

## Новая схема биотических отношений (на примере пресноводного сообщества)

Девятков В.И.

Алтайский филиал НППЦ РХ, Усть-Каменогорск, Казахстан  
e-mail: devyatkovvi@inbox.ru

Биотические отношения чрезвычайно разнообразны, поэтому классифицировать их или представить в виде схемы очень непросто. Разными специалистами было предложено немало классификаций биотических взаимодействий, но ни одна из них не получила всеобщего признания. Для примера можно привести классификацию биоценологических (симфизиологических) связей В.Н. Беклемишева (1951), которая в свое время была популярной среди экологов Советского Союза, но так и не стала общепризнанной. В схемах биотические отношения изображаются, как правило, в виде пищевых цепей. Так, для отображения взаимодействий организмов в пресноводном планктонном сообществе в верхней части схемы помещают хищных рыб, ниже – «мирных» рыб-планктофагов, еще ниже – хищных зоопланктеров, далее – «мирный» зоопланктон и в нижней части схемы – фитопланктон (см., например, De Bernardi, 1981). Стрелками соединяют виды или группы видов, которые связаны друг с другом взаимодействием «хищник – жертва», при этом редко указывают взаимодействие «конкуренция» и практически никогда не указывают такие общепринятые типы биотических отношений, как мутуализм, аменсализм, комменсализм. Подобные схемы не отражают в полной мере взаимодействия организмов в природных сообществах.

Одной из наиболее удачных является классификация биотических отношений, предложенная Е. Хаскелом, адаптированная П. Белкхолдером и развитая далее Ю. Одумом (Одум, 1986). Общепринятым типам биотических связей было предложено присвоить комбинацию из двух символов, каждый из которых может быть плюсом (+), нулем (0) или минусом (–), в зависимости от направления влияния численности популяции одного вида на численность популяции другого. После чего классификация основных типов отношений выглядит следующим образом: 1) нейтрализм, при котором популяции не влияют друг на друга, обозначается символом 00; 2) конкуренция (в широком смысле) – любые взаимно отрицательные отношения между популяциями, которые приводят к снижению численности (—); 3) аменсализм, при котором одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния (–0); 4) хищничество (в широком смысле, включая, например, паразитизм), когда одна популяция (хищник, эксплуататор) получает пользу, а вторая (жертва) несет урон (+–); 5) комменсализм, в результате которого одна популяция извлекает пользу из объединения, а для другой это объединение безразлично (+0); 6) мутуализм, при котором связь благоприятна для роста и выживания обеих популяций (++)

Эту классификацию можно представить в виде круговой схемы, изображенной на рисунке 1. В качестве примера биотических отношений рассмотрим взаимодействия организмов в пресноводном озере зоны умеренного климата. Часто в зоопланктоне такого озера в летний период доминируют дафнии. Популяции дафний, как и любого другого вида, подвержены всем выше перечисленным типам биотических отношений.

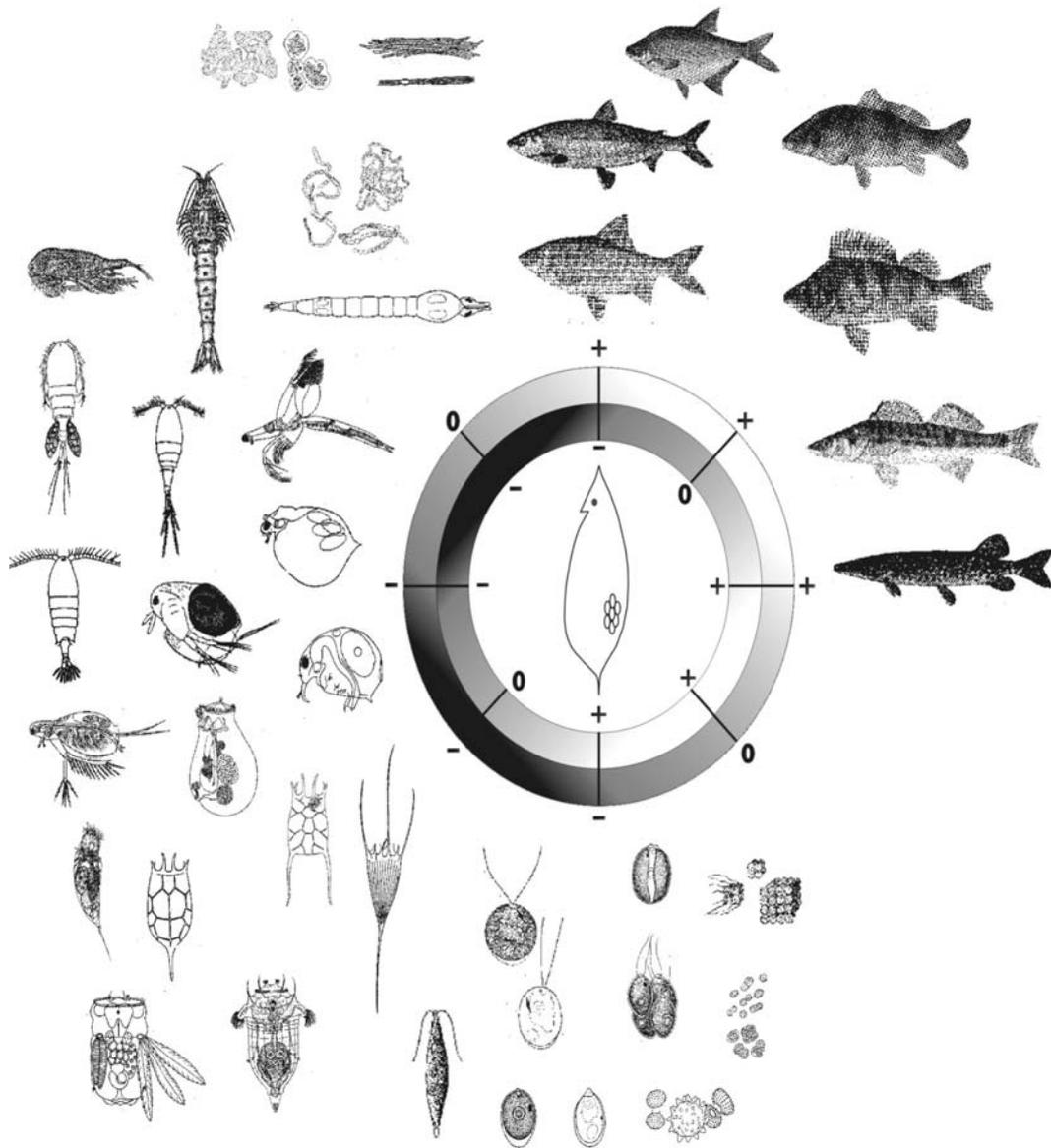


Рисунок 1. Схема биотических отношений в пресноводном сообществе

Поместим дафний в центр схемы. Взаимодействие типа хищник – жертва, при котором дафнии являются жертвами (-+), разместим в верхней части схемы, а при котором дафнии являются хищниками (+-) – в нижней части. Слева поместим конкуренцию (—), справа – мутуализм (++)). Тогда отношение типа аменсализм (-0), при котором дафнии являются аменсалами, т.е. видами, оказывающими отрицательное влияние, расположится между конкуренцией и хищничеством (дафнии – хищники, эксплуататоры). Виды, которые в данном случае испытывают на себе отрицательное влияние, назовем антиаменсалами. Взаимодействие

типа аменсализм, при котором дафнии будут антиаменсалами, разместится, соответственно, в верхне-левой части схемы. Между мутуализмом и хищничеством (дафнии – жертвы) расположится комменсализм (+0), при котором дафнии будут комменсалами, т.е. видами, положительно влияющими на своего оппонента по взаимодействию, а виды, связанные с ними, назовем антикомменсалами. Тогда комменсализм, при котором дафнии являются антикомменсалами, разместится в нижне-правой части схемы.

