

А. А. Никогосян

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ *DAPHNIA LONGISPINA*
SEVANICA EULIMNETICA, В. (GLADOCERA) И ЕЕ ПРОДУКЦИЯ В
ОЗЕРЕ СЕВАН

Эвтрофирование озера Севан, которое является следствием понижения уровня, вызвало значительные изменения во всех трофических звеньях озера. В зоопланктоне оно выразилось тем, что изменился его качественный состав, соотношение отдельных групп в биоценозе и биология отдельных видов (Мешкова, 1975; Мешкова, Никогосян, 1978; Никогосян, 1979). В литературе приводятся много данных, показывающие, что при эвтрофировании водоема значительно увеличивается роль кладоцер в общей величине численности и биомассы зоопланктона (Андрионикова, 1980). В озере Севан единственным представителем кладоцер является *D. longispina*. Во время интенсивного развития, развиваясь партеногенетически, она имеет достаточно высокую продуктивность и является одним из основных кормовых объектов, которым питаются пелагические рыбы в летний сезон.

Цель нашей работы выяснить, как эвтрофирование отразилось на продуктивности этого вида.

Для определения продукции вида необходимы были данные по темпу изменения массы тела (весовой рост), линейных размеров (линейный рост), плодовитости, а также зависимости последних от условий среды. С этой целью в лаборатории были проведены эксперименты. Эксперименты проводились в стаканчиках объемом 50 мл (29 шт.), заполненных предварительно профильтрованной через газ № 58 озерной водой. В стаканчиках содержалась по одной новорожденной дафнии. Воду в стаканчиках сменяли через день. Так как скорость развития животных в первую очередь зависит от температурных условий (Мешкова, 1953; Лебедева, 1963; Мануйлова, 1964; Munro, White, 1975), для сохранения постоянной температуры в пределах 18–20° стаканы держались в водяной ванне. Ежедневно измеряли длину всех особей, а также определяли плодовитость у самок после наступления половой зрелости.

Обработка цифрового материала по приросту длины, массы тела и плодовитости проведена по общепринятым методам биометрического анализа (Плохинский, 1970). Для перехода от длины к массе тела пользовались уравнением $w = 0,065 \cdot l^{2,895}$ (Балушкина, Винберг, 1979). Наблюдения показали, что эмбриональное развитие дафнии продолжалось 2–3 суток (табл. 1). Молодь дафнии рождалась в размере 0,4 мм, созревание самки происходило на 6–7-е сутки, когда размер особи

Таблица 1

Показатели по размножению и развитию *D. longispina*
в экспериментальных условиях, 1977 г.

Длительность эмбрионального развития, сутки	2-3
Средняя длина новорожденных особей, мм	0,4
Время наступления половой зрелости, сутки	6-7
Длина самок при наступлении половой зрелости, мм	1,2-1,3
Среднесуточный прирост массы тела, мг; у ювенильных особей	0,019
у половозрелых особей	0,006
Среднесуточный прирост длины, мм; у ювенильных особей	0,102
у половозрелых особей	0,014
Средняя масса тела рачков, мг; ювенильных особей	0,046
половозрелых особей	0,217
Продолжительность между яйцекладками, сутки	2-5
Число пометов от одной самки	2,8±0,9
Продолжительность жизни, сутки	26(47)
Число потомков от одной самки	7,0±2,3
Максимальная длина особей, мм; в эксперименте в озере	1,75
	2,00

достигал 1,2-1,3 мм. Время наступления половой зрелости у дафнии находится в пределах рассчитанных средних величин постэмбрионального развития для рода *Daphnia* - $7,9 \pm 2,1$ (Крючкова, 1979).

Рост массы тела дафнии описывается s-образной кривой (рис. 1). Наиболее интенсивный рост рачков наблюдался после рождения до наступления половой зрелости, максимальный среднесуточный прирост наблюдался на 5-8-е сутки (табл. 2). В росте дафнии (линейном и массы тела) выделяются два периода:

1. От рождения до 10-11 суток; суточный прирост длины в среднем составлял 0,102 мм, массы тела - 0,019 мг.

2. После 11 суток до конца жизни эти показатели соответственно составляют величину 0,014 мм и 0,006 мг.

В условиях эксперимента средняя продолжительность жизни рачков составляла 26 суток, максимальная - 47, при средней длине 1,75 мм. В эксперименте длина дафнии оказалась несколько меньшей, чем в природных условиях (2,00 мм).

