



УДК 574.24.34

ТРАНСФОРМАЦИЯ СЕЗОННЫХ ЦИКЛОВ У ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ ПРИ СЛАБОМ ТЕМПЕРАТУРНОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

EFFECT OF LOW-LEVEL INDUSTRIAL HEATING ON SEASONAL CYCLE TRANSFORMATION IN CLADOCERANS

В.Р. Алексеев^{1*} и А.А. Хозяйкин²

V.R. Alekseev^{1*} and A.A. Khozyaykin²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.-Петербург, Россия;
e-mail: alekseev@zin.ru

²ГосНИОРХ, наб. Макарова 26, 199053 С.-Петербург, Россия

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia;
e-mail: alekseev@zin.ru

²State Research Institute of Fish Industry in Lakes and Rivers, Makarova Emb. 26, 199053, St. Petersburg, Russia

РЕЗЮМЕ

Было изучено влияние слабого подогрева на состояние массовых видов ветвистоусых раков (*Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina* и *Diaphanosoma brachyurum* sensu lato) в Камском водохранилище. В качестве контроля служили участки его акватории (станции) с естественным температурным режимом, а опытными – участки, подверженные тепловому воздействию водами ТЭЦ. Материалы, собранные в течение двух лет (1997–1998 гг.), показали, что даже незначительные различия в температурном режиме (1–2°C в течение лета) приводят к изменению локального сигнала, определяющего у партеногенетических видов переход к половому размножению и диапаузе. В зоне минимального подогрева эти изменения вызывают у ветвистоусых раков искажения естественного сезонного цикла развития, изменения пропорции между полами и последующее нарушение эффективности подготовки к зимовке. Для количественной оценки воздействия фактора подогрева на трансформацию сезонных циклов и изменение важнейших популяционных показателей был использован дисперсионный анализ. Удельная рождаемость была достоверно связана с подогревом для двух видов – *B. longirostris* и *D. longispina*. У всех видов обнаружена определенная положительная связь доли самцов в популяции с низкотемпературным подогревом. Доля самок с эфиппиями была связана с этим фактором только у *D. brachyurum*, а плодовитость – только у *D. longispina*. Показано, что слабое температурное воздействие соизмеримое с текущим и прогнозируемым влиянием глобального потепления климата приводит к значительному снижению популяционной плотности и адаптационной способности этих видов, что проявляется в следующем после теплового воздействия вегетационном сезоне. Полученные результаты по трансформации сезонных циклов развития кладоцер могут быть использованы для оценки негативных последствий слабого теплового загрязнения производимого тепловыми станциями, а также послужить основой прогноза популяционных перестроек при глобальных климатических изменениях.

Ключевые слова: индикация, индустриальный подогрев, гамогенез, *Bosmina*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*

ABSTRACT

We studied effects of a low-level industrial heating caused by heating-electric power station on changes in seasonal adaptations in cladocerans inhabiting the Kama River Reservoir (the Volga River tributary). The biological significance of low-level industrial heating was analyzed by comparison of two stations: one with

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

natural temperatures and another one affected by cooling water from the Kama Heating-Electric Power Station. We found that even relatively low (less than 2°C) difference in seasonal temperature between these two stations resulted in changes of reproductive mode in the most abundant species of Cladocera (*Bosmina longirostris* (Muller, 1785), *Daphnia longispina* Muller, 1785, and *Diaphanosoma brachyurum sensu lato*). At station with low heating, all species of cladocerans had some negative changes in their seasonal life cycles (sex proportion, resting egg production etc) with following disturbances in their over-wintering adaptations. Our results on early appearance and increasing of male proportion in population structure caused by industrial heating can be used for assessment of negative consequences of low-level industrial heating and global climate changes. With help of modeling, these data can be used for creation a new methods of prognosis both in global and local scales. It was finally resumed that low-level industrial heating, similar in scale to those observed during last decades under climate changes, leads to significant declining in population density and productivity in dominant species of cladocerans.

