

Е. Ф. МАНУЙЛОВА

К ВОПРОСУ О СВЯЗИ РАЗВИТИЯ CLADOCERA С ПИЩЕВЫМ ФАКТОРОМ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 23 IV 1953)

Вопросы биологии размножения водных организмов, адаптации животных к внешним условиям, кормовых отношений являются важнейшими в изучении продуктивности водоемов (5). Знание закономерностей развития массовых форм зоопланктона представляет значительный интерес для ихтиологов (10). В последнее время все с большим успехом гидробиологами применяются более совершенные методы определения биомассы пресноводного планктона (3, 17), но до сих пор имеется еще мало данных по биологии отдельных представителей, и факторы, обуславливающие их массовое развитие, остаются невыясненными. На известную связь развития планктона с температурными условиями при анализе динамики численности ветвистоусых рачков (*Cladocera*) обращалось внимание некоторыми исследователями (16), но наблюдения в природе с учетом пищевого фактора почти отсутствуют.

Значение водорослей и бактерий в пище *Cladocera* экспериментально доказано (1, 11, 13). В связи с выявившимся при этом различием пищевой ценности разных групп бактерий и водорослей, а также различием биологии отдельных организмов зоопланктона вопрос о пищевых отношениях в водоемах не может быть решен простым сопоставлением количественного развития отдельных групп планктона.

В настоящей работе автор, используя данные по биологии и учитывая развитие водорослей и бактерий, пытается произвести анализ динамики численности в оз. Заозерье (Новгородской обл.) двух видов: *Daphnia cristata* Sars и *D. cucullata* Sars, являющихся массовыми формами планктона в этом озере и в большинстве других озер средней и северной полосы СССР. Наблюдения (1951 г.) и обработка сборов планктона и бактерий (последних — прямым счетом на мембранных фильтрах по методу Разумова (11)) произведены автором. Данные по биологии названных видов получены автором при исследованиях на оз. Коломенском (Калининской обл.) в 1947—1948 гг.

Скорость развития *Cladocera* при партеногенезе зависит от температуры, повышение которой ускоряет линьки и созревание зародышей. Некоторые данные по развитию названных видов при различной температуре приведены в табл. 1. Продолжительность жизненного цикла обоих видов достигает двух месяцев. При весеннем прогревании этот срок может сокращаться до 10—7 дней в связи с тем, что при цикломорфозе, который у них проходит в интервалах температуры от 14 до 20°, происходит смена поколений с повышением температуры на каждые 2°.

D. cristata в озерах развивается в течение всего года, размножаясь партеногенетически; осенью наряду с партеногенезом происходит половое

Продолжительность развития *D. sicullata* и *D. cristata* при различной температуре воды (в днях)

<i>D. sicullata</i>			<i>D. cristata</i>		
т-ра воды	от рождения до половозрелости	развитие зародышей	т-ра воды	от рождения до половозрелости	развитие зародышей
до 12°	ок. 20	8—10	до 12°	ок. 22	10—12
от 12 до 18°	9—10	3	от 12 до 16°	10—12	4
18° и выше	5	1	16° и выше	6	2

размножение и отложение зимующих яиц; массовое развитие наблюдается весной при температуре около 16—18°, более высокие летние температуры сокращают численность *D. cristata*. *D. sicullata* является летней формой, появляется при 10°, достигает наибольшего количества в более теплое

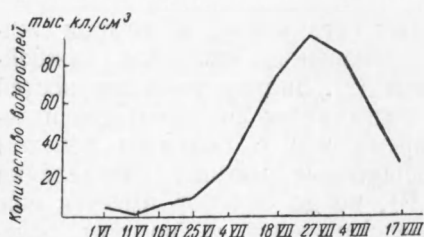


Рис. 1. Количество водорослей в поверхностных слоях воды оз. Заозерье летом 1951 г.

время и заканчивает цикл половым размножением в начале осени. Встречаются оба вида в самых разнообразных озерах с широким диапазоном химических факторов (окисляемость, жесткость, минерализация), однако *D. sicullata* не развивается в кислых озерах, тогда как *D. cristata* встречается при pH около 5 (7). В оз. Заозерье со средними показателями минерализации, щелочной pH, небольшим количеством углекислоты и высоким содержанием

кислорода * имеются благоприятные условия для развития этих форм.

