

УДК 574.583:574.34

В ПОИСКАХ КОМПРОМИССА: ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОН – ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ – РЫБЫ (ПАМЯТИ З. М. ГЛИВИЧА, 21.02.1939–2.06.2024)

© 2024 г. И. Ю. Фенева^{a,*}, Л. В. Полищук^b, В. Р. Алексеев^c, Ю. Ю. Дгебуадзе^{a, b}

^aИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071

Россия

^bКафедра общей экологии и гидробиологии, Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

^cЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 190121 Россия

*e-mail: feniova@mail.ru

Поступила в редакцию 16.07.2024 г.

После доработки 03.08.2024 г.

Принята к публикации 04.08.2024 г.

В обзоре рассматриваются результаты основных работ выдающегося гидробиолога З. М. Гливича и освещаются его взгляды на эволюцию, биологию и экологию водных организмов. Оценен его вклад в развитие гидробиологии по вопросам, связанным с предсказанием исхода конкуренции между видами ветвистоусых ракообразных, с вертикальными и горизонтальными миграциями зоопланктона и рыб, пищевым поведением рыб, взаимоотношениями хищник–жертва, взаимодействиями между смежными трофическими уровнями в экосистемах и проблемами эволюционной экологии. Результаты исследований З. М. Гливича рассматриваются в контексте развития гидробиологии конца XX – начала XXI веков.

Ключевые слова: зоопланктон, ветвистоусые ракообразные, рыбы, кайромоны, миграции, пороговые концентрации пищи, эволюционная экология

DOI: 10.31857/S0044513424090016, **EDN:** tszxcv

2 июня 2024 г. ушел из жизни выдающийся польский гидробиолог, эволюционист, профессор Варшавского университета, действительный член Польской академии наук Збигнев Мачей Гливич.

Цель настоящего обзора – проследить на основе работ З. М. Гливича и других ученых этапы развития основных направлений пресноводной гидробиологии с середины прошлого века до наших дней.

Смена парадигм

З. М. Гливич начал свою карьеру как гидробиолог в середине 1960-х годов, что совпало со значительными изменениями в подходах к изучению водных организмов, сообществ и экосистем. В это время стремительно происходила смена парадигм, обусловленная развитием гидробиологии как науки, занимающейся динамикой водных сообществ. На смену во многом описательного этапа в развитии гидробиологии пришли количественные методы, оценивающие потоки энергии и ее трансформации при переходе с одного трофического уровня на другой в соответствии с представлениями

Р. Линдемана (Lindeman, 1942). Одним из основателей продукционно-энергетического подхода и несомненным лидером в организации этих исследований в континентальных водоемах был советский ученый Г. Г. Винберг (Винберг, 1960; Winberg, 1971), основавший советскую школу изучения потоков энергии в пресных водах в рамках биопродукционного подхода, а его ученики были в авангарде мировых исследований по биоэнергетике водных сообществ континентальных водоемов. А. Ф. Алимов изучал в те годы продукционные возможности зообентоса и впоследствии создал школу продукционной гидробиологии (Алимов, 1989), исследователи которой продолжили разработку идей Г. Г. Винберга в новых гносеологических условиях (Алимов и др., 2013). С именем М. Б. Ивановой связан значительный прогресс в изучении роли зоопланктона в передаче энергии в трофических сетях пресноводных экосистем (Иванова, 1985). В. В. Бульон развивал исследование первичной продукции фитопланктона (Бульон, 1983).

Биопродукционные исследования стали доминирующим направлением в гидробиологии во второй трети XX века. В это время были достигнуты выдающиеся по масштабам результаты количественных оценок потоков энергии в таких крупных водоемах как Байкал и Ладожское озеро. На базе этих оценок были разработаны многоуровневые модели водных экосистем (Silow et al., 1995; Меншуткин и др., 2003); получены экспериментальные оценки скорости роста и потребления пищи у массовых видов гидробионтов, установлены связи рационов с концентрацией пищи у разных представителей трофических пирамид (Винберг, 1968). Однако по мере расширения исследований потоков энергии и вещества все чаще использовались усредненные суточные, сезонные и годовые *P/V* коэффициенты. Для расчета продукции все шире применялся так называемый “физиологический метод”. В его основе лежало использование усредненных показателей связи метаболизма особи с ее массой/размером или калорийностью. Использование этих методов для оценки роли гидробионтов в трансформации энергии и вещества нередко упрощало картину реальных процессов в водоемах, что было оправдано далеко не всегда. Критики, включая З.М. Гливича, не без оснований называли такой подход “механистическим”. Динамические отношения между популяциями, взаимодействия хищник–жертва, а также конкурентные отношения в рамках биопродукционного подхода не учитывались или учитывались слабо. Постепенно стали накапливаться случаи противоречий в оценках энергетического баланса водоемов, появлялись трудно объяснимые значения “отрицательной” продукции, полученные на основе продукционно-энергетических исследований; возникали случаи отсутствия статистически значимой связи в величинах продукции между смежными трофическими уровнями. Для разрешения возникающих противоречий требовались иные подходы и методы исследований. Т. Кун (Kuhn, 1962) в своей монографии отмечал, что появление противоречий в доминирующей парадигме – свидетельство прогресса науки, влекущее за собой смену парадигм. Именно в это время в гидробиологии наступил экспериментальный этап. З.М. Гливич, проведя свои первые исследования с использованием трофо-энергетического подхода (Gliwicz, 1969; Gliwicz, Hillbricht-Ilkowska, 1971; Bottrell et al., 1976), вскоре присоединился к исследованиям В. Ламперта (W. Lampert), посвященным экспериментальной экологии водных организмов.

На рубеже XX и XXI веков работы З.М. Гливича во многом определяли облик современной гидробиологии, основной целью которой стало исследование механизмов динамики водных сообществ и их взаимодействий с окружающей средой. Он прошел путь от простых описательных работ

до исследования каскадных эффектов (биомаанипуляций) в водных сообществах и построения моделей сезонной сукцессии озерного планктона в рамках работы Группы экологии планктона (PEG) (Sommer et al., 1986). Эта группа была организована в семидесятые годы прошлого века профессорами Лимнологического Института (Плен, Германия). Постоянным секретарем группы долгое время была Николь Лэр (Nicole Lair) (Университет Паскаля, Франция). Группа экологии планктона занималась изучением взаимоотношений в планктонных сообществах и была наиболее активна в семидесятые – восьмидесятые годы XX века. З.М. Гливич принимал в ее работе активное участие.

Отличительной чертой З.М. Гливича было умение видеть природные процессы широко. Так, в своей известной книге “Выбор между угрозой голодания и риском стать жертвой хищника. Экология пелагических животных” (“Between hazards of starvation and risks of predation. The ecology of offshore animals” (Gliwicz, 2003)) он поставил почти философский вопрос: что выгоднее для животных – быть съеденным или сохранить себе жизнь ценой энергетических потерь или даже голодания. Ответ был вполне оптимистический – лучше все-таки сохранить жизнь. Тем самым создается особый жанр написания научного текста, в который вплетается интрига.

Пороговая концентрация пищи как мера конкурентной способности

В 1965 г. была опубликована работа Дж. Брукса и С. Додсона (Brooks, Dodson, 1965), в которой была предложена гипотеза “размерной эффективности”. Согласно этой гипотезе, крупные виды ветвистоусых ракообразных – более сильные конкуренты, чем мелкие виды, т.к. крупные виды – более мощные фильтраторы и отфильтровывают более широкий спектр пищевых частиц, чем мелкие виды. Эта гипотеза привлекла внимание зоопланктологов, т.к., несмотря на свою простоту, открывала возможность прогнозировать динамику сообществ ветвистоусых ракообразных. Из нее следовало, что в отсутствие хищников крупные виды зоопланктона будут либо вытеснять мелкие, либо доминировать над ними. Согласно данным поисковой системы Google Scholar, статья Дж. Брукса и С. Додсона цитировалась 4624 раза. Несмотря на то, что это была всего лишь гипотеза, она открывала новый взгляд на динамику ветвистоусых ракообразных – переход к поиску механизмов динамики сообществ.

