

ЗООПЛАНКТОН,  
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583

ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ НЕОДНОРОДНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ  
ФИТО- И ЗООПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ С ВЕТРОВЫМИ ТЕЧЕНИЯМИ

© 2023 г. А. П. Толмеев<sup>a, b</sup>, О. П. Дубовская<sup>a, b, \*</sup>, Е. С. Кравчук<sup>a</sup>,  
О. В. Анищенко<sup>a</sup>, А. В. Дроботов<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Институт биофизики, “Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук”,  
Красноярск, Россия

<sup>b</sup>Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

\*e-mail: dubovskaya@ibp.krasn.ru

Поступила в редакцию 18.01.2022 г.

После доработки 15.09.2022 г.

Принята к публикации 23.09.2022 г.

Проведена проверка гипотезы возникновения горизонтальных неоднородностей зоо- и фитопланктона для водоема, подвергающегося регулярным суточным изменениям ветровых течений. Горизонтальные неоднородности формируются на основе сочетания малоамплитудной вертикальной миграции зоопланктона и ветровых течений эпилимниона: поверхностных, приносящих обедненную зоопланктоном воду к подветренному берегу (куда дует ветер), и компенсационных надтермоклинных, приносящих обогащенную зоопланктоном воду к наветренному берегу (откуда дует ветер). Следствием пространственного разделения фито- и зоопланктона может быть ослабление трофических связей между этими звеньями. Проверка гипотезы проведена в 2020 г. в пелагиали оз. Ши́ра (Хакасия, Россия) – солоноватом меромиктическом водоеме с простой батиметрией и несложной трофической сетью. Горизонтальные неоднородности эпилимниона оценивали по сетке из 11 станций, измеряя биологические и физические показатели погружным зондом-флуориметром и планктонной сетью, регистрируя динамику скорости и направления ветра. Различия в величинах первичной продукции, деструкции планктона и интенсивности выедания фитопланктона зоопланктоном у наветренного и подветренного берегов оценивали скляночным методом в трех экспериментах. Эксперименты подтвердили предполагаемые различия в функционировании трофического каскада у северо-восточного (днем чаще наветренного, ночью – подветренного) и южного-западного (подветренного днем и наветренного ночью) берегов. А именно, концентрация хлорофилла *a*, валовая и чистая первичная продукция фитопланктона (оцененная скляночным и флуоресцентным методами), суточная интенсивность питания зоопланктона (по хлорофиллу) были выше у южного берега, а биомасса сетного зоопланктона и скорость дыхания планктонного сообщества – у северо-восточного, что совпало с картиной распределения по озеру фито- и зоопланктона по материалам съемки в аналогичных погодных условиях. Проверяемая гипотеза подтверждена и дополнена учетом вечерне-ночных вертикальных миграций зоопланктона.

**Ключевые слова:** пространственная неоднородность, оз. Ши́ра, ветровые течения, фитопланктон, зоопланктон, хлорофилл *a*, первичная продукция, интенсивность питания зоопланктона

**DOI:** 10.31857/S0320965223020249, **EDN:** BURPMB

## ВВЕДЕНИЕ

Главной причиной возникновения течений в озерах является ветер (Nutter et al., 2011), он же рассматривается в качестве основного фактора образования горизонтальных неоднородностей физико-химических и биологических параметров (Blukacz et al., 2009). Для объяснения механизмов формирования горизонтальных неоднородностей в общем виде сформулирована гипотеза

“конвейерной ленты” (Ragotskie, Bryson, 1953; Colebrook, 1960; цит. по Blukacz et al., 2009). Гипотеза утверждает, что в эпилимнионе стратифицированных озер поверхностное ветровое течение сносит находящиеся там организмы к берегу, куда дует ветер (подветренному), а компенсационное течение в нижних слоях эпилимниона (надтермоклинное) – находящиеся там организмы – к противоположному, откуда дует ветер (наветренному). Сочетание ветровых течений, вертикальной миграции организмов и движений внутренних волн приводит к крупномасштабным перераспределениям зоопланктона (George, Winfield, 2000; Blukacz et al.,

**Сокращения:** Хл *a* – хлорофилл *a*, ВПП – валовая первичная продукция; ФАР фотосинтетически активная радиация; ЧПП – чистая первичная продукция.

2009) и фитопланктона (Moreno-Ostos et al., 2009; Maskau et al., 2011; Reichwaldt et al., 2013; Суг, 2017; Минеева, 2021), а также может оказывать влияние на функционирование всей трофической системы водоема (Rinke et al., 2009; de Kerckhove et al., 2015). Абиотические факторы (ветровые течения, температура, освещенность), как правило, определяют макромасштабные неоднородности планктона, а биотические факторы (пресс хищников и неравномерность распределения пищевых ресурсов) – микромасштабные (Pinel-Alloul, 1995; Benoit-Bird et al., 2009; Rinke et al., 2009). Кроме того, биотические факторы оказываются среди определяющих при невысоких градиентах абиотических факторов и их низкой вариабельности в пространстве и времени (Benoit-Bird et al., 2009; Rinke et al., 2009). Макромасштабные неоднородности пространственных распределений планктонных организмов и биогенных элементов, регулярно возникающие в пелагиали водоемов под влиянием абиотических факторов, способны изменить характер межуровневых трофических связей (Blukacz et al., 2010; Суг, 2017). Следствием этого, например, может стать снижение эффективности управления экосистемой методами биоманипулирования по принципу трофического каскада (Burks et al., 2002; Levesque et al., 2010).

Количество работ, посвященных горизонтальным неоднородностям, невелико в сравнении с работами, касающимися вертикальной структуры планктона (Reichwaldt et al., 2013; de Kerckhove et al., 2015), что объективно связано с более сложной и трудоемкой методологией проведения исследований (Urmy, Warren, 2019). В большинстве случаев изучения горизонтальных пространственных неоднородностей ограничены простым описанием возникающей картины распределений физико-химических и биологических параметров в условиях наблюдаемой ветровой обстановки. Однако, авторы часто связывают возникающие горизонтальные неоднородности с изменениями в функционировании планктонной трофической сети. Между тем, прямого экспериментального сравнения продукции фитопланктона и скоростей его потребления зоопланктоном возле наветренного и подветренного берегов озер не проводили.

Чтобы оценить различия в функционировании зоопланктона и фитопланктона в условиях их ветрового горизонтального разделения авторы провели наблюдения и полевые эксперименты на примере солоноватого меромиктического оз. Ши́ра (Хакасия, Россия). Озеро находится в степной зоне и полностью открыто ветровым воздействиям. Смена дневного и ночного направления ветра достаточно устойчива. В течение суток ветер меняет направление с ночного юго-западного на дневное северо-восточное. В озере также существуют малоамплитудные вертикальные миграции зоо-

планктона, приводящие к снижению численности зоопланктеров в верхнем слое эпилимниона (Толмеев, Задереев, 2003; Tolomeyev, Zadereev, 2005) в дневное время. Миграция не связана с влиянием хищника, поскольку в озере отсутствует ихтиофауна, а определяется избеганием ультрафиолета верхних слоев в дневное время. Сочетание простой батиметрии, двухуровневой трофической цепи (фитопланктон и зоопланктон), малоамплитудных миграций зоопланктона и регулярной суточной смены направлений ветра предполагает возникновение горизонтальных неоднородностей согласно гипотезе “конвейерной ленты”. При этом можно ожидать, что для оз. Ши́ра характерно максимальное разделение зоопланктона и фитопланктона у наветренного и подветренного берега, поскольку дрейф эпилимниального зоопланктона происходит преимущественно только в одном направлении – от юго-западного к северо-восточному берегу. Днем зоопланктон относит надтермоклинное течение, а вечером и ночью он мигрирует в поверхностные слои (Гладышев, 1990; Armengol, Miracle, 2000; Zadereev, Tolomeyev, 2007) и подхватывается уже поверхностным течением, которое также движется в северо-восточном направлении после вечерней смены направления ветра.

Цель работы – проверить гипотезу ветрового горизонтального разделения зоопланктона и фитопланктона и экспериментально *in situ* оценить возникающие при этом различия в функционировании планктона у разных по отношению к ветру берегов оз. Ши́ра – различия уровней биомассы, первичной продукции и деструкции планктона, а также интенсивности выедания фитопланктона зоопланктоном.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Солоноватое меромиктическое оз. Ши́ра (Республика Хакасия, Россия) находится в степи и полностью открыто ветрам преимущественно северо-восточного и юго-западного направлений. Водное зеркало имеет овальную форму  $9.35 \times 5.3$  км площадью  $35.9 \text{ км}^2$ , максимальная глубина озера 24 м, средняя – 11.2 м. В летнее время наблюдается устойчивая температурная стратификация с характерной июльской температурой эпи- и гипolimниона (на глубине 9 м) 20 и 7°C соответственно. Средняя соленость миксолимниона в период летней стратификации 15 г/л, монимолимниона – ~19 г/л (Rogozin et al., 2010; 2017). Простая батиметрия облегчает прогнозирование течений и циркуляций воды. Размер озера достаточен для формирования горизонтальных неоднородностей под действием ветра, что подтверждается предварительными исследованиями и расчетами (Belolipetskii et al., 2002; Баранов и др., 2013). Зоопланктон в пелагиали и открытой лито-

рали озера представлен доминантом *Arctodiaptomus salinus* (Daday) (Copepoda, Calanoida) и иногда субдоминантами *Brachionus plicatilis* Müller и *Hexarthra* spp. (Rotifera) (Zotina et al., 1999; Zadereev, Tolomeyev, 2007). Верхний хищник в литорали и пелагиали этого безрыбного озера — бокоплав *Gammarus lacustris* Sars (Tolomeyev et al., 2006; Zadereev et al., 2010; Dubovskaya et al., 2018).