В озере очень сильно развиваются водоросли (рис. 1). Весной имело место массовое развитие *Melosira*; начиная со второй половины июня в течение всего лета продолжалось сильное цветение, вызванное колоссальным развитием *Aphanizomenon flos-aquae*. Можно с уверенностью предполагать, что массовые виды водорослей в оз. Заозерье, вследствие крупных размеров своих колоний, не могут служить пищей для пелагических *Cladocera*, отличающихся очень небольшими размерами тела. Экспериментально установлено, что *Cladocera* не являются пассивными фильтраторами (2), и для ряда планктонных организмов известны границы величины фильтрующихся пищевых частиц (13).

Из наблюдений в аквариальных условиях (6, 9, 12) хорошо известна зависимость интенсивности партеногенетического размножения от условий питания: ухудшение их ведет к уменьшению числа яиц. Изменение плодовитости *Cladocera* в зависимости от изменения количества пищи (бактерий) наблюдалось в рыбоводных прудах (8) и при разведении живого корма для дафний (15).

В оз. Заозерье плодовитость массовых видов *Cladocera* (*Bosmina* и *Daphnia*) испытывала в течение периода наблюдений постоянные колебания, в которых нет никакой связи с развитием водорослей, и в ряде случаев устанавливается определенная зависимость от общего числа бактерий. Так, уменьшение плодовитости (среднее число партеногенетических яиц) с 4,5—3,3 у *D. sicullata* и с 6—4,5 у *D. cristata* в начале июня до 0,25—1,0 в конце июня было в полном соответствии с падением общего числа бактерий в этот период (рис. 2). Возрастание количества яиц у

* Исследования химизма озера произведены Л. Ф. Смирновой.

D. sicullata в начале августа. (до 1,8) соответствовало подъему численности бактерий и т. д. Плодовитость, скорость созревания яиц и молоди определяют численность популяции, которая, при знании температурных условий и количества взрослых особей и молоди, может быть вычислена теоретически для определенного промежутка времени и должна включать: 1) имеющуюся молодь; 2) молодь, которая может быть от достигших половозрелости молодых животных, если период между наблюдениями превышает срок развития одного поколения; 3) имеющих взрослых; 4) молодь, которая должна отродиться от взрослых с учетом времени развития зародышей и плодовитости. Произведя соответствующие расчеты возможного количества *D. sicullata* и *D. cristata* в различ-

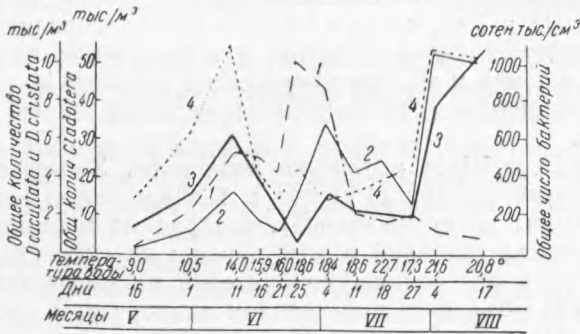


Рис. 2. Изменение общего числа бактерий *D. sicullata*, *D. cristata* и всех Cladocera в оз. Заозерье в 1951 г. 1 — *D. cristata*, 2 — *D. sicullata*, 3 — все Cladocera, 4 — бактерии

ные сроки наблюдений и сопоставив их с численностью популяций, найденных в озере, а также учитывая развитие бактерий (рис. 2), можно привести следующие данные о связи динамики численности этих видов Cladocera с развитием общего числа бактерий.

В развитии бактерий в оз. Заозерье имело место заметное падение их общего числа в середине лета между двумя подъемами в первой половине июня и в первой половине августа. Этот период характеризовался исключительно быстрым нарастанием количества *Aphanizomenon flos-aquae*, достигшего своего максимума в конце июля, когда не только в поверхностных, но и в придонных слоях, на глубине 6 м, количество этих водорослей достигало около 90 тыс. клеток в 1 см³. Аналогичное явление наблюдается в Учинском водохранилище, где также в период интенсивного нарастания синезеленых водорослей имеется мало бактерий, что в значительной степени связано с борьбой за питательные вещества между этими двумя группами организмов (4).

Периоду падения общего числа бактерий в конце июня в оз. Заозерье соответствовало заметное уменьшение численности *Daphnia* и всех Cladocera, а также и всех организмов зоопланктона (со 155 тыс. в 1 м³ 16 VI до 32 тыс. 25 VI). В дальнейшем заметный подъем численности Cladocera, и *D. sicullata* в том числе, наступил в августе, когда имело место сильное возрастание числа бактерий. В период цветения воды (конец июня — июль) вслед за резким падением общего числа организмов зоопланктона в конце июня и некоторым подъемом числа бактерий у *D. sicullata* возросла плодовитость (среднее число яиц на 4 VII 1, 2). В соответствии с этим и с повышением температуры воды в это время к моменту наблюдений (11 VII) можно было ожидать вспышку массового развития, исчисляющуюся количеством около 40 тыс. в 1 м³. Однако наблюдение 11 VII показало падение численности *D. sicullata*, что позволяет предполагать, что произошла массовая гибель в связи с не-

достатком пищи. (Это подтверждается присутствием большого количества мертвых *Daphnia* в пробах планктона в это время.)