З.М. Гливич оставался до конца жизни последовательным сторонником этой гипотезы. Совместно с В. Лампертом он провел множество

исследований по оценке конкурентных способностей разных видов ветвистоусых ракообразных. В качестве меры конкурентной способности была выбрана пороговая концентрация пищи (threshold food concentration) R^* — такая концентрация, при которой смертность равна рождаемости и популяция находится в состоянии равновесия. Идея оценивать конкурентную способность по R^* принадлежала Д. Тильману и была подтверждена экспериментально (Tilman, 1981, 1982). Чем ниже R^* , тем вид более сильный конкурент, т.к. может наращивать свою численность при более низких концентрациях пищевого ресурса по сравнению с видом с более высокой R^* . Кратко эту идею можно выразить следующей максимой: у кого порог ниже, тот и победитель в конкурентной борьбе! Д. Тильман успешно подтвердил справедливость оценки конкурентной способности по R^* в экспериментах по конкуренции с диатомовыми водорослями (Tilman, 1981). Позже теория эксплуатационной конкуренции Д. Тильмана была подтверждена в экспериментах с коловратками (Rothhaupt, 1988). Идея пороговых концентраций стала очень популярна после работ Д. Тильмана и К.-О. Ротхаупта. Так, З.М. Гливич предположил, что не только R^* , но и концентрация пищи, при которой индивидуальная скорость роста молоди (g) равна нулю, тоже может быть показателем конкурентной способности (R_g^*). Получение R^* на основе скорости популяционного роста в лабораторных условиях трудоемко и требует больших временных затрат. Поэтому оценки конкурентной способности ветвистоусых ракообразных, которые были получены в работах З.М. Гливича по показателю R_g^* , имели определенные преимущества. Следует отметить, что прямых опытов по проверке того, насколько R_g^* отражает конкурентную способность, не проводили. Предполагалось, что вид, который прекращает соматический рост молоди при более высоких концентрациях пищи, — более слабый конкурент, чем вид, который при таких же концентрациях пищи продолжает индивидуальный рост.

В результате проведения серии экспериментов с восемью видами семейства Daphnidae З.М. Гливич установил, что R_g^* увеличивается с уменьшением размера тела (рис. 1 в публикации Gliwicz, 1990). Это означало возрастание конкурентной способности с увеличением размера тела. Данная работа была опубликована в журнале Nature, одном из самых престижных журналов для биологов. Такой результат окрылил зоопланктологов, поскольку показывал, что динамика водных сообществ подчиняется закономерностям, которые поддаются количественным оценкам.

Однако оказалось, что природа устроена сложнее. Во многих экспериментах по конкуренции

часто выигрывали мелкие виды ветвистоусых ракообразных. Дж. Бенгтсон (Bengtsson, 1987), проанализировав большое количество работ по конкуренции, подсчитал, что гипотеза “размерной эффективности” подтверждалась только в 60% случаев. В этой же работе Дж. Бенгтсон и еще раньше Ю.Э. Романовский и И.Ю. Фенева (Romanovsky, Feniova, 1985) обратили внимание на то, что выигрыш в конкуренции в сообществах ветвистоусых ракообразных зависит от уровня воспроизводства пищи (в лабораторных условиях — это количество подаваемой пищи в эксперименте). Оказалось, что при высоком уровне подаваемой в опыт пищи побеждал крупный вид, а при низком — мелкий вид. Причиной этому была более сложная возрастная структура ракообразных, чем у животных в экспериментах Д. Тильмана и К.-О. Ротхаупта, в которых использовались виды без значительных различий между особями разного возраста (водоросли и коловратки).

З.М. Гливич провел целую серию работ с целью объяснения различий, наблюдаемых в исходе конкурентной борьбы между мелкими и крупными видами ветвистоусых ракообразных. В одной из работ он предположил, что для предсказания исхода конкуренции, кроме R_g^* , требуется учет и других факторов, например, устойчивости к голоданию (Gliwicz, 1991). Он показал, что устойчивость к голоданию видоспецифична и зависит от количества запасов, доставшихся от матери. Он предположил, что мелкие виды могут быть более устойчивы к голоданию, чем крупные виды, если им достается относительно больше запасов от матери. З.М. Гливич явно не отмечал, но косвенно из его работы следовало, что для предсказания исхода конкуренции лучше определять R^* , а не R_g^* , т.е. учитывать помимо соматического роста еще смертность и репродуктивный потенциал ракообразных. Однако трудоемкость такой оценки вынуждала исследователей определять конкурентную способность по R_g^* и в дальнейшем.

В качестве одной из причин, по которой мелкие виды ветвистоусых ракообразных могут получать преимущества при конкуренции с крупными видами, З.М. Гливич называл разные фильтрационные возможности мелких и крупных видов по отношению к нитчатым цианобактериям. Так, в его работе с В. Лампертом (Gliwicz, Lampert, 1990) в экспериментах с зеленой водорослью *Scenedesmus acutus* согласно значениям R_g^* самая высокая конкурентная способность была у *Daphnia pulicaria* Forbes 1893 (самый крупный вид), промежуточная по значениям конкурентная способность была у *Daphnia hyalina* Leydig 1860 (средний по размерам вид) и наименьшая — у *Daphnia cucullata* Sars 1862 (самый мелкий вид). Однако в варианте с нитчатыми

цианобактериями *Cylindrospermopsis raciborskii* конкурентная способность менялась в обратном порядке, так что наиболее сильным конкурентом оказывался самый мелкий вид. З.М. Гливич объяснил преобладание мелкой *D. cucullata* в эвтрофных водах более сильным снижением конкурентной способности у крупных видов относительно мелких в присутствии нитчатых цианобактерий.

Недавно ученики З.М. Гливича провели эксперименты на базе кафедры гидробиологии Варшавского университета, которые показали, что как R_g^* , так и R^* зависят еще от качества пищи, выражаемого в содержании фосфора или полиненасыщенных жирных кислот. Было показано, что исход конкуренции может меняться на диаметрально противоположный при лимитировании ракообразных фосфором или полиненасыщенными жирными кислотами (в настоящее время эти работы находятся в печати). Для предсказания исхода конкуренции использовались значения пороговых концентраций пищи. Огромная заслуга З.М. Гливича состоит в том, что он привлек внимание к показателю R_g^* , определение которого является сравнительно нетрудоемким способом предсказания исхода конкуренции. Тем не менее зависимость между пороговой концентрацией пищи R^* , при которой скорость роста численности становится равной нулю, и пороговой концентрацией пищи R_g^* , при которой рост молоди прекращается, до сих пор не установлена.

“Быть или не быть”

Именно такой вопрос поставил З.М. Гливич по отношению к ветвистоусым ракообразным, жизнь которых в озерах полна опасностей и рисков. Он пытался оценить относительную роль хищничества и конкуренции в природе. Привлекательной чертой З.М. Гливича было сочетание взгляда ученого и романтического отношения к своим объектам. Поэтому некоторые из его работ представляют захватывающую историю жизни планктонных ракообразных, которым приходится преодолевать разные трудности, чтобы избежать множество опасностей. В своей книге З.М. Гливич (Gliwicz, 2003) описывает жизнь планктонных ракообразных как поиск компромиссов между сытой жизнью и безопасностью. Отдать “обед” в обмен за “жизнь” — одно из ключевых представлений З.М. Гливича о стратегиях выживания планктонных ракообразных в природе (Gliwicz, 2002). По мнению З.М. Гливича, выработка оптимальных стратегий выживания происходит, скорее, в ходе “эволюционной пьесы”, чем на “экологической сцене”.

Позиция З.М. Гливича состояла в том, что живому организму за все надо платить. Для того чтобы не стать жертвой хищника, ракообразные

не могут расплатиться твердой валютой, т.к. не имеют счета в банке. Поэтому они должны платить энергозатратами в результате изменения поведения, модификации стратегий жизненных циклов, выработки морфологических средств защиты от хищников в виде шлема на голове или хвостовой иглы. Последний способ защиты действенен в основном против нападения беспозвоночных хищников. Поскольку стоимость снижения рисков велика, З.М. Гливич считал, что в природе действует не принцип максимизации, а принцип оптимизации (Gliwicz, 2003). Один из разделов книги З.М. Гливича (Gliwicz, 2003) называется “Нескончаемый поиск компромиссов”, что указывает на бесконечность пути к совершенству.

