

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (CLADOCERA) (НА ПРИМЕРЕ SIDA CRYSTALLINA И SIMOCEPHALUS VETULUS (O.F.MULL))

¹Пежева М.Х., ¹Казанчев С.Ч., ¹Авалишвили Е.Т.

¹ФГБОУ ВО «Кабардино-Балкарский государственный аграрный университет им. В.М. Кокова», Нальчик, e-mail: mpiezhieva@mail.ru

В статье рассмотрены морфометрические факторы, влияющие на плодовитость фитофильных ветвистоусых прибрежных ракообразных. Определены наступление половой зрелости и продолжительность жизни у рассматриваемых ракообразных. Установили, что яйценосные самки появляются в мае при 15-17⁰С; их длина в это время составляет 1,6-1,9; в июне – 1,4-1,6; в сентябре – 1,6-1,7 мм. Индивидуальная плодовитость связана с размерами тела. Максимальной численности популяции достигают при некоторых промежуточных по своим значениям относительной плодовитости и приросте, а максимальным значениям этих категорий плодовитости соответствует численность, приближающаяся к средней, но со сдвигом к минимальным значениям, что особенно хорошо заметно у *S.crystallina*. непосредственное влияние различных факторов на плодовитость сказывается на уровне индивидумов и через них на уровне популяции. Величина популяционной плодовитости обусловлена непосредственным влиянием таких индивидуальных признаков, как максимальная длина, максимальная индивидуальная плодовитость и прирост плодовитости.

Ключевые слова: фитопланктон, аквабионты, фитофильные ветвистоусые, река Черек, плодовитость, популяция.

BIOECOLOGICAL FACTORS THAT INFLUENCE THE PRODUCTIVITY OF CLADOCERANS (CLADOCERA) (AS AN EXAMPLE: CRYSTALLINA SIDA AND SIMOCEPHALUS VETULUS (O. F. MULL))

Pezheva M.H., Kazanchev S.Ch., Avalichvili E.T.

Kabardino-Balkaria state agrarian University. V. M. Kokov, Nalchik, e-mail: mpiezhieva@mail.ru

The article considers morphometric factors that influence the fecundity of cladocerans fetopelvic coastal crustaceans. Defined the onset of puberty, and life length expectancy, the crustaceans. Found that the oviparous females appear in may, with 15-17⁰S; their length at this time is 1,6-1,9; in June – 1,4-1,6; in September – 1,6-1,7 mm. the Individual fecundity is associated with body size. Maximum population is achieved by some intermediate in their values relative fecundity and growth, and maximum values for these categories of fecundity corresponds to the number approaching the average but with a shift to minimum values, which is especially noticeable at *S. crystallina*. The direct influence of various factors on fertility affects the level of the individual and at the population level. The magnitude of population fertility due to the direct influence of such individual characteristics as maximum length, maximum individual fertility and increase fertility.

Keywords: phytoplankton, aquatics, fitopolesye cladocerans, Cherek river, fecundity, population

Многочисленные рачки – обитатели зарослей, подводных растений в прибрежной части озер, прудов, рек. Многие из этих рачков всю жизнь проводят в толще воды и составляют значительную часть пресноводного планктона. В водоемах встречаются только самки, откладывающие и вынашивающие в своих выводковых камерах неоплодотворенные яйца. Число этих яиц различно не только у разных видов, но и даже у различных особей одного вида [2].

Плодовитость пойкилотермных аквабионтов характеризует состояние вида в конкретных местах обитания, поскольку ее зависимость от температуры и трофических условий в настоящее время уже очевидна. Менее ясно представляется сила влияния на

уровень плодовитости этих отдельных или в сочетании со скоростью роста химическим составом среды и другими физиологическими особенностями. Как оказалось на примере фитофильных ветвистоусых, из водоема Черка в ранг критериев межпопуляционных отличий должна быть отнесена одна из категорий плодовитости – относительная плодовитость, поскольку она в значительной мере связана с интегрирующей характеристикой популяции – численностью. Следовательно, плодовитость, являясь признаком партеногенетических популяций, должна быть связана с основными особенностями их структуры, размерами яйценосных самок, скоростью роста, продолжительностью жизни.