Скорость и направление ветра на оз. Ши́ра в периоды полевых исследований регистрировали с помощью метеостанции Vantage Pro 2 6152CEU (Davis instruments, США), установленной на территории научного стационара Института биофизики СО РАН в 350 м от юго-западного берега озера.

Пространственное распределение фито- и зоопланктона оценивали по сетке из 11 станций 13.07.2020 г. с 14:50 по 16:40 ч. Профили температуры и пигментов микроводорослей в эпилимнионе (0–4 м) измеряли с помощью погружного зонда-флуориметра Phycoprobe (BBE Moldaenke GmbH, Germany). Зоопланктон отбирали сетью Джеди (диаметр 20 см, размер ячеей 82 мкм) со слоев 0.5–0 и 4–0 м. Обработку проб зоопланктона проводили методом их цифрового сканирования аналогично (Grosjean et al., 2004). Пробы зоопланктона целиком сканировали на фотосканере Epson Perfection v850 Pro с разрешением 6400 DPI. Размеры и общее количество рачков в пробах определяли с помощью программного обеспечения ImageJ/Fiji и Pastik v1.3.3 (Yolgina et al., 2022). На основе измеренных концентраций Хл *a* и зоопланктона на 11 станциях получали пространственную картину их распределения в эпилимнионе озера (0–4 м). Экстраполяцию данных и их визуализацию осуществляли в программной среде R (R Core Team, 2021).

Для выявления различий процессов функционирования планктона в пелагиали озера у подветренного и наветренного берегов проведено три эксперимента скляночным методом в июле 2020 г. (табл. 1). Время установления ветровых течений в конкретной точке водоема в зависимости от скорости ветра может достигать 12–24 ч (Blukacz et al., 2009; Баранов и др., 2013; Поддубный и др., 2020), поэтому учитывали ветер в сутки проведения экспериментов от 00:00 до 18:00 ч, начало постановки экспериментов не ранее 16:30 (табл. 1). В экспериментах использовали темные (обернутые фольгой) и светлые (прозрачные) пластиковые бутылки объемом 0.5 л, которые экспонировали в озере на двух буйковых станциях — у южного (глубина 18 м) и северо-восточного (10 м) берегов. В третьем эксперименте была добавлена центральная станция (глубина 22 м). Каждую пару (прозрачная и затемненная бутылки) из трех повторностей заполняли водой следующего состава: серия 1 — вода, отфильтрованная от зоопланктона через ней-

лоновый газ с ячейей 82 мкм, серия 2 — вода с добавкой зоопланктона, сгущенного в десять раз (из объема 5 л). Воду для эксперимента отбирали вакуумным шланговым пробоотборником (Толomeев et al., 2014) с глубины 2 м (середины зоны эпилимниона) в большую канистру. Воду фильтровали через нейлоновый газ (82 мкм) и ею заполняли все экспериментальные бутылки и исходные (см. ниже). Зоопланктон сгущали, медленно профильтровывая 5 л воды через воронку с ситом 82 мкм, осадок с небольшим количеством воды добавляли в бутылки серии 2. Бутылки, полностью заполненные водой, закрепляли на каждой станции на несущей веревке на глубине 2 м и оставляли на сутки.

В момент постановки экспериментов измеряли профили вертикального распределения фито-планктона на каждой станции с помощью погружного зонда-флуориметра. Также одновременно с постановкой эксперимента еще в трех бутылках, заполненных профильтрованной водой, определяли исходное содержание кислорода с помощью портативного кислородомера YSI-550 (YSI, США). Эти же бутылки доставляли в лабораторию для оценки исходных значений (start) флуоресценции микроводорослей и количества флуоресцирующих частиц в бутылках, используя зонд-флуориметр (в режиме кюветных измерений) и проточный визуализирующий анализатор флуоресцирующих частиц (проточный цитометр) — FlowCam (Fluid Imaging Technologies, США).

На следующие сутки (через ~24 ч от начала эксперимента) бутылки снимали со станций и доставляли в лабораторию. В бутылках измеряли содержание кислорода для определения валовой и чистой первичной продукции кислородным методом, отбирали пробы для определения флуоресценции хлорофилла (зондом-флуориметром) и имидж-анализа фитопланктона (проточным цитометром). Зоопланктон отфильтровывали и фиксировали для последующего счета и определения его численности и биомассы (табл. 1). В зоопланктоне дифференцировали науплиев, копеподитов и половозрелых *Arctodiaptomus salinus*, а также коловраток *Brachionus plicatilis*. Сырую биомассу рассчитывали по стандартным уравнениям связи длины и массы тела выделенных размерных групп и видов. Рассчитывали потребление (или выедание) как разность исходного (start) и конечного в бутылках с зоопланктоном (zoo10+ или zoo10+D) содержания Хл *a*, и удельное выедание (интенсивность питания) — как отношение этой разности и сырой биомассы зоопланктона в этих бутылках (аналогично уравнению 8.15 в ICES Zooplankton Methodology Manual, 2006). Существенный прирост Хл *a* (по данным зонда-флуориметра) в светлых склянках без зоопланктона по сравнению с темными без зоопланктона имел место только во втором эксперименте у южного

**Таблица 1.** Варианты и регистрируемые параметры в полевых экспериментах в июле 2020 г. возле южного берега (Ю), северо-восточного берега (СВ) и в центральной части (Ц) оз. Ши́ра

| Условия эксперимента  | Начало эксперимента  |                                  | Конец эксперимента    |   |
|---|----------------------|----------------------------------|-----------------------|---|
|   | водоем/бутыль        | параметры                        | бутыль                | параметры   |
| <b>Эксперимент 1 (02.07–03.07)</b>  |                      |                                  |                       |   |
| Постановка 17:10–19:25. Снятие 20:00  |                      |                                  |                       |   |
| <b>Берега:</b> Ю и СВ<br><b>Ветер (02.07):</b><br>ЮЗ, 3.7 м/с, 00:00–06:00<br>СВ, 1.5 м/с, 06:00–18:00    | Водная толща         | ФАР, $t$ °С, Хл $a$              | Прозр. 3 шт. (zoo-)   | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.                      |
|   | Глубина 2 м          | ВПП (флуор.)                     | Темн. 3 шт. (zoo-D)   | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.                      |
|   | Прозр. 3 шт. (start) | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом. | Прозр. 3 шт. (zoo10+) | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.<br>счет зоопланктона |
|   |                      |                                  | Темн. 3 шт. (zoo10+D) | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.<br>счет зоопланктона |
| <b>Эксперимент 2 (06.07–07.07)</b>  |                      |                                  |                       |   |
| Постановка 16:30–17:35. Снятие 19:00  |                      |                                  |                       |   |
| <b>Берега:</b> Ю и СВ<br><b>Ветер (06.07):</b><br>ЮЗ, 1.9 м/с, 00:00–15:00<br>СВ, 0.6 м/с, 15:00–18:00    | Водная толща         | ФАР, $t$ °С, Хл $a$              | Прозр. 3 шт. (zoo-)   | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.                      |
|   | Глубина 2 м          | ВПП (флуор.)                     | Темн. 3 шт. (zoo-D)   | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.                      |
|   | Прозр. 3 шт. (start) | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом. | Прозр. 3 шт. (zoo10+) | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.<br>счет зоопланктона |
| <b>Эксперимент 3 (11.07–12.07)</b>  |                      |                                  |                       |   |
| Постановка 17:00–18:18. Снятие 20:00  |                      |                                  |                       |   |
| <b>Берега:</b> Ю, Ц и СВ<br><b>Ветер (11.07):</b><br>ЮЗ, 1.2 м/с, 00:00–11:00<br>СВ, 1.6 м/с, 11:00–18:00 | Водная толща         | ФАР, $t$ °С, Хл $a$              | Прозр. 3 шт. (zoo-)   | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.                      |
|   | Глубина 2 м          | ВПП (флуор.)                     | Темн. 3 шт. (zoo-D)   | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.                      |
|   | Прозр. 3 шт. (start) | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом. | Прозр. 3 шт. (zoo10+) | O <sub>2</sub> , Хл $a$ , цитом.<br>счет зоопланктона |

Примечание. Прозр. – прозрачные, Темн. – темные бутылки; контрольные: (start), (zoo-) – прозрачные бутылки без зоопланктона, (zoo-D) – темные бутылки без зоопланктона; опытные: zoo10+ и zoo10+D – прозрачные и темные бутылки со сгущенным зоопланктоном, соответственно; ФАР – фотосинтетически активная радиация,  $t$  °С – температура, Хл  $a$  – хлорофилл  $a$  по отделам водорослей, ВПП (флуор.) – валовая первичная продукция по флуоресцентному методу, O<sub>2</sub> – растворенный кислород, цитом. – цитометрия проточным цитометром FlowCam.