На рис. 2 приведены экспериментальные данные на *D. longispina* в разных водоемах СССР.

Выживаемость особей в эксперименте в первые 8-9 суток составляла 100%, к 15-ти суткам она снизилась до 50%, до конца эксперимента дожило только 10-20% всех подопытных животных.

Наблюдения за ростом и размножением в лаборатории сочетались с регулярными сборами планктона в озере в период вегетации дафнии (июль-ноябрь) на станциях 2 (15 м, литораль М. Севана), 4 (58 м,

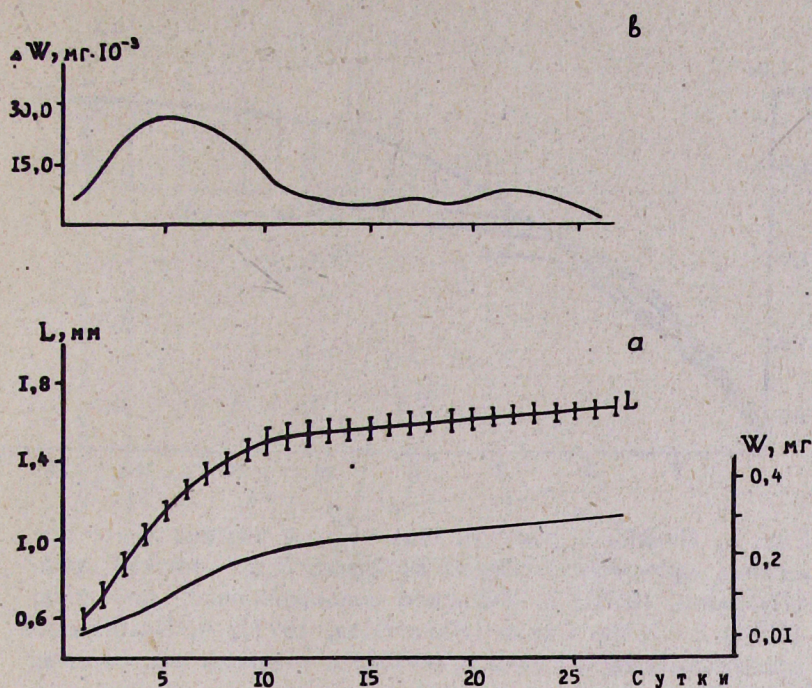


Рис. 1. а) Кривая линейного роста и роста массы тела *D. longispina*.

б) Абсолютный суточный прирост массы тела.

пелагиаль М. Севана), 22 (28 м, пелагиаль Б. Севана). Пробы брались тотально, сетью Джеди, с диаметром входного отверстия 20 см ($S = 0,031 \text{ м}^2$) и фильтрующим конусом из капронового газа № 58. Камеральная обработка велась счетным методом в камере Богорова. Из пробы разведенной в 50–100 мл (объем пробы зависел от концентрации зоопланктона) отбиралось 3–5 мл, в которых просчитывали все возрастные стадии дафнии.

Годовой цикл развития дафнии показан на рис. 3. В начальный период самую высокую численность имела молоде дафнии, количество которой в течение всего вегетационного периода высока. Максимальное развитие дафнии наблюдается в середине августа. В начале сентября отмечается падение численности популяции, вызванное, по-видимому, "цветением" воды сине-зелеными и диатомовыми водорослями. Массовое количество последних забивает фильтрационный аппарат дафнии, подавляет ее развитие (Мешкова, 1947). Во второй половине сентября численность дафнии снова увеличивается, в середине октября образуется третий, более слабый пик, который обусловлен увеличением численности самок без яиц.

Развитие яйценосных самок длилось до середины августа, потом постепенно становилось все меньше, а в некоторые периоды они не обнаруживались.