З.М. Гливич рассматривал механизмы защиты от хищника как способы увеличить выживаемость, которые были выработаны в процессе эволюции. Он рассматривал малый размер тела зоопланктона как защиту от хищников (Gliwicz, Maszczyk, 2007). По его мнению, малый размер представляет собой своего рода “убежище” от хищников, поскольку рыбы селективно выедают крупные виды (Ivlev, 1961). Этому же мнению придерживались многие исследователи, однако З.М. Гливич сделал шаг вперед в этом направлении. Он провел эксперименты с двумя видами дафний в градиенте концентраций пищи, показав, что голодные дафнии не реагировали на присутствие кайромонов рыб (реальные рыбы не участвовали в эксперименте), тогда как при высоких концентрациях пищи дафнии значительно снижали скорость роста в присутствии кайромонов (Gliwicz, Maszczyk, 2007). Таким образом, дафнии реагировали на риск быть съеденными в зависимости от сытости. Голодное животное склонно к большему риску и готово рисковать, чтобы получить дополнительные калории для воспроизводства своего потомства. Он также отмечал, что в природе могут быть чрезвычайно тонкие настройки в реакциях дафний на присутствие рыб. Например, *D. pulicaria* слабее реагировала на кайромоны, чем *D. hyalina* × *galeata*, поскольку первый вид редко встречается в местах, где обитают рыбы, и такой механизм не был выработан в процессе эволюции этого вида. З.М. Гливич рассматривал дафний как модельный объект для экспериментов, и во многих работах проводил аналогии с другими таксонами, вплоть до млекопитающих.

В качестве продолжения исследований по влиянию кайромонов на дафний З.М. Гливич (Gliwicz et al., 2012) провел эксперименты с целью определить, меняется ли влияние кайромонов рыб на демографические параметры в зависимости от плотности популяции ракообразных. Известно, что при высокой плотности дафний происходит снижение скорости их популяционного роста

(Boersma, 1999; Lürling et al., 2003). Это адаптивная реакция дафний проявляется перед неизбежным снижением численности, что сокращает потери от смертности. Оказалось, что эффект одинакового количества кайромонов усиливался при повышении плотности дафний: сильнее замедлялся их рост и увеличивалась глубина погружения дафний при вертикальных миграциях (избегание). Это означало, что при повышении плотности жертвы траты на защиту от хищника возрастали. Из этого следовало, что поскольку при высокой плотности риск пострадать от хищника более высок, то требуется затрачивать больше энергии на защиту. При низкой плотности популяции, которая сама по себе рассматривается как защита от хищника, такие сигналы как кайромоны могут даже игнорироваться. Поэтому при низких плотностях дафний появляется возможность больше энергии вкладывать в рост и репродукцию.

Вертикальные миграции в аспекте эволюционной экологии

Миграции – это эволюционно наиболее “естественный” способ избегания хищника, по мнению З.М. Гливича. Вертикальные миграции были одной из центральных тем его работ. История исследований этого явления насчитывает не менее двухсот лет. Известный французский зоолог Ж. Кювье еще в начале XIX века впервые описал суточные вертикальные миграции у дафний и указал на их связь с восходом и закатом солнца, посчитав избегание солнечного света главной причиной таких перемещений (Cuvier, 1817). Во второй половине XIX века основатель лимнологии Ф. Форель и знаменитый эволюционный биолог А. Вейсман указали на иные возможные причины вертикальных миграций: Ф. Форель (Forel, 1877) предполагал, что планктонные организмы уходят днем на глубину, чтобы избежать выноса на берег за счет ветрового перемешивания (такое объяснение было в русле научных интересов Ф. Фореля, поскольку он много занимался движением водных масс в озерах и, в частности, впервые научно описал сейши – стоячие волны, возникающие в замкнутых или частично замкнутых водоемах), в то время как А. Вейсман (Weissmann, 1877) считал, что вертикальные миграции, помимо ухода от яркого света, обеспечивают более эффективное использование пищевых ресурсов.

В монографии известного советского исследователя Байкала профессора М.М. Кожова еще в сороковые годы (Кожов, 1947) был подробно описан механизм избегания зоопланктерами в дневное время зон, где использующие зрение хищники, прежде всего рыбы-планктофаги, могли бы их обнаружить. Благодаря известному американскому

лимнологу Дж. Хатчинсону, который высоко ценил работы русских гидробиологов, книга М.М. Кожова о Байкале была переведена на английский язык (Kozhov, 1963). Она широко цитировалась Дж. Хатчинсоном, в том числе в его обзоре по суточным вертикальным миграциям (Hutchinson, 1967). Однако, не будучи подкреплена наблюдениями на других водоемах или экспериментально, эта идея не получила широкого признания, и только после проведения многочисленных полевых и лабораторных исследований, в которых активно участвовал З.М. Гливич, механизм, предложенный М.М. Кожовым для объяснения вертикальных миграций, был принят научной общественностью.

З.М. Гливич рассматривал вертикальные миграции как средство, выработанное в процессе эволюции для защиты от хищников. Здесь мы рассмотрим только некоторые из его работ на эту тему. Известно, что представители планктонных ракообразных в одних озерах совершают, а в других не совершают суточные вертикальные миграции. Характер этих миграций там, где они происходят, как правило, однотипен: ночью зоопланктеры поднимаются к поверхности, а с рассветом погружаются в более глубокие слои воды. У поверхности они кормятся, так как в поверхностном слое в силу его более высокой освещенности фитопланктон, которым питается зоопланктон, как правило, более обилен. Тем не менее с рассветом рачки покидают свои кормовые угодья, причем на погружение затрачивается энергия (рачки активно двигаются). Для того чтобы в ходе эволюции выработать такой тип поведения (зачем пускаться в бега из мест, где полно корма?), нужны веские причины. Наиболее естественным механизмом, объясняющим возникновение вертикальных миграций зоопланктона, представляется избегание хищников. Дело в том, что рыбы-планктофаги – визуальные охотники и ночью не столь эффективны в поиске жертв. Однако это лишь правдоподобная гипотеза по принципу “а что же еще?”. Для ее подтверждения или опровержения необходимы эксперименты или сравнительные данные полевых исследований.

Данные с использованием сравнительного анализа были собраны и представлены З.М. Гливичем (Gliwicz, 1986). В этой работе, помимо ее ценности для решения конкретной планктонологической проблемы, продемонстрированы возможности сравнительного метода в экологии. Как говорил, применительно к сравнительной анатомии, В.Н. Беклемишев (1964, с. 7), “будь у древних сравнительно-анатомическая точка зрения, они не могли бы вообразить драконов с крыльями на спине или змееногих гигантов”. З.М. Гливич с успехом применил этот метод в сравнительно-экологическом контексте. Изучая вертикальные

миграции веслоногого рачка *Cyclops abyssorum* Sars 1863 в горных озерах в Татрах, он обнаружил, что суточные вертикальные миграции наблюдаются только в озерах с рыбами, тогда как в озерах без рыб их нет. Этот результат выглядит интересным сам по себе, хотя всегда можно сказать, что озера как природные объекты различаются во многих отношениях, и, возможно, наличие или отсутствие вертикальных миграций связано не только с рыбами, но и с действием других, скрытых от нас факторов. Имея это в виду, З.М. Гливич сделал следующий шаг. Он обратил внимание, что озера, населенные рыбами, можно разбить на две группы: в некоторые озера рыбы были интродуцированы недавно, в последние десятилетия, а про другие известно, что в них рыбное население существовало в течение сотен и даже тысяч лет. Оказалось, что в первой группе озер миграции имели меньший, а во второй — больший размах. Таким образом, в согласии с принципами сравнительного подхода был построен ряд: озера без рыб — озера с рыбным населением, воздействующим на зоопланктон в течение относительно короткого отрезка времени, — озера с рыбным населением, взаимодействующим с зоопланктоном в течение гораздо более длительного времени. Этот сравнительный ряд стал весьма убедительным свидетельством роли рыб как фактора возникновения вертикальных миграций у зоопланктона.