берега, этот прирост добавили к выеданию и рассчитали новую величину интенсивности питания. Расчеты средних из трех величин и их стандартных ошибок проводили в Excel, расчет ошибок разности средних и частного от деления средних получали с помощью расчета в онлайн-программе <https://statpages.info/erpropgt.html>.

В первом эксперименте не обнаружено существенной разницы в потреблении фитопланктона сгущенным зоопланктоном между прозрачными и темными бутылками (табл. 2), т.е. прирост водорослей за счет фотосинтеза в светлых бутылках был незначителен по сравнению с количеством съеденного фитопланктона. Поэтому постановку темных бутылок со сгущенным зоопланктоном (Zoo10+D) в экспериментах 2 и 3 исключили (табл. 1).

В начале эксперимента была оценена ВПП на глубине 2 м эпилимниона по показателю фотосинтетической активности (относительной вариабельной флуоресценции) микроводорослей с по-

мощью флуориметра ПФЛ-3004-сид (Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия) (Tolomeev et al., 2014) и содержанию Хл  $a$ , измеренного зондом-флуориметром в исходных бутылках (ВПП флуор.). Для оценки ВПП флуор. на каждой станции измеряли профиль освещенности в области ФАР погружным сенсором LI-192SA (LI-COR Ltd., США) с регистрирующим устройством LI-COR 1400 (LI-COR Ltd., США). Подводная ФАР была пронормирована на данные измерений поверхностного сенсора LI-190 SA. Расчет ВПП флуор. проводили согласно алгоритму в работах (Gaevsky et al., 2000; Kravchuk et al., 2021).

Для перевода величин концентрации Хл  $a$  в выраженную в углероде (С) биомассу фитопланктона использовали среднее отношение С/Хл  $a$ , полученное по уравнению (7) В.В. Бульона (2017) по величинам суточного ассимиляционного числа, которое рассчитывали, используя значения ВПП флуор. и концентрацию Хл  $a$  в озере на глубине 2 м в день постановки экспериментов. Среднее значение С/Хл  $a$  = 53.60 ± 1.48.

**Таблица 2.** Показатели потребления фитопланктона зоопланктоном в первом эксперименте в двух вариантах опыта

| Вариант опыта | Выедание, мкг Хл <i>a</i> /(бут. сут) |                        | Интенсивность питания, мкг Хл <i>a</i> /(мг $B_{300}$ сут) |                        |
|---------------|---------------------------------------|------------------------|--|------------------------|
|               | южный берег                           | северо-восточный берег | южный берег  | северо-восточный берег |
| Zoo10+        | 1.28 ± 0.11                           | 0.74 ± 0.34            | 0.33 ± 0.06  | 0.09 ± 0.05            |
| Zoo10+D       | 0.77 ± 0.16                           | 0.84 ± 0.1             | 0.17 ± 0.04  | 0.12 ± 0.02            |
| $T_{st}$      | 2.63                                  | 0.28                   | 2.32   | 0.72                   |

Примечание. Обозначения вариантов опыта как в табл. 1.  $B_{300}$  – биомасса зоопланктона (мг/бут.).  $T_{st}$  – критерий Стьюдента. Различия между вариантами недостоверны (уровень значимости  $p > 0.05$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

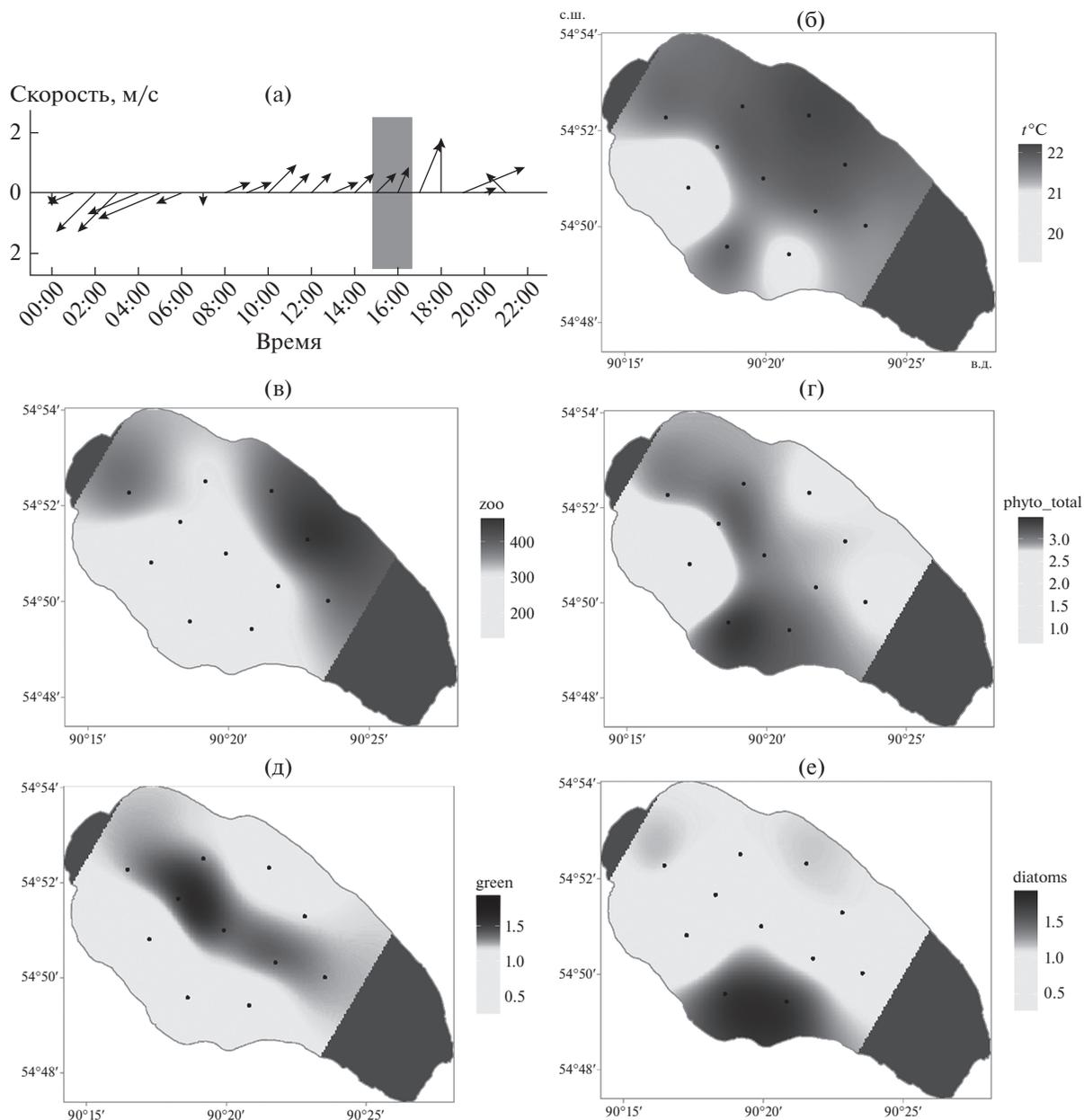
В период полевых работ преобладали юго-западный и северо-восточный ветра (табл. 1, рис. 1а), дующие соответственно на северо-восток и юго-запад. В сутки постановки всех трех экспериментов в ночное время преобладал ветер юго-западный, но при постановке второго эксперимента он продолжался не до утра, а до 15 ч (табл. 1). Наибольшая скорость ветра ночью была при первом эксперименте, днем – при третьем, минимальная ночью – при третьем, днем – при втором (табл. 1). В сутки проведения съемки на 11 станциях ночью дул несильный (<2 м/с) юго-западный ветер, а с утра, включая период съемки (14:50–16:40 ч), он сменился на слабый северо-восточный (рис. 1а). Результаты обработки съемки показали, что в эпилимнионе концентрация зоопланктона у северо-восточного берега была больше, чем у юго-западного (южного) (рис. 1в), концентрация фитопланктона – наоборот, у южного, а не северо-восточного (рис. 1г). При этом диатомовые водоросли концентрировались у южного берега (рис. 1е), зеленые – в центре водоема (рис. 1д). Температура эпилимниона распределялась по озеру более равномерно за исключением двух более холодных пятен у юго-западного берега (рис. 1б), что может быть обусловлено наличием подводных холодных ключей на этом обрывистом берегу.