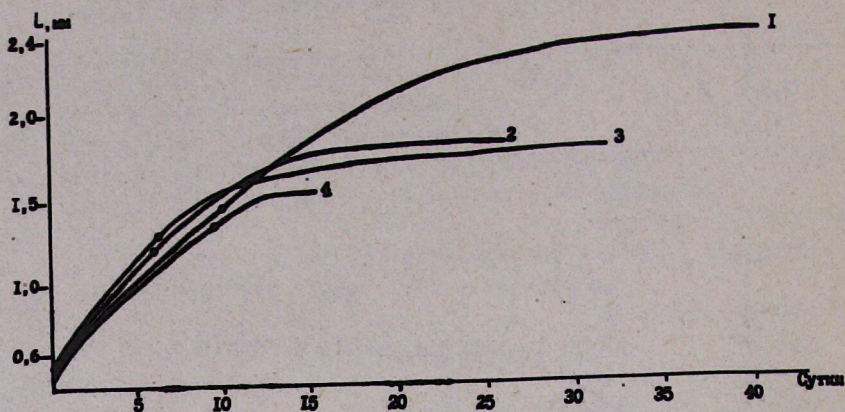


Рис. 2. Линейный рост *D. longispina* в эксперименте из разных водоемов. 1. Озеро Большое, Красноярский край (Пушаева, 1976); 2. Учинское водохранилище (Лебедева, 1968); 3. Озеро Севан (Никогосян, 1977); 4. Цимлянское водохранилище (Гламазда, 1972); о — время наступления половой зрелости.

Численность яйценосных самок всегда, за редким исключением (УШШ) была ниже численности ювенильных самок и составляла незначительную долю в популяции (табл. 3). Со второй половины сентября относительная численность ювенильных самок составляла 90–100% общей численности.

Плодовитость яйценосных самок в течение вегетационного периода колебалась в пределах:

М. Севан, пелагиаль — 1,0 — 10 яиц;

М. Севан, литораль — 1,0 — 8,0 — "

Б. Севан, пелагиаль — 1,0 — 12 — "

Конец вегетационного сезона дафнии — начало ноября, когда температура на поверхности воды становилась 10–11°.

Подсчет продукции проводили расчетным методом для периода интенсивного размножения дафнии (Винберг, 1968). Общая продукция вида рассчитывалась как сумма соматического и генеративного приростов. Продукцию за счет соматического роста рассчитывали по формуле:

$$P_s = \frac{\Delta W_1}{D_1} \cdot N_1 + \frac{\Delta W_2}{D_2} \cdot N_2 \text{ где}$$

- P_s — суточная продукция за счет соматического роста;
 $\frac{\Delta W_1}{D_1}$ — среднесуточный прирост молодых особей;
 $\frac{\Delta W_2}{D_2}$ — среднесуточный прирост взрослых особей;
 N_1 — численность молодых особей;
 N_2 — численность взрослых особей

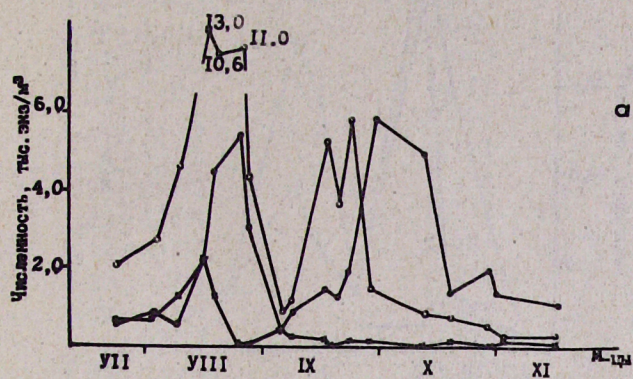


Рис. 3а

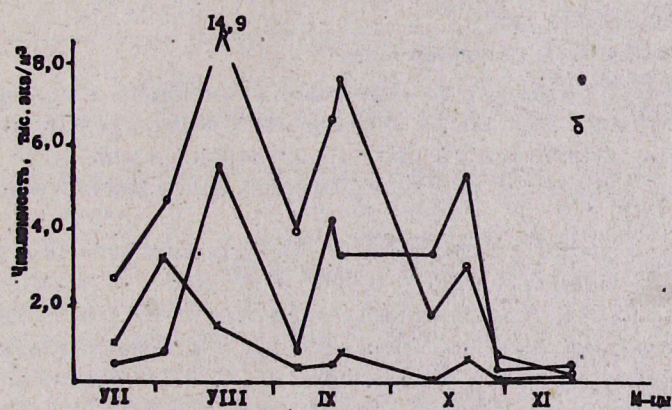
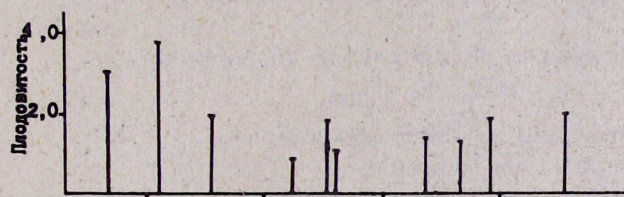


