

ВЛИЯНИЕ СЕЗОННО-ЦИКЛИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ДОЛГОТЫ СВЕТОВОГО ДНЯ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ *POLYPHEMUS PEDICULUS* (CRUSTACEA: CLADOCERA)

Л.Г. Буторина

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская обл., Россия
e-mail: butorina@ibiw.yaroslavl.ru

Polyphemus pediculus (L.) Müller относится к числу наиболее широко распространенных Cladocera северной и средней полосы Северного полушария (Буторина, 1990). Он обитает в пресных и слабосоленых водоемах, предпочитает мелководья. В любом водоеме мира *P. pediculus* появляется в планктоне ранней весной и исчезает поздней осенью (Буторина, 2003).

Локальные популяции вида разделены на ряд четко очерченных эквипотенциальных стай, число и местоположение которых в водоеме строго постоянно не только на протяжении одного, но ряда вегетационных сезонов (Буторина, 1990). Стаи представляют собой целостные взаимосвязанные организации. Их размер, форма, состав, численность и поведение особей непостоянны, непрерывно меняются на протяжении суток и вегетационного сезона. Изменения носят циклический характер, совершаются синхронно во всех стае локальной популяции (Буторина, 1990).

Из литературных источников известно, что долгота светового дня оказывает влияние на интенсивность, форму размножения, пол вынашиваемых зародышей, состав и численность популяций беспозвоночных и позвоночных животных (Винберг, 1936; Данилевский, 1961; Наумов, 1963; Одум, 1975; Lajus, Alekseev, 2004). Однако характер и влияние фотопериода на гидробионтов в большинстве случаев остаются без внимания при исследовании динамики численности видов в естественных условиях.

Цель данной работы состояла в определении зависимости и степени воздействия естественных сезонно-циклических изменений долготы светового дня и температуры среды на численность, демографический состав, форму размножения и состояние популяции *P. pediculus* в течение вегетационного сезона.

Материал и методика исследований

Сбор зоопланктона производили в одних и тех же эквипотенциальных стаях локальной популяции *P. pediculus*, обитающей в прибрежье Рыбинского водохранилища у п. Борок Ярославской области. Отбор проб осуществляли мерным 10-литровым ведром из двух стай, расположенных на глубине 30 – 45 см в 3 м друг от друга. Из каждой стаи отбирали по 100 л воды, которую пропускали через планктонную сетку (мельничный газ №86). Собранный зоопланктон выливали в банку и фиксировали 4% раствором формалина. Отбор проб осуществляли с первой декады мая до конца сентября через каждые 2 – 4 дня. За месяц собирали по 7 – 17 проб, а за вегетационный сезон – 60 (табл.). Замер температуры воды производили в поверхностном слое стай.

Разбор проб, просмотр зоопланктона и подсчет особей *P. pediculus* производили стандартным методом под бинокуляром МБС-1 в камере Богорова при увеличении $8 \cdot 2$ и $8 \cdot 4$. Собранную пробу переливали из банки в мерный стакан, отмечали ее объем. Из мерного стакана отбирали по три штемпель-пипетки объемом 5 см^3 каждая либо просматривали пробу целиком. При обработке отмечали пол и возраст рачков.

Данные по численности отдельных типов особей и общего количества рачков, полученные в каждой пробе, рассчитывали на 1 м^3 . Полученные величины подвергли статистической обработке согласно методу вариационного и корреляционного анализов (Лакин, 1973). В результате были определены среднемесячные арифметические значения, их ошибки, квадратичные отклонения, коэффициенты вариации и попарной корреляции численности рачков с температурой среды и продолжительностью светового дня за каждый месяц и в целом за вегетационный сезон для данной локальной популяции. Вычисленные среднемесячные данные отображены в ряде диаграмм, построенных с помощью программ Microsoft Excel 2003 (рис. 1 – 5).