Key words: indication, industrial heating, seasonal shift in breeding *Bosmina*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*

ВВЕДЕНИЕ

Жизненный цикл, продуктивность и популяционная динамика ветвистоусых ракообразных во многом определяются особенностями перехода от партеногенеза к двуполому размножению и последующей откладке покоящихся (диапаузирующих) яиц (Алексеев 1990). Смена типов размножения у кладоцер в конкретных условиях обусловлена сочетанием внешних факторов (динамика пищи, температура, сигнальные метаболиты, фотопериод) и внутренней готовности индивидуума к восприятию средовых сигналов, генетически определенной, а также подготовленной историей жизни в водоеме ряда предшествовавших генераций. Это сочетание следует рассматривать как локальный интегрирующий сигнал, определяющий и локальный же ответ – индукцию гамогенеза и затем диапаузы у популяций ветвистоусых ракообразных. Указанный сигнал интегрирует многолетний (одинаковый для всех водоемов данной широты) календарный/широтный сигнал, в роли которого обычно выступают фотопериод, обычно в сочетании с температурой, а также ряд местных, специфических для данного водоема сигналов, действие которых нередко начинает проявляться лишь после срабатывания общесезонных сигналов либо после соответствующей подготовки всей популяции путем материнской передачи информации в ряду поколений (Alekseev and Lampert 2001). По меньшей мере, часть из местных элементарных сигналов (уровень трофии, температура) во многих водоемах могут находиться под влиянием антропогенных воздействий, неравным образом проявляющихся в различных водных экосистемах. В этих случаях деятельность человека можно рассматривать как специфическую

составляющую локального сигнала, которая в водных экосистемах исследована недостаточно. В литературе, тем не менее, излагаются примеры такого влияния на жизненные циклы беспозвоночных. Однако они были получены при исследованиях в водоемах-охладителях тепловых электростанций при значительном тепловом загрязнении, либо при направленном эвтрофировании озер-рыбопитомников путем внесения в них удобрений (Алексеев 1984, 1985; Алимов 1993; Безносков 2002).

Влияние слабого (до 1–2°C за вегетационный сезон) температурного воздействия на сообщества зоопланктона изучено недостаточно и, по видимому, считается незначительным. Вместе с тем подобный подогрев может оказывать влияние на водных беспозвоночных, изменяя жизненные циклы и некоторые другие сезонные адаптации (Безносков 2002; Алексеев и Хозяйкин 2005; Хозяйкин 2005). При этом возможно искажение локального интегрирующего сигнала, и популяционного ответа на него, в частности перехода от партеногенеза к двуполому размножению, и последующему производству покоящихся яиц. Возможное влияние даже небольших изменений температуры в перестройках сезонных циклов развития ракообразных, наряду с популяционной плотностью и фотопериодом постулировалось неоднократно, однако не было подтверждено наблюдениями за развитием природных популяций (Alekseev 2007).

Настоящая работа посвящена оценке эффекта слабого температурного воздействия на показатели популяционной динамики и переход к диапаузе у массовых видов кладоцер пелагической экосистемы Камского водохранилища (Средний Урал).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводились на Камском водохранилище в районе города Добрянка. Сбор проб производился на двух участках (станциях) в течение вегетационного сезона 1997–1998 гг.

Станция 1 (контроль) располагалась на 4–5 км выше по течению, в заливе Малый Туй. Залив находится вне зоны влияния подогретых водных масс, что позволяет рассматривать условия в нем, как некий эталон естественных процессов для популяции ветвистоусых ракообразных в этом районе водохранилища.

Станция 2 располагалась в районе действия Пермской ГРЭС, сбрасывающей отработанные воды с повышенной температурой в водохранилище. Материал отбирался в зоне слабого подогрева водных масс, составлявшего не более 4°C выше “естественной” температуры эпилимниона.

Температурная стратификация воды на обоих участках водохранилища с глубиной 4–5 м в период исследований не была выражена. Пробы брались через каждые 3–5 дней. Частота взятия проб обуславливалась продолжительностью развития яиц у массовых видов кладоцер, необходимой для расчетов популяционных показателей рождаемости и смертности (Полищук 1991).

Орудием лова служила планктонная сеть Джеджи, с диаметром входного отверстия 0.12 м и газом № 77. Пробы отбирали с трех случайно выбранных точек на каждом участке. Сеть протягивалась вертикально, при этом облавливался весь эпилимнион. Пробы с трех точек смешивались и обрабатывались, как интегральные для каждого участка. Зоопланктон фиксировался по методу Ханей и Холла (Haneu and Hall 1973), смесью сахарозы (30–40 г/л) и 4% формалина, что препятствовало выпадению яиц из выводковых сумок. Пробы просматривались в камере Богорова под бинокулярной лупой. При высокой численности рачков, штемпель-пипеткой делалась выборка, содержащая не менее 100 разновозрастных особей массовых видов кладоцер, что обеспечивало достаточно высокую точность оценки выборки (ошибка не более 10%). В пробах определялась численность молоди и половозрелых самок, просчитывалось количество партеногенетических яиц, отдельно учитывались самцы и самки, несущие покоящиеся яйца. Все просчитанные особи измерялись окуляр-микрометром с ценой деления 50 мкм. В

каждой пробе отмечались самки минимального размера, несущие яйца. Все самки, начиная с этого размера, считались половозрелыми.