Рис. 3б

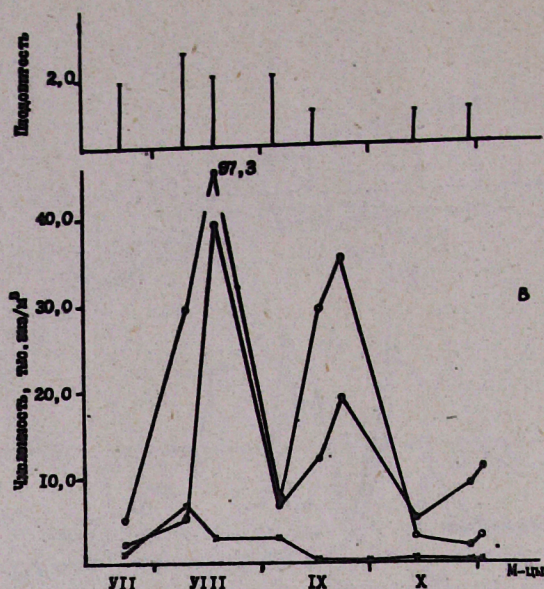


Рис. 3. Динамика разных возрастных групп в популяции *D. longispina* в 1977 г. и средняя плодовитость яйценосных самок; а) ст. 4, пелагиаль М. Севана; б) ст. 22, пелагиаль Б. Севана; в) ст. 2, литораль М. Севана; о-о молодь, ●-● самки без яиц, x-x самки с яйцами.

Генеративную продукцию рассчитывали по формуле:

$$P_q = \frac{N_q^* \cdot F \cdot W_q}{D_q}, \text{ где}$$

P_q — суточная продукция за счет размножения;

N_q^* — численность яйценосных самок;

F — средняя плодовитость яйценосных самок;

W_q — масса яйца, 0,004 мг;

D_q — продолжительность развития яиц.

Колебания P и P/V связаны с изменениями размерного и возрастного состава в популяции дафнии. За исследуемый период преобладала продукция за счет соматического роста, составляя иногда 100% общей продукции, т.е. продукция популяции обусловлена количеством молодых особей (табл. 4).

Суточная продукция в пелагиали М. Севана колебалась в пределах 0,23 – 0,006, Б. Севана – 0,26 – 0,006, в литорали М. Севана – 1,66 – 0,04 г/м³ (рис. 4). Максимальные величины суточной продукции отмечаются в середине августа, минимальные – к концу вегетационного сезона. Продукция за сезон в пелагиали М. Севана составляла 6,0, Б. Севана – 8,14, в литорали М. Севана – 48,4 г/м³, при том больше половины этих величин образовалось в августе.

Биомасса дафнии на станции 4 за вегетационный сезон колебалась

Таблица 2

Расчет среднесуточного прироста *D. Longispina*
(без учета половых продуктов).

Сутки	L, мм	W, мг	ΔW , мг
0	0,4	0,005	
1	0,59 $\pm$ 0,008	0,014	0,009
2	0,73 $\pm$ 0,012	0,026	0,012
3	0,87 $\pm$ 0,030	0,043	0,019
4	1,04 $\pm$ 0,024	0,073	0,030
5	1,15 $\pm$ 0,036	0,097	0,024
6	1,24 $\pm$ 0,013	0,121	0,024
7	1,34 $\pm$ 0,052	0,152	0,031
8	1,40 $\pm$ 0,036	0,173	0,020
9	1,45 $\pm$ 0,036	0,191	0,019
10	1,50 $\pm$ 0,052	0,210	0,019
11	1,52 $\pm$ 0,064	0,218	0,008
12	1,53 $\pm$ 0,071	0,223	0,005
13	1,54 $\pm$ 0,065	0,227	0,004
14	1,55 $\pm$ 0,063	0,231	0,004
15	1,56 $\pm$ 0,070	0,236	0,005
16	1,57 $\pm$ 0,070	0,240	0,004
17	1,58 $\pm$ 0,070	0,244	0,004
18	1,60 $\pm$ 0,088	0,254	0,010
19	1,61 $\pm$ 0,095	0,258	0,004
20	1,62 $\pm$ 0,095	0,263	0,005
21	1,63 $\pm$ 0,090	0,268	0,005
22	1,65 $\pm$ 0,090	0,277	0,009
23	1,66 $\pm$ 0,055	0,282	0,005
24	1,68 $\pm$ 0,030	0,292	0,010
25	1,70 $\pm$ 0,042	0,302	0,010
26	1,72 $\pm$ 0,042	0,313	0,011

от 1,75 до 0,21, на станции 22—от 2,2 до 0,11 и в литорали—от 13,7 до 1,06 г/м³. Средняя биомасса за сезон составляла соответственно 0,68; 0,64 и 4,0 г/м³.