Эту работу З.М. Гливича (Gliwicz, 1986) авторы статьи, опубликованной в журнале *Nature* (Huntingford, Metcalfe, 1986), поставили в один ряд с классическими исследованиями, выявившими роль хищников как фактора отбора при возникновении индустриального меланизма: рыбы-планктофаги запускают механизм вертикальных миграций в зоопланктоне точно так же, как насекомоядные птицы вызвали распространение темной формы у березовой пяденицы. В XIX веке в промышленных районах Англии из-за загрязнения воздуха стволы берез почернели и вдобавок лишились лишайников, придававших стволам светло-серый оттенок (лишайники, как известно, являются биоиндикаторами загрязнения воздуха). В этих условиях среди светлых или, точнее, бело-серых, с темными пятнами пядениц получила распространение сплошь темная форма, так как птицы избирательно склевывали именно представителей светлой формы, хорошо заметных на почерневших стволах (Krebs, 2014).

Однако причины вертикальных миграций планктонных ракообразных, по-видимому, сложнее, чем факторы индустриального меланизма у бабочек. В рассмотренной выше работе З.М. Гливич (Gliwicz, 1986), ссылаясь на данные своих учеников и коллег Петра Давидовича (Piotr Dawidowicz)

и Иоанны Пьяновской (Joanna Pijanowska), отметил, что даже при наличии рыб вертикальные миграции не должны происходить в водоемах, где нет вертикального градиента концентрации пищи (см. Pijanowska, Dawidowicz, 1987). Действительно, если пища равномерно распределена в столбе воды, отбор не будет способствовать вертикальным миграциям, поскольку при этом энергия рачками не приобретается (пищи наверху не больше, чем в глубине), а только расходуется (движение требует энергетических трат). С другой стороны, в силу сказанного выше миграций не должно быть и в озерах, где нет рыб. Эти условия подробно обсуждались в работе З.М. Гливича и И. Пьяновской (Gliwicz, Pijanowska, 1988). Для облегчения восприятия логическое пространство возможностей, порождающих вертикальные миграции зоопланктона, можно представить в виде простой схемы (рис. 1).

З.М. Гливич и И. Пьяновска в указанной работе проанализировали данные по вертикальным миграциям зоопланктона в двух группах водоемов: озера, находящиеся в польских Татрах, и Мазурские озера. Материал по озерам Татр был использован и в предыдущей работе З.М. Гливича (Gliwicz, 1986). Для того, чтобы выделить “играющие” конформации (и для удобства чтения), мы повторим основные характеристики озер Татр в интересующем нас ключе. В озерах Татр в центре внимания был *C. abyssorum*, тогда как в Мазурских — *D. hyalina*. Циклопы и дафнии были представлены как мигрирующими (в одних озерах данной группы), так и немигрирующими (в других озерах данной группы) популяциями. Озера в Татрах различались присутствием или отсутствием рыб, а вертикальное распределение пищи для зоопланктеров в них было сходным и неравномерным. Наоборот, в Мазурских озерах рыбы присутствовали всегда, зато вертикальное распределение пищи в них было различным — в одних озерах менее, а в других более равномерным. Важно, что в случаях, когда распределение пищи было неравномерным, в эпилимнионе пищи всегда было больше, чем в гиполимнионе (необходимое условие для подъема наверх в поисках лучших условий питания). Сравнительный анализ показал, что в первой группе озер заметная миграция имела место только при наличии рыб (Gliwicz, 1986, см. выше), а во второй группе озер — только при наличии выраженного вертикального градиента концентрации пищи. Эти данные подтверждают представление о хищниках и пище как совместно действующих факторах вертикальных миграций зоопланктона; стоит, однако, заметить, что в каждом данном водоеме действовал только один фактор — либо хищники, либо пища.

		Рыбы-планктофаги	
		есть	нет
Вертикальный градиент концентрации пищи	есть	Вертикальные миграции возможны	Предпосылки для вертикальных миграций отсутствуют
	нет	Предпосылки для вертикальных миграций отсутствуют	Предпосылки для вертикальных миграций отсутствуют

Рис. 1. Схематическое представление основных факторов, необходимых для вертикальных миграций зоопланктона (по работам З.М. Гливица, его учеников и коллег; ссылки даны в тексте). Эта базовая схема не отражает некоторых дополнительных факторов вертикальных миграций. Дополнительный фактор (1): рыбы-планктофаги должны более эффективно охотиться днем и менее эффективно – ночью. Первое необходимое условие для реализации этого фактора – низкий уровень освещенности ночью. Если ночью недостаточно темно, рыбы-планктофаги, будучи визуальными хищниками, продолжают эффективно охотиться в ночное время суток; такие условия могут сложиться при обычном световом дне во время полнолуния или во время круглосуточного полярного дня в высоких широтах. Второе необходимое условие для реализации дополнительного фактора (1) – отсутствие хищников верхнего по отношению к рыбам-планктофагам трофического уровня, действующих в поверхностных слоях в дневное время. Если такие хищники есть и они достаточно эффективны, рыбы-планктофаги могут покидать верхний слой воды в дневное время, уходя либо на глубину, либо в прибрежье. Дополнительный фактор вертикальных миграций (2): вертикальный градиент концентрации пищи должен быть определенного знака – концентрация должна убывать от поверхностных к более глубоким слоям. Условия, препятствующие реализации дополнительных факторов (1) и (2), одновременно препятствуют вертикальным миграциям зоопланктона. Дальнейшие пояснения – в тексте.

В рассмотренной работе (Gliwicz, Pijanowska, 1988) вновь был с успехом использован сравнительный метод, который, как показали З.М. Гливич и его коллеги, является весьма плодотворным при изучении вертикальных миграций. Сравнительный метод является крупномасштабным по своей природе, поскольку в отношении вертикальных миграций сравниваются целые водоемы. Адекватной альтернативой сравнительному подходу могли бы быть крупномасштабные эксперименты, в которых в качестве объекта выступает целое озеро или его выделенная часть или же сравнимая по объему созданная в лаборатории водная масса. Отвечая на вопрос, заданный после доклада по материалам этой работы (материалы были доложены на симпозиуме по поведению зоопланктона, состоявшемся в апреле 1987 г. в г. Саванна, Джорджия, США; вопрос и ответ опубликованы в конце статьи З.М. Гливица и И. Пьяновской (Gliwicz, Pijanowska, 1988)), З.М. Гливич упомянул “планктонные башни Винфрида Ламперта” (Winfried Lampert’s plankton towers). Речь идет о новаторских попытках изучать вертикальные миграции зоопланктона в крупномасштабных экспериментах, предпринятых в Институте лимнологии Общества Макса Планка в ФРГ под руководством В. Ламперта. В здании института были установлены две полые стальные

колонны высотой 11.2 м и диаметром 86 см каждая, которые заполнялись водой из близлежащего озера. Для изучения вертикальных миграций в колоннах требовалось создать вертикальные градиенты экологических факторов – освещенности, температуры, концентрации фитопланктона и рыб. Для абиотических факторов эта задача была технически простой, для биотических факторов, и в особенности для рыб, – очень сложной (подробнее см: Lampert, Loose, 1992). Развитие экспериментальной экологии в части изучения вертикальных миграций пошло по другому пути – проведения мелкомасштабных экспериментов, в которых вместо рыб используются их кайромоны – химические вещества, выделяемые рыбами и играющие сигнальную роль для зоопланктона. В творческом наследии З.М. Гливица, посвященном вертикальным миграциям, имеются работы, выполненные при использовании и этого подхода (например, Gliwicz et al., 2006). Однако в таких экспериментах без рыб невозможно воспроизвести их эффект как прямых потребителей зоопланктона – разный в зависимости от освещенности и глубины. Изучение вертикальных миграций в крупномасштабных экспериментах до сих пор остается трудной задачей.

