьордов в период круглосуточного дня с помощью акустического доплеровского профилографа с частотой 300 кГц авторы зафиксировали наличие постоянного нисходящего

Интенсивность миграций отдельных возрастных и половых групп *A. salinus* ( $M \pm S.E.$  – доля рачков, переместившихся в восходящем или нисходящем направлении) и вклад соответствующей группы (%) в общую биомассу популяции *A. salinus* в озерах Шира и Шунет

Размерно-возрастные группы	Шира				Шунет			
	Восходящие		Нисходящие		Восходящие		Нисходящие	
	$M \pm S.E.$	%	$M \pm S.E.$	%	$M \pm S.E.$	%	$M \pm S.E.$	%
Самцы	0,53 ± 0,05	15,3	0,53 ± 0,13	9,0	0,30 ± 0,10	5,5	0,21 ± 0,06	14,3
Самки	0,53 ± 0,11	12,7	0,59 ± 0,04	15,3	0,26 ± 0,06	14,0	0,11 ± 0,04	30,4
С4–С5 копепоидиты	0,26 ± 0,07	65,0	0,37 ± 0,06	50,2	0,04 ± 0,01	74,7	0,10 ± 0,05	48,2
С1–С3 копепоидиты	0,80 ± 0,03	6,5	0,34 ± 0,07	25,0	0,39 ± 0,08	1,4	0,05 ± 0,02	4,4
Науплии	0,93 ± 0,03	0,5	0,51 ± 0,18	0,5	0,93 ± 0,01	4,4	0,02 ± 0,00	2,7

движения в поверхностных водах и восходящего движения на глубине. Параллельные отборы проб показали, что наиболее вероятные виды зоопланктона, ответственные за несинхронные миграции, – это *Calanus finmarchicus* и *C. glacialis*.

Отметим недавнюю попытку зафиксировать несинхронные миграции с помощью специально разработанной системы направленных планктонных сетей (ловушек) [13]. Авторы использовали несколько вариантов конических планктонных сетей, установленных в морском заливе таким образом, чтобы входное отверстие было направлено либо вниз (для ловли зоопланктона, мигрирующего вверх), либо вверх (для ловли зоопланктона, мигрирующего вниз). Миграционные ловушки устанавливали одновременно на одной глубине, чтобы зафиксировать наличие животных, мигрирующих в разных направлениях. Авторы не только зафиксировали несинхронные миграции, но также исследовали наполненность пищевода и флуоресценцию содержимого пищевода рачков *Calanus pacificus* и *Metridia pacifica*, собранных с помощью миграционных ловушек. В результате обнаружили достоверные отличия в наполненности желудка животных, мигрирующих в разные стороны. Таким образом, авторы получили косвенные подтверждения того, что причиной миграций является различное физиологическое состояние животных. Наличие физиологических различий между животными, находящимися на разных глубинах, является необходимым стимулом для несинхронных миграций зоопланктона, так как в случае несинхронных миграций каждое животное оптимизирует свою приспособляемость с учетом индивидуального физиологического состояния.

Несинхронные миграции могут быть важны для описания трофических взаимоотношений в водных экосистемах. Важность учета несинхронных миграций при описании питания зоопланктона в природных водоемах показана в теоретической работе А. Ю. Морозова и Е. Г. Арашкевич [21]. Авторы использовали концепцию несинхронных миграций для описания питания и поведения зоопланктона, что привело к повышению стабильности поведения модели динамики системы фитопланктон – зоопланктон. Учет несинх-

ронных миграций при моделировании динамики такой системы способствовал контролю цветения водорослей зоопланктоном.