Колебания значений суточных Р/В коэффициентов в пелагиали М. Севана были в пределах 0,012 – 0,139; Б. Севана – 0,035 – 0,140, в литорали М. Севана – 0,02 – 0,16. Найденные среднесуточные и среднесезонные величины Р/В коэффициента вполне сопоставимы с литературными данными (Иванова, 1975; табл. 5).

Сделана попытка выявить зависимость между величиной Р/В коэффициента и температурой воды (рис. 5). Наблюдалась прямая корреляция между этими показателями, особенно в пределах температуры 15–18 град. ($r = 0,73$ при $P < 0,05$). Надо отметить, что в течение всего сезона в популяции преобладали молодые стадии. Такая же зависимость

Таблица 3

Относительная численность ювенильных самок *D. longispina*
на различных станциях в 1977 г. (в % от общей численности)

Станция 4		Станция 22		Станция 2	
Дата	%	Дата	%	Дата	%
22.УП	50	20.УП	33	22.УП	59
3.УШ	53	3.УШ	20	9.УШ	42
8	30	17	80	17	92
15	49	24	78	5.1X	67
17	76	7.1X	67	16	99
24	98	16	89	22	100
26	99	19	82	13	90
5.1X	50	11.X	98	28.X	99
7	75	20	90	1.X1	97
16	8	28	81		
19	97				
22	95				
28	98				
11.X	99				
18	93				
28	98				
1.X1	92				

для севанских копепод получена А. А. Симоняном (1977).

Рассматривая динамику изменения продукции дафнии в период 1939–1969 гг., замечаем, что в пелагиали она редко превышала $2,0 \text{ г/м}^3$ (продукция была получена исходя из значений биомассы и Р/В коэффициента – 6,2; табл. 6). По данным 1977 г., по сравнению с допустимым периодом, продукция дафнии увеличилась в несколько раз и составила $6,0\text{--}8,1 \text{ г/м}^3$, в то время как до спуска продукция всего рачкового зоопланктона в озере была в среднем $3,0 \text{ г/м}^3$ (Мешкова, 1953).

Увеличение продукции дафнии подтверждает факт перехода озера на более высокий трофический уровень, неоднократно отмечавшейся в литературе (Маркосян и др., 1970; Оганесян и др., 1977; Legovich a. and., 1973).

Таким образом, наблюдения за ростом, развитием и продукцией *D. longispina* в 1977 г. показали, что

1) в течение индивидуальной жизни рачков можно выделить два периода линейного роста и роста массы тела:

а) от рождения до 10–11 суток и

б) после 11 суток до конца жизни;

2) в популяции дафнии соотношение ювенильных и размножающихся особей меняется незначительно; всегда преобладает численность ювенильных особей;

3) величина продукции дафнии в основном обуславливается величиной продукции за счет соматического роста;

Таблица 4

Относительная соматическая продукция *D. longispina* на различных станциях в 1977 г. (в % от общей продукции)

Станция 4		Станция 22		Станция 2	
Дата	%	Дата	%	Дата	%
22.УП	94,5	20.УП	92,2	22.УП	96,7
3.УШ	90,1	3.УШ	84,9	9.УШ	95,6
8	94,3	17	98,6	17	99,5
15	96,8	24	95,8	5	94,7
17	98,2	7.1X	97,0	16	99,9
24	99,9	16	99,1	22	100
26	100	19	99,4	13.X	98,8
6.1X	92,0	11.X	99,5	28	98,0
7	93,9	20	98,5	1.X1	99,3
16	99,5	28	98,9		
19	99,2				
22	99,1				
28	100				
11.X	100				
18	99,2				
28	99,3				
1.X1	97,6				

Таблица 5

Продукция (Р, г/м³) и Р/В коэффициенты *D. longispina* за вегетационный сезон и в среднем за сутки в разных озерах