Рассмотрим конкретные примеры взаимоотношений дафний с основными группами водных организмов и попытаемся найти им место в предложенной схеме. Классификация Хаскела - Белкхолдера – Одума относится к описанию взаимодействий между популяциями разных видов, поэтому везде, где в настоящей работе говорится о взаимодействии видов, подразумевается взаимодействие популяций этих видов. Основным критерием положительного влияния популяций друг на друга будем считать увеличение их численности, а основным критерием отрицательного, соответственно, снижение численности.

**Дафнии – водоросли.** Практически все массовые виды планктонных водорослей входят в состав пищи дафний (Гутельмахер, 1974), однако основу питания дафний составляет наннофитопланктон (Гиляров, 1987; Крючкова, 1989) – мелкие клетки размером 1 – 30 мкм, относящиеся к автотрофным жгутиковым, протококковым, вольвоксовым, реже диатомовым. Лабораторными и полевыми исследованиями неоднократно было показано, что высокие концентрации этих водорослей положительно влияют на численность дафний. Так, в опытах дафнии успешно культивировались на протококковых водорослях *Chlorella* (Родина, 1950) и *Chlorococcus* (Монаков, Сорокин, 1961), вольвоксовой *Chlamydomonas* (Porter, Orcut, 1980), автотрофных жгутиковых *Cryptomonas* и *Rhodomonas* (Ahlgren и др., 1990).

В природных водоемах дафнии также предпочитали использовать в пищу более мелкие виды протококковых (Сушня, 1959). В оз. Глубокое ход рождаемости дафний определялся, прежде всего, количеством наннофитопланктона (Гиляров, 1987). Так, рождаемость *Daphnia galeata* и *Daphnia cucullata* была максимальной в период высокой численности мелкого фитопланктона или сразу после него (при этом численность дафний росла) и была минимальной во время низкой численности наннофитопланктона (при этом плотность дафний снижалась). В оз. Дрисвяты в июне, в период летнего минимума развития фитопланктона (преобладали *Rhodomonas pusilla*, *Ankistrodesmus obtusa* и *Cryptomonas sp.*), численность *D. cucullata* снижалась от 4.22 до 0.62 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а в июле, с увеличением запасов наннофитопланктона, вновь возрастала (Семенченко и др., 1989).

В свою очередь дафнии, выедая мелкий фитопланктон, отрицательно влияют на численность многих видов планктонных водорослей. Так, в оз. Глубокое пресс ракообразных – фильтраторов (в том числе *D. galeata* и *D. cucullata*) являлся непосредственной причиной низкой плотности наннофитопланктона (Гиляров, 1987).

Согласно PEG-модели (Sommer и др., 1989), в идеальном озере после весеннего подъема численности мелких, быстро растущих водорослей, таких как Стуртофусиае, запасы фитопланктона быстро снижаются до очень низкого уровня вследствие выедания растительными видами зоопланктона и, в первую очередь, дафниями, после чего наступает так называемая «фаза чистой воды». Так, в оз. Мендота фаза чистой воды – это период высокой численности доминирующего вида *D. galeata* (Leucke и др., 1990).

Эффект значительного выедания фитопланктона зоопланктоном используется в процессе биоманипуляции. Было показано, что в результате вылова или уничтожения большей части рыб-зоопланктофагов в водоеме возрастала численность крупных зоопланктеров-фильтраторов (в первую очередь, дафний), кото-

рые, выедавая фитопланктон, увеличивали прозрачность и улучшали качество воды (Hanson, Butler, 1990; Sanni, Waervagen, 1990).

Таким образом, дафнии взаимодействуют с планктонными водорослями по типу хищник – жертва. Однако, из этого правила есть исключения. Например, клетки зеленой водоросли *Sphaerocystis schoeteri*, имеющие защитные желатиновые оболочки, проходили через кишечник дафний без повреждений (Porter, 1975). Более того, при прохождении по кишечнику происходило обогащение этих водорослей биогенными элементами, т.е. *S. schoeteri* не только не подвергалась какому-либо отрицательному воздействию, но и извлекала из этого определенную пользу. Зоопланктеры – фильтраторы (в том числе и дафнии), напротив, снижали свою численность при доминировании зеленых водорослей со слизистой оболочкой. Это позволило Н.М. Крючковой (1989) отнести взаимоотношения фильтраторов и зеленых водорослей со слизистой оболочкой к типу паразитических. В нашей схеме они относятся к взаимодействию хищник – жертва, при котором дафнии – жертвы.

**Дафнии – бактерии.** Многие виды бактерий являются кормом для дафний. А.Г. Родина (1950), исследовав 29 видов и штаммов бактерий на пригодность их в качестве пищи для *Daphnia magna*, показала, что наибольшей пищевой ценностью для рачков обладали *Azotobacter chroococcum*, *Azotobacter agile*, *Azotobacter vinelandii*, *Sarcina flava*, *Aerobacter aerogenes*, бактерии группы *coli*. При кормлении клетками этих видов дафнии хорошо росли и размножались. Совершенно непригодными оказались *Chromobacterium violaceum* и *Serratia marcescens*, которые оказывали на *D. magna* токсическое действие. При выращивании дафний на *C. violaceum* рачки погибали через 4 – 5 суток, при выращивании на *S. marcescens* – через 1 – 2 суток. Большинство же бактерий были отнесены к группе видов, питательная ценность которых оказалась относительно низкой, т.к. при кормлении микроорганизмами этой группы дафнии росли, но не размножались.

В природных водоемах бактерии также являются существенным источником пищи для дафний. Прямыми опытами с разными видами *Daphnia* было показано (Peterson et al., 1978), что эти рачки способны отфильтровывать и использовать в пищу природный бактериопланктон, представленный очень мелкими клетками. В речной воде, содержащей 1.0 – 1.2 млн. бактерий в 1 мл, рачки *Daphnia longispina* нормально росли и размножались, но если число бактерий было ниже 40 тыс./мл, дафнии погибали в течение нескольких дней (Мануйлова, 1964).

Однако есть данные, которые подвергают сомнению способность дафний длительно существовать в природе только за счет потребления бактерий. Опыты по выращиванию когорт *Daphnia parvula* на естественном бактериопланктоне показали (Rase et al., 1983), что из-за крайне низкой плодовитости в популяции не может поддерживаться положительный баланс рождаемости и смертности (скорость популяционного роста  $r$  оказалась отрицательной величиной). Кроме того, слишком высокие концентрации бактерий могут быть причиной гибели дафний. Так, Е.Ф. Мануйлова (1964) наблюдала гибель *D. cucullata* в садке без рыб, установленном в р. Шуморовке, когда в один день при увеличении численности бактерий до 5 млн./мл количество дафний упало с 673 до 17 тыс. в 1 м<sup>3</sup>. Причиной гибели рачков при высоких концентрациях бактериальных клеток Е.Ф. Мануйлова считает выделение бактериями продуктов обмена веществ, которые отрицательно влияют на жизненные процессы (например, питание) дафний.