Результаты исследований

Первое поколение активных особей популяции *P.pediculus* состоит из неполовозрелых и взрослых партеногенетических самок, вышедших из покоящихся яиц, как у всех Cladocera с эмбриональной диапаузой (Жукова, 1953; Хмелева, 1985; Буторина, 2005). Они появляются в водоемах средней полосы России в конце апреля – в первой декаде мая при световом дне 14–15 час/сут, температуре воды 2–8⁰С и отрождают партеногенетические пометы (Буторина, 1999). При возрастающем световом дне и низкой температуре среды популяция состоит только из партеногенетических самок разного возраста и поколений, развивающихся как из покоящихся, так и субитанных яиц. При долготе светового дня около 16 час/сут партеногенетические самки 2–3 поколения начинают производить, кроме того, разнополые и смешанные субитанные пометы, состоящие из партеногенетических, гамогенетических самок и самцов в разных соотношениях (Буторина, 1999). Демографический состав популяции достигает максимального разнообразия и остается неизменным почти до конца сентября, когда световой день снижается до 11–12 час/сут (рис.1). При долготе дня около 10 час/сут и низкой температуре среды популяция состоит из двух типов особей: гамогенетических самок и самцов разного возраста (Буторина, 1997). При дальнейшем снижении дня в ней остаются только гамогенетические самки с покоящимися яйцами (Butorina, 2000). С их гибелью после откладки яиц заканчивается период активной жизнедеятельности популяции.

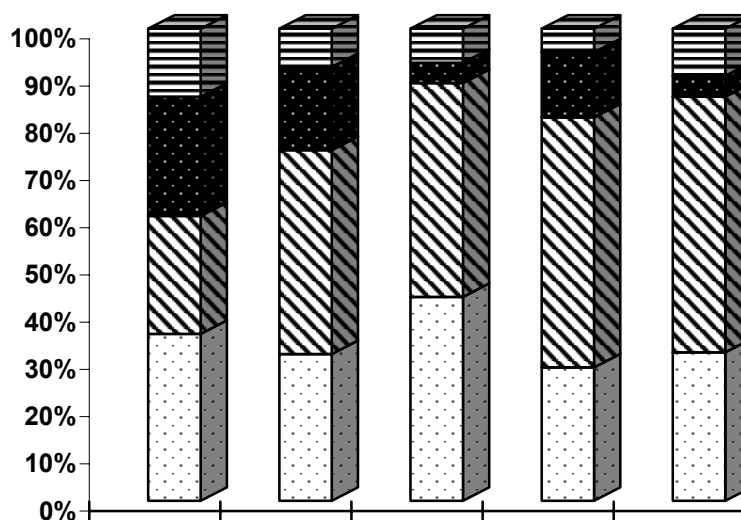


Рис. 1. Влияние долготы светового дня на демографический состав популяции.

Долгота светового дня влияет на пол отрождаемой молодежи *P.pediculus*, также как и других членистоногих (Данилевский, 1961; Lajus, Alekseev, 2004) При световом дне, возрастающем с 15 до 17,5 час/сут и температуре среды 12–23⁰ С, новорожденные на 74–78% состоят из партеногенетических самок (рис.2). При снижении долготы дня на 2–2,5 час/сут, но сохранении оптимального для вида температурного диапазона производство партеногенетических самок сокращается. В августе новорожденные на 56–60% состоят из разнополых особей. Гамогенетических самок родится приблизительно столько же, сколько и партеногенетических. При световом дне 12 и менее час/сут и низкой температуре производство партеногенетических самок снижается в 36 раз, самцов в 11–12, а гамогенетических самок в 2,5 – 3 раза. В сентябре новорожденные на 71 – 73% состоят из разнополых особей. Гамогенетических самок родится в 2,5 – 3 раза больше, чем самцов и в 1,5 – 2 раза больше, чем партеногенетических самок.