Наряду с главными факторами вертикальных миграций – зрительно ориентирующимися

хищниками и вертикальным градиентом концентрации пищи определенного знака (таким, что вверху пищи много, а внизу мало, рис. 1) — З. М. Гливич учитывал и другие потенциально действующие факторы, которые могли модифицировать или даже вовсе устранить эффект хищников. В этой связи большой интерес представляет работа о влиянии на зоопланктон лунных циклов (Gliwicz, 1986a). Для того чтобы описанный выше механизм вертикальных миграций заработал, ночью должно быть темно. Если, с точки зрения хищника, ночью светло, то риск гибели от зрительно ориентирующихся хищников не зависит или не слишком зависит от времени суток, и энергозатратные суточные вертикальные миграции теряют смысл. В этом случае зоопланктон должен находиться в малокормных слоях на глубине круглые сутки, не поднимаясь к поверхности, или, наоборот, пребывать в верхних, богатых пищей слоях круглые сутки, компенсируя высокую смертность высокой рождаемостью. З. М. Гливич предположил, что в лунные ночи света может быть достаточно, чтобы эффективность охоты рыб оставалась высокой. Этот эффект должен быть особенно выражен в тропических широтах, где небо, как правило, безоблачно в любое время суток. В 1982–1983 гг. З. М. Гливич работал в Мозамбике и смог проверить это предположение (Gliwicz, 1986a). Оказалось, что в водохранилище на р. Замбези в периоды вблизи полнолуния, когда освещенность, создаваемая Луной, близка к максимальной или максимальная, зоопланктон испытывал повышенный уровень смертности, связанной с рыбами, а в периоды вокруг новолуния, когда освещенность, вызванная Луной, находилась в области минимальных значений, зоопланктон, напротив, испытывал экспоненциальный подъем численности, причем именно за счет низкой смертности (а не за счет высокой рождаемости). Эти наблюдения показали, что пресс рыб на зоопланктон в природных условиях зависит от лунного света. А раз так, то лунный свет может быть дополнительным, модифицирующим фактором вертикальных миграций. Эта идея присутствует в цитируемой работе (Gliwicz, 1986a, с. 897), хотя, насколько можно судить по приведенным данным, отчетливых изменений в характере вертикальных миграций в зависимости от фазы Луны обнаружить не удалось. Возможно, это связано с тем, что танганьикская сардина (*Limnothrissa miodon* (Boulenger 1906)), основной планктофаг в этом водоеме, сама совершала вертикальные миграции (фактор, не учитываемый стандартной моделью вертикальных миграций зоопланктона, рис. 1), а может быть — с тем, что отбор в этом случае оказался недостаточно сильным, поскольку имел не направленный, а флуктуирующий характер. Тем не менее сама эта идея З. М. Гливича, пусть и не вполне доказанная в его

работе, представляется необычайно красивой. И самое замечательное состоит в том, что эта красивая идея, исходно не имевшая надежного обоснования, находит подтверждение в недавних работах (Last et al., 2016).

Другой аспект влияния световых условий на вертикальные миграции — продолжительность темного времени суток. В уже цитированной работе З. М. Гливич и И. Пьяновска (Gliwicz, Pijanowska, 1988) отметили, что вертикальные миграции зоопланктона обычны в водоемах тропических широт и не столь распространены в водоемах умеренных широт, и связали это явление с длиной дня: в летнее время в тропиках ночи длиннее, чем в умеренных широтах. Если ночь коротка, энергетический выигрыш, обусловленный неизбежно непродолжительным пребыванием в верхних слоях с высокой концентрацией пищи, может не покрывать энергетических трат, связанных с подъемом вверх. Отсюда следует, что в водоемах, расположенных в высоких широтах, вблизи Полярного круга или за ним, в условиях круглосуточного полярного дня вертикальные миграции зоопланктона не должны происходить вовсе. Замечание, высказанное в работе З. М. Гливича и И. Пьяновской в общем-то мимоходом, представляет, на наш взгляд, гипотезу, заслуживающую дальнейшего рассмотрения. Некоторые подтверждения этой гипотезы можно найти в литературе (Bogorov, 1946; Blachowiak-Samoluk et al., 2006). Здесь, однако, необходима осторожность, поскольку для проверки этой гипотезы представляют интерес только ситуации, когда все главные условия существования вертикальных миграций выполнены (см. рис. 1), и нет иных причин, кроме полярного дня, которые могут объяснить отсутствие вертикальных миграций.

З. М. Гливич полагал, что эффект избегания хищников как причина миграционного поведения характерен также для рыб. З. М. Гливич и А. Яхнер (Gliwicz, Jachner, 1992) обнаружили, что в одном из озер (оз. Рос (Ros) на северо-востоке Польши из группы Мазурских озер) из года в год суточные миграции молоди рыб следуют определенному сценарию: европейская корюшка (*Osmerus eperlanus* (Linnaeus 1758)) мигрирует вертикально, поднимаясь к поверхности в сумерках и опускаясь глубже 10 м на рассвете, а речной окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus 1758) и плотва (*Rutilus rutilus* (Linnaeus 1758)) мигрируют горизонтально, из прибрежья в открытую воду в сумерках и в обратном направлении на рассвете. Оба типа миграции приводят к тому, что рыбы в пелагиали питаются преимущественно ночью, а днем укрываются либо на глубине, либо среди прибрежных макрофитов. Без привлечения дополнительных факторов такой характер миграций и сопряженного с ними питания

выглядит явно неадаптивным у визуально ориентирующихся хищников. Авторы предположили, что этот фактор — пресс рыбоядных птиц, в частности озерных чаек (*Larus ridibundus* (Linnaeus 1766)), которые во множестве обитают на этом озере и питаются в основном в светлое время суток. Таким образом, избегание хищников оказывается универсальной причиной миграционного поведения — не только для зоопланктона, но и для рыб.

В оз. Рос, на котором была выполнена рассмотренная выше работа З. М. Гливича и А. Яхнер, было установлено, что вертикальные миграции планктонных ракообразных отсутствуют (Gliwicz, Pijanowska, 1988, см. рис. 1; Gliwicz, Jachner, 1992; Gliwicz, Rykowska, 1992). Этот факт согласуется с объяснением вертикальных миграций, основанным на избегании визуально охотящихся хищников: если днем наверху нет планктофагов (они уходят под действием собственных хищников), значит, нет и причин для вертикальных миграций. При этом не все виды зоопланктона постоянно присутствовали в верхних слоях воды, как можно было бы ожидать, исходя из того, что верхние слои более богаты пищей. Из четырех видов дафний только два вида постоянно находились в верхних слоях, тогда как два других обитали на глубине (Gliwicz, Rykowska, 1992). Это можно объяснить вмешательством дополнительных факторов — конкуренцией за пищу в верхних слоях воды, в результате которой менее успешные конкуренты вытесняются в менее богатые пищей глубокие слои. Фактор конкуренции за пищу, как и фактор хищников, действующих против рыб-планктофагов (см. выше), не противоречит базовой схеме вертикальных миграций, а дополняет ее. Отсутствие предпосылок для миграций одновременно с их фактическим отсутствием в водоеме подтверждает базовый механизм вертикальных миграций зоопланктона (рис. 1), в разработке и обосновании которого З. М. Гливич, его ученики и коллеги сыграли выдающуюся роль.

Роль хищника и жертвы в экосистеме: возможны ли успешные биоманипуляции?

Под каскадным эффектом, или биоманипуляцией понимают явление, при котором изменение численности и биомассы организмов верхних (“top-down effect”) или нижних (“bottom-up effect”) звеньев пищевой пирамиды приводит к изменению структуры и функции всей экосистемы. В более узком смысле под биоманипуляцией понимают только воздействие со стороны верхних трофических уровней. Это явление впервые описал чехословацкий гидробиолог Я. Хрбачек (Hrbáček et al., 1961; Hrbáček, 1962). При биоманипуляции с “top-down” эффектом для водных экосистем ожидалось снижение численности рыб-планктофагов, а вслед

за ними и фитопланктонных организмов за счет роста численности зоопланктона. Таким образом стремились ликвидировать “цветение воды”, что особенно важно для питьевых водоемов.

Для того чтобы разобраться, может ли быть успешной биоманипуляция, З. М. Гливич проанализировал роль хищничества относительно роли эксплуатационной конкуренции. В водных экосистемах действует два мощных биотических фактора — конкуренция и хищничество. Но какой из них доминирующий, долгое время было неясно. На основании большого количества накопленных данных, применив сравнительный подход, З. М. Гливич, опираясь на собственные работы и работы коллег, пришел к выводу, что структура сообществ в значительно большей степени зависит от верхних трофических уровней, чем от нижних (Gliwicz, 2005). На примере 14 озер, различающихся своим трофическим статусом в диапазоне концентрации хлорофилла от 0.2 до 4.2 мкг×л⁻¹, З. М. Гливич продемонстрировал, что в течение вегетационного периода плотность мелкой *D. cucullata* не различалась между озерами, несмотря на большую разницу в концентрации фитопланктона. То же самое оказалось верным для крупной *D. hyalina* (при этом ее плотность систематически была ниже, чем у *D. cucullata*). По-видимому, именно воздействие со стороны рыб-планктофагов определяло постоянство обилия зоопланктона. Во всех озерах доминирующим видом среди планктоноядных рыб была плотва *R. rutilus*. Другой пример — это удивительная стабильность плотности 10 разных видов ветвистоусых ракообразных с мая по сентябрь в трех озерах Польши, несмотря на сильные колебания в обилии фитопланктона (Gliwicz et al., 2000). Видоспецифическая плотность дафний и постоянство соотношения между крупными и мелкими видами достигалась за счет избирательного выедания разных видов дафний планктоноядными рыбами. Плотность мелких видов была выше, чем плотность крупных видов.