Данные о влиянии дафний на природный бактериопланктон противоречивы. Есть сведения, что в пресноводном планктонном сообществе кладоцеры (в том числе дафнии) выедали менее 1% от общего числа потребляемых бактерий (Sanders и др., 1989), т.е. дафнии как хищники практически не оказывали на бактериопланктон отрицательного влияния. Напротив, в биологических очистных прудах при массовом развитии дафний («дафниевая стадия» очистки воды) чис-

ленность бактерий была низкой (Крючкова, 1989). Особенно резко сокращалась концентрация коли-форм и энтерококков, численность которых снижалась на 99.5% по сравнению с начальным количеством в поступающей воде. Это дало основание Д. Ульману (цит. по Крючкова, 1989) сравнивать зоопланктон (в первую очередь, дафний) с естественным бактериальным фильтром.

Очевидно, результат взаимодействия дафний с бактериями зависит от видового состава и численности последних. Взаимоотношения дафний с азотобактериями, бактериями группы *coli* и некоторыми другими микроорганизмами можно отнести к типу хищник – жертва. Такие бактерии, как *C. violaceum* и *S. marcescens*, оказывают на дафний отрицательное влияние. Очень высокая концентрация бактерий может привести к снижению численности дафний. В этих случаях дафнии выступают в роли жертв, а микроорганизмы, возможно, извлекают из этого пользу.

**Дафнии – цианобактерии.** Синезеленые «водоросли» (СЗВ) используются дафниями в качестве пищи. И.Б. Богатова (1966) успешно культивировала *Daphnia pulex* и *D. longispina* при кормлении их только цианобактериями. В прудах при массовом развитии цианобактерии составляли до 80% содержимого кишечника дафний (Богатова, 1980). Однако, большинство исследований указывает на то, что синезеленые «водоросли» скорее отрицательно, чем положительно, влияют на дафний. Во-первых, многие виды цианобактерий токсичны (Сиренко и др., 1976). Во-вторых, они оказывают ингибирующее воздействие на потребление дафниями полноценного корма (Gliwicz, Siedlar, 1980). В-третьих, даже если СЗВ потреблялись дафниями, это приводило либо к гибели рачков (Porter, Orcutt, 1980), либо к прекращению их размножения (Arnold, 1971), либо к снижению плодовитости и скорости роста (Гутельмахер и др., 1989).

В природных водоемах низкая плотность дафний в некоторых случаях объясняется «цветением» цианобактерий (Gilbert, 1990). Отрицательный результат биоманипуляции объясняется, в частности, угнетением крупных дафний СЗВ (Van Donk и др., 1990).

Дафнии, в свою очередь, питаясь цианобактериями, могут в некоторых случаях снижать концентрацию последних, а дробление нитей фильтрующим аппаратом крупных рачков вдвое уменьшает среднюю длину нитей, что может делать их более доступной пищей для кладоцер (Dawidowicz, 1990a). Не исключено, что в совокупности с другими факторами пресс зоопланктона (в том числе дафний) может даже контролировать популяции СЗВ (De Bernardi, Giussani, 1990), однако, большинство исследований говорит об обратном. Во-первых, цианобактерии значительно реже используются дафниями в пищу, чем, например, зеленые водоросли, при этом лишь немногие виды синезеленых потребляются и усваиваются рачками, поэтому дафнии не оказывают особо отрицательного влияния на СЗВ как хищники. Во-вторых, снижение численности синезеленых «водорослей» летом и осенью объясняется, скорее всего, не выеданием зоопланктоном (в том числе дафниями), а недостатком биогенов – азота и фосфора (Vanni, Temte, 1990).

Более того, влияние дафний на популяции цианобактерий может быть положительным. Выедая мелкие водоросли, которые эффективно конкурируют с крупными за фосфор, дафнии могут стимулировать развитие крупных форм, в том числе колониальных синезеленых (Dawidowicz, 1990b). При этом зоопланктон, регенерируя биогены, работает как «насос», перекачивающий мобильные биогены из наннофитопланктона в сетной (крупный) фитопланктон, к которому относятся многие цианобактерии (Gliwicz, 1990).

Таким образом, взаимодействие дафний с СЗВ в большинстве случаев нельзя отнести к типу хищник – жертва. Более того, принимая во внимание, что цианобактерии оказывают на дафний, в основном, отрицательное влияние, а даф-

нии часто положительно влияют на численность СЗВ, следует рассматривать их отношение как «+→», при котором цианобактерии выступают в роли хищников, а дафнии – жертв.

**Дафнии – паразиты.** Эпибионты и эндопаразиты оказывают на дафний отрицательное влияние. Так, в опытах было показано (Willey et al., 1990), что дафнии, несущие на себе эпибионтных эвгленовых жгутиконосцев *Colacium vesiculosum*, в большей степени выедались рыбами, т.к. паразиты увеличивали видимость рачков и снижали скорость их движения. В оз. Мендота дафнии *D. pulicaria* и *D. galeata mendotae* подвержены заражению диатомовыми эпибионтами *Synedra cyclopum* (Allen et al., 1993). В лабораторных условиях было показано, что максимальная смертность дафний наблюдалась в период зараженности рачков этими экзопаразитами. В прудах зараженность дафний *D. obtusa* эндопаразитами (трематодами) увеличивала смертность рачков, особенно среди крупных особей, а также снижала плодовитость дафний и количество самок с яйцами (Schwartz, Cameron, 1993).

В свою очередь, дафнии положительно влияют на своих паразитов. Так, в оз. Онеида распространение и обилие трех видов эпибионтов (*Colacium calvum*, *C. vesiculosum*, *S. cyclopum*) прямо коррелировали с численностью дафний *D. pulex* и *D. galeata* (Chiavelli et al., 1993). Например, диатомовая *S. cyclopum* была многочисленной в годы с наиболее высокой плотностью *D. pulex*. Таким образом, взаимодействие дафний с паразитами следует отнести к типу хищник – жертва, при котором дафнии являются жертвами.

**Дафнии – коловратки.** В зоопланктоне многих водоемов дафнии являются доминантами. Наиболее отрицательное влияние они оказывают на коловраток. Неоднократно была показана устойчивая отрицательная корреляция между численностью дафний и численностью коловраток, причем во всех случаях она объяснялась конкурентным давлением дафний на ротаторий, а не наоборот (Gilbert, 1988a). В экспериментах также не раз было продемонстрировано угнетающее влияние дафний на коловраток. Так, конкуренция со стороны *Daphnia rosea* была основной причиной низкой численности коловраток в крупных емкостях, установленных в олиготрофном озере (Neill, 1984). Удаление *D. rosea* увеличивало плотность ротаторий в 100 – 300 раз, а рост численности дафний в 4 раза приводил к снижению плотности коловраток в 10 раз. Другие полевые эксперименты, в которых дафнии были удалены из емкостей добавлением зоопланктоноядных рыб (Lynch, 1979), также показали резкое увеличение численности коловраток.

Лабораторными опытами было установлено, что дафнии отрицательно влияют на коловраток через эксплуатационную конкуренцию (за общие пищевые ресурсы) и через интерференцию – механическое повреждение коловраток при их попадании в фильтрационный аппарат дафний; последнее часто приводило к травмированию или гибели ротаторий (Gilbert, Stemberger, 1985; Gilbert, 1988a). Наиболее подвержены интерференции со стороны дафний (*D. pulex*) коловратки *Synchaeta blanda*, *Synchaeta pectinata*, *Keratella cochlearis*, *Ascomorpha eucadis*, *Kellicottia bostoniensis*, *Polyarthra vulgaris*, менее подвержены *Keratella crassa*, *Keratella testudo*, *Polyarthra remata*, *Conochilus unicornis*, *Asplanchna priodonta*, не подвержены *Asplanchna girodi*, *Polyarthra eurypetra* и *Trichocerca silikis* (Gilbert, 1988b; Gilbert, 1989). Интерференция со стороны дафний может оказывать значительное влияние на численность коловраток. Так, расчеты показали, что *D. magna* длиной 2.7 мм убивает примерно 65% встреченных коловраток (Burns, Gilbert, 1986), при этом в некоторых случаях дафнии заглатывали коловраток и последних находили в кишечниках рачков, т.е. дафнии воздействовали на ротаторий как настоящие хищники. Возможность поедания крупными дафниями некоторых видов коловраток не исключается. Так, диаптомус *Diaptomus pallidus*, рачок с

фильтрационным типом питания, традиционно относящийся к фитофагам, хорошо растет, питаясь коловраткой *Synchaeta oblonga* (Williamson, 1986).