Численность популяции растет вместе с увеличением долготы светового дня и температуры среды (рис.3). Она достигает максимальной величины при световом дне снижающемся в июле до 17 час/сут и наибольшем прогреве воды (рис.3). При долготе дня выше или ниже на один час и более низкой температуре среды популяция содержит на 30 – 35% рачков меньше. При снижении светового дня на 2 – 2,5 часа и оптимальном для вида температурном диапазоне численность *P.pediculus* сокращается на 74 – 79%. Популяция в августе равна 1/4 июльской.

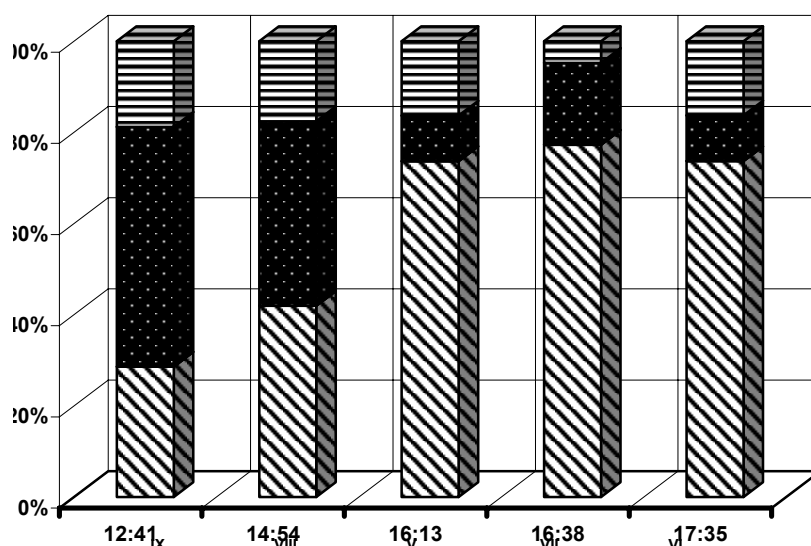


Рис. 2. Половой состав новорожденных рачков при разной длительности дня

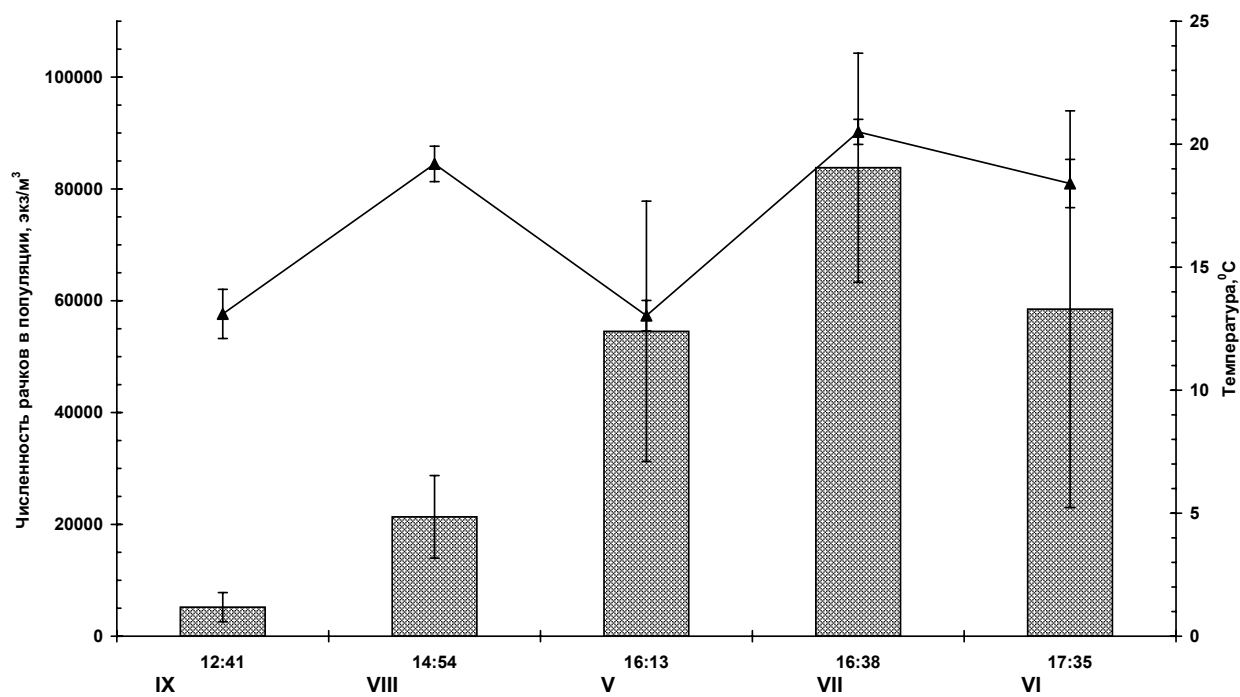


Рис. 3. Сезонно-циклическое изменение численности популяции

К осени световой день сокращается на 4–5 час. Температура среды снижается на 6–7⁰ С и становится равной весенней (рис.3). Численность популяции в сентябре при световом дне 10–12 час/сут и температуре среды $13,1 \pm 1,0^0$ С снижается в 10–11 раз по сравнению с майской и в 12–16 с июльской. Популяция содержит на 91–96% рачков меньше и составляет 1/10– 1/17 часть популяции, находившейся на данном месте при долготе дня 16–17,5 час/сут в мае-июле.

Численность отдельных типов особей в популяции колеблется на протяжении вегетационного сезона вместе с сезонно-циклическими изменениями длины светового дня и температуры среды (рис.4). Рачки разного пола и возраста достигают максимального количества при разных условиях среды. Новорожденные имеют наибольшую численность при возрастающем световом дне около 16 час/сут и среднемесячной температуре $13 \pm 0,6^0$ С, самцы – при максимальной длине дня и $18,4 \pm 1,0^0$ С, а самки – при световом дне сократившемся на один час от максимального и наибольшем прогреве воды. При снижении светового дня на 2–5 часов происходит резкое и быстро нарастающее сокращение численности всех типов особей в популяции, особенно партеногенетических самок (рис.4).