Цель работы – установить морфометрические факторы, влияющие на плодовитость фитофильных ветвистоусых прибрежных ракообразных в условиях реки Черк КБР.

Материалы и методы исследований

Основой для настоящей работы послужили многолетние материалы (2013-2016 гг.) по плодовитости двух массовых прибрежных ветвистоусых ракообразных – *Sida crystallina* и *Simoccephalida*, *Simoccephalus vetulus* из водоемов реки Черка различного типа (пойменных русла, водохранилища) на протяжении от верхнего его течения до дельты. Измерение отдельных экземпляров и подсчет у них яиц производили на предметном стекле под бинокуляром МБС-1. Живых рачков отлавливали пипеткой и умерщвляли спиртом. В местах улова производили количественный учет [5] зоопланктона в 1м³ фильтрование 50 л. через планктонную сеть (газ №61). В каждой выборке [4], подвергавшейся статистической обработке, представлено, как правило, не менее 25 экземпляров. Всего измерено около 3200 яйценосных самок. Для характеристики плодовитости пользовались показателями: индивидуальная плодовитость (E) - число яиц, приходящееся на одну яйценосную самку определенного размера; средняя популяционная плодовитость (E_p) - среднее число яиц приходящееся на одну самку; относительная популяционная плодовитость (lp) - число яиц на размерную единицу (0,1 мг.) всех яйценосных самок; средний прирост яиц популяции (q_p), характеризующий средние величины прибавок числа яиц всей размножающейся совокупности за определенный период времени, рассчитанный с применением средней геометрической [4,2], \bar{X}_L -средняя, L_{max} - максимальная длина размножающихся самок, E_{max} - максимальная индивидуальная плодовитость. Для вычисления массы использованы формулы его зависимости от длины, рассчитанные для *S. crystallina* и *S. vetulus*.

Результаты исследования

Наступление половой зрелости и продолжительность жизни у рассматриваемых ракообразных, как и у других пойкилотермных аквабионтов, определяются температурой воды. По многолетним наблюдениям яйценосные самки *S. crystallina* появляются в мае при

15-17⁰ С; их длина в это время составляет 1,6-1,9; в июне - 1,4-1,6; в сентябре - 1,6-1,7 мм, более «скороспелый»; в мае самки при длине -1,5-1,6, в июле - 1,3-1,4, в сентябре - 1,4-1,5 мм. В условиях среднемесячной температуры свыше 22⁰С первые становятся половозрелыми при 1,3, вторые - 1,2 мм. Однако, в водоемах средней и верхней части Черка такой прогрев воды - явление необычное. Максимальные размеры отмечены при 15-18⁰С, минимальные - при 21-24⁰С. Зимние, покоящиеся яйца появляются у *S. crustallina* при 10-19⁰С. В это время самцы в популяциях могут составлять до 30% от общей численности. Индивидуальная плодовитость обоих видов, как и других пойкилотермных аквабионтов, непосредственно связана с размерами тела. Коэффициент корреляции между длиной тела и индивидуальной плодовитостью составляет для *S. crustallina* +0,96; для *S. Vetulus* +0,91. Некоторое уменьшение степени корреляции у *S. Vetulus* связано со снижением плодовитости аквабионтов старших возрастов, что отражается и на корреляции между максимальной длиной тела и максимальной индивидуальной плодовитостью: у *S. crustallina* $r=+0,97$ у *S. Vetulus* $r =+0,88$. Популяционная плодовитость как производная индивидуальной должна быть теснейшим образом связана с размерными характеристиками популяций. Коэффициенты корреляции между размерами тела и плодовитостью *S. crustallina* следующие:

	Lmax	\bar{X}_L	Emax	Er
Lmax	-	+0,92	+0,97	+0,90
\bar{X}_L	+0,92	-	+0,90	+0,94
Emax	+0,97	+0,84	-	+0,98
Er	+0,90	+0,94	+0,98	-
ℓ_p	-	0,96	-	-

Следовательно, плодовитость связана с температурой через скорость роста и размеры. Действительно, корреляция ее с длиной тела выше, чем с температурой, но, при одном и том же характере связи - отрицательном.