Всего было собрано и обработано более 300 проб зоопланктона.

В период наблюдений были исследованы популяции трех массовых видов Cladocera: *Bosmina longirostris* (Muller, 1785), *Daphnia longispina* Muller, 1785 и *Diaphanosoma brachyurum* sensu lato, доминирование которых в зоопланктоне было разнесено во времени в течение вегетационного сезона.

Популяционно-динамические показатели – удельная рождаемость (b), смертность (d) и скорость роста численности популяции (r) рассчитывались по общепринятым методам (Полищук 1991).

Полученные результаты были обработаны с помощью пакета статистических программ Statistica 6. Для оценки влияния фактора подогрева и температурных условий года на биологию и жизненный цикл ракообразных был использован дисперсионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температурные условия. На станции 1 температура за период исследований в 1997 г. колебалась от 11°C до 22°C и в среднем составила 15.7°C. На станции 2 температура колебалась в пределах 13.5–23.5°C. Средняя температура за период исследования составила 17.1°C (Рис. 1).

В период наблюдений в 1997 г. было отмечено почти ежедневное превышение температуры воды в районе влияния ГРЭС над таковой в заливе Туй. Различия средних за сезон температур по станциям было невелико (1.4°C). Наибольшим различием в температуре между участками было в конце лета, начале осени (Рис. 1). За последний месяц наблюдений (с 10 августа по 14 сентября) различие средних температур для станций составило 2.6°C.

В 1998 г. на станции 1 температура за период исследований колебалась от 10°C до 22°C и в среднем составила 16.4°C. На станции 2 температура колебалась в пределах 12–23°C. Средняя температура за период исследования составила 18.4°C (Рис. 2).

В период наблюдений в 1998 г. также было отмечено почти ежедневное превышение темпера-

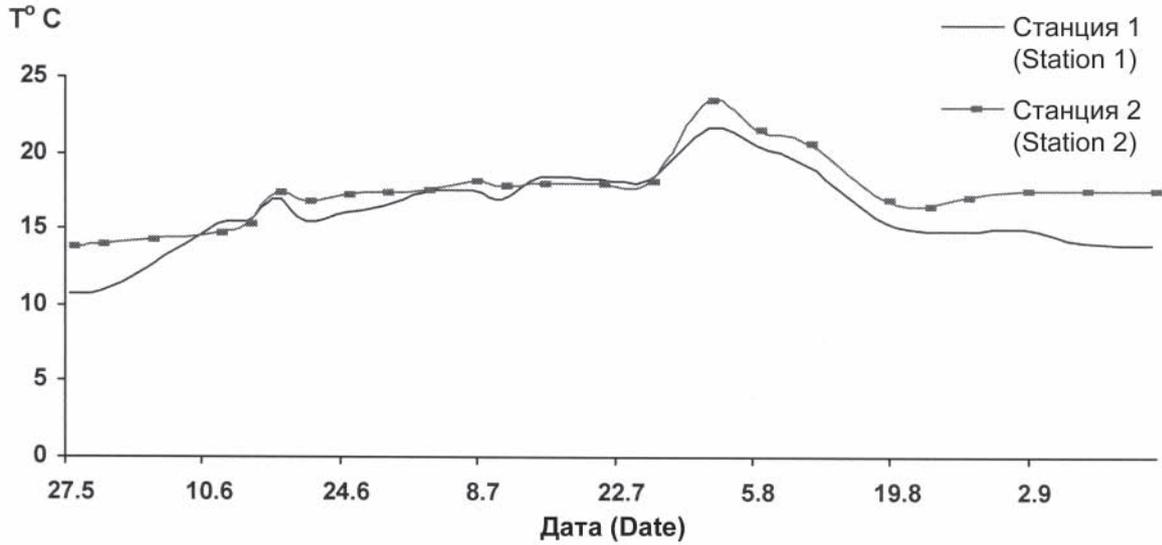


Рис. 1. Сезонный ход средней для столба воды температуры в 1997 г.
 Fig. 1. Seasonal changes of the average temperature of water column in 1997.