В подавляющем большинстве случаев коловратки не оказывали какого-либо угнетающего влияния на численность дафний и лишь в одном опыте *Daphnia ambigua* была конкурентно вытеснена коловраткой *K. cochlearis* (Mac Isaac, Gilbert, 1989).

Таким образом, дафнии резко отрицательно влияют на коловраток, а коловратки практически не влияют на дафний. Такое взаимодействие называется аменсализмом (-0), в нашей схеме оно располагается между хищничеством и конкуренцией, при этом дафнии – аменсалы, а коловратки – антиаменсалы. Воздействуя на коловраток одновременно как конкуренты и как хищники, дафнии оказывают на этих беспозвоночных максимально отрицательное влияние, более отрицательное, чем «чистые» хищники и «чистые» конкуренты.

**Дафнии – нехищные кладоцеры.** Взаимодействия дафний с кладоцерами – фильтраторами изучены и продемонстрированы во многих работах. М. Линч (Lynch, 1978), проведя 2 серии опытов по изучению конкурентных отношений между *D. pulex* и *Ceriodaphnia reticulata*, получил 2 противоположных результата. В 1-й серии опытов *D. pulex* резко снизила свою численность в эвтрофном пруду, в котором *C. reticulata* в это время доминировала, и была полностью вытеснена цериодафнией из всех опытных сосудов, установленных в водоеме. Во 2-й серии опытов, напротив, дафнии сильно подавляли рост численности цериодафний, при этом сами не испытывали отрицательного влияния.

Д. Смит и С. Купер (Smith, Cooper, 1982) также сообщили о различных результатах конкурентных взаимодействий *D. pulex*, *Ceriodaphnia sp.* и *Moina affinis* в опытных сосудах, установленных в безрыбном пруду. В 1-й серии опытов рост численности *Ceriodaphnia* и *M. affinis* подавлялся дафниями. На численность *D. pulex* цериодафнии и мойны не влияли. Во 2-й серии рост численности всех видов в смешанных культурах подавлялся (по сравнению с контрольными монокультурами). В 3-й серии опытов численность *Ceriodaphnia* в смешанных культурах резко падала, а численность *D. pulex* если и снижалась, то незначительно.

Эксперименты по изучению конкурентных отношений между *Daphnia sp.* и *Bosmina longirostris* в оз. Митчел привели к различным результатам (Kerfoot, DeMott, 1980). В 4-х экспериментах конкуренция не была обнаружена, в 3-х опытах оба вида снижали свою численность, а в 2-х случаях численность дафний значительно уменьшалась, при этом на босмин конкурентные отношения не влияли.

Полевыми экспериментами и демографическим анализом было показано, что в оз. Митчел конкуренция со стороны дафний имеет большое значение в ограничении численности диафаносом (DeMott, Kerfoot, 1982). Дафнии подавляли диафаносом, а в отсутствие дафний численность диафаносом возрастала.

В дальнейшем было установлено, что результат конкуренции между дафниями и другими, более мелкими, видами кладоцер зависит от многих факторов и, в частности, от концентрации пищи: высокая численность пищевых объектов благоприятствует дафниям, как более крупным видам, а низкая – более мелким видам, таким как *Bosmina* (Goulden et al., 1982), *Ceriodaphnia* (Romanovsky, Feniova, 1985), *Diaphanosoma* (Orcutt, 1985).

Таким образом, взаимодействия дафний с нехищными кладоцерами относятся к типу конкурентных отношений и в схеме размещаются слева.

**Дафнии – диаптомусы.** В состав пищи диаптомусов – фильтраторов входят водоросли, бактериопланктон и детрит (Монаков, 1976), поэтому во многих водоемах дафнии и диаптомусы могут быть конкурентами за пищевые ресурсы.

Эксперименты в 1000-литровых баках показали, что *D. pulex* отрицательно влияла на численность *Diaptomus siciloides* (Soto, 1985). Диаптомусы достигали высокой плотности без дафний, но интродукция последних приводила к резкому

снижению численности *D. siciloides*, при этом количество дафний быстро увеличивалось. В других экспериментах не удалось обнаружить заметного отрицательного воздействия дафний на диаптомусов. Опыты в крупных емкостях в олиготрофном озере показали (Neill, 1985), что почти полное удаление *D. rosea* из емкостей приводило лишь к незначительному (на 20%) увеличению численности *Diaptomus kenai* и *Diaptomus leptopus*. Интродукция *D. pulex* в экспериментальные емкости, установленные в небольшом эвтрофном пруду, не повлияла на численность *Diaptomus pallidus* (Vanni, 1986). Анализ 10-летних наблюдений за численностью, размножением и размерной структурой популяций *Diaptomus ashlandi* и *Daphnia sp.* в оз. Вашингтон показал лишь слабое взаимное влияние дафний и диаптомусов (Edmondson, 1985).

Несмотря на то, что дафнии и диаптомусы незначительно воздействуют друг на друга, их отношения должны быть отнесены к типу конкурентных.

**Дафнии – циклопы.** Циклопы – полифаги, при этом соотношение растительной и животной пищи, роль детрита, мелких и крупных форм фитопланктона и зоопланктона в питании циклопов зависят от конкретных условий в водоеме (Крылов, 1989). Молодь и мелкие циклопы (длина тела менее 1.2 мм), составляющие основу численности копепоидитного населения большинства водоемов, питаются фитопланктоном, коловратками, простейшими, детритом. Более крупные циклопы (1.3 – 1.6 мм) охотно едят коловраток, но в ряде случаев выбирают мелких рачков (науплий, босмин, в лабораторных условиях – мелких полифемусов). Крупные циклопы (длина тела более 1.6 мм) предпочитают клadoцер, при этом дафнии, как правило, слабо используются циклопами в качестве пищи (Монаков, 1976).

Конкретных данных о взаимодействии дафний и циклопов в природных водоемах немного. В Боденском озере весной циклопы *Cyclops vicinus* некоторое время сдерживали рост численности дафний, однако в конце мая дафнии выходили из-под контроля хищников и быстро достигали высокой численности (Lampert, Schober, 1978; цит. по Гиляров, 1987).

Интересный механизм хищничества и отрицательного влияния мелких циклопов на крупных дафний описан З. Гливичем и В. Лампертом (Gliwicz, Lampert, 1994). Младшие копепоидитные стадии *Acanthocyclops robustus* проникали в выводковую камеру дафний с длиной тела более 2.25 мм, извлекали яйца и питались ими. Это приводило к снижению размера кладки, средней плодовитости, что могло отрицательно сказаться на величине рождаемости, а следовательно, и численности дафний.

Добавление *D. pulex* в садки с естественным мелким зоопланктоном приводило к сильному снижению численности доминирующих до этого циклопов *Tropocyclops prassinus* и *Mesocyclops edax* (Vanni, 1986). Добавление биогенов снижало этот эффект, что указывало на преимущественно конкурентные взаимоотношения между дафниями и циклопами.

Снижение численности крупных дафний в экспериментальных изолятах, установленных в оз. Митчел, путем увеличения посадки планктоноядных рыб привело к росту плодовитости, а затем и численности *Mesocyclops sp.* (Kerfoot, 1987).