Водоем	Прод. сезона	Средн. т-ра	Р	Р/В сез.	Р/В сут.
Зеленецкое	100	10	0,19	9,5	0,095
Акулькино	100	10	0,11	8,8	0,088
Кривое	130	14	0,88	17,6	0,134
Круглое	130	14	4,8	13,7	0,105
Красное	170	—	14,8	20,6	0,114
Нарочь	170	—	5,5	12,7	0,175
Мястро	170	—	24,1	14,4	0,085
Баторин	170	—	66,9	22,1	0,130
Дривяты	180	16	20,9	20,1	0,168
Каракуль	180	18	47,5	20,9	0,116
Малый Севан, пелагиаль	102	14 ^x	6,0	8,8	0,090
Большой Севан, пелагиаль	100	15 ^x	8,1	9,7	0,097
Малый Севан, литораль	102	14 ^x	48,4	12,1	0,120

x — средняя температура 0–15 м слоя.

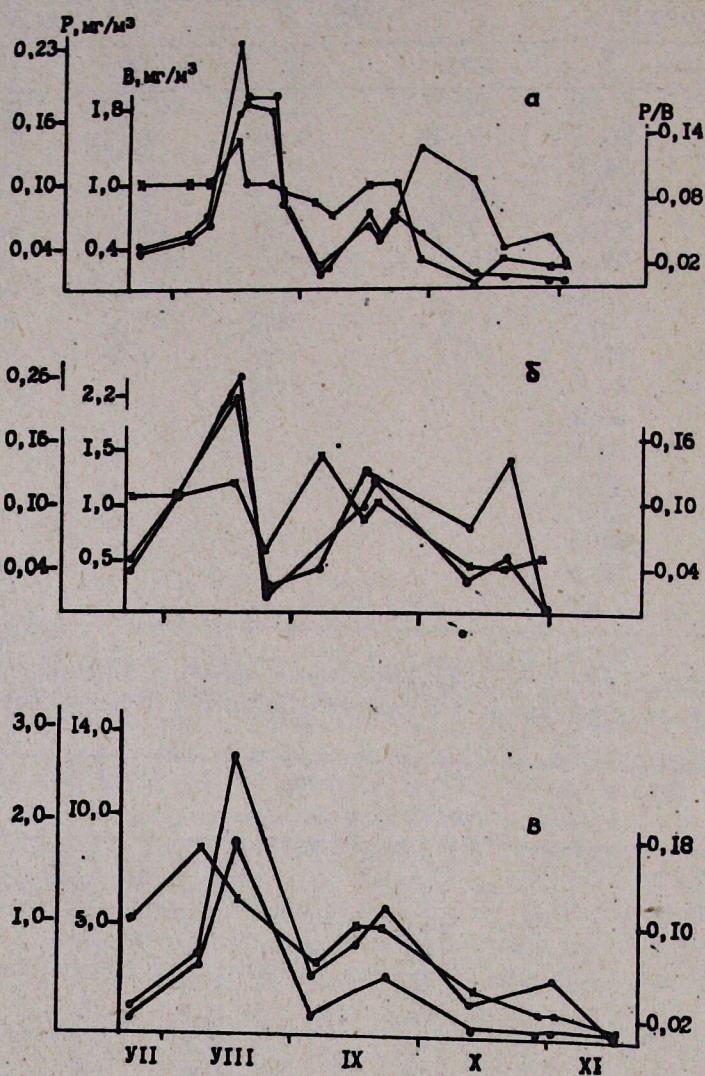


Рис. 4. Динамика продукции (Р), биомассы (В) и Р/В коэффициента *D. longispina* в 1977 г.
 а) ст. 4; б) ст. 22; в) ст. 2;
 о-о продукция, ●-● биомасса, х-х Р/В коэффициент

Таблица 6

Продукция *D. longispina* в пелагиали озера в разные годы

Годы	Малый Севан		Большой Севан		Все озеро	Р/В
	г/м ³	г/м ²	г/м ³	г/м ²	тыс. т	
1937	1,4	71,4	1,8	68,4	97,3	6,2
1947	1,8	90,0	2,3	82,8	118,6	—
1961	1,1	45,7	1,6	41,1	59,2	—
1965	1,0	40,9	1,4	34,3	45,3	—
1966	1,3	52,0	2,9	69,6	—	—
1969	1,7	68,7	0,8	19,2	—	—
1977	6,0	237,0	8,1	184,7	248,1	8,8–9,7