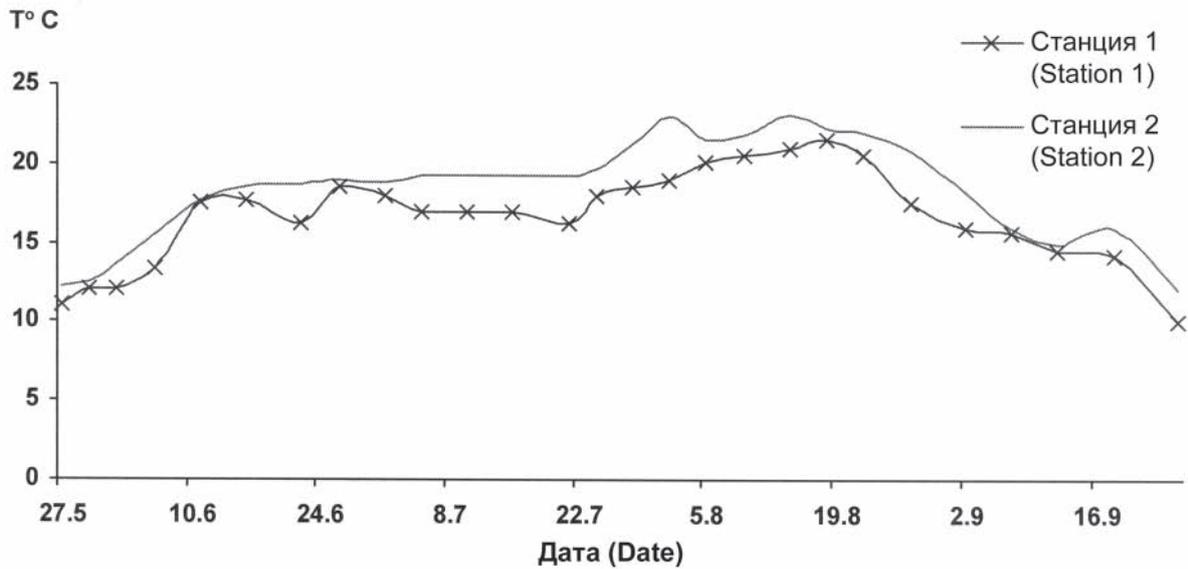


Рис. 2. Сезонный ход средней для столба воды температуры в 1998 г.
 Fig. 2. Seasonal changes of the average temperature of water column in 1998.

туры воды в районе слабого подогрева ГРЭС над таковой в заливе Туй. Различие средних за сезон температур по участкам было несколько выше, чем в предыдущем году, и составило 1,9°С. В отличие от предыдущего года максимальная разница

температур между станциями прослеживалась в июле и августе (Рис. 2).

Популяционная динамика массовых видов ветвистоусых раков. В начале вегетационного периода (май и июнь) максимального обилия среди

кладоцер достигала популяция *B. longirostris*, по мере прогрева воды происходила смена ведущих форм, и в летние месяцы доминантом в зоопланктоне являлась *D. longispina*, а субдоминантом *D. brachyurum*.

Половая структура и смена типов размножения популяции *B. longirostris* в 1997–98 гг.

Станция 1 (контроль). Переход к половому размножению у босмин в 1997 г. в заливе Туй был отмечен 10 июля (Рис. 3А). Самки, несущие покоящиеся яйца и самцы появились в зоопланктоне одновременно. Доля особей перешедших к половому размножению составляла не более 8–30% от численности популяции. Соотношение самок, несущих покоящиеся яйца и самцов было примерно 1:1. Летний период гамогенеза окончился в начале августа. Численность вида в этот период не превышала 50 экз./м³. Затем с середины августа по начало сентября вид выпал из зоопланктона. Вторая осенняя волна гамогенеза проявляется в середине сентября. В пробах зоопланктона были отмечены только самки с эфиппиями. Численность самок с эфиппиями составляла 20–30 экз./м³, или 7–10% от общей численности босмин.

В 1998 г. переход к половому размножению происходил позже 15 июля (Рис. 3С). Самцы и самки с покоящимися яйцами появились в зоопланктоне одновременно. Доля самок с эфиппиями и самцов составляла 20–60% от общей численности. Соотношение самок, несущих покоящиеся яйца и самцов было примерно 1:1.

Летний гамогенез в 1998 г. так же протекал на фоне значительного снижения численности и завершался выпадением вида из зоопланктона. В сентябре босмины снова появились в зоопланктоне, практически сразу переходя к половому размножению. Доля особей приступивших к гамогенезу составляла 10–30% от общей численности. Самки, несущие покоящиеся яйца преобладали численно над самцами в 4–7 раз.

Таким образом, половая структура на станции 1 была сходна для обоих лет как по времени проявления летнего и осеннего гамогенеза, так и по соотношению полов и их долей в популяции.