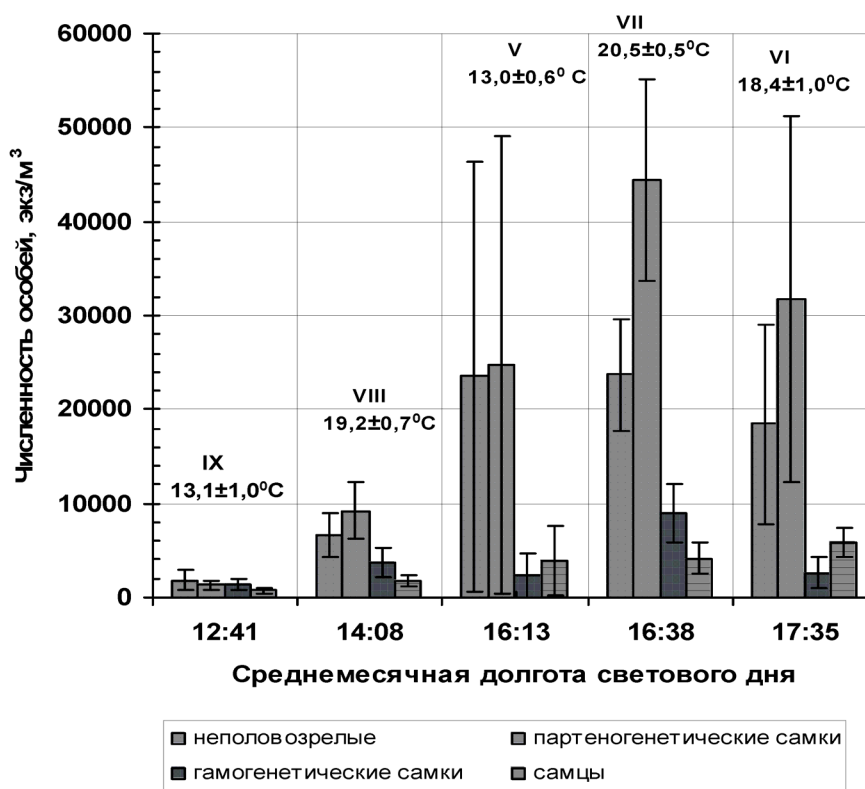


Рис. 4. Численность отдельных типов особей при разной долготе дня

С изменением доминирующего пола отражаемой молодежи и численности отдельных типов особей меняется и их относительное содержание в популяции (рис.1). Наиболее стабильно представлены новорожденные. Они составляют чуть больше или около трети среднемесячной численности популяции на протяжении вегетационного сезона. Доля партеногенетических самок снижается с 1/2 до 1/4 среднемесячной численности популяции, а гамогенетических самок возрастает с 1/25 до 1/4 по мере сокращения долготы светового дня и температуры среды. Самцы наименее представлены в популяции. Они составляют 1/5–1/20 часть. Их относительное содержание возрастает вместе с сокращением светового дня и температуры среды (рис.1).

Таблица

Коэффициенты корреляции (R) численности особей с температурой среды (t^0 C) и долготой светового дня (час/сут).

Месяц	Число проб	t_{st}	R, $t \geq t_{st}$ при $p > 95$									
			Неполовозрелые, экз/м ³		Партеногенетические самки, экз/м ³		Гамогенетические самки, экз/м ³		Самцы, экз/м ³		Популяция, экз/м ³	
			t^0 C	час/сут	t^0 C	час/сут	t^0 C	час/сут	t^0 C	час/сут	t^0 C	час/сут
V	8	0,67	-0,20	0,32	-0,20	0,29	-0,20	0,32	-0,20	0,33	-0,20	0,29
VI	14	0,51	0,10	0,36	0,04	0,32	0,03	0,33	0,02	0,34	0,01	0,33
VII	16	0,48	0,33	0,81	0,32	0,87	0,34	0,73	0,15	0,65	0,32	0,85
VIII	14	0,51	0,39	0,51	0,47	0,49	0,35	0,20	0,40	0,55	0,43	0,57
IX	8	0,71	0,45	0,70	0,39	0,79	0,44	0,73	0,11	0,90	0,41	0,77
V -IX	60	0,25	0,11	0,30	0,18	0,35	0,25	0,26	0,07	0,26	0,16	0,34

Проведенный корреляционный анализ показал достоверную прямую зависимость общей численности популяции и отдельных типов особей *P.pediculus* от долготы светового дня (табл). Связь с

температурой среды слабая, недостоверная. Весной, когда идет развитие покоящихся яиц, она носит обратный характер. Значения попарных коэффициентов корреляции варьируют на протяжении вегетационного сезона, возрастая при сокращении долготы светового дня. При нарастающем и наиболее длинном световом дне, когда в популяции доминируют самки с генетически закрепленной плодовитостью и социальное поведение особей выражено в высшей степени, численность *P.pediculus* и его отдельных особей слабо зависят от длительности дня и тем более от температуры среды.

Обсуждение результатов исследований

Среди экологических факторов, влияющих на рост, развитие и размножение животных, особое значение имеет продолжительность дня (Данилевский, 1961). Ее годовой ход отличается устойчивостью и астрономической точностью и является причиной изменения сезонных климатических условий. Происходящие перемены оказывают воздействие на население планеты как непосредственное, так и опосредованное через температуру среды, питание и другие взаимосвязанные факторы. Фотопериодическая реакция животных относится к числу наиболее общих и важных экологических адаптаций, регулирующих во времени приспособленность к сезонным изменениям других жизненно важных условий.

Долгота дня и направление ее изменения является основным фактором, определяющими численность, состав и сезонно-циклические изменения в популяции *P.pediculus*, как и всех наземных беспозвоночных (Данилевский, 1961). Температура среды воздействует на плотность популяции *P.pediculus* только как опосредованный фактор. Она влияет на темп роста и продолжительность жизни рачков, от которых зависит индивидуальная плодовитость партеногенетических самок, а, следовательно, и численность популяции (Буторина, 1993).