Планктоноядные рыбы способны переключаться с одной жертвы на другую в зависимости от того, какая потенциальная жертва будет более выгодна и с точки зрения размеров, и с точки зрения плотности, обеспечивая сосуществование разных видов жертв и сохраняя постоянство соотношения между ними (Gliwicz et al., 2004). Поддержанию стабильной численности ракообразных способствовала еще компенсация за счет рождаемости (“birth-rate-compensation hypothesis”), которая увеличивалась в присутствии хищника благодаря более раннему достижению половой зрелости. Ранее З. М. Гливич и М. Боавида (Gliwicz, Boavida, 1996) показали, что в присутствии рыб размер тела рачков при достижении половой зрелости может

быть в 2 раза меньше, чем при их отсутствии, что вызвано влиянием кайромонов. При отсутствии рыб самый сильный конкурент монополизирует ресурс и вытесняет более слабых конкурентов (Gliwicz et al., 2001a). На основании собранных данных З.М. Гливич пришел к выводу, что воздействие “снизу” со стороны пищи (“bottom-up effect”) не приведет к существенным изменениям в структуре водных сообществ. Действительно, снижение фосфорной нагрузки в оз. Собигард (Jeppesen et al., 1999) не привело к увеличению прозрачности воды. В обзоре М.И. Гладышева (2001) собрано множество таких примеров.

Но и по поводу успешности собственно биоманипуляций (воздействий “сверху”, “top-down effect”) З.М. Гливич также выражал сомнение. Такие воздействия достигаются повышением численности ихтиофагов (хищных рыб) (Hrbáček et al., 1961; Hrbáček, 1962), которые в результате каскадного эффекта снижают численность планктоноядных рыб, увеличивая тем самым пресс зоопланктона на фитопланктон, а это, как ожидалось, должно было привести к увеличению прозрачности воды. Однако З.М. Гливич придерживался той точки зрения, что жизнь – дорогая штука, а смерть – некомпенсируемая утрата. Потенциальные жертвы выработали в процессе эволюции много защитных механизмов, чтобы сохранить жизнь. З.М. Гливич приводит в своей работе (Gliwicz, 2005) множество причин, но главные из них две. Первая группа механизмов касается снижения смертности от хищников. На индивидуальном уровне это может быть выработка морфологических средств защиты, например, хвостовой иглы или головного шлема у дафний, на видовом (популяционном) уровне – изменение видовой структуры сообщества, например, развитие малозаметных мелких видов. З.М. Гливич подчеркивал, что это относится не только к зоопланктону. У рыб в ответ на присутствие их собственных врагов, хищных рыб, могут развиваться шипы, а у фитопланктона происходит переход к видам, устойчивым к выеданию, например, к нитчатым водорослям. Вторая группа механизмов защиты от хищников связана с рождаемостью жертв. Хищник снижает биомассу жертв, однако никак не влияет на их продукцию, которая, как правило, возрастает при снижении плотности жертв, таким образом компенсируя потери от хищничества. Поэтому манипуляции “сверху” (“top-down effect”) с целью улучшить качество воды редко приводили к желаемым результатам. Например, по данным анализа 44 экспериментов, проведенных в 1961–1989 гг., уменьшение численности рыб-планктофагов только в 20% случаев приводило к уменьшению биомассы водорослей (De Melo et al., 1992). Этот и другие примеры каскадного эффекта в водоемах можно найти в обзоре

М.И. Гладышева (2001). З.М. Гливич провел подробный анализ, почему контроль “сверху” не может быть успешным, уделяя основное внимание взаимоотношениям хищник–жертва. М.И. Гладышев (2001) проанализировал и другие факторы, влияющие на успех биоманипуляций, включая качество пищи зоопланктона, влияние хищного зоопланктона на рачков-фильтраторов, влияние макрочлеников, придонных рыб, водоплавающих птиц и др. Более поздние обзоры работ, посвященных улучшению качества воды биологическими методами, также не давали однозначного ответа на вопрос об эффективности биоманипуляций (Jeppesen et al., 2012). Из этого следует, что проведение биоманипуляций далеко не всегда бывает успешным.

Пищевое поведение рыб

Хотя зоопланктон был главным объектом исследований З.М. Гливича, планктоноядные хищники, в основном рыбы, также находились в фокусе его внимания. Очевидно, что выбор между возможностью быть съеденным или остаться голодным также касается и рыб. З.М. Гливич с соавторами (Gliwicz et al., 2001) провел оригинальные эксперименты с плотвой, где в одном из вариантов были рыбы, встревоженные от добавления сигнальных веществ, свидетельствующих об опасности, а в другом были рыбы без добавления сигнальных веществ (контроль). Эти сигнальные вещества выделяются поврежденной кожей убитой особи плотвы. Оказалось, что напуганная плотва значительно сокращала, но не прекращала совсем, потребление пищи по сравнению с контролем. В эксперименте З.М. Гливича с соавторами встревоженные рыбы чаще уходили на большую глубину вслед за мигрирующими дафниями, чем в контроле. Это свидетельствует о том, что рыбы часть своей энергии направляют на защиту от рыбацких хищников. Кроме того, проанализировав литературу, З.М. Гливич пришел к выводу, что голодные рыбы в природе незначительно меняют или вообще не меняют скорость потребления жертв, даже если они подвергаются опасности. Напротив, сытые рыбы в большей степени реагируют на присутствие хищников. Та же логика поведения наблюдалась у дафний (Gliwicz, Maszczyk, 2007). Таким образом, выбор между “обедом и безопасностью” не однозначен и зависит от степени сытости животного. Видимо, существует целая сигнальная система, которая помогает животному принять правильное решение.

З.М. Гливич провел еще ряд экспериментов по изучению выбора пищевых стратегий планктоноядными рыбами при угрозе нападения на них хищников, присутствие которых имитировалось наличием сигнальных химических веществ. Например, он и его коллеги определяли интервалы

между атаками рыб на жертву в зависимости от присутствия или отсутствия рыбоядного хищника с целью выяснить, что выгоднее для рыб с точки зрения питания – стайное или одиночное поведение (Bartosiewicz, Gliwicz, 2011). Результаты были неоднозначны. Оказалось, что имеет значение размер стаи: с одной стороны, рыбам проще защищаться от хищника в стае, а с другой – между ними возникает конкуренция. На этом примере видно, как мастерски З.М. Гливич умел поставить и интерпретировать эксперимент и тем самым найти ответы на сложные вопросы, касающиеся выбора рыбами оптимальной стратегии. Поскольку ответные реакции рыб зависят от множества факторов (например, не только от обонятельных реакций, но и от визуальных – вид ихтиофага), выбор оптимальной стратегии требует сложных поведенческих реакций, на исследование которых были направлены работы З.М. Гливича последних лет.

З.М. Гливич все накопленные данные пытался довести до логической схемы и неоднократно применял для анализа математические модели (Gliwicz et al., 2010, 2013). С помощью математической модели и экспериментального исследования З.М. Гливич с коллегами (Gliwicz, Maszczyk, 2016; Maszczyk, Gliwicz, 2014) выделили две основные стратегии пищевого поведения рыб-планктофагов, реализация которых зависела от плотности жертв (высокой и низкой). При высокой плотности жертв рыбы ищут добычу, медленно плавая и тем самым сохраняя энергию, охотясь при этом не за определенными индивидами, а скорее за агрегациями жертв. Следует отметить, что рачки собираются в стаи, образование которых стимулируется кайромонами рыб (Pijanowska, Kowalczewski, 1997). При низкой плотности жертв рыбы плавают с большей скоростью, расходуют больше энергии на поиск жертв, но при этом проявляют избирательность в потреблении жертвы, отдавая предпочтение более крупным самкам с яйцами и игнорируя молодь. Интересно, что в первом случае возрастает внутривидовая конкуренция между рыбами – кто быстрее встретит стаю рачков, тот и будет в выигрыше (Gliwicz, Maszczyk, 2016); прямо по поговорке “кто смел, тот и съел”.