Таким образом, исходя из того, что в планктоне природных водоемов среди циклопов доминируют мелкие копепоидитные стадии, питающиеся, в основном, растительной пищей и коловратками, можно сказать, что в отношении дафний циклопы являются, прежде всего, конкурентами, а не хищниками.

**Дафнии – хищные клadoцеры.** В зоопланктоне пресных водоемов одним из основных беспозвоночных хищников является *Leptodora kindti*. Так, в Мазурских озерах основу питания этих рачков составляли доминирующие виды клadoцер, в том числе дафнии *D. cucullata* и *D. longispina* (Karabin, 1974). Взрослые

лептодоры чаще всего нападают на дафний размером 0.3 – 0.55 мм (Кузичкин, 1975), в то время как молодь длиной тела 2 – 5 мм способна питаться фитопланктоном, бактериями, детритом (Cummins et al., 1969; цит. по Крылов, 1989).

Пресс *L. kindti* был основным фактором, ответственным за снижение численности *D. galeata* в оз. Бейз-Лайн во второй половине лета (Hall, 1964) и *Daphnia shoedleri* в водохранилище Каньон Ферри в середине лета (Wright, 1965). В оз. Миколайское смертность *D. cucullata* также определялась, главным образом, выеданием дафний лептодорами (Гиляров, 1980). Однако, в оз. Глубокое пресс *L. kindti* не оказывал существенного влияния на ход численности двух видов дафний *D. cucullata* и *D. galeata* (Гиляров, 1987).

Лептодоры могут воздействовать на дафний двумя способами – как хищники (взрослые рачки) и как конкуренты (молодь), т.е. лептодор можно отнести к аменсалам, а дафний – к антиаменсалам. По схеме аменсалы оказывают на своих оппонентов по взаимодействию наиболее отрицательное влияние, однако, исследование природных популяций *L. kindti* и дафний не всегда подтверждают этот вывод.

**Дафнии – хищные каланоиды.** Некоторые виды хищных каланоид могут резко отрицательно влиять на дафний. Так, распространение *D. pulex* и *D. magna* в небольших тундровых озерах Северной Америки ограничено копеподой *Heteroscope appendiculata* (Hebert, Loaving, 1980). В тех озерах, где обитает хищник, эти дафнии отсутствуют. В два пруда на Аляске был интродуцирован рачок *Heteroscope septendrialis*, который за 1 год уничтожил популяцию *D. pulex* (O'Brien, 2001).

Таким образом, хищные каланоиды резко отрицательно влияют на дафний, что позволяет отнести их к аменсалам. Конкуренцию дафниям могут составлять науплии и младшие копеподитные стадии каланоид – хватателей, которые используют в пищу водоросли, бактерии, простейших и детрит (Монаков, 1976).

**Дафнии – мизиды.** Взаимоотношения дафний с мизидами лучше изучены на примере *Mysis relicta*. В обзоре по питанию мизид *M. relicta* классифицируется как всеядный вид (Grossnickle, 1982). В оз. Стоки ювенильные особи *M. relicta* питались исключительно фитопланктоном и детритом, а взрослые рачки – животной пищей (Lasenby, Langford, 1973). В оз. Онтарио крупные особи *M. relicta*, наряду с животной пищей, потребляли фитопланктон (Johannsson et al., 2001). Дафнии интенсивно потреблялись этими мизидами в небольшом олиготрофном озере Канады (Nero, Sprules, 1986). В оз. Вашингтон основу питания мизид *Neomysis mercedis* составляли планктонные ракообразные и среди них – различные виды дафний, причем дафний мизиды потребляли избирательно (Murtough, 1981).

Изучение влияния мизид на зоопланктон в природных водоемах показало, что мизиды часто оказывали резко отрицательное воздействие на планктонных ракообразных и, в первую очередь, на дафний. Пресс мизид выступал не только как фактор снижения численности рачков, но и часто как фактор, ограничивающий их распространение. Так, в оз. Тахо через несколько лет после интродукции *M. relicta* наблюдали исчезновение в основной части водоема дафний *D. pulicaria* и *D. rosea* (Morgan et al., 1981). Вселение *M. relicta* в одно из озер Норвегии привело к тому, что через несколько лет из планктона озера исчезли 2 вида кладоцер, а общая биомасса кладоцер сократилась примерно в 6 раз (Langeland, 1981). В соседнем же озере, где мизиды отсутствовали, никаких существенных изменений в зоопланктоне не произошло.

Таким образом, при взаимодействии с дафниями мизид можно отнести к категории аменсалов, наиболее отрицательно влияющих на этих рачков.

**Дафнии – личинки хаоборусов.** Хищные личинки комаров рода *Chaoborus* являются характерным элементом многих пресноводных сообществ.

По одним данным, все 4 стадии личинок относятся к хищникам (Fedorenko, 1975): первые 2 стадии питаются мелкими зоопланктерами, в основном, колесничками, последние – более крупными ракообразными, в том числе и дафниями. По другим сведениям, все личиночные стадии *Chaoborus*, кроме зоопланктона, потребляют фитопланктон (Mooge, 1988).

Данные о влиянии личинок хаборусов на дафний противоречивы. Согласно одним исследованиям, пресс личинок *Chaoborus* имеет решающее значение для динамики дафний. Так, добавление *Chaoborus americanus* в изоляты с естественным планктоном, установленные в небольшом олиготрофном озере, привело к почти полному исчезновению *D. galeata mendotae* и к снижению численности более крупной *Daphnia catawba* (Vanni, 1988). В небольшом безрыбном озере выедание *D. longispina* личинками *Chaoborus flavicans* составляло 36.5 – 82.7% от максимальной оценки общей смертности в популяции дафний (Krylov, Arbasauskas, 1994).

По другим сведениям, личинки *Chaoborus* не оказывают значительного воздействия на популяции дафний. Так, в оз. Глубокое *C. flavicans* заметно влиял на элиминацию *D. cucullata* (10 – 36 % от общей смертности) только в июне и во второй половине августа (Матвеев и др., 1986). Добавление личинок хаборусов в садки, установленные в небольшом олиготрофном озере, в которых развивался естественный зоопланктон, не оказывало существенного влияния на динамику потенциальных жертв беспозвоночного хищника, среди которых были и дафнии *D. rosea* (Neill, 1981).

Видимо, личинок *Chaoborus* надо отнести к аменсалам, однако, очень сильное отрицательное влияние этих беспозвоночных на дафний наблюдается редко. По А.М. Гилярову (1987), личинки хаборусов не могут решающе влиять на жертв из-за длительного жизненного цикла и невозможности к быстрой численной реакции.

**Дафнии – рыбы-планктофаги.** Многие виды рыб на той или иной стадии своего развития питаются дафниями. Отрицательное влияние рыб на численность дафний было продемонстрировано во многих работах. Приведем лишь несколько примеров.

После появления в оз. Кристал-Лэйк рыбы – планктофага *Alosa aestivalis* из озера практически исчезла дафния *D. catawba*, которая до вселения рыб была одним из доминантов в зоопланктоне (Brooks, Dodson, 1965).

На экспериментальных прудах, различающихся величинами плотности посадки годовиков карпа, было показано (Камлюк и др., 1975), что параллельно с возрастанием пресса рыб происходило снижение биомассы и среднего размера дафний *D. longispina*.

М. Линч (Lynch, 1979), помещая в экспериментальные садки ушастых окуней *Lepomis macrochirus* в разном количестве, обнаружил, что даже незначительное усиление пресса рыб на зоопланктон приводило к полной элиминации крупной дафнии *D. pulex*. Дальнейшее увеличение плотности посадки рыб снижало численность более мелких дафний – *D. parvula* и *D. ambigua*.