	Lmax	Emax	\bar{X}_L	Er	ℓ_p
<i>S. crustallina</i>	-0,84	-0,83	-0,70	-0,80	+0,94
<i>S. Vetulus</i>	-0,89	-0,77	-0,77	-0,80	-

Относительная плодовитость находится под непосредственным влиянием температуры, в чем убеждает высокая степень ее положительной сопряженности с этим фактором и отрицательной - с длиной тела. Максимальным значением относительной плодовитости соответствуют наименьшие размеры самок, а, возможно, и самая короткая продолжительность жизни рачков. Безусловный интерес вызывает большая зависимость линейных размеров тела от температуры у *S. Vetulus*,

характеризующегося более интенсивным ростом в сравнении с *S. crustallina*. Это подтверждают данные по росту половозрелых клadoцер в прибрежье Черекского водохранилища в годы с резко отличающимися температурными условиями [10]. Среднее значение характеристики роста *S. Vetulus* изменяется в больших пределах (0,038-0,074), чем у *S. crustallina* (0,044-0,063). Прирост плодовитости (или яиц) как результат наращивания ее с увеличением размеров тела наиболее тесно связан с длиной тела, а следовательно, и с индивидуальной плодовитостью, о чем свидетельствуют коэффициенты корреляции (для *S. crustallina*): $r_{Lmax}=0,96$; $r_{\bar{L}}=0,90$; $r_t^0=-0,72$; $r_{Emax}=0,94$; $r_{Ep}=0,86$; $r_{lp}=0,72$. В меньшей степени прирост связан с популяционными категориями плодовитости, составной частью которых он является. Величина прироста обусловлена скоростью и темпом соматического роста. Отсутствие данных по характеристике массы и линейного роста популяции непосредственно в водоеме вынуждает нас прибегнуть к опосредственным проявлением их связи. Подтверждением такой связи являются: высокая корреляция между приростом плодовитости и размерами тела; более высокие его показатели у растущего быстрее *S. Vetulus* и у обоих видов в период максимального роста весной (табл. 1); отрицательная коррелятивная связь с температурой.

Таблица 1

Популяционный прирост плодовитости (q_p) и относительная популяционная плодовитость (lp) *S. crustallina* и *S. Vetulus* в различных участках реки Черек

Участок реки	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	lp	q_p	lp	q_p	lp	q_p	lp	q_p	lp	q_p
<i>S. crustallina</i>										
Пойменное озеро Нижний уступ	-	-	1,30	1,86	2,10	1,58	-	-	1,60	1,92
Черекское водохранилище	2,30	2,63	1,80	2,23	2,80	1,81	-	-	1,50	1,94
Аушигерское водохранилище	1,30	2,36	1,40	1,81	2,10	1,83	1,70	1,33	1,70	1,73
<i>S. Vetulus</i>										
Нижний уступ	1,70	2,92	-	-	1,91	2,21	-	-	1,80	2,39

Для сезонной динамики прироста плодовитости характерно снижение его в июле с последующим увеличением в сентябре. Увеличение темпа роста к осени, то есть при понижении температуры отмечается не только у *S. Crustallina*, но и у других ветвистоусых, например - *Daphnia longispina*, *Eurycercus lamellatus*. Замедление роста в летние месяцы в период наивысших температур совпадает с увеличением относительной

плодовитости и, очевидно, генеративный рост в этот период преобладает, чему способствует наиболее интенсивное питание рачков при повышенной температуре. Подтверждается это высоким отрицательным значением коэффициента корреляции ($r=-0,96$) между относительной плодовитостью и размерами тела и столь же высоким, но положительной температурой ($r=+0,94$). Действительно, *S.Vetulus* наибольшей скоростью фильтрации отличается при температуре между 22 и 26 °С[3].