Во всех экспериментах концентрация Хл *a*, валовая и чистая первичная продукция фитопланктона (оцененная флуоресцентным и скляночным методами) были выше у южного берега, а биомасса сетного зоопланктона и скорость дыхания планктонного сообщества – у северо-восточного; в центре водоема для большинства показателей отмечены промежуточные величины (табл. 3). Зоопланктон в экспериментах был представлен веслоногим раком *Arctodiaptomus salinus* на всех стадиях развития (с преобладанием по биомассе старших копепоидов и половозрелых особей) и коловраткой *Brachionus plicatilis*, достигавшей 14–27, 27–52 и 24–77% биомассы зоопланктона в первом, втором и третьем экспериментах соответственно. Суммарное выедание фитопланктона (по хлорофиллу) зоопланктоном было несколько выше у северо-восточного берега, чем у южного,

во втором и третьем экспериментах, а интенсивность питания – ниже у северо-восточного во всех экспериментах, наибольшая разность этого показателя между берегами была в эксперименте 1 (табл. 3). Достоверность различий разных показателей между берегами ( $p < 0.05$ ) подтверждена в почти половине случаев (15 из 33, табл. 3).

Измерения погружным зондом-флуориметром позволили распределить суммарный Хл *a* по отделам водорослей (рис. 2). В бутылках с зоопланктоном уменьшалось количество зеленых водорослей в первом эксперименте, зеленых и диатомовых – во втором и диатомовых – в третьем, очевидно, за счет их выедания зоопланктоном. Кроме диатомовых, в конце третьего эксперимента исчезали и криптофитовые, присутствовавшие в небольшом количестве в начале эксперимента у северо-восточного берега (рис. 2). У этого берега, где было больше зоопланктона (табл. 2), во втором и третьем экспериментах заметно уменьшалась и доля цианобактерий (рис. 2).

Данные анализатора флуоресцирующих частиц позволили по фотографиям рассортировать эти частицы (фитопланктон) на размерные группы: мелкие одиночные клетки (пикопланктон), нити *Lyngbya* sp. и “прочие”, куда вошли колонии мелкоклеточных водорослей и крупные одиночные клетки (роды *Cyclotella*, *Oocystis*, *Cryptomonas*). В бутылках с зоопланктоном (Zoo10+) по сравнению с исходными (Start) уменьшалось в той или иной мере количество всех трех групп, но особенно заметное (и чаще достоверное) выедание зарегистрировано у северо-восточного берега (рис. 3), где биомасса зоопланктона была выше (табл. 3). В частности, достоверно снижалось (в серии Zoo10+ по сравнению со Start) у северо-восточного берега количество мелких клеток, *Lyngbya* и других крупных частиц в первом и третьем экспериментах (рис. 3а, 3в), последние две группы достоверно уменьшались и у южного берега в первом эксперименте. Достоверное снижение количества частиц в бутылках с зоопланктоном (Zoo10+), по сравнению с контрольными (zoo-), отмечено для крупных частиц во втором эксперименте у северо-восточного берега (рис. 3б) и в третьем – у обоих берегов



**Рис. 1.** Результаты проведения съемки по 11 станциям оз. Ширы 13.07.2020 г: а – скорость и направление ветра (стрелкой показано, откуда дует ветер) в сутки проведения съемки по 11 станциям оз. Ширы (заштрихованная область – время съемки); б – горизонтальные неоднородности распределения температуры ( $t$ , °C); в – зоопланктона (zoo, мг/м<sup>3</sup>); г – общего содержания фитопланктона (phyto\_total); д – зеленых (green); е – диатомовых (diatoms) водорослей на основе измерений содержания пигментов зондом Phycoprobes (мкг Хл  $a$ /л) в слое 0–4 м. Точки – станции измерений, темно-серый цвет – отсутствие данных в некоторых зонах озера.

и для *Lyngbya* в третьем эксперименте у обоих берегов (рис. 3в).

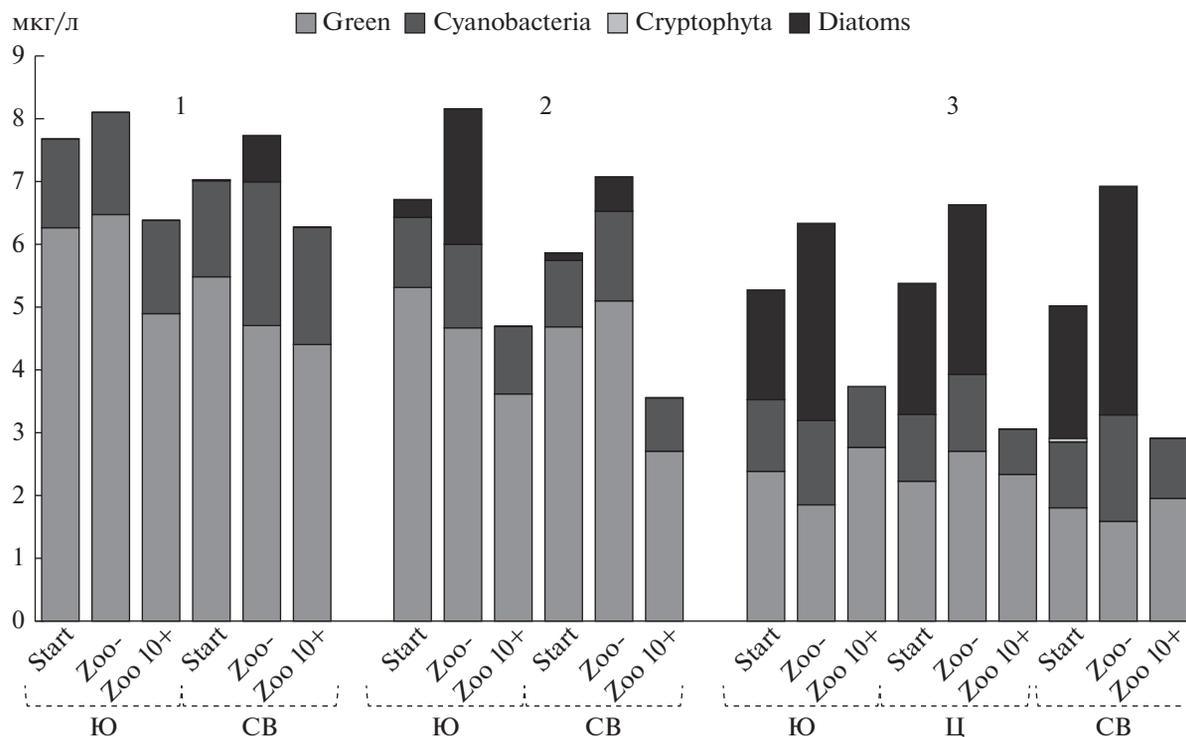
Заметим, что полученные с помощью зонда-флуориметра данные показывали то или иное увеличение хлорофилла в бутылках без зоопланктона, как в светлых (zoo-, рис. 2), так и в темных (табл. 3) по сравнению с исходными (Start) во всех экспериментах, как будто в темных бутылках без зоопланктона происходил прирост хлорофилла.

В то же время, полученные с помощью проточного цитометра данные показали уменьшение в этих бутылках (по сравнению с исходными) количества мелких клеток и других групп фитопланктона в первом и третьем экспериментах, хотя и не всегда достоверное (рис. 3), как будто в светлых контрольных бутылках без зоопланктона (Zoo-) тоже происходило выедание фитопланктона. Во втором эксперименте данные цитометра (рис. 3)

Таблица 3. Показатели функционирования планктона у разных берегов оз. Шира в результате экспериментов в бутылках в июле 2020 г.