Вертикальные миграции зоопланктона могут иметь существенные последствия для динамики биогенных элементов в водной экосистеме. Традиционно температурная стратификация рассматривается как фактор, способствующий обеднению водной толщи биогенными элементами [22]. В результате оседания органического вещества поток связанных с ним биогенных элементов направлен сверху вниз [23]. В этом случае термоклин выступает в качестве барьера, способствующего захоронению органического вещества, по крайней мере, до наступления сезонного перемешивания. Однако в недавней работе с большими выделенными объемами показано, что в результате суточных вертикальных миграций зоопланктон может осуществлять обратный перенос биогенных элементов – из богатого пищей гипolimниона в обедненный в летнее время эпилимнион [24]. Эксперименты с радиоактивными изотопами фосфора показали, что с началом восходящих синхронных миграций дафний во время сумерек концентрации изотопов фосфора в эпилимнионе резко возрастали. Это показывает возможность обратного потока биогенных элементов за счет суточных миграций. Каков будет эффект несинхронных миграций на динамику и перенос биогенных элементов в стратифицированном столбе воды в настоящее время, не понятно. В этой области требуются дальнейшие исследования.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предыдущие эксперименты последовательно демонстрировали наличие несинхронных миграций в лабораторных системах разного масштаба, в природных экосистемах, а также различия в физиологическом состоянии мигрирующих в разных направлениях животных. В наших экспериментах вполне сравнение миграционной активности одного и того же вида в двух экосистемах, различающихся условиями, стимулирующими животных к несинхронным миграциям. В полном соответствии с теорией оптимизации приспособляемости мы показали, что для

одного и того же вида зоопланктона, населяющего два близких водоема, несинхронные миграции более интенсивны в озере с выраженным термоклином и глубинным максимумом фитопланктона.

Учитывая важность учета несинхронных миграций зоопланктона для анализа динамики трофических взаимоотношений в паре фитопланктон – зоопланктон, а также потенциальный вклад несинхронных миграций в перенос биогенных элементов, в дальнейшей работе имеет смысл сконцентрироваться именно на этих направлениях исследований.

Работа выполнена при поддержке государственного контракта № 14.740.11.0638 ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 гг.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ringelberg J. Diel vertical migration of zooplankton in lakes and oceans: causal explanations and adaptive significances. Springer, 2010. 356 p.
2. Kessler K., Lampert W. Fitness optimization of *Daphnia* in a trade-off between food and temperature // *Oecologia*. 2004. Vol. 140, N 3. P. 381–387.
3. Gliwicz M. Z., Pijanowska J. Effect of predation and resource depth distribution on vertical migration of zooplankton // *Bull. of Marine Science*. 1988. Vol. 43, N 3. P. 695–709.
4. Van Gool E., Ringelberg J. Relation between fish kairomone concentration in a lake and phototactic swimming by *Daphnia* // *J. Plankton Res.* 2002. Vol. 24. P. 713–721.
5. Reichwaldt E. S. Food quality influences habitat selection in *Daphnia* // *Freshwater Biology*. 2008. Vol. 53, N 5. P. 872–883.
6. Leech D. M., Williamson C. E. In situ exposure to ultraviolet radiation alters the depth distribution of *Daphnia* // *Limnol. Oceanogr.* 2001. Vol. 46, N 2. P. 416–420.
7. Stalder L. C., Marcus N. H. Zooplankton responses to hypoxia: behavioral patterns and survival of three species of calanoid copepods // *Mar. Biol.* 1997. Vol. 127. P. 599–607.
8. Ringelberg J., Van Gool E. On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 491, N 1–3. P. 85–90.
9. Pearre S. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences // *Biological Reviews*. 2003. Vol. 78, N 1. P. 1–79.
10. Lampert W., McCauley E., Manly B. F. J. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences*. 2003. Vol. 270, N 1516. P. 765–773.