Станция 2 (зона слабого подогрева). В зоне подогретых вод в 1997 г. переход к половому размножению у босмин отмечен 31 июля, т. е. почти на двадцать дней позже, чем на станции 1 (Рис. 3В). Первыми в популяции появлялись самки с покоящимися яйцами, их численность была низкой и не

превышала 10 экз./м³, что не превышало 20% от численности популяции. После 5 августа, самок с эфиппиями в планктоне отмечено не было, затем в сентябре они появились снова в незначительных количествах не более 15 экз./м³. Появление самок было отмечено немного позже появления самцов – 10 августа, далее они присутствовали в популяции постоянно весь август и сентябрь. Численность самцов в этот период колебалась от 10 экз./м³ до 80 экз./м³, что составляло от 8% до 60% от численности популяции.

Таким образом, сроки появления самок с эфиппиями на станции 2 были сходны с периодами летнего и осеннего гамогенеза на станции 1. Доля самцов и длительность их присутствия в популяции значительно отличалась от станции 1. Осенью в зоне слабого подогрева самцов было в 4–5 раз больше самок.

В 1998 г. начало гамогенеза было отмечено 24 июля появлением самок с эфиппиями (Рис. 3Д). Численность самок не превышала 10 экз./м³, или около 10% от общей численности босмин. В первой декаде августа вид выпал из планктона и появился снова во второй декаде августа. В это время в популяции были обнаружены самцы, присутствие которых в планктоне отмечалось по сентябрь включительно. Численность самцов колебалась от 10 экз./м³ до 30 экз./м³, что составляло от 7% до 60% от общей численности популяции. Второе появление самок с эфиппиями было отмечено 18 августа, в составе популяций они присутствовали по сентябрь включительно. Численность самок не превышала 20 экз./м³, что соответствовало от 4% до 30% от общей численности популяции. Численность самцов в среднем в 2–3 раза была выше численности самок с эфиппиями.

Половая структура и смена типов размножения в популяции *D. longispina* в 1997–98 гг.

Станция 1 (контроль). В 1997–98 гг. переход к половому размножению был отмечен в середине июля. Появление самцов и самок, несущих покоящиеся яйца происходило одновременно. В популяции дафний процент самцов и самок с эфиппиями составлял в 1997 г. не более 1–6%, а в 1998 г. от 1% до 17% от общей численности популяции. Летняя волна полового размножения происходила на фоне первого летнего максимума численности дафний и завершалась на его спаде, повышением числа самок с эфиппиями с 40 экз./м³ до 210 экз./м³ (Рис. 4А, С). Численность самцов при этом составляла