Плодовитость и плотность популяций. Численность отдельных популяций *S.crystallina* в значительной мере связана с относительной популяционной плодовитостью (рис. 1). Связь индивидуальной плодовитости с численностью как производной размеров оказывается менее четкой, что объясняется значительной их вариабельностью.

При соотношении численности и относительной популяционной плодовитости по материалам за все годы исследований различных водоемов обнаруживается четкая криволинейная их зависимость (см. рис1). Корреляционное отношение по этим признакам составляет $\eta = 0,97$. С численностью также связан прирост плодовитости в популяции *S.crystallina*, о чем свидетельствует высокое значение корреляционного отношения $\eta = 0,89$

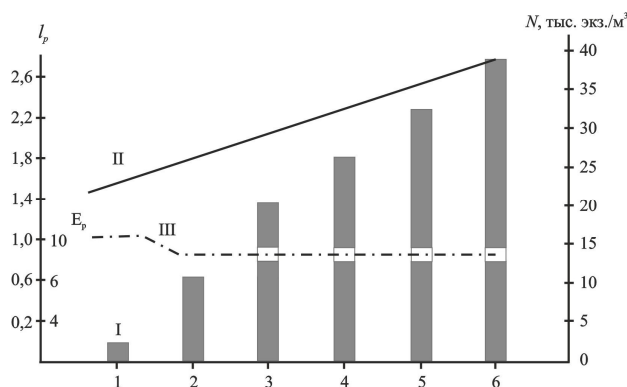


Рис.1. Плотность популяции (N -I), относительная популяционная (I_p -II), и индивидуальная популяционная плодовитость (E_p -III) *S.crystallina* в пойменном водоеме (8-II-VII)

Чрезвычайно интересен ход кривых зависимости численности относительной плодовитости и прироста, идентичный у обоих исследованных видов (рис.2). Максимальной численности популяции достигают при некоторых промежуточных по своим значениям относительной плодовитости и приросте, а максимальным значениям этих категорий плодовитости соответствует численность, приближающаяся к средней, но со сдвигом к минимальным значениям, что особенно хорошо заметно у *S. crystallina*. Связь размножения с плотностью популяции у обоих видов носит название «тип роста по Олли» [6,7], когда темп размножения при некоторой промежуточной плотности больше, чем при очень низкой и очень высокой. Такая плотность популяции обеспечивает наивысшие темпы размножения [9].

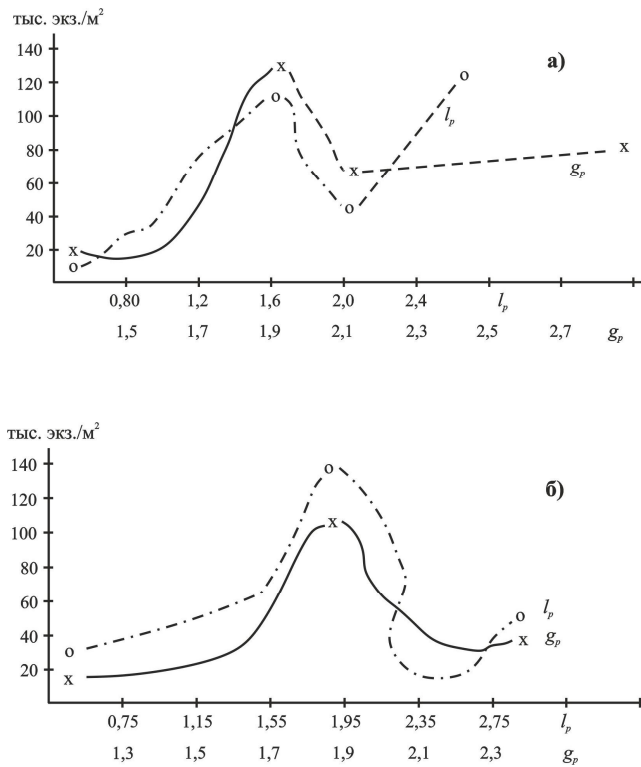


Рис.2. Зависимость плотности популяций *S. Vetulus* (а) и *S. Crystallina* (б) от относительной популяционной плодовитости (l_p) и популяционного прироста плодовитости (g_p)