| Показатель                  | Эксперимент 1 |              |                | Эксперимент 2               |              |               | Эксперимент 3 |              |              |                |
|-----------------------------|---------------|--------------|----------------|-----------------------------|--------------|---------------|---------------|--------------|--------------|----------------|
|                             | Ю             | СВ           | p              | Ю                           | СВ           | p             | Ю             | Ц            | СВ           | p              |
| Хл <i>a</i> в озере (0–5 м) | 6.63          | 5.24         | –              | 6.35                        | 4.88         | –             | 5.72          | 5.11         | 4.76         | –              |
| ВПП флуор. в озере (2 м)    | 1.00 ± 0.11   | 0.95 ± 0.05  | >0.05          | 0.67 ± 0.04                 | 0.53 ± 0.02  | = <b>0.05</b> | 0.74 ± 0.05   | 0.78 ± 0.04  | 0.68 ± 0.02  | >0.05          |
| В экспериментах:            |               |              |                |                             |              |               |               |              |              |                |
| ВПП                         | 0.41 ± 0.03   | 0.28 ± 0.02  | < <b>0.05</b>  | 0.42 ± 0.05                 | 0.36 ± 0.04  | >0.05         | 0.79 ± 0.07   | 0.51 ± 0.03  | 0.47 ± 0.01  | < <b>0.05</b>  |
| ЧПП                         | –2.78 ± 0.03  | –3.39 ± 0.15 | <0.05          | –1.09 ± 0.05                | –1.45 ± 0.26 | >0.05         | 0.19 ± 0.04   | 0.01 ± 0.01  | –0.20 ± 0.01 | <0.05          |
| R                           | 3.18 ± 0.01   | 3.68 ± 0.17  | < <b>0.05</b>  | 1.51 ± 0.08                 | 1.81 ± 0.25  | >0.05         | 0.60 ± 0.03   | 0.50 ± 0.03  | 0.67 ± 0.01  | < <b>0.05*</b> |
| Хл <i>a</i> (start)         | 7.69 ± 0.08   | 7.04 ± 0.03  | < <b>0.05</b>  | 6.73 ± 0.08                 | 5.88 ± 0.11  | < <b>0.05</b> | 5.29 ± 0.07   | 5.39 ± 0.09  | 5.04 ± 0.04  | = <b>0.05</b>  |
| Контроль светлый:           |               |              |                |                             |              |               |               |              |              |                |
| Хл <i>a</i> (zoo-)          | 8.13 ± 0.05   | 7.74 ± 0.18  | >0.05          | 8.16 ± 0.15                 | 7.09 ± 0.08  | < <b>0.05</b> | 6.36 ± 0.16   | 6.65 ± 0.10  | 6.94 ± 0.12  | < <b>0.05</b>  |
| Контроль темный:            |               |              |                |                             |              |               |               |              |              |                |
| Хл <i>a</i> (zoo-D)         | 8.26 ± 0.12   | 7.83 ± 0.10  | >0.05          | 7.76 ± 0.12                 | 7.09 ± 0.08  | < <b>0.05</b> | 6.50 ± 0.10   | 6.93 ± 0.17  | 6.98 ± 0.17  | >0.05          |
| Опыт:                       |               |              |                |                             |              |               |               |              |              |                |
| Хл <i>a</i> (zoo10+)        | 6.41 ± 0.08   | 6.30 ± 0.04  | >0.05          | 4.71 ± 0.10                 | 3.57 ± 0.30  | < <b>0.05</b> | 3.75 ± 0.52   | 3.08 ± 0.39  | 2.93 ± 0.87  | >0.05          |
| <i>B</i> <sub>зoo</sub>     | 3.87 ± 0.56   | 8.60 ± 2.17  | < <b>0.05*</b> | 9.65 ± 0.61                 | 14.62 ± 2.29 | >0.05         | 7.38 ± 1.24   | 12.46 ± 1.58 | 18.33 ± 3.67 | < <b>0.05</b>  |
| Выедание                    | 1.28 ± 0.11   | 0.74 ± 0.34  | >0.05          | 2.02 ± 0.13<br>2.42 ± 0.13# | 2.31 ± 0.32  | >0.05         | 1.54 ± 0.52   | 2.31 ± 0.40  | 2.11 ± 0.87  | >0.05          |
| Интенсивность питания       | 0.33 ± 0.06   | 0.09 ± 0.05  | < <b>0.05</b>  | 0.21 ± 0.02<br>0.25 ± 0.03# | 0.16 ± 0.03  | >0.05         | 0.21 ± 0.08   | 0.19 ± 0.04  | 0.11 ± 0.05  | >0.05          |

Примечание. Хл *a* (мкг/л) – концентрация хлорофилла *a* исходная в озере и в бутылках (start) и конечная в контрольных светлых (zoo-), темных (zoo-D) и опытных (zoo10+) бутылках, ВПП – валовая и ЧПП – чистая первичная продукция (мг O<sub>2</sub>/л · сут), R – деструкция планктона (мг O<sub>2</sub>/л · сут). Выделены достоверные отличия между станциями Ю и СВ, оцененные по критерию Стьюдента или Манна–Уитни (\*), # – значения, полученные с добавкой прироста хлорофилла в светлом контроле (бутылки zoo-) по сравнению с темным (бутылки zoo-D). Остальные обозначения как в табл. 1.



**Рис. 2.** Распределения концентрации Хл *a* (мкг/л) по отделам водорослей в экспериментах с бутылками (данные зонда Phycoprobe). Start – в начале эксперимента, Zoo- – в светлых бутылках без зоопланктона, Zoo10+ – в светлых бутылках со сгущенным в 10 раз зоопланктоном в конце эксперимента (представлены усредненные данные по трем бутылкам); Ю – у южного берега, СВ – у северо-восточного берега, Ц – в центре оз. Шира; 1–3 – номер эксперимента.

коррелировали с данными зонда-флуориметра (рис. 2) – в серии без зоопланктона (Zoo-) по сравнению с исходной (Start) количество мелкого и крупного фитопланктона возросло.

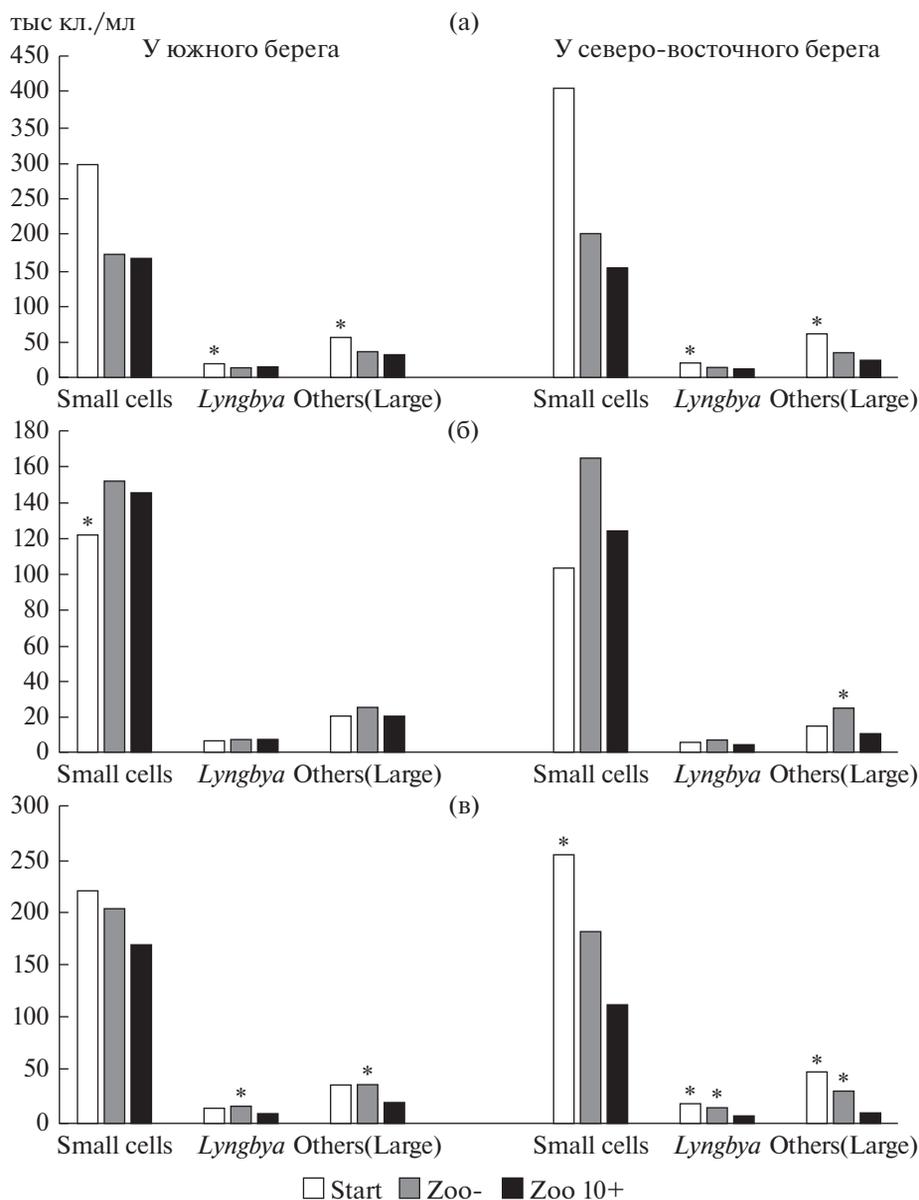
## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты свидетельствуют, что были некие систематические ошибки используемых приборов – зонда-флуориметра и проточного цитометра, приводившие к завышению содержания хлорофилла в конце экспериментов (или занижению – в начале) и занижению концентрации частиц в конце (или завышению – в начале) экспериментов. Однако сравнение этих приборов (методов) при анализе смеси из трех различающихся по своим размерным и спектральным характеристикам видов водорослей (Zadereev et al., 2021) привело к заключению, что многоканальный зонд-флуориметр дает наиболее высокую точность при оценке соотношения видов водорослей в смеси, а проточный цитометр – при оценке численности водорослей. По-видимому, наша констатация выедаемых отделов водорослей по данным зонда-флуориметра (рис. 2) соответствует реальности, а количественные оценки выедания по хлорофиллу (табл. 3) могут быть несколько завышены. Хотя не исключено, что повы-

шение значения Хл *a* в темных бутылках может быть связано с темновой адаптацией микроводорослей: если клетки были подвержены фотоингибированию, то в темноте происходило восстановление фотосистемы 2, в результате чего могло наблюдаться увеличение базового уровня флуоресценции (Осипов, 2006).

Тем не менее, если перевести величины суточной интенсивности питания, полученные в мкг Хл *a* /мг сырой биомассы зоопланктона, в стандартные единицы мг углерода (С) водорослей/мг С зоопланктона, то получим величины суточного относительного рациона, варьирующие в пределах 0.35–0.12, т.е. 35–12% массы тела, выраженной в углероде. Эти величины укладываются в пределы, известные для *Arctodiaptomus salinus* (Черепнина, 1980), для копепод (Гутельмахер, 1986) и калянид при питании водорослями, в частности, 2–24% (Drits et al., 2015), 4.7–29.5% (Cawley et al., 2021), 17–86% (Franco-Santos et al., 2018).