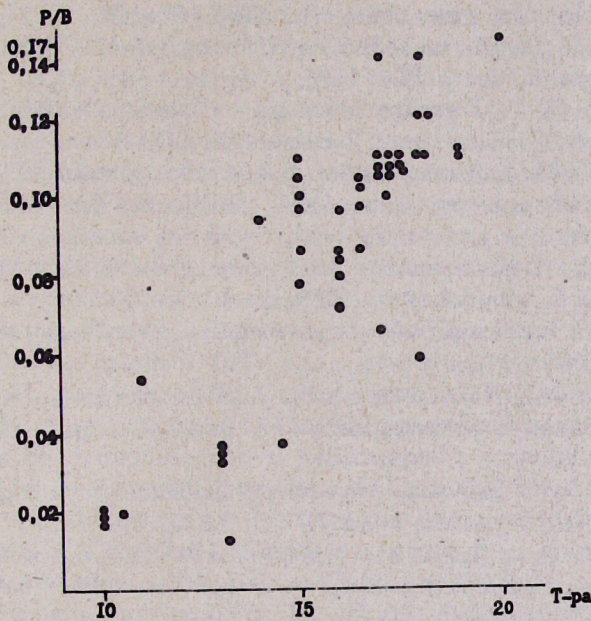


Рис. 5. Связь между температурой и суточным Р/В коэффициентом у *D. longispina*.

4) по сравнению с допусковым периодом увеличился Р/В коэффициент и составляет в пелагиали озера 8,8–9,7;

5) продукция в пелагиали М. Севана составляет 6,0, Б. Севана 8,1 г/м³ и по сравнению с допусковым периодом возросла в 3–4 раза.

Литература

- Андроникова И. Н. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с эвтрофированием. В сб. "Эвтрофирование мезотрофного озера". Л., 1980, 78-99.
- Балуцкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных. В кн. "Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер". Л., 1979, 58-80.
- Винберг Г. Г. Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.
- Гламазда В. В. Зоопланктон Цимлянского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Волгоград, 1972.
- Иванова М. Б. Биолого-продукционные исследования зоопланктона в озерах и водохранилищах СССР (по итогам МБП). Изв. АН СССР, серия биологическая, 1, 1975, 104-114.
- Крючкова Н. М. Продолжительность постэмбрионального развития ветвистоусых раков и трофические условия. В кн. Общие основы изучения водных экосистем, Л., 1979, 89-100.
- Лебедева Л. И. Рост, развитие и продукция Cladocera водохранилищ. Автореф. канд. дисс. М., 1968.
- Мануйлова В. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.-Л., 1964.
- Маркосян А. Г. Тез докл. 2 съезда ВГБО, Кишинев, 1971, 249.
- Мешкова Т. М. Об изменениях в составе кладоцер Еленовской бухты оз. Севан за последние годы. ДАН АрмССР т. 7 № 1, 1947, 45-47.
- Мешкова Т. М. Зоопланктон оз. Севан (биология и продуктивность) Тр. Севанск. гидроб. ст., 1953, т. 13, 5-171.
- Мешкова Т. М. Закономерности развития зоопланктона в оз. Севан. Ереван, 1975.
- Мешкова Т. М., Никогосян А. А. Изменения в зоопланктоне оз. Севан в связи с эвтрофированием. Гидроб. журн., 1978, т. 14, в. 6, 21-25.
- Никогосян А. А. Динамика биомассы зоопланктона оз. Севан в 1974-1976 гг. Тр. Севанск. гидроб. ст., 1979, 107-118.
- Оганесян Р. О. и др. Новый трофический статус оз. Севан. В сб. "Круговорот вещества и энергии в водоемах. Лиственичное на Байкале", 1977, 7-10.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970.
- Пушаева Т. Я. Биолого-продукционная характеристика зоопланктона озер Юга Красноярского края. Автореф. канд. дисс. М., 1976.
- Симонян А. А. Продукция копепод и коловраток Малого Севана. Автореф. канд. дисс. Севан, 1977.
- Legovich N. A. a. and. Phisico-chemical regime and bioproductive processes in Lake Sevan (Armenia) in transition from oligotrophy to eutrophy. Verh. Internat. Verein. Limnol., v 18, N3, 1973, 1835-1842.
- Munro I. G., White R. W. Comparison of the influence of temperature on the egg development and growth of *Daphnia longispina* (Cladocera) from two habitats in southern England. Oecologia, 20, N2, 1975.