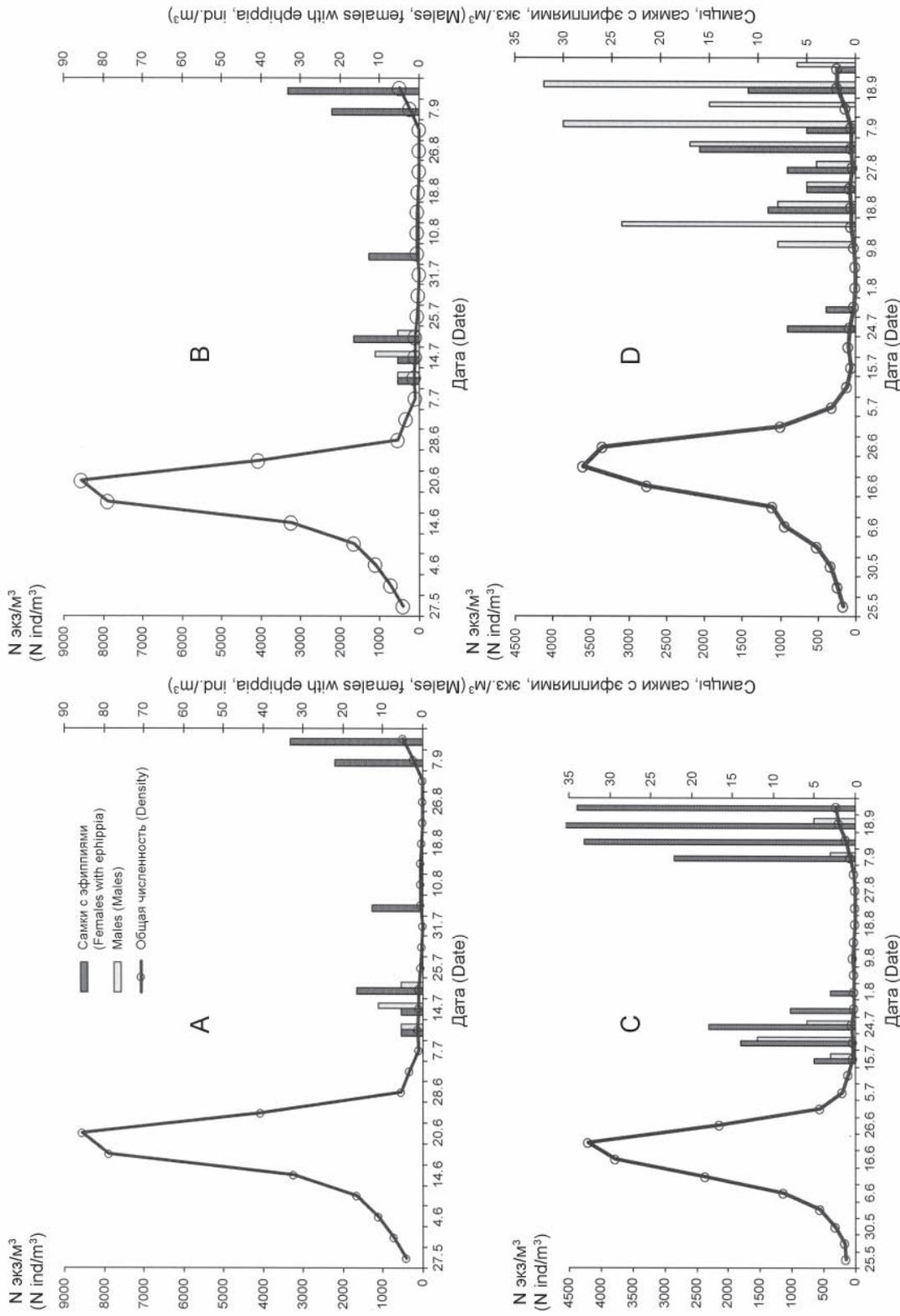


Рис. 3. Популяционная динамика *Bosmina longirostris* в Камском водохранилище в мае – сентябре. А – в естественных условиях (станция 1) в 1997 г.; С – то же в 1998 г.; В – в зоне слабого подогрева (станция 2) в 1997 г.; D – то же в 1998 г.

Fig. 3. Population dynamics of *Bosmina longirostris* in the Kamское reservoir in May–September. А – natural conditions (station 1) in 1997; С – the same in 1998; В – area affected by low-level heating (station 2) in 1997 г.; D – the same in 1998.

около 90 экз./м³. Соотношение самок с эфиппиями и самцов в среднем было близко к 1:1.

Вторая волна полового размножения начиналась в середине августа с максимумом в первой декаде сентября. По своему количественному развитию осенняя волна гамогенеза, почти вдвое превышала летний гамогенез. Процент самок с эфиппиями в 1997 г. составлял около 10%, а самцов – 2%, а в 1998 г. доля самок с эфиппиями варьировала от 1% до 47%, составив в среднем для этого периода около 11%, а доля самцов составляла около 5% от общей численности популяции дафний. В 1997 г. самки с эфиппиями преобладали по численности над самцами в 10–40 раз, составляя в максимуме в первых числах сентября 2.1 тыс. экз./м³, а в 1998 г. – в 2–10 раз, составляя в максимуме в конце августа 1.4 тыс. экз./м³. Во второй половине сентября был отмечен спад численности особей перешедших к гамогенезу.

Таким образом, в течение вегетационного сезона 1998 г., как и в предыдущем году в популяции *D. longispina* на станции 1 в заливе Малый Туй наблюдались две волны полового размножения. Вторая “осенняя” волна размножения превосходит “летнюю” по количественному развитию и продолжительности. В половой структуре популяции значительно преобладают самки с эфиппиями.

Вторая волна гамогенеза в популяции дафний залива Малый Туй в 1997 г. была отмечена 20 августа, а в 1998 г. – 14 августа, т.е. неделей раньше. В оба года самцы появлялись немного позднее самок с эфиппиями, и продолжали встречаться в течение всего сентября.

Станция 2 (зона слабого подогрева). В районе слабо подогреваемых вод в 1997 г. переход к половому размножению был отмечен 31 июля (Рис. 4А, D). Самцы в это время обнаружены не были, а самки, несущие покоящиеся яйца составляли около 3% от общей численности в популяции дафний в течение почти всего июля и начале августа. Первая волна полового размножения начиналась сразу за спадом летнего максимума численности дафний. Численность самок с эфиппиями в это время колебалась от 30 экз./м³ до 110 экз./м³. Вторая волна полового размножения начиналась в последней декаде августа, продолжалась до середины сентября, и превосходила летний период гамогенеза по проценту самок с эфиппиями (колебалась от 2% до 12%) и самцов (от 9% до 22%), от общей численности популяции дафний. Самцы

и самки обнаруживались одновременно, но самцы постоянно преобладали, их численность колебалась от 400 экз./м³ до 800 экз./м³, число самок при этом составляло 50 экз./м³ до 280 экз./м³. Самки, несущие покоящиеся яйца преобладали численно над самцами в 3–5 раз.