Получение абсолютных количественных оценок рациона зоопланктона не было нашей первоначальной задачей, поскольку исследовали различные функциональные показатели в разных по отношению к ветру (ветровым течениям) точках пелагиали озера. В этой связи, оценки выедания фитопланктона зоопланктоном и интенсивность



**Рис. 3.** Распределение среднего количества водорослей (мелкие клетки, нити *Lyngbya* и Others (включают колонии и крупные клетки) в экспериментах с бутылками, по данным анализатора частиц FlowCam (обозначения вариантов экспериментов, как на рис. 2): а – первый эксперимент; б – второй; в – третий. Центральная станция не показана. \* – достоверные различия ( $p < 0.05$ ) по критерию Стьюдента варианта (Start) или (Zoo-) от варианта (Zoo10+) в каждой группе водорослей.

его питания отражали top-down контроль фитопланктона или пресс зоопланктона на фитопланктон. Интенсивность питания зоопланктона в оз. Ши́ра оказалась обратно связана с его количеством – у северо-восточного берега, где биомасса зоопланктона была выше, интенсивность его питания была ниже. Такую же связь – чем больше биомасса *A. sailinus* в экспериментах, тем меньше рацион рачков (уменьшавшийся от 54 до 32% мг С/(мг С · сут)) – отмечала в своих экспериментах Г.И. Черепнина (1980). В начале наших

экспериментов концентрация пищи, выраженная в мг С/л через концентрацию Хл *a*, была 0.41–0.27 мг С/л, т.е. находилась в диапазоне “нормальной” концентрации (0.08–0.50 мг С/л) для копепод, в котором рацион с ростом количества пищи линейно возрастает (Гутельмахер, 1986). Значит, меньшие величины интенсивности питания у северо-восточного берега свидетельствуют о нехватке растительной пищи (на единицу биомассы зоопланктона), где большему количеству зоопланктона не доставалось больше водорослей,

поскольку там их было меньше. Тем не менее, суммарное потребление фитопланктона у северо-восточного берега в двух экспериментах было выше, чем у южного, т.е., top-down контроль и напряженность трофической связи фитопланктон–зоопланктон у северо-восточного берега были сильнее, чем у южного. Поскольку доля фитопланктона в относительном суточном рационе зоопланктона у северо-восточного берега была ниже, чем у южного, спектр питания арктодиатомуса и всего зоопланктона у северо-восточного берега должен быть шире, чем у южного. Известно, что в спектр питания *A. salinus* могут входить не только разнообразные водоросли, но и детрит, бактерии, простейшие (Гутельмахер, Никулина, 1977; Черепнина, 1980; Tolomeyev, 2002; Tolomeev et al., 2010) и даже коловратки, в том числе *Brachionus plicatilis* (Lapasa et al., 2004).

Большой пресс зоопланктона на фитопланктон у северо-восточного берега, по сравнению с южным, подтверждают полученные с помощью проточного цитометра данные – достоверное выедание у северо-восточного берега пикопланктона, лингбии и других крупных водорослей в первом и третьем экспериментах. Поскольку в контрольных бутылках без зоопланктона (Zoo-), по сравнению с исходными, тоже в той или иной мере происходило уменьшение количества водорослей, можно предположить, что в них тоже имело место некоторое выедание мелким зоопланктоном, прошедшим через ячею 82 мкм при фильтрации воды через нейлоновый газ. Такое явление отмечено в некоторых экспериментах (Гутельмахер, Никулина, 1977). Возрастание количества мелкого и крупного фитопланктона и концентрации Хл *a* в контрольных бутылках, по сравнению с исходными, во втором эксперименте можно объяснить активным фотосинтезом водорослей и отсутствием значительного выедания остаточным зоопланктоном.

Согласно результатам всех трех экспериментов в юго-западной части озера наблюдали повышенную концентрацию Хл *a* и высокие скорости образования валовой и чистой первичной продукции фитопланктона. У противоположного северо-восточного берега была выше биомасса зоопланктона, скорость потребления фитопланктона зоопланктоном и деструкция планктона. Таким образом, устойчивое разделение структурных и функциональных показателей в оз. Шира по разным берегам (табл. 3) впервые подтверждено экспериментально. Наблюдаемое распределение, согласно нашей гипотезе, может быть объяснено действием ветра, как основного фактора, формирующего горизонтальные неоднородности. Так, перед постановкой первого и третьего экспериментов дневной северо-восточный ветер действительно сгонял обедненную зоопланктоном поверхностную воду к юго-западному берегу, а

богатый зоопланктоном надтермоклинный слой (Толomeев, Заdereев, 2003; Tolomeyev, Zadereev, 2005) оттеснялся к северо-восточному берегу.

Однако во втором эксперименте дневной ветер (до 15 ч) имел не северо-восточное, а юго-западное направление (табл. 1), что предполагает повышение численности и биомассы зоопланктона у южного берега. Тем не менее, во втором эксперименте повышенная биомасса зоопланктона продолжала сохраняться у северо-восточного берега. По-видимому, наблюдаемое явление можно объяснить следующим образом. Массовое накопление зоопланктона у северо-восточного берега происходило не в дневное, а в ночное время суток, накануне проведения эксперимента. Ночью большая часть зоопланктона эпилимниона в оз. Шира сосредоточена у поверхности (Zadereev, Tolomeyev, 2007) и, следовательно, при юго-западном ветре зоопланктон будет перемещаться к северо-восточному берегу с поверхностными водами. Дневной перенос зоопланктона с надтермоклинными течениями в противоположном направлении оказался недостаточным, чтобы изменить сформировавшееся ночное распределение, однако он заметно снизил различия в биомассе зоопланктона на противоположных берегах. Так, во втором эксперименте биомасса зоопланктона между берегами отличалась в 1.5 раза (табл. 2), а в первом и третьем экспериментах в 2.2 и 2.5 раза соответственно. Большему разделению зоопланктона между берегами в первом и третьем экспериментах способствовала и скорость ветра, которая ночью (в первом эксперименте) и днем (в третьем) была выше, чем во втором. Эти экспериментальные данные также показывают, что для формирования горизонтальной гетерогенности планктона ночной перенос зоопланктона не менее важен, чем дневной.

Следует также отметить, что ветровое разделение зоопланктона и фитопланктона может происходить не строго на противоположных берегах, если в озере образуются вихревые течения. В зависимости от морфометрии озера и ветровой обстановки компенсационное движение воды над термоклином может идти от берегов к центру водоема (McGinnis, Wüest, 2005) или быть круговым вдоль береговой линии (Beletsky, Schwab, 2001). Наши данные по движению поверхностных и надтермоклинных дрейфтеров (аналогичных Rinke et al., 2009) днем 6 июля 2021 г. (перед вторым экспериментом) подтверждают это, показывая, что поверхностная вода первоначально движется к северо-восточному берегу, а затем смещается вдоль береговой линии по часовой стрелке (на юг), а надтермоклинная вода (на глубине 4 м) движется к юго-западному берегу, заворачивая по часовой стрелке на север и затем к северо-восточному берегу (Толomeев и др., неопубл. данные). Следовательно, максимальное разделение зоо-

планктона и фитопланктона у противоположных берегов в озере может быть также смещено по часовой стрелке относительно основной линии направления ветра.

Результаты съемки по 11 станциям озера 13 июля (после проведения всех экспериментов) показали общую картину пространственного разделения зоопланктона и фитопланктона по акватории озера, которая формируется при продолжительном слабом (<2 м/с) северо-восточном ветре. Эти данные подтверждают существование ярко выраженной горизонтальной неоднородности распределения планктонных организмов в оз. Шира и свидетельствует в пользу изложенной гипотезы формирования горизонтальных неоднородностей под действием ветровых послонных течений эпилимниона. Действительно, северо-восточный ветер днем способствует переносу обедненной зоопланктоном поверхностной воды к юго-западному (подветренному) берегу и оттеснению зоопланктона в направлении северо-восточного (наветренного) берега, аналогично переносу ветровыми течениями калянид в оз. Лох-Несс (George, Winfield, 2000). Что касается фитопланктона, то водоросли с положительной плавучестью, занимающие верхний слой эпилимниона (в первую очередь, синезеленые, зеленые), сгоняются к подветренному берегу (Moreno-Ostos et al., 2009; Mackay et al., 2011; Reichwaldt et al., 2013; Минеева, 2021), в нашем случае – к южному. Известно, что доминирующая в фитопланктоне оз. Шира зеленая водоросль *Botryococcus braunii* Kütz концентрируется в основном в самом верхнем слое пелагиали 0–0.5 м (Gaevsky et al., 2002; Кравчук, устное сообщение). Большое количество фитопланктона у подветренного берега (в том числе диатомовых водорослей) объяснялось разбавлением у наветренного за счет апвеллинга обедненных глубинных вод (Суг, 2017; Soulignac et al., 2018), в нашем случае – надтермоклинных. Смещение основной массы зоопланктона к северо-восточному берегу, очевидно, усиливает там выедание фитопланктона, но высвобождает рост фитопланктона из-под этого пресса в центральной и южной частях озера.