Температура для эктотермных животных может сильно модифицировать их ответные реакции. На примере красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus 1758)), обитающей в озерах умеренных широт, и данио малабарского (*Devario malabaricus* (Jerdon 1849)), обитателя тропиков, З.М. Гливич с коллегами (Gliwicz et al., 2018) показал, что при повышении температуры на 10°C скорость потребления рыбами зоопланктона удваивается благодаря увеличению расстоянию их реагирования. Полученный результат

помогает понять, почему при повышении температуры размеры зоопланктонных организмов так сильно снижаются, что наблюдается как в ходе сезонной сукцессии, так и при сравнении озер из разных климатических зон. Так, Дж. Гиллули с соавторами (Gillooly et al., 2000) выявил широтные закономерности в размерах тела ветвистых ракообразных и сезонную динамику дафний разных размеров. Средняя длина тела ветвистых ракообразных была наибольшей в северных регионах с умеренным климатом, и уменьшалась по направлению к экватору. Работа З.М. Гливича с коллегами (Gliwicz et al., 2018) может быть одним из объяснений данного феномена. Увеличение скорости питания рыб вследствие возрастания расстояния реагирования при повышении температуры, по мнению З.М. Гливича, возможно или из-за обострения зрения визуально ориентирующихся животных, или из-за понижения вязкости воды, что позволяет рыбам быстрее реагировать. Эта работа опровергает предшествующие данные, что расстояние обнаружения жертвы планктоноядными рыбами не зависит от температуры (Dell et al., 2014; Pawar et al., 2015).

Благодаря работам З.М. Гливича были переосмыслены существовавшие ранее, во многом упрощенные взгляды на взаимоотношения зоопланктона и рыб; было показано, что за счет сложных поведенческих реакций как зоопланктона, так и рыб происходят глубокие перестройки в структуре и функционировании всей экосистемы. Однако наследие З.М. Гливича важно для гидробиологов не только своими научными результатами. Как выразился В. Ламперт в предисловии к книге З.М. Гливича (Gliwicz, 2003), он был “мощным источником энергии”. Он учил нас не пасовать перед сложными загадками природы, а направлять все свои силы для их всестороннего объяснения и понимания. Он посвятил свою жизнь водной экологии и привлек к этой области исследований множество людей – как своих непосредственных учеников и младших коллег, так и тех, кто был знаком с ним только по его работам. Он сумел сделать водную экологию привлекательной, придав научному поиску азарт и необходимую крупицу интриги. Это создает мощную мотивацию в нелегком труде ученого.

Ссылки на работы З.М. Гливича можно найти на сайте <https://hydro.biol.uw.edu.pl/publikacje/>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф., 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М., 2013. Продукционная гидробиология (ред. В. В. Хлебович). Санкт-Петербург: Наука. 342 с.

- Беклемишев В. Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука. 432 с.
- Бульон В. В., 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Ленинград: Наука, Ленингр. отделение. 150 с.
- Винберг Г. Г., 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР. 269 с.
- Винберг Г. Г., 1968. Методы определения продукции водных животных. Методическое руководство и материалы. Минск: Вышэйш. Школа. 245 с.
- Гладышев М. И., 2001. Биоманипуляция как инструмент управления качеством воды в континентальных водоемах (Обзор литературы 1990–1999) // Биология внутренних вод. № 2. С. 3–15.
- Иванова М. Б., 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Наука. 189 с.
- Кожов М. М., 1947. Животный мир озера Байкал. Иркутск: Иркут. обл. изд-во. 303 с.
- Меншуткин В. В., Петрова Н. А., Руховец Л. А., 2003. Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. СПб.: Наука. 362 с.
- Bartosiewicz M., Gliwicz Z. M., 2011. Temporary intermissions in capturing prey (*Daphnia*) by planktivorous fish (*Rutilus rutilus*): Are they due to scramble competition or the need for antipredation vigilance? // Hydrobiologia. V. 668. P. 125–136.
- Bengtsson J., 1987. Competitive dominance among Cladocera: Are single-factor explanations enough? // Hydrobiologia. V. 145. P. 245–257.
- Blachowiak-Samolyk K., Kwasniewski S., Richardson K., Dmoch K., Hansen E., Hop H., Falk-Petersen S., Mouritsen L. T., 2006. Arctic zooplankton do not perform diel vertical migration (DVM) during periods of midnight sun // Marine Ecology Progress Series. V. 308. P. 101–116.
- Boersma M., 1999. Environmental stress and local adaptation in *Daphnia* // Limnol. Oceanogr. V. 44. P. 393–402.
- Bogorov B. G., 1946. Peculiarities of diurnal vertical migrations of zooplankton in polar seas // Journal of Marine Research. V. 6. P. 25–32.
- Bottrell H. H., Duncan A., Gliwicz Z. M., Grygierek E., Herzig A., Hillbricht-Ilkowska A., Kurasawa A., Larsson P., Weglenska T., 1976. A review of some problems in zooplankton production studies // Norw. J. Zool. V. 24. P. 419–456.
- Brooks J. L., Dodson S. I., 1965. Predation, body size, and composition of plankton // Science. V. 150. P. 28–35.
- Cuvier G., 1817. Le règne animal distribué d'après son organisation: pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Paris: Chez Deterville, 540 p.
- Dell A. I., Pawar S., Savage V. M., 2014. Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy // J. Anim. Ecol. V. 83. P. 70–84.
- De Melo R., France R., McQueen D. J., 1992. Biomanipulation: Hit or myth? // Limnol. Oceanogr. V. 37. P. 192–207.
- Forel F. A., 1877. Faune profonde du Léman. Faune pélagique // Bulletin de la Société Vaudoise des sciences naturelles. V. 14. P. 210–223.
- Gillooly J. F., Stanley I., Dodson S. J., 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of New World, freshwater cladocera // Limnol. Oceanogr. V. 45. P. 22–30.
- Gliwicz Z. M., 1969. The share of algae, bacteria and tripton in the food of pelagic zooplankton of lakes with various trophic characteristics // Bull. Acad. Pol. Sci. V. 17. P. 159–165.
- Gliwicz Z. M., Hillbricht-Ilkowska A., 1971. Efficiency of the utilization of nanoplankton primary production by communities of filter feeding animals measured in situ // Verhandlungen International Vereinigen Limnologie. V. 18. P. 197–210.
- Gliwicz Z. M., 1986. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton // Nature. V. 320. P. 746–748.
- Gliwicz Z. M., 1986a. A lunar cycle in zooplankton // Ecology. V. 67. P. 883–897.
- Gliwicz Z. M., Pijanowska J., 1988. Effect of predation and resource depth distribution on vertical migration of zooplankton // Bulletin of Marine Science. V. 43. P. 695–709.
- Gliwicz Z. M., 1990. Food thresholds and body size in cladocerans // Nature. V. 343. P. 638–640.
- Gliwicz Z. M., Lampert W., 1990. Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments // Ecology. V. 71. P. 691–702.
- Gliwicz Z. M., 1991. Food thresholds, resistance to starvation, and cladoceran body size // SIL Proceedings, 1922–2010. V. 24. P. 2795–2798.
- Gliwicz Z. M., Jachner A., 1992. Diel migrations of juvenile fish: A ghost of predation past or present? // Archiv für Hydrobiologie. V. 124. P. 385–410.
- Gliwicz Z. M., Rykowska A., 1992. 'Shore avoidance' in zooplankton: a predator-induced behavior or predator-induced mortality? // Journal of Plankton Research. V. 14. P. 1331–1342.
- Gliwicz Z. M., Boavida M. J., 1996. Clutch size and body size at first reproduction in *Daphnia pulicaria* at different levels of food and predation // Journal of Plankton Research. V. 18. P. 863–880.
- Gliwicz Z. M., Rutkowska A. E., Wojciechowska J., 2000. *Daphnia* populations in three interconnected lakes with roach as the principal planktivore // Journal of Plankton Research. V. 22. P. 1539–1557.
- Gliwicz Z. M., Dawidowicz P., Jachner A., Lampert W., 2001. Roach habitat shifts and foraging modified by alarm