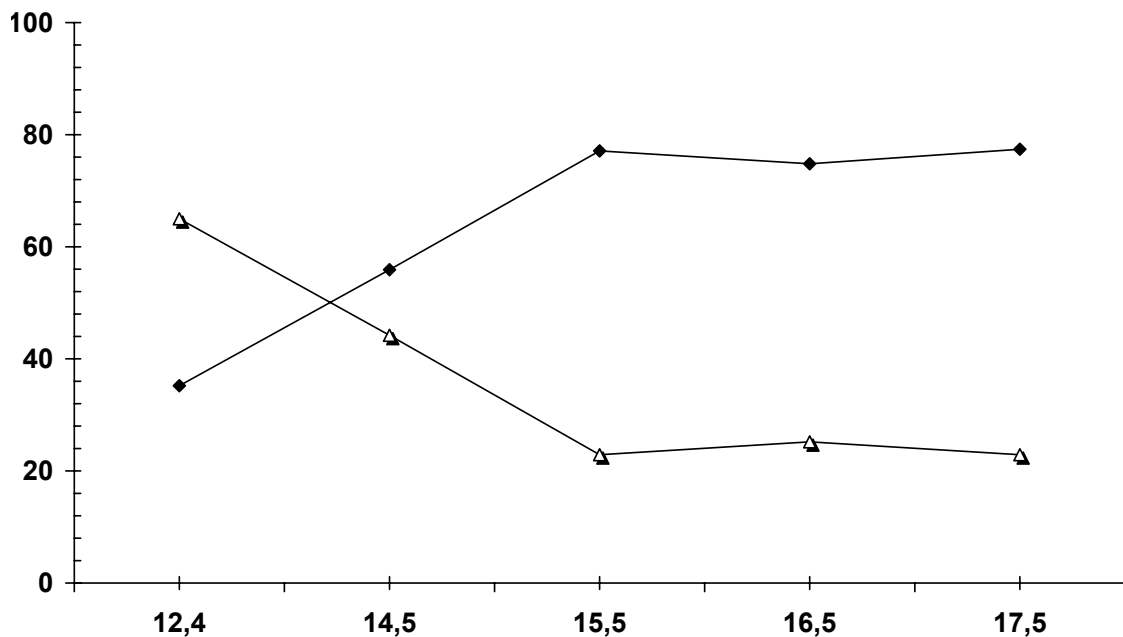


Рис. 5. Развитие популяции при длиннопериодическом типе фотопериодической реакции

Фотопериодическая реакция *P.pediculus* на длительность и характер изменений светлого и темного времени суток в естественных условиях относится к длиннопериодическому типу (рис.5). Он наиболее широко распространен среди видов нашей фауны (Данилевский, 1961). Рост и массовое бездиапаузное развитие популяции *P.pediculus* происходит при возрастающем световом дне длительностью 15 – 17,5 час/сут и продолжительности ночи 6,5 – 9 час/сут. Постепенное увеличение дня усиливает тенденцию к непрерывному развитию *P.pediculus*, нарастанию производства партеногенетических самок и численности популяции (рис.1– 4). Это период наиболее благоприятного существования популяции. Он характеризуется стабильным доминированием партеногенетических самок и стабильно низким содержанием обоеполых особей (рис.5). У *P.pediculus* этот период протекает при узком и строго ограниченном светом

вом интервале, что более характерно для животных с короткодневным и промежуточным типами развития (Данилевский, 1961). Величина светового интервала у *P.pediculus*, несомненно, наследственно закреплена и соответствует условиям благоприятного существования популяции в мелководьях северных и высокогорных водоемов, где проходило становление вида (Буторина, 2005). Массовое бездиапаузное развитие и рост популяции *P.pediculus*, скорее всего, протекает при одной и той же долготе светового дня в водоемах разных географических широт.