Полученные данные демонстрируют существенную пространственную гетерогенность исследуемых показателей планктонного сообщества оз. Шира. Определяющее влияние ветровых гидродинамических процессов на пространственную гетерогенность распределения планктона показано и в работах (Blukacz et al., 2009; Rinke et al., 2009; Суг, 2017). Пространственная гетерогенность зоопланктона масштаба 5–6 км, а в ней – 0.5–2 км обнаружена даже в малых горных озерах, где влияние ветра теоретически сводится только к внутренним волнам и циркуляции Лангмюра малого масштаба (Urmy, Warren, 2019). В некоторых случаях ветер обуславливает гетерогенное

пространственное распределение только зоопланктона, а гетерогенность фитопланктона вызывает неравномерность биогенной нагрузки и использования водосбора (George, Winfield, 2000).

В результате пространственного разделения фито- и зоопланктона под влиянием ветровых течений фитопланктон в отдельных участках водоема освобождается от сильного пресса выедания и в этих “культураторах” имеет возможность размножиться и сохранить видовое разнообразие, в том числе и за счет развития разных видов в разных участках. Так, видовое разнообразие фитопланктона было выше в озерах, подверженных ветровому воздействию, чем в защищенных от ветра (Longhi, Beisner, 2010). Зоопланктон в местах его концентрации вынужден расширять свой спектр питания, что может способствовать многообразию экологических ниш и устойчивости всего планктонного сообщества. Таким образом, пространственное разделение фито- и зоопланктона под действием ветровых течений может иметь большое экологическое значение как способствующее сохранению видового разнообразия планктона и в целом устойчивости экосистемы.

**Выводы.** В результате проведения трех экспериментов скляночным методом подтверждены предполагаемые различия по разным по отношению к ветру берегам озера в функциональных показателях основных компонентов трофического каскада. Концентрация Хл *a*, валовая и чистая первичная продукция фитопланктона (оцененная скляночным и флуоресцентным методами) были выше у южного берега (днем чаще подветренного, ночью – наветренного), биомасса сетного зоопланктона и дыхание планктонного сообщества – у северо-восточного (днем чаще наветренного, ночью – подветренного), что совпадает с картиной распределения по озеру фито- и зоопланктона по материалам съемки, проведенной в аналогичных метеорологических условиях. Биомасса зоопланктона у северо-восточного берега была выше, чем у южного, а распределение фитопланктона было обратным. Смещение основной массы зоопланктона к северо-восточному берегу, очевидно, усиливает там пресс выедания фитопланктона, о чем свидетельствует большее суммарное выедание, но меньшая интенсивность питания зоопланктона у этого берега по сравнению с южным.

Проверенную экспериментами и съемкой гипотезу о механизме возникновения пространственных неоднородностей планктона в эпилимнионе оз. Шира под влиянием ветровых течений можно конкретизировать следующим образом: сочетание перемещения поверхностного слоя под воздействием ветра и малоамплитудной дневной вертикальной миграции зоопланктона вниз и ночной вверх способно создавать устойчивые горизонтальные неоднородности распределения

планктона в эпилимнионе пелагиали, особенно при смене направления дневного и ночного ветра на противоположное. Количественные данные проб с одной точки (участка, берега) нельзя распространять на весь открытый ветрам водоем, недооценивая влияние ветровых течений на распределение и функционирование планктона.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований 19-04-00362 и частично – Государственными заданиями Министерства науки и высшего образования РФ, проекты № 0287-2021-0019 и FSRZ-2020-0006.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов В.И., Голенко Н.Н., Компаниец Л.А. и др. 2013. Пространственно-временная изменчивость основных характеристик озера Шира в сезоне наблюдений 2011–2012 гг. // Вестн. Бурятск. гос. ун-та. № 9. С. 148.
- Бульон В.В. 2017. Хлорофилл *a* как показатель биомассы фитопланктона // Вода: Химия и экология. № 8. С. 39.
- Гладышев М.И. 1990. Суточная динамика вертикального распределения массовых видов зоопланктона в Сыдинском заливе Красноярского водохранилища // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. Вып. 3. С. 78.
- Гутельмахер Б.Л. 1986. Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия фито- и зоопланктона. Ленинград: Наука.
- Гутельмахер Б.Л., Никулина В.Н. 1977. Питание *Arctodiaptomus salinus* Daday в Тюпском заливе озера Иссык-Куль // Гидробиологические исследования на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 87.
- Минеева Н.М. 2021. Многолетняя динамика хлорофилла в планктоне различных участков крупного равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. № 6. С. 574. <https://doi.org/10.31857/S0320965221060127>
- Осинов В.А. 2006. Зависимость флуоресцентных параметров икродорослей от факторов среды, включая антропогенные загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 22 с.
- Поддубный С.А., Цветков А.И., Иванова И.Н. и др. 2020. Термические и динамические процессы в озере Плещеево // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 90(93). С. 7. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2020-10009>
- Толмеев А.П., Задереев Е.С. 2003. Действие солнечной радиации на вертикальные миграции *Arctodiaptomus salinus* и *Brachionus plicatilis* в озере Шира // Биология внутр. вод. № 2. С. 74.
- Черепнина Г.И. 1980. Потребление фитопланктона *Diaptomus salinus* Dad. и *Daphnia magna* Straus в озере Беле // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 37.
- Armengol X., Miracle M.R. 2000. Diel vertical movements of zooplankton in lake La Cruz (Cuenca, Spain) // J. Plankton Res. V. 22. № 9. P. 1683.
- Beletsky D., Schwab D.J. 2001. Modeling circulation and thermal structure in Lake Michigan: Annual cycle and interannual variability // J. Geophysical Res.. V. 106. № C9. P. 1945.
- Belolipetskii V.M., Genova S.N., Gavrilova L.V., Kompaniets L.A. 2002. Mathematical models and computer programmes for the investigation of hydrophysical processes in Lake Shira // Aquat. Ecol. V. 36. P. 143.
- Benoit-Bird K.J., Cowles T.J., Wingard C.E. 2009. Edge gradients provide evidence of ecological interactions in planktonic thin layers // Limnol., Oceanogr. V. 54. № 4. P. 1382.
- Blukacz E.A., Shuter B.J., Sprules W.G. 2009. Towards understanding the relationship between wind conditions and plankton patchiness // Limnol., Oceanogr. V. 54. № 5. P. 1530.
- Blukacz E.A., Sprules W.G., Shuter B.J., Richards J.P. 2010. Evaluating the effect of wind-driven patchiness on trophic interactions between zooplankton and phytoplankton // Limnol., Oceanogr. V. 55. № 4. P. 1590. <https://doi.org/doi:10.4319/lo.2010.55.4.1590>
- Burks R.L., Lodge D.M., Jeppesen E., Lauridsen T.L. 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral // Freshwater Biol. V. 47. P. 343.
- Cawley G.F., Décima M., Mast F., Prairie J.C. 2021. The effect of phytoplankton properties on the ingestion of marine snow by *Calanus pacificus* // J. Plankton Res. V. 43. № 6. P. 957. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab074>
- Cyr H. 2017. Winds and the distribution of nearshore phytoplankton in a stratified lake // Water Res. V. 122. P. 114. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.05.066>
- De Kerekhove D.T., Blukacz-Richards E.A., Shuter B.J. et al. 2015. Wind on lakes brings predator and prey together in the pelagic zone // Can. J. Fish and Aquat. Sci. V. 72. № 11. P. 1652. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0119>
- Drits A.V., Arashkevich E.G., Nikishina A.B. et al. 2015. Feeding of dominant zooplankton species and their grazing impact on autotrophic phytoplankton in the Yenisei estuary in autumn // Oceanology. V. 55. № 4. P. 573. <https://doi.org/10.1134/S0001437015040049>
- Dubovskaya O.P., Tolomeev A.P., Kirillin G. et al. 2018. Effects of water column processes on the use of sediment traps to measure zooplankton non-predatory mortality: a mathematical and empirical assessment // J. Plankton Res. V. 40. № 1. P. 91. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbx066>
- Franco-Santos R.M., Auel H., Boersma M. et al. 2018. Bioenergetics of the copepod *Temora longicornis* under different nutrient regimes // J. Plankton Res. V. 40. № 4. P. 420. <https://doi.org/10.1093/plankt/fby016>
- Gaevsky N.A., Kolmakov V.I., Popelniitsky V.A. et al. 2000. Evaluation of the effect of light intensity on the measurement of the photosynthetic rate in plankton mi-