В 1998 г. начало полового размножения у дафний в зоне слабого подогрева вод начиналось в последней декаде июля (Рис. 4D). Появление самцов и самок было отмечено одновременно. Следует вновь отметить значительную долю самцов, которая составляла от 13% до 21% от общей численности популяции. Доля самок с эфиппиями колебалась от 2% до 31% от общей численности популяции. Переход к летней диапаузе происходил на фоне падения основного пика общей численности дафний и завершался в период минимальной летней численности. Численность самок с эфиппиями колебалась от 300 экз./м³ до 2780 экз./м³, а численность самцов в этот период – от 1450 экз./м³ до 2500 экз./м³. Максимальная доля размножающихся половым способом особей составляла половину всей популяции дафний в начале августа, в среднем составив около 32%. Это достаточно высокий процент для естественных популяций и обычно отмечался лишь во временных водоёмах Арктики (Stross 1969).

Второй период полового размножения в популяции дафний начинается в последней декаде августа. Самцы и самки в этот период появлялись одновременно (Рис. 4D). Как и летом проявлялась тенденция к преобладанию самцов, их доля в популяции колебалась от 3% до 10%. Доля самок в целом была ниже и колебалась от 0.5% до 3%, лишь однажды достигнув 16% от общей численности. Вторая волна полового размножения протекала на фоне относительно низкой численности популяции дафний, с незначительным увеличением её численности в первой декаде сентября. В этот период отчётливо проявилась тенденция преобладания самцов, численность которых колебалась от 50 экз./м³ до 410 экз./м³. Число самок с эфиппиями в начале перехода популяции к гамогенезу составляло около 440 экз./м³, затем оно значительно снизилось и изменялось в более узких пределах от 10 экз./м³ до 210 экз./м³ (Рис. 4D).

Эффективность летней диапаузы можно проследить в течение того же вегетационного периода. Известно, что реактивация летних диапаузирую-