При световом дне выше 17,5 и ниже 15 час/сут и темном времени менее 6,5 и более 9 час/сут происходит торможение роста популяции (рис.3–4). Она находится в нестабильном состоянии. Резко снижается численность партеногенетических самок и возрастает содержание обоеполых особей, которые не оказывают существенного влияния на увеличение численности популяции.

Световой день, снижающийся до 14 час/сут, является критическим порогом (рис.5). Он играет решающую роль в регуляции сезонно-циклического развития *P.pediculus* в природе, определяет время массового перехода популяции в состояние покоя. Светлая часть суток длительностью 12 и ниже час/сут и темная 12 и более час/сут составляют период неблагоприятного существования популяции (рис.5) Ее численность незначительна и быстро снижается, доминируют обоеполые особи с коротким жизненным циклом, особенно гамогенетические самки.

Выводы

1. Численность, демографический состав и соотношение особей в популяции определяются долготой и характером сезонно-циклических изменений светового дня.
2. Отдельные типы особей достигают максимальной численности при разных условиях среды.
3. Развитие популяции соответствует длиннодневному типу фотопериодической реакции.
4. Производство партеногенетических самок и, следовательно, рост популяции, происходит при узком световом диапазоне – 15,5 – 17,5 час/сут. Световой день ниже 15 и выше 17,5 час/сут тормозит развитие. День продолжительностью 14 час/сут является пороговой величиной, началом массового перехода в состояние покоя. При 12 и ниже час/сут, наступает период неблагоприятного существования, быстро сокращается численность и демографический состав популяции.
5. Изменения, происходящие в популяции, носят циклический характер и являются адаптацией к сезонным колебаниям внешней среды.

Литература

- Буторина Л.Г. Экологические аспекты поведения водных беспозвоночных на примере *Polyphemus pediculus* (L.), Cladocera: Автореф. дис....докт. биол.наук. – М.: МГУ. –1990. –50с.
- Буторина Л.Г. Закономерности размножения ветвистоусых ракообразных пресноводных мелководий // Гидробиол. журн. – 1997. – 33, № 4. – С. 17–32.
- Буторина Л. Г. Сезонная ритмика продуцирования отдельных типов субитанных пометов и продолжительность периода активной жизнедеятельности популяции *Polyphemus pediculus* (Crustacea, Branchiopodiodes) // Гидробиол. журн. – 1999. – 35, № 5. – С. 54–62.
- Буторина Л.Г. Условия развития и выхода молоди из покоящихся яиц *Polyphemus pediculus* (Crustacea: Branchiopodiodes) // Гидробиол. журн. – 2003. – 39, №5. – С. 35–47.
- Буторина Л.Г. Влияние условий периода покоя на ритмику выхода молоди из покоящихся яиц *Polyphemus pediculus* (Crustacea: Branchiopodiodes) // Гидробиол. журн. – 2005. – 41, №1. – С. 16–28.
- Винберг Г.Г. Циклическое размножение Cladocera // Успехи соврем. биологии. – 1936. – 5, – Вып. 1. – С. 201–202.
- Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: ЛГУ, 1961. – 243 с.
- Жукова Н.А. Цикломорфоз у дафний // Учен. Записки Ленингр. Гос. пед. Ин-т., Факультет Естествозн. – 1953, – VII, – Вып.3. – С. 85–149.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа. – 1973. – 343 с.
- Наумов Н.П. Экология животных. М. : Высш. Школа. –1963. – 618 с..
- Одум Ю. Основы экологии М. : Мир. – 1975. – 740 с.
- Хмелева Н.Н. Закономерности размножения и генеративная продукция ракообразных. Автореф. дис.докт. биол. наук, Киев. – 1985. – 51 с.
- Lajus D. L. and V.R. Alekseev . Phenotypic variation and developmental instability of life-history traits: a theory and a case study on within-population variation of resting eggs formation in *Daphnia* // J. Limnology. – 2004. – 63, – (Suppl.1). – P. 37–44.