- croalgae by the chlorophyll fluorescence method // Rus. J. Plant. Physiol. V. 47. P. 820.
- Gaevsky N.A., Zotina N.A., Gorbaneva T.B. 2002. Vertical structure and photosynthetic activity of Lake Shira phytoplankton // Aquat. Ecol. V. 36. P. 65.
- George D.G., Winfield I.J. 2000. Factors influencing the spatial distribution of zooplankton and fish in Loch Ness, UK // Freshwater Biol. V. 43. P. 557.
- Grosjean P., Picheral M., Warembourg C. et al. 2004. Enumeration, measurement, and identification of net zooplankton samples using the ZOOSCAN digital imaging system // ICES J. Mar. Sci. V. 61. P. 518.
- Hutter K., Wang Y., Chubarenko I. 2011. Physics of Lakes. V. 1: Foundation of the Mathematical and Physical Background. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer.  
https://doi.org/10.1007/978-3-642-15178-1
- ICES Zooplankton Methodology Manual. 2006. London: Elsevier Acad. Press.
- Kravchuk E.S., Dubovskaya O.P., Shulepina S.P. et al. 2021. Effect of anthropogenic factors on the ecosystem of the Yenisei River anabranch within the city of Krasnoyarsk // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 14(2). P. 208. (in Russian).  
https://doi.org/10.17516/1997-1389-0331
- Lapesa S., Snell T.W., Fields D.M., Serra M. 2004. Selective feeding of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) on co-occurring sibling rotifer species // Freshwater Biol. V. 49. P. 1053.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01249.x
- Levesque S., Beisner B.E., Peres-Neto P.R. 2010. Meso-scale distributions of lake zooplankton reveal spatially and temporally varying trophic cascades // J. Plankton Res. V. 32. № 10. P. 1369.  
https://doi.org/10.1093/plankt/fbq064
- Longhi M.L., Beisner B.E. 2010. Patterns in taxonomic and functional diversity of lake phytoplankton // Freshwater Biol. V. 55. P. 1349.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02359.x
- Mackay E.B., Jones I.D., Thackeray S.J., Folkard A.M. 2011. Spatial heterogeneity in a small, temperate lake during archetypal weak forcing conditions // Fundam. Appl. Limnol. V. 179/1. P. 27.  
https://doi.org/10.1127/1863-9135/2011/0179-0027
- McGinnis D.F., Wüest A. 2005. Lake hydrodynamics // In book: Yearbook of Science & Technology, 4. Publisher: The McGraw-Hill Companies.
- Moreno-Ostos E., Cruz-Pizarro L., Basanta A., George D.G. 2009. Spatial heterogeneity of cyanobacteria and diatoms in a thermally stratified canyon-shaped reservoir // Int. Rev. Hydrobiol. V. 94. № 3. P. 245.  
https://doi.org/10.1002/iroh.200811123
- Pinel-Alloul B. 1995. Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community // Hydrobiologia. V. 300/301. P. 17.
- R Core Team. 2021. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: https://www.R-project.org.
- Reichwaldt E.S., Song H., Ghadouani A. 2013. Effects of the distribution of a toxic *Microcystis* bloom on the small scale patchiness of zooplankton // PLoS One. V. 8 № 6. e66674.  
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066674
- Rinke K., Huber A.M.R., Kempke S. et al. 2009. Lake-wide distributions of temperature, phytoplankton, zooplankton, and fish in the pelagic zone of a large lake // Limnol., Oceanogr. V. 54. № 4. P. 1306.
- Rogozin D.Y., Genova S.N., Gulati R.D., Degermendzhy A.G. 2010. Some generalizations based on stratification and vertical mixing in meromictic Lake Shira, Russia, in the period 2002–2009 // Aquat. Ecol. V. 44. P. 485.  
https://doi.org/10.1007/s10452-010-9328-6
- Rogozin D.Y., Tarnovsky M.O., Belolipetskii V.M. et al. 2017. Disturbance of meromixis in saline Lake Shira (Siberia, Russia): Possible reasons and ecosystem response // Limnologica. V. 66. P. 12.  
https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.06.004
- Soullignac F., Danis P.-A., Bouffard D. et al. 2018. Using 3D modeling and remote sensing capabilities for a better understanding of spatio-temporal heterogeneities of phytoplankton abundance in large lakes // J. Great Lakes Res. V. 44. № 4. P. 756.  
https://doi.org/10.1016/j.jglr.2018.05.008
- Tolomeyev A.P. 2002. Phytoplankton diet of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) in Lake Shira (Khakassia) // Aquat. Ecol. V. 36. P. 229.
- Tolomeev A.P., Sushchik N.N., Gulati R.D. et al. 2010. Feeding spectra of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) using fatty acid trophic markers in seston food in two salt lakes in South Siberia (Khakassia, Russia) // Aquat. Ecol. V. 44. P. 513.  
https://doi.org/10.1007/s10452-010-9331-y
- Tolomeyev A.P., Zadereev E.S., Degermendzhy A.G. 2006. Fine stratified distribution of *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) in the pelagic zone of the meromictic lake Shira (Khakassia, Russia) // Dokl. Biochem. Biophys. V. 411. P. 346.
- Tolomeyev A.P., Zadereev Ye.S. 2005. An in situ method for the investigation of vertical distributions of zooplankton in lakes: test of a two-compartment enclosure // Aquat. Ecol. V. 39. P. 181.  
https://doi.org/10.1007/s10452-004-5732-0
- Tolomeev A.P., Anishchenko O.V., Kravchuk E.S. et al. 2014. Component elements of the carbon cycle in the Middle and Lower Yenisei River // Cont. Probl. Ecol. V. 7. № 4. P. 489.  
https://doi.org/10.1134/S1995425514040118
- Urmy S.S., Warren J.D. 2019. Seasonal changes in the biomass, distribution, and patchiness of zooplankton and fish in four lakes in the Sierra Nevada, California // Freshwater Biol. V. 64. P. 1692.  
https://doi.org/10.1111/fwb.13362
- Yolgina O.E., Tolomeev A.P., Dubovskaya O.P. 2022. Computer processing and analysis of scanned zooplankton samples: guidelines // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 15 № 1. P. 5. (in Russian).  
https://doi.org/10.17516/1997-1389-0360
- Zadereev Y.S., Tolomeyev A.P. 2007. The vertical distribution of zooplankton in brackish meromictic lake with deep-water chlorophyll maximum // Hydrobiologia. V. 576. P. 69.  
https://doi.org/10.1007/s10750-006-0294-x

Zadereev E.S., Tolomeyev A.P., Drobotov A.V. et al. 2010. The vertical distribution and abundance of *Gammarus lacustris* in the pelagic zone of the meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia, Russia) // Aquat. Ecol. V. 44. P. 531.  
<https://doi.org/10.1007/s10452-010-9329-5>

Zadereev E.S., Drobotov A.V., Lopatina T.S. et al. 2021. Comparison of rapid methods used to determine the

concentration, size structure and species composition of algae // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 14. № 1. P. 5 (in Russian).

<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0338>

Zotina T.A., Tolomeyev A.P., Degermendzhy N.N. 1999. Lake Shira, a Siberian salt lake: ecosystem structure and function. 1. Major physico-chemical and biological features // Int. J. Salt Lake Res. V. 8. P. 211.

## Horizontal Heterogeneities of Functioning of Phyto- and Zooplankton in a Lake With Wind Currents

A. P. Tolomeev<sup>1, 2</sup>, O. P. Dubovskaya<sup>1, 2, \*</sup>, E. S. Kravchuk<sup>1</sup>, O. V. Anishchenko<sup>1</sup>, and A. V. Drobotov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Biophysics, Federal Research Center Krasnoyarsk Science Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia*

<sup>2</sup>*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia*

\*e-mail: [dubovskaya@ibp.krasn.ru](mailto:dubovskaya@ibp.krasn.ru)

A hypothesis about the formation of horizontal heterogeneities of zooplankton and phytoplankton for the lake subjected to regular daily changes in wind currents has been tested. Formation of horizontal heterogeneities is based on a combination of low-amplitude vertical migration of zooplankton and epilimnion wind currents: surface currents, which bring water depleted in zooplankton to the downwind shore (in the direction in which the wind is blowing), and compensatory above-thermocline ones, which bring zooplankton-enriched water to the upwind shore (against the wind). The spatial separation of phytoplankton and zooplankton may result in the weakening of trophic links between these trophic levels. The hypothesis was tested in 2020 in the pelagic zone of Lake Shira (Khakassia, Russia), a brackish meromictic water body with simple bathymetry and a simple food web. The epilimnion horizontal heterogeneities were assessed using a survey across the lake by measuring biological and physical parameters with a submersible fluorimeter probe and a plankton net at 11 stations and recording the dynamics of wind speed and direction. Differences in the values of primary production, plankton destruction, and intensity of phytoplankton grazing by zooplankton near the downwind and upwind shores were estimated using the bottle method in 3 experiments. The experiments confirmed the expected differences in the functioning of the trophic cascade near the northeastern (more often upwind during the day and downwind at night) and south-southwestern (downwind during the day and upwind at night) shores. Namely, the concentration of chlorophyll a, the gross and net primary production of phytoplankton (estimated by bottle and fluorescent methods), and the daily intensity of zooplankton feeding (based on chlorophyll) were higher near the southern coast, while the biomass of net zooplankton and the respiration rate of the plankton community were higher near the northeastern shore, which coincided with the pattern of phyto- and zooplankton distribution over the lake according to the sampling data under similar weather conditions. The hypothesis was confirmed and supplemented by the data on the evening-night vertical migrations of zooplankton.

**Keywords:** spatial heterogeneity, Lake Shira, wind currents, phytoplankton, zooplankton, chlorophyll a, primary production, intensity of ingestion by zooplankton