При идентичном ходе кривых численности в зависимости от плодовитости различия между обоими видами сводятся к следующему: большая растянутость шкалы относительной плодовитости у *S. crystallina* и шкалы прироста у *S. Vetulus*; более высокие значения относительной плодовитости у первой и прироста у второй. Эти различия являются результатом особенностей их биологии. Увеличение значения прироста происходит у растущего быстрее *S. Vetulus*, о чем свидетельствует доминирование кривой прироста, в отличие от *S. crystallina*, у которой обеспечение ее максимальной численности происходит за счет относительной плодовитости. Темп роста оказывает существенное влияние на численность популяций. Например, численность *S. Vetulus* в водоемах верхнего Черка, при низкой относительной плодовитости, но более высоком приросте в два раза выше, чем у *S. crystallina*, с более высокой относительной плодовитостью, но низким приростом. Количество яиц у самок рассматриваемых видов из водоемов Черка различного типа в годы исследований колебалось в пределах 1-61 экз. при длине тела 1,3-3,6 мм. у *S. crystallina* и 1-40 экз. при длине 1,2-2,8 мм. у *S. Vetulus*. Изменчивость индивидуальной и популяционной плодовитости *S. crystallina* наименьшая в июле (14 и 38% соответственно). Наиболее высока изменчивость популяционной плодовитости в мае-июне, в период максимального роста. При сравнении ракообразных из различных водоемов Черка по

этому показателю видно, что наибольшие величины приходятся на водоемы, где выше величина прироста (табл. 2)

Таблица 2

Изменчивость (C, V) индивидуальной (E) и популяционной (E_p) плодовитости и прирост (q_p) *S.crustallina* в водоемах Череха

Место исследования	C, V, E %	C, N E _p	q _p
Речные водоемы:			
Пойменные водоемы верхнего Череха	3	41	1,96
То же среднего Череха	16	38	1,60
Русло и приточная система Верхнего Череха	9	45	2,43
То же Нижнего Череха	8	41	2,24
Черекский лиман	30	50	2,40
Водохранилища:			
Черекское	14	37	1,82
Аушигерское	14	38	1,88
Зарагижское	15	36	1,42

Для растущего быстрее и «скороспелого» *S.Vetulus* также характерна большая изменчивость не только популяционной, но и индивидуальной плодовитости. Средний коэффициент вариации популяционной и индивидуальной изменчивости составляет у *S.crustallina* 38 и 15%, соответственно у *S.Vetulus* 41 и 18 %. Расчет коэффициента корреляции между приростом плодовитости и средней изменчивостью индивидуальной популяционной плодовитости подтвердили тесную связь между ними, хотя, и противоположного характера. Изменчивость индивидуальной плодовитости находится в тесной отрицательной связи с приростом ($r=-0,96$ для *S.crustallina* и $r=-0,95$ для *S.Vetulus*), а популяционной (для *S.crustallina*) в тесной положительной связи ($r=+0,93$). Изменчивость индивидуальной плодовитости заметно возрастает в экстремальных условиях, например, в условиях повышенной солености Черекского лимана в пределах отмеченной зоны (см. табл.2). Непосредственное влияние различных факторов на плодовитость сказывается, прежде всего, на уровне индивидуумов и через них на уровне популяции. Это имеет место не только в случае влияния факторов абиотического плана (температура, химический состав воды), но и в связи с внутривидовыми особенностями развития. Так, уровень изменчивости индивидуальной плодовитости (при расчете корреляции между приростом и изменчивостью индивидуальной плодовитости взята средняя изменчивость, то есть средняя C.V всех возрастных групп каждой из популяций) определяется абсолютным ее значением: в данном случае имеет место проявление статистической особенности коэффициента вариации - уменьшение его значения при возрастании абсолютных значений признаков [7]. Сопоставление изменчивости популяционной плодовитости с ее абсолютными величинами показывает, что в отличие от индивидуальной плодовитости, изменчивость