Малое количество бактерий вызвало в дальнейшем, в конце июля, падение плодовитости до 0,8. Наступившее в начале августа увеличение числа бактерий привело к возрастанию количества яиц (до 1,8) и общей численности *D. cucullata*, которая, однако не увеличилась до возможной, соответствующей интенсивности партеногенетического размножения. Возможное количество *D. cucullata* в это время исчисляется в 150 тыс. в 1 м³, тогда как в озере их количество лишь немного превышало 10 тыс. Очевидно, и в августе имела место постоянная гибель *D. cucullata*, которую можно объяснить недостатком пищи. По наблюдениям автора, в 1950 г. в июле в оз. Короцком (Валдайский район) количество *D. cucullata* достигало 130 тыс. в 1 м³, когда в озере бактерии исчислялись в 1600 тыс. в 1 см³ и, кроме них, были сильно развиты водоросли: *Microcystis* (14300 клеток в 1 м³) и мелкие *Gloeosoccus* и *Chlorella* (около 500 клеток в 1 см³), являющиеся, несомненно, прекрасной пищей для пелагических *Cladocera*.

В развитии *D. cristata* в течение лета в оз. Заозерье можно было ожидать две вспышки: одну (120 тыс. в 1 м³) в конце июня (при повышении температуры до оптимальной), которая не произошла в связи с падением количества бактерий в этот период; другую (12 тыс. в 1 м³) в середине июля, когда количество бактерий не уменьшилось, а гибель *D. cristata* можно объяснить повышением температуры (до 23°).

Таким образом, в оз. Заозерье развитие бактерий регулирует численность *Daphnia*, определяя интенсивность партеногенетического размножения и вызывая их гибель при слабом развитии. Однако вопросы эти требуют дальнейшего изучения. При дальнейших исследованиях необходимо обратить внимание на значение «выедания» бактерий организмами зоопланктона, зависимость численности последних от рыбного населения, особенности цикличности бактерий и наличие в планктоне других групп (простейшие, мельчайшие водоросли), имеющих огромное значение в определении пищевых связей. Сложность последних позволяет считать приведенные материалы по данному вопросу лишь предварительными. Дальнейшие исследования в отношении группы *Cladocera* представляют особый интерес, так как эти животные являются основной пищей всех планктоноядных рыб пресных водоемов.

Новгородское отделение
Всесоюзного научно-исследовательского института
озерного и речного рыбного хозяйства

Поступило
28 III 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. С. Гаевская, Тр. Моск. ин-та рыб. пром., 3 (1940). ² Н. С. Гаевская, Тр. Всес. гидроб. об-ва, 1 (1940). ³ В. С. Грезе, Изв. ВНИОРХ, 26, в. 2 (1949). ⁴ К. А. Гусева, Тр. Всес. гидроб. об-ва, 4 (1952). ⁵ В. И. Жадин, Жизнь пресных вод СССР, 3, 1950. ⁶ O. Kuttner, Int. Revue, 11 (1909). ⁷ Е. Ф. Мануйлова, Тр. I научн. сессии Карело-фин. ун-та, в. 2 (1949). ⁸ Е. Ф. Мануйлова, ДАН, 73, № 2 (1950). ⁹ С. Н. Mortimer, Zool. Jahrb. Abt. al. Zool., 56, 1 (1936). ¹⁰ Г. В. Никольский, Зоол. журн., 29, в. 16 (1950). ¹¹ А. С. Разумов, Микробиол., 1, в. 2 (1932). ¹² А. Г. Родина, Тр. Всес. гидроб. об-ва, 11 (1950). ¹³ А. Г. Родина, Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, в. 1 (1951). ¹⁴ В. Reusch, P. Graebner, Abh. aus d. Landesmus d. Prow. Westfalen, 9. Jahrg., N. 2 (1938). ¹⁵ Г. В. Склярова, Тр. Воронежск. ун-та, 10, в. 3 (1938). ¹⁶ А. С. Скориков, Изв. Никольск. рыб. з-да, № 9 (1904). ¹⁷ С. Н. Уломский, Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, в. 1 (1951).