В небольших экспериментальных прудах в присутствии рыб *Gambusia affinis* популяция *D. pulex* практически не развивалась, в то же время в контрольных прудах без рыб дафнии достигали высокой численности (Hurlbert, Mulla, 1981).

После того, как в оз. Большое стали выпускать на подращивание молодь пеляди *Coregonus peled*, биомасса доминирующего до этого вида *D. longispina* снизилась в 6 раз (Скопцов, Крупенникова, 1982).

Биоманипуляция основана, в частности, на предположении, что с резким сокращением численности рыб – зоопланктофагов в водоеме должна увеличиться плотность дафний. В ряде случаев это предположение подтвердилось (Hanson, Butler, 1990; Sanni, Waervagen, 1990).

Есть сведения, которые говорят о незначительном влиянии рыб на дафний. Так, наблюдения в течение 14 лет за влиянием *Coregonus artedi* на зоопланктон в оз. Мендота показали (Rudstam et al., 1993), что колебания численности корегонуса незначительно влияли на дафний. В годы с высокой численностью *C. artedi* биомасса дафний хотя и была в целом ниже и преобладала более мелкая *D. galeata mendotae*, однако, динамика численности этих рачков регулировалась скорее взаимоотношением дафний с водорослями, а не скоростью выедания рыбами.

Отрицательное влияние рыб на дафний за счет выедания частично компенсируется положительным влиянием, связанным с высвобождением дополнительных пищевых ресурсов для оставшейся части популяции рачков и улучшением кормовых условий дафний за счет повышения продукции фито- и бактериопланктона, связанного с регенерацией биогенов рыбами.

Высокая численность и биомасса дафний положительно влияет на скорость роста и развития рыб. Это наглядно показано на примере рыбоводных прудов. Интродукция *D. magna* в карповые пруды увеличивала среднесезонную биомассу зоопланктона в 10 – 16 раз при подавляющем доминировании дафний, что положительно сказывалось на темпах роста рыб (Богатова, 1980). Средняя масса и выживаемость сеголетков карпа в опытных прудах во всех случаях были выше, чем в прудах с обычным развитием зоопланктона.

Внесение минеральных и органических удобрений в рыбоводные пруды увеличивало биомассу зоопланктона в 4 – 8 раз, что приводило к росту естественной рыбопродуктивности прудов в 4 – 5 раз, при этом высокую биомассу давали, как правило, крупные формы зоопланктеров, т.к. увеличивалась относительная роль дафний (Ляхнович, 1966).

**Дафнии – хищные рыбы.** Хищные рыбы, выедая рыб – планктофагов, должны положительно влиять на дафний. При биоманипуляции одним из способов увеличения численности зоопланктеров – фильтраторов и, в первую очередь, дафний является посадка в водоем большого числа хищных рыб. Правда, примеры положительного влияния хищных рыб на дафний отсутствуют. В модели показано (Holker et al., 2002), что в присутствии судака плотва переходит от потребления зоопланктона к более высокому потреблению растительных кормов, что может положительно сказаться на численности зоопланктеров, в том числе и дафний.

Можно сделать предположение, хотя это и не доказано, что дафнии положительно влияют на хищных рыб. Высокая плотность дафний способствует более быстрому росту и выживаемости молоди рыб-планктофагов – кормовой базы хищных рыб, что, в свою очередь, должно положительно повлиять на последних.

Вероятно, взаимоотношение дафний с хищными рыбами относится к мутуализму. Мы привели этот недоказанный пример в качестве мутуализма, поскольку взаимовыгодные отношения в пресноводных экосистемах изучены совершенно недостаточно. Например, в обстоятельном учебнике «Экология...» М. Бигона, Дж. Харпера и К. Таунсенда (1989) приведен лишь один пример мутуалистических взаимодействий среди пресноводных организмов.

### Краткие выводы

В схеме отсутствует один из основных типов биотических отношений – нейтрализм. Очевидно, при рассмотрении *взаимодействий* такие отношения, при которых популяции или организмы не влияют друг на друга, не относятся к этому понятию.

В математической модели биотических отношений нейтрализм рассматривается как один из вариантов взаимодействий популяций разных видов, однако подчеркивается, что если непосредственно популяции некоторых видов не оказывают воздействия друг на друга, то косвенные влияния при этом могут быть весь-

ма существенными. Описание биотических отношений в реальной экосистеме зависит от уровня агрегирования и степени точности. Так, если при большом агрегировании и невысокой точности описания отношения между некоторыми видами были отнесены к типу нейтрализма (00), то при более детальном отображении действительных взаимодействий они могут квалифицироваться как аменсализм (-0), комменсализм (+0), конкуренция (—) и т.д. (Федоров, Гильманов, 1980).

Все типы взаимодействий имеют в сообществе одинаковую значимость. Мутуализм, аменсализм и комменсализм играют такую же роль в регуляции численности популяций, как и пищевой фактор (ресурсы), конкуренция или хищничество. Например, при обсуждении вопроса о том, какие биотические отношения являются основными в регуляции численности водных организмов, обычно рассматривают контроль «сверху» (пресс хищников) или «снизу» (количество пищи). Из схемы следует, что регуляция может осуществляться и «слева» (через изменение численности конкурентов), и «справа» (через изменение численности мутуалистов), и вообще в любом направлении.

Наиболее отрицательное влияние на численность популяций оказывают аменсалы, а наибольшую пользу при взаимодействии приносят комменсалы. В дополнение к понятиям хищник (эксплуататор), жертва, конкурент, мутуалист, аменсал и комменсал вводятся понятия антиаменсал и антикомменсал.

*Автор выражает глубокую благодарность профессору Московского Государственного Университета Алексею Меркурьевичу Гилярову за постоянную дружескую поддержку, помощь в получении необходимой литературы и критические замечания по прочтении рукописи.*

### Литература

- Беклемишев В.Н., 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. *Бюлл. МОИП, Отд. биол.*, 56 (5): 3–30.
- Бигон М, Харпер Д., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1: 1-667.
- Богатова И.Б., 1966. Экспериментальное изучение питания *Daphnia longispina* (O.F. Muller) и *Daphnia pulex* De Geer. *Тр. ВНИИПРХ*, 14: 83–94.
- Богатова И.Б., 1980. Рыбоводная гидробиология. М.: 1-168.
- Гиляров А.М., 1980. Размерная структура трех природных популяций *Daphnia cucullata* (Crustacea, Cladocera) и ее связь с динамикой численности. *Зоол. журн.*, 59 (12): 1781–1791.
- Гиляров А.М., 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: 1-191.
- Гутельмахер Б.Л., 1974. Питание пресноводных планктонных ракообразных. *Успехи соврем. биологии*, 78, 2 (5): 294–312.
- Гутельмахер Б.Л., Арбачяускас К.С., Крылов П.И., Анохина Л.Е., Павельева Е.Б., 1989. Влияние трофических условий на питание, плодовитость и количественное развитие планктонных ветвистоусых. *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 205: 84–95.
- Камлюк Л.В., Ляхнович В.П., Ласточкина Т.М., 1975. Влияние плотности посадки рыб на структуру сообщества зоопланктона в прудах. *Тр. Белорус. НИИ рыб. хоз-ва*, 11: 168–173.
- Крылов П.И., 1989. Питание пресноводного хищного зоопланктона. *Итоги науки и техники, М.*, 7: 1-146.
- Крючкова Н.М., 1989. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: 1-124.
- Кузичкин А.П., 1975. Некоторые особенности строения и поведения *Leptodora kindti* (Focke) (Cladocera). *Вопр. зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии, М.*: 86–87.