11. Lampert W., Grey J. Exploitation of a deep-water algal maximum by *Daphnia*: a stable-isotope tracer study // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 500, N 1–3. P. 95–101.
12. Cottier F. R., Geraint A., Tarling A., Stig Falk-Petersen. Unsynchronised and synchronised vertical migration of zooplankton in a high Arctic fiord // *Limnol. Oceanogr.* 2006. Vol. 51, N 6. P. 2586–2599.
13. Pierson J. J., Frost B. W., Thoreson D., Leising A. W., Postel J. R., Nuwer M. Trapping migrating zooplankton // *Limnol. Oceanogr.: Methods*. 2009. Vol. 7, N 5. P. 334–346.
14. Zotina T. A., Tolomeev A. P., Degermendzhy N. N. Lake Shira, a Siberian salt lake: ecosystem structure and function. 1: Major physico-chemical and biological features // *International J. of Salt Lake Research*. 1999. Vol. 8, N 1. P. 211–232.
15. Degermendzhy A. G., Zadereev Y. S., Rogozin D. Y., Prokopkin I. G., Barkhatov Y. V., Tolomeev A. P., Khromechek E. B., Janse J.-P., Mooij W.-M., Gulati R.-D. Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia) // *Aquatic Ecology*. 2010. Vol. 44, N 3. P. 619–632.
16. Ануфриева Т. Н. Таксономическая структура зоопланктона минерализованных озер Хакасии // *Вестник Красноярского гос. ун-та*. 2006. Т. 5, № 5. С. 69–73.
17. Zadereev E. S., Tolomeyev A. P. The vertical distribution of zooplankton in brackish meromictic lake with deep-water chlorophyll maximum // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 576, N. 1. P. 69–82.
18. Zadereev E. S., Tolomeyev A. P., Drobotov A. V., Emel'yanova A. Yu., Gubanov M. V. The vertical distribution and abundance of *Gammarus lacustris* in the pelagic zone of the meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia, Russia) // *Aquatic Ecology*. 2010. Vol. 44, N 3. P. 531–539.
19. Tolomeyev A. P., Zadereev Ye. S. An in situ method for the investigation of vertical distributions of zooplankton in lakes: test of a two-compartment enclosure // *Ibid.* 2005. Vol. 39, N 2. P. 181–188.
20. Parnachev V. P., Degermendzhy A. G. Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakassia, Southern Siberia // *Ibid.* 2002. Vol. 36, N 2. P. 107–122.
21. Morozov A. Y., Arashkevich E. G. Towards a correct description of zooplankton feeding in models: taking into account food-mediated unsynchronized vertical migration // *J. Theor. Biol.* 2010. Vol. 262, N 2. P. 346–360.
22. Kufel L., Kalinowska K. Metalimnetic gradients and the vertical distribution of phosphorus in a eutrophic lake // *Archiv fur Hydrobiologie*. 1997. Vol. 140, N 3. P. 309–320.
23. Ott I., Rakko A., Sarik D., Noges P., Ott K. Sedimentation rate of seston during the formation of temperature stratification after ice break-up in the partly meromictic Lake Verevi // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 547. P. 51–61.
24. Haupt F., Stockenreiter M., Reichwaldt E. S., Baumgartner M., Lampert W., Boersma M., Stibor H. Upward phosphorus transport by *Daphnia* diel vertical migration // *Limnology and Oceanography*. 2010. Vol. 55, N 2. P. 529–534.

## Nonsynchronous Vertical Migrations of Zooplankton in Stratified Lakes

E. S. ZADEREEV<sup>1,2</sup>, A. P. TOLOMEEV<sup>1</sup>, A. V. DROBOTOV<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Institute of Biophysics SB RAS  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok  
E-mail: egor@ibp.ru

<sup>2</sup> Siberian Federal University  
660041, Krasnoyarsk, Svobodniy ave., 79

Nonsynchronous vertical migrations of copepods *Arctodiaptomus salinus* were studied in two stratified lakes in the south of Siberia using the method of two-sectional assigned volumes. It was discovered that the presence of pronounced thermocline and the depth maximum of phytoplankton (Lake Shira) promotes intense individual migrations of zooplankton between the zones of epi- and hypolimnion.

**Key words:** zooplankton, stratified lakes, individual migrations.