которой находится в обратной зависимости от ее абсолютной величины (у *S. crystallina* $r=-0,97$ и у *S. Vetulus* $r=-0,9$). Связь эта носит положительный характер ($r=+0,88$). Величина популяционной плодовитости обусловлена непосредственным влиянием таких индивидуальных признаков, как максимальная длина, максимальная индивидуальная плодовитость и прирост плодовитости. Таким образом, фактором первостепенной важности для структуры партеногенетических популяций следует считать скорость развития, поскольку именно ею определяются не только признаки индивидуального характера (продолжительность жизни, средние размеры, максимальная индивидуальная плодовитость), но и, что самое важное, связанные с нею популяционные плодовитость и прирост, относительная плодовитость и связанная с ними плотность популяций. Скорость развития ветвистоусых ракообразных оказывается изменчивой не только на уровне видов, но, и, что очень существенно, на уровне конкретных их популяций.

Выводы:

1. Сравнение плодовитости двух экологических близких и почти одноразмерных видов в различных аспектах позволило найти не только общие закономерности и тенденции, но и различия в ее связях и направлениях. Плодовитость связана с ростом и общим развитием, что находит отражение прежде всего в индивидуальной плодовитости.
2. Прирост плодовитости в случае с *S. Vetulus* оказывает большее влияние на плотность популяции, чем у *S. crystallina*, а потому плотность первой популяции как отражение всех внутривидовых явлений связано у них преимущественно со скоростью роста и в меньшей степени с относительной плодовитостью.
3. У быстрорастущего *S. Vetulus* уровень популяционного прироста выше, чем у *S. crystallina*, а относительная плодовитость ниже. Очевидно, более интенсивное развитие требует значительно больших энергозатрат. В связи с чем продолжительность жизни у *S. Vetulus* намного меньше.

Список литературы

1. Бабицкий В.А. Биология и продукция популяций *Eurycercus lammellatus* (O.F.Muller) в прибрежной зоне оз. Нарочь // Гидробиология, журн. – 1975. – т.6. – № 4. – С.27-31.
2. Занкевич Л. А. Жизнь животных. – М., 1969. – Т.2. – С. 391-399.

3. Крючкова Н.М., Кондратюк В.Г. Зависимость фильтрационного питания от температуры у некоторых представителей отряда ветвистоусых ракообразных. ДАН БССР, 1966. Т.10. – № 2. – с. 180-189.
4. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М. Высшая школа, 1973. – С. 130-111.
5. Лебедева Л.И. Рост, размножение и продукция кладоцер водохранилищ [Текст]: Автореферат дис. на соискание ученой степени кандидата биологических наук. (105) / [Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова]. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. – 15 с.
6. Пежева М.Х., Казанчев С.Ч. Биологические особенности ракушковых ракообразных (Ostrucoda candonidae) как основного продуцента водоемов. Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2016. – № 8 (119). – С. 28-32.
7. Пежева М.Х., Казанчев С.Ч., Шибзухова З.С., Хабжоков А.Б. Донная фауна реки Терек // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 2-21.– С. 4658-4664.
8. Пежева М.Х., Казанчев С.Ч., Кожаева Д.К., Хабжоков А.Б. Фауна амфибионтного сообщества рек КБР (Хирономиды-Chironomidae) // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2015. – № 4 (54). – С. 203-205.
9. Пежева М.Х., Казанчев С.Ч., Шибзухова З.С., Хабжоков А.Б. Олигохеты (Oligochaeta) реки Малка // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 8-1. – С. 37-41.
10. Пежева М.Х., Казанчев С.Ч., Кожаева Д.К., Казанчев Л.А. Эндоэкологические параметры, влияющие на сукцессию бактериопланктона Черекского водоема // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2010. – Т. 4. № 28-1. – С. 197-200.