- Ляхнович В.П., 1966.** Повышение естественной кормовой базы рыб в прудах путем удобрения. *Биолог. ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования*, М.: 25–34.
- Мануйлова Е.Ф., 1964.** Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М. – Л.: 1-327.
- Матвеев В.Ф., Романовский Ю.Э., Карташов А.И., 1986.** Влияние хищной личинки *Chaoborus flavicans* Meigen (Diptera, Chaoboridae) на летний рачковый зоопланктон мезотрофного озера. *Гидробиол. журн.*, 22 (1): 13–18.
- Монаков А.В., 1976.** Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: 1-170.
- Монаков А.В., Сорокин Ю.И., 1961.** Количественные данные о питании дафний. *Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР*, 4 (7): 251–261.
- Одум Ю., 1986.** Экология. М., 2: 1-376.
- Родина А.Г., 1950.** Экспериментальное исследование питания дафний. *Тр. Всесоюз. гидробиол. общества*, 2: 169–193.
- Семенченко В.П., Горельшева З.И., Разлуцкий В.И., 1989.** Динамика популяций клadoцерного зоопланктона в оз. Дрисвяты и ее связь с трофическими условиями. *Динамика зооценозов, Пробл. охраны и рац. использ. живот. мира Белоруссии*, Минск: 71 – 72.
- Сиренко Л.А., Кирпенко Ю.А., Лукина Л.Ф., Коваленко О.В., 1976.** О токсичности синезеленых водорослей – возбудителей «цветения» воды. *Гидробиол. журн.*, 12 (4): 22–28.
- Скопцов В.Г., Крупеникова Т.В., 1982.** Роль рыб-планктофагов в формировании структуры планктонного сообщества озера. *Экология*, 5: 41 – 46.
- Сущеня Л.М., 1959.** О потреблении планктонных водорослей зоопланктоном. *Тр. пятой научной конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики*, Минск: 32 – 37.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г., 1980.** Экология. М.: 1-464.
- Ahlgren G., Lundstedt L., Brett M., Forsberg C., 1990.** Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *J. Plankton Res.*, 12 (4): 809 – 818.
- Allen Y.C., De Stasio B.T., Ramcharan C.W., 1993.** Individual and population level consequences of an algal epibiont on *Daphnia*. *Limnol. and Oceanogr.*, 38 (3): 92 – 601.
- Arnold D.E., 1971.** Ingestion, assimilation, survival and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae. *Limnol. and Oceanogr.*, 16 (6): 906 – 920.
- Brooks J.L., Dodson S.L., 1965.** Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150 (692) 28 – 35.
- Burns C.W., Gilbert J.J., 1986.** Direct observations of the mechanisms of interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis*. *Limnol. and Oceanogr.*, 1 (4): 859 – 866.
- Chiavelli D.A., Mills E.L., Threlkeld S.T., 1993.** Host preference, seasonality, and community interactions of zooplankton epibionts. *Limnol. and Oceanogr.*, 38 (3): 574 – 583.
- Dawidowicz P., 1990a.** The effect of *Daphnia* on filament length of blue-green algae. *Hydrobiologia*, 191: 265 – 268.
- Dawidowicz P., 1990b.** Effectiveness of phytoplankton control by large-bodied and small-bodied zooplankton. *Hydrobiologia*, 200 – 201: 43 – 47.
- De Bernardi R., 1981.** Biotic interactions in freshwater and effects on community structure. *Bull. Zool.*, 48: 353 – 371.
- De Bernardi R., Giussani G., 1990.** Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia*, 200 – 201: 29 – 41.
- DeMott W.R., Kerfoot W.C., 1982.** Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology*, 63 (6): 1949 – 1966.
- Edmondson W.T., 1985.** Reciprocal changes in abundance of *Diaptomus* and *Daphnia* in Lake Washington. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 21: 475 – 481.

- Fedorenko A.Y., 1975.** Instar and species-specific diets in two species of *Chaoborus*. *Limnol. and Oceanogr.*, 20 (2): 238 – 249.
- Gilbert J.J., 1988a.** Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnol. and Oceanogr.*, 33 (6, 1): 1286 – 1303.
- Gilbert J.J., 1988b.** Susceptibilities of ten rotifer species to interference from *Daphnia pulex*. *Ecology*, 69 (6): 1826 – 1838.
- Gilbert J.J., 1989.** The effect of *Daphnia* interference on a natural rotifer and ciliate community: short-term bottle experiments. *Limnol. and Oceanogr.*, 34, (3): 606 – 617.
- Gilbert J.J., 1990.** Differential effects of *Anabaena affinis* on cladocerans and rotifers: mechanisms and implications. *Ecology*, 71 (5): 1727 – 1740.
- Gilbert J.J., Stemberger R.S., 1985.** Control of *Keratella* populations by interference competition from *Daphnia*. *Limnol. and Oceanogr.*, 30 (1) 180 – 188.
- Gliwicz Z.M., 1990.** Why do cladocerans fail to control algal blooms. *Hydrobiologia*, 200 – 201: 83 – 97.
- Gliwicz Z.M., Siedlar E., 1980.** Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.*, 88 (2): 155 – 177.
- Gliwicz Z.M., Lampert W., 1994.** Clutch-size variability in *Daphnia*: Body-size related effects of egg predation by cyclopoid copepods. *Limnol. and Oceanogr.*, 39 (3): 479 – 485.
- Goulden C.E., Henry L.L., Tessier A.J., 1982.** Body size, energy reserves, and competitive ability in three species of Cladocera. *Ecology*, 63 (6): 1780 – 1789.
- Grossnickle N.E., 1982.** Feeding habits of *Mysis relicta*: an overview. *Hydrobiologia*, 93 (1 – 2): 101 – 107.
- Hall D.J., 1964.** An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, 45 (1): 94 – 112.
- Hanson M.A., Butler M.G., 1990.** Early responses of plankton and turbidity to biomanipulation in a shallow prairie lake. *Hydrobiologia*, 200 – 201: 317 – 327.
- Hebert P.D.N., Loaring J.M., 1980.** Selective predation and the species composition of arctic ponds. *Can. J. Zool.*, 58 (3): 422 – 426.
- Holker F., Haertel S., Steiner S., Mehner T., 2002.** Effects of piscivore-mediated habitat use on growth, diet and zooplankton consumption of roach: An individual-based modeling approach. *Freshwater Biol.*, 47 (12): 2345 – 2358.
- Hurlbert S.H., Mulla M.S., 1981.** Impacts of mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation on plankton communities. *Hydrobiologia*, 83: 125 – 151.
- Johannsson O.E., Leggett M.F., Rudstam L.G., Servos M.R., Mohammadian M.A., Gal G., Dermott R.M., Hesslein R.H., 2001.** Diet of *Mysis relicta* in Lake Ontario as revealed by stable isotope and gut content analysis. *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.*, 58 (10): 1975 – 1986.
- Karabin A., 1974.** Studies on the predatory role of the cladoceran, *Leptodora kindtii* (Focke), in secondary production of two lakes with different trophy. *Ekol. pol.*, 22 (2): 295 – 310.
- Kerfoot W.C., 1987.** Cascading effects and indirect pathways. *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*, ed. by W.C. Kerfoot and A. Sih, Hanover, London: 57 – 70.
- Kerfoot W.C., DeMott W.R., 1980.** Foundations for evaluating community interactions: the use of enclosures to investigate the coexistence of *Daphnia* and *Bosmina*. *Evolution and ecology of zooplankton communities*, ed. by W.C. Kerfoot and A. Sih, Hanover, New Hampshire: 725 – 741.
- Krylov P.I., Arbaciauskas K., 1994.** Are invertebrate predators capable to control populations of large herbivorous? Contribution of *Chaoborus* to the mortality of *Daphnia* in a small fishless lake. *Russ. J. Aquat. Ecol.*, 3 (1): 1 – 13.
- Langeland A., 1981.** Decreased zooplankton density in two Norwegian lakes caused by predation of recently introduced *Mysis relicta*. *Ibid*, 21 (2): 926 – 937.
- Lasenby D.C., Langford R.R., 1973.** Feeding and assimilation of *Mysis relicta*. *Limnol. and Oceanogr.*, 18 (2): 280 – 285.