- substance. 2. Reasons for different responses of fish in field and laboratory studies // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 150. P. 377–392.
- Gliwicz Z.M., Slusarczyk A., Slusarczyk M.*, 2001a. Life history synchronization in a long-lifespan single-cohort *Daphnia* population in a fishless alpine lake // *Oecologia*. V. 128. P. 368–378.
- Gliwicz Z.M.*, 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs // *Freshwater Biology*. V. 47. P. 2296–2312.
- Gliwicz Z.M.*, 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of off-shore animals Excellence in Ecology, Book 12. Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute. 379 p.
- Gliwicz Z.M., Jawiński A., Pawłowicz M.*, 2004. Cladoceran densities, day-to-day variability in food selection by smelt, and the birth-rate-compensation Hypothesis // *Hydrobiologia*. V. 526. P. 171–186.
- Gliwicz Z.M.*, 2005. Food web interactions: why are they reluctant to be manipulated? Plenary Lecture // *Verhandlungen International Vereinigen Limnologie*. V. 29. P. 73–88
- Gliwicz Z.M., Dawidowicz P., Maszczyk P.*, 2006. Low-density anti-predation refuge in *Daphnia* and *Chaoborus*? // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 167. P. 101–114.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P.*, 2007. *Daphnia* growth is hindered by chemical information on predation risk at high but not at low food levels // *Oecologia*. V. 150. P. 706–715.
- Gliwicz Z.M., Szymanska E., Wrzosek D.*, 2010. Body size distribution in *Daphnia* populations as an effect of prey selectivity by planktivorous fish // *Hydrobiologia*. V. 643. P. 5–19.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P., Uszko W.*, 2012. Enhanced growth at low population density in *Daphnia*: The absence of crowding effects or relief from visual predation? // *Freshwater Biology*. V. 57. P. 1166–1179.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P., Jabłoński J., Wrzosek D.*, 2013. Patch exploitation by planktivorous fish and the concept of aggregation as an antipredation defense in zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* V. 58. P. 1621–1639.
- Gliwicz Z.M., Maszczyk P.*, 2016. Heterogeneity in prey distribution allows for higher food intake in planktivorous fish, particularly when hot // *Oecologia*. V. 180. P. 383–399.
- Gliwicz Z.M., Babkiewicz E., Kumar R., Kunjiappan S., Leniowski K.*, 2018. Warming increases the number of apparent prey in reaction field volume of zooplanktivorous fish // *Limnol. Oceanogr.* V. 63. P. S30–S43.
- Hrbáček J.*, 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock // *Rozpr. CSAV, Ser. mat. nat. sci.* V. 72. P. 1–117.
- Hrbáček J., Dvořáková K., Kořínek V., Procházková L.*, 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of the zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association // *Verh. int. Verein. theoret. angew. Limnol.* V. 14. P. 192–195.
- Huntingford F.A., Metcalfe N.B.*, 1986. The evolution of anti-predatory behaviour in zooplankton // *Nature*. V. 320. P. 682.
- Hutchinson G.E.*, 1967. A treatise on limnology. V/ II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. New York– London– Sydney: John Wiley & Sons. 1115 p.
- Jeppesen E., Sondergaard M., Krovang B., Jensen J.P., Svendsen L.M., Lauridsen T.L.*, 1999. Lake and catchment management in Denmark // *Hydrobiologia*. V. 395/396. P. 419–432.
- Jeppesen Erik, Martin Søndergaard, Torben L. Lauridsen, Thomas A. Davidson, Zhengwen Liu, Nestor Mazzeo, Carolina Trochine, Korhan Özkan, Henning S. Jensen, Dennis Trolle, Fernando Starling, Xavier Lazzaro, Liselotte S. Johansson, Rikke Bjerring, Lone Liboriussen, Søren E. Larsen, Frank Landkildehus, Sara Egemose, Mariana Meerhoff*, 2012. Biomanipulation as a restoration tool to combat eutrophication: recent advances and future challenges // *Advances in Ecological Research*. V. 47. P. 411–488.
- Ivlev V.S.*, 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. New Haven: Yale University Press.
- Kozhov M.*, 1963. Lake Baikal and its life. Monographiae Biologicae, Springer Dordrecht, The Netherlands. 344 p.
- Krebs C.J.*, 2014. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance, 6th ed. Pearson Education Limited. London. UK. 672 p.
- Kuhn T.S.*, 1962. The structure of scientific revolutions. University of Chicago Press, US. 264 p.
- Lampert W., Loose C.J.*, 1992. Plankton towers: bridging the gap between laboratory and field experiments // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 126. P. 5–66.
- Last K.S., Hobbs L., Berge J., Brierley A.S., Cottier F.*, 2016. Moonlight drives ocean-scale mass vertical migration of zooplankton during the Arctic winter // *Current Biology*. V. 26. P. 244–251.
- Lindeman R.L.*, 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology // *Ecology*. V. 23. P. 399–418.
- Lürling M., Roozen F., van Donk E., Gosser B.*, 2003. Response of *Daphnia* to substances released from crowded congeners and conspecifics // *Journal of Plankton Research*. 25. 967–978.
- Maszczyk P., Gliwicz Z.M.*, 2014. Selectivity by planktivorous fish at different prey densities, heterogeneities, and spatial scales // *Limnol. Oceanogr.* V. 59. P. 68–78.
- Pawar S., Dell A.I., Savage V.M.*, 2015. From metabolic constraints on individuals to the eco-evolutionary dynamics of ecosystems // *Aquatic functional biodiversity. An ecological and evolutionary perspective*.

- Belgrano A., Woodward G., Jacob U. (eds), Elsevier. P. 3–36.
- Pijanowska J., Dawidowicz P., 1987. The lack of vertical migration in *Daphnia*: the effect of homogeneously distributed food // *Hydrobiologia*. 148 (2): 175–181.
- Pijanowska J., Kowalczewski A., 1997. Predators can induce swarming behaviour and locomotory responses in *Daphnia* // *Freshw. Biol.* 37: 649–656.
- Rothhaupt K., 1988. Mechanistic resource competition theory applied to laboratory experiments with zooplankton // *Nature*. V. 333. P. 660–662.
- Romanovsky Yu.E., Feniova I.Yu., 1985. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // *Oikos*. V. 44. P. 243–252.
- Silow E.A., Gurman V.J., Stom D.J., Rosenraukh D.M., Baturin V.I., 1995. Mathematical models of lake Baikal ecosystem // *Ecological Modelling*. V. 82. P. 27–39.
- Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A., 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 106. P. 433–471.
- Tilman D., 1981. Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae // *Ecology*. V. 62. P. 802–815.
- Tilman D., 1982. Resource competition and community structure. N.Y.: Princeton Univ. Press. 296 p.
- Weissmann A., 1877. Das Tierleben im Bodensee // *Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung*. V. 7. P. 1–31.
- Winberg G.G., 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. London and New York: Academic Press. 175 p.

IN SEARCH OF A TRADE-OFF: PHYTOPLANKTON – PLANKTONIC CRUSTACEANS – FISH RELATIONSHIPS (IN MEMORY OF Z. M. GLIWICZ, 21.02.1939–2.06.2024)

I. Yu. Feniova^{1,*}, L. V. Polishchuk², V. R. Alekseev³, Yu. Yu. Dgebuadze^{1,2}

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

²*Department of General Ecology and Hydrobiology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia*

³*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 190121 Russia*

*e-mail: feniova@mail.ru

The results of the main studies of Z.M. Gliwicz are reviewed, highlighting his views on the evolution, biology and ecology of aquatic organisms. He was an outstanding hydrobiologist, and his scientific contributions to the development of hydrobiology were mainly related to aquatic ecology, including the prediction of the outcomes of competition between cladoceran species, vertical and horizontal migrations of zooplankton and fish, feeding behavior of fish, predator-prey relationships, interactions between adjacent trophic levels in ecosystems, and issues of evolutionary ecology. The results of Z.M. Gliwicz's studies are analyzed in the context of the development of aquatic ecology in the late 20th to early 21st centuries.

Keywords: zooplankton, cladocerans, fish, kairomones, migrations, threshold food concentrations, evolutionary ecology