INFLUENCE OF SEASONALLY-CYCLIC VARIATIONS OF THE DAYLIGHT PERIOD LENGTH OVER THE NUMBERS AND COMPOSITION OF *POLYPHEMUS PEDICULUS* (CRUSTACEA: CLADOCERA) POPULATIONS

L.G. Butorina

Papanin Institute for Biology of Inland Waters of RAS, Borok, Yaroslavl reg., Russia
e-mail: butorina@ibiw.yaroslavl.ru

In nature *P. pediculus* population numbers, demographic composition and species ratio are governed by the length and the character of the daylight period seasonally-cyclic changes. Different types of individuals display the highest numbers under different environmental conditions. Population development corresponds to a long-term daylight type of Arthropoda photoperiodic reaction. Population growth and mass development without any period of rest occur when the daylight period length increases from 15.5 to 17.5 hours per day. This is the most favourable period of the population existence, during which parthenogenetic females predominate. Beyond these limits of the daylight period length, population total numbers, and especially the numbers of parthenogenetic females, decrease sharply. Population state gets unstable. The daylight period length of 14 hours per day is the critical point. It governs a mass switch to the state of rest. Unfavourable period, during which the population numbers is minimal, and gamogenetic females predominate, starts at daylight period of 12 hours per day or less.

ФЛОРА ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ ЛЕВОБЕРЕЖЬЯ РЕКИ АЛАТЫРЬ НА ПРИМЕРЕ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «СМОЛЬНЫЙ»

Е.В. Варгот

Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарева, г. Саранск, Россия
e-mail: vargot@yandex.ru

Согласно ботанико-географическому районированию бассейна реки Суры левобережье Алатыря относится к Бездна-Алатырскому бореальному району (Силаева, 2006). В целом флора бассейна реки Алатырь, как и всей средней России, относится к умеренно бореальному типу. Бореальный характер имеет как флора в целом, так ее гидрофильный компонент. Так, исследования флоры водоемов и водотоков бассейна р. Алатырь с 2004 по 2008 гг. показали, что в левобережье Алатыря в составе гидрофильной группы значительно участие бореальных видов. Наибольшая их концентрация и встречаемость отмечены в левобережной части бассейна среднего течения р. Алатырь. Здесь на территории Ичалковского и Большеигнатовского районов Республики Мордовия располагается национальный парк «Смольный» (НП «Смольный»). Его площадь составляет 36 500 км². Территория парка покрыта хвойно-широколиственными лесами с участием сосны, ели, дуба черешчатого, липы сердцевидной. Данный лесной массив сформировался на водно-ледниковой равнине с абсолютными отметками рельефа 150 – 180 м. Он является продолжением «темниковских» лесов в правобережье Мокши (северо-запад Мордовии), которые тянутся по задровой равнине до верховьев р. Бездны (Чувашская Республика) в ее правобережье. До этих мест доходили потоки талых вод ледника, которые несли с собой массу переработанного песчаного материала. На примере НП «Смольный» рассмотрим характер гидрофильной составляющей флоры левобережной части бассейна р. Алатырь.

К водным объектам НП «Смольный» и его охранный зоны относятся р. Алатырь, ее притоки – малые реки Язовка, Калыша, Иклей, Ашня, Чуварлейка, Раушка, Барахманка и др., многочисленные старицы Алатыря в левобережной пойме (Лопатное, Песчаное, Дубовые озера, Полунзерка, Малая Инерка и др.), разработанные торфяники (урочища «Моховое», «Клюквенное», «Ясли»), переходные и низинные болота, расположенные в притеррасной части поймы Алатыря и ее надпойменных террасах, болота верхового типа и Ельничное озеро со сфагновой сплавиной на водоразделе рек Алатыря и Пьяны, водоем на месте песчаного карьера в 102 кв. Кемлянского лесничества, копаные пруды и запруды, различные мочажины вдоль дорог.