- Luecke C., Vanni M.J., Magnuson J.J., Kitchell J.F., Jacobson P.T., 1990.** Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnol. and Oceanogr.*, 35 (8): 1718 – 1733.
- Lynch M., 1978.** Complex interactions between natural coexploiters – *Daphnia* and *Ceriodaphnia*. *Ecology*, 59 (3): 552 – 564.
- Lynch M., 1979.** Predation, competition, and zooplankton community structure: An experimental study. *Limnol. and Oceanogr.*, 24, (2): 253 – 272.
- MacIsaac H.J., Gilbert J.J., 1989.** Competition between rotifers and cladocerans of different body size. *Oecologia*, 81 (3): 295 – 301.
- Moore M.V., 1988.** Differential use of food resources by the instars of *Chaoborus punctipennis*. *Freshwater Biol.*, 19 (2): 249 – 268.
- Morgan M.D., Goldman C.R., Richards R.C., 1981.** Impact of introduced population of *Mysis relicta* on zooplankton in oligotrophic subalpine lakes. *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.*, (21): 339 – 345.
- Murtaught P.A., 1981.** Selective predation by *Neomysis mercedis* in Lake Washington. *Limnol. and Oceanogr.*, 26 (3): 445 – 453.
- Neill W.E., 1981.** Impact of *Chaoborus* predation upon the structure and dynamics of a crustacean zooplankton community. *Oecologia*, 48 (2): 164 – 177.
- Neill W.E., 1984.** Regulation of rotifer densities by crustacean zooplankton in an oligotrophic montane lake in British Columbia. *Oecologia*, 61 (2): 175 – 181.
- Neill W.E., 1985.** The effects of herbivore competition upon the dynamics of *Chaoborus* predation. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, (21): 483–491.
- Nero R.W., Sprules G.W., 1986.** Zooplankton species abundance and biomass in relation to occurrence of *Mysis relicta* (Malacostraca: Mysidacea). *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.*, 43 (2): 420–434.
- O'Brien W.J., 2001.** Long-term impact of an invertebrate predator, *Heterocope septentrionalis*, on an arctic pond zooplankton community. *Freshwater Biol.*, 46 (1): 39–45.
- Orcutt J.D., 1985.** Food level effects on the competitive interactions of two co-occurring cladoceran zooplankton: *Diaphanosoma brachyurum* and *Daphnia ambigua*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 21: 465 – 473.
- Pace M.L., Porter K.G., Feig Y.S., 1983.** Species- and age-specific differences in bacterial resource utilization by two co-occurring cladocerans. *Ecology* 64 (5): 1145 – 1156.
- Peterson B.J., Hobbie J.E., Haney J.F., 1978.** *Daphnia* grazing on natural bacteria. *Ibid*, 23 (5): 1039 – 1044.
- Porter K.G., 1975.** Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia*. *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.*, 19 (4): 2840 – 2850.
- Porter K.G., Orcutt J.D., 1980.** Nutritional adequacy, manageability, and toxicity as factors that determine the food quality of green and blue-green algae for *Daphnia*. *Evolution and ecology of zooplankton communities*, ed. W.C. Kerfoot, Hanover, New Hampshire: 268 – 281.
- Romanovsky Y.E., Feniova I.Y., 1985.** Competition among Cladocera: Effect of different levels of food supply. *Oikos*, 44: 243 – 252.
- Rudstam L.G., Lathrop R.C., Carpenter S.R., 1993.** The rise and fall of a dominant planktivore: direct and indirect effects on zooplankton. *Ecology*, 74 (2): 303 – 319.
- Sanders R.W., Porter K.G., Bennett S.J., DeBiase A.E., 1989.** Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. and Oceanogr.*, 34 (4): 673 – 687.
- Sanni S., Waervagen S.B., 1990.** Oligotrophication as a result of planktivorous fish removed with rotenone in the small, eutrophic lake Mosvatn, Norway. *Hydrobiologia*, 200 – 201: 263 – 274.
- Schwartz S.S., Cameron G.N., 1993.** How do parasites cost their hosts? Preliminary answers from trematodes and *Daphnia obtusa*. *Limnol. and Oceanogr.*, 38 (3): 602 – 612.

**Smith D.W., Cooper S.D., 1982.** Competition among Cladocera. *Ecology*, 63 (4): 1004–1015.

**Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A., 1986.** The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh water. *Archiv fur Hydrobiologie*, 106: 433–471.

**Soto D., 1985.** Experimental evaluation of copepod interactions. *Intern. Verein. fur Theor. und Angew. Limnol., Verhandlungen*, 22: 3199–3204.

**Van Donk E., Grimm M.P., Gulati R.D., Heuts P.G., de Kloet W.A., van Liere L., 1990.** First attempt to apply whole-lake food-web manipulation on a large scale in the Netherlands. *Hydrobiologia*, 200 – 201: 291 – 301.

**Vanni M.J., 1986.** Competition in zooplankton communities: Suppression of small species by *Daphnia pulex*. *Limnol. and Oceanogr.*, 31 (5): 1039 – 1056.

**Vanni M.J., 1988.** Freshwater zooplankton community structure: Introduction of large invertebrate predators and large herbivores to a small-species community. *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.*, 45 (10): 1758 – 1770.

**Vanni M.J., Temte J., 1990.** Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. *Limnol. and Oceanogr.*, 35 (3): 697 – 709.

**Willey R.L., Cantrell P.A., Threlkeld S.T., 1990.** Epibiotic euglenoid flagellates increase the susceptibility of some zooplankton to fish predation. *Limnol. and Oceanogr.*, 35 (4): 952 – 959.

**Williamson C.E., Butler N.M., 1986.** Predation on rotifers by the suspension-feeding calanoid copepod *Diaptomus pallidus*. *Limnol. and Oceanogr.*, 31 (2): 393–402.

**Wright J.C., 1965.** The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry reservoir, Montana. *Limnol. and Oceanogr.*, 10 (4): 583–590.

## Summary

### **Vladimir I. Devyatkov. A new scheme of biotic interactions (by the example of freshwater communities)**

*Altai Branch of Research-and-Production Center of Fishery,  
Ust-Kamenogorsk, Kazakhstan*

A new scheme of biotic interactions is presented using freshwater communities as an example. The scheme is based on classification of biotic connections by Haskel - Burkholder - Odum. Neutralism, a widely recognized type of interaction, is not included in the scheme. According to the new scheme all types of biotic interactions have similar importance in the community. Population abundance is controlled not only "from above" (impact of predators; upside-down-control) or "from below" (food limitation; bottom-up control) but also "from the left" (fluctuating abundance of competitors) and "from the right" (fluctuating abundance of mutualists), as well as from any other direction. The new concepts anti-amensal and anti-commensal are introduced in addition to generally accepted concepts like predator (exploiter), prey, competitor, amensal, commensal, and mutualist. Amensals have the most negative impact on population abundance, while commensals exert the most favourable influence on it.