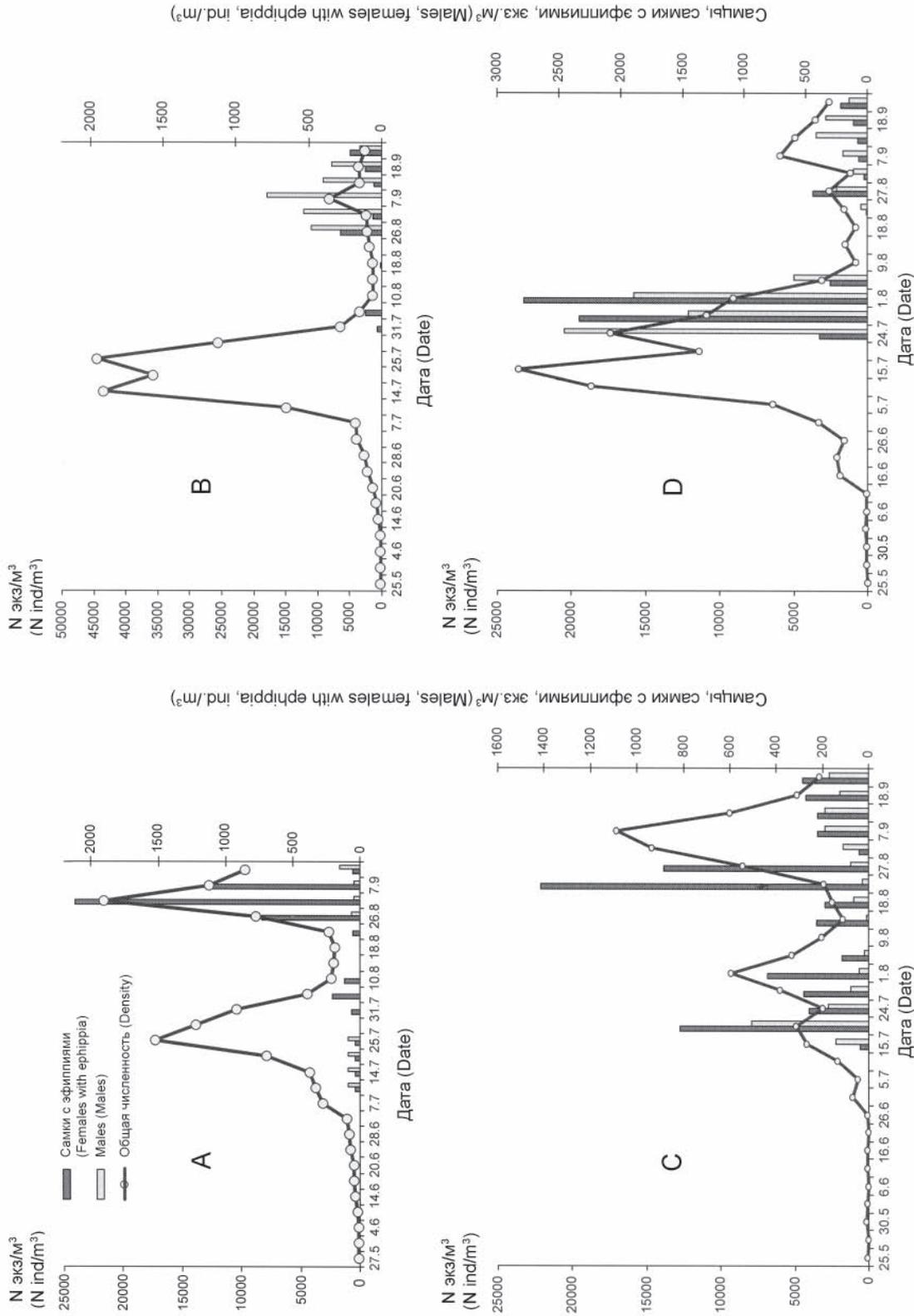


Рис. 4. Популяционная динамика *Daphnia longispina* в Камском водохранилище в мае-сентябре. А – в естественных условиях (станция 1) в 1997 г.; С – то же в 1998 г.; В – в зоне слабого подогрева (станция 2) в 1997 г.; D – то же в 1998 г.

Fig. 4. Population dynamics of *Daphnia longispina* in the Kama River Reservoir in May – September. A – natural conditions (station 1) in 1997; C – the same in 1998; B – area affected by low-level heating (station 2) in 1997; D – the same in 1998.

щих яиц с нестойкой диапаузой происходит приблизительно через месяц после откладки (Caceres 1998). Из этого следует, что в осенний период можно ожидать увеличение в популяции доли молодежи, обусловленный не процессами рождаемости у размножающихся в планктоне особей, а за счет выхода молодежи из яиц, отложенных летом. Незначительный подъем численности, и увеличение доли молодежи действительно происходило в осенний период, но его нельзя назвать полноценным пиком численности, так как его величина не более чем в 2–3 раза превышала минимум численности в период её спада и была меньше летнего пика численности в 7–4 раз (Рис. 4D). Эта вторая волна полового размножения начиналась на участке с подогревом в последней декаде августа, самцы и самки с эфиппиями наблюдались в планктоне на протяжении всего сентября.

Таким образом, наиболее ярким отличием половой структуры дафнии в зоне слабого подогрева можно считать значительное (в 2–4 раза) преобладание самцов над самками с покоящимися яйцами и пониженную, вследствие этого эффективность полового размножения в осеннее время.

Половая структура и смена типов размножения в популяциях *D. brachyurum* в 1997–98 гг. Переход к половому размножению в заливе Туй в 1997г. впервые был отмечен 10 июля (Рис. 5А). Численность особей перешедших к гамогенезу была невысокой и составляла не более 1% от общей численности популяции. Второе появление самцов и самок с покоящимися яйцами было отмечено 20 июля на спаде численности, и они составляли не более 2–2.5% от общей численности популяции. В третий раз было отмечено появление одних эфиппидальных самок 5–10 августа и они составляли от 6% до 11% от общей численности популяции.

На станции 2 в зоне слабого подогрева вод переход к половому размножению был отмечен позднее, чем на станции 1, – 5 августа (Рис. 5В). Появление самок с покоящимися яйцами было отмечено на спаде численности популяции диафаносомы. Доля самок с эфиппиями составляла 4.5% от общей численности партеногенетических самок. Самцы не были обнаружены вовсе.

Переход к половому размножению в 1998 г. на станции 1 происходил позднее, чем в предыдущем году, 24 июля (Рис. 5С). Доля самцов и самок с эфиппиями была низкой и составляла примерно

по 1% от общей численности. Эта волна полового размножения приходилась на спад численности популяции. Второе более обильное появление самок с эфиппиями наблюдалось с 14 по 22 августа, они составляли от 3% до 20% от общей численности популяции. Появление самцов было отмечено 18 августа, и их доля составила 2.5% от общей численности популяции.

На станции 2 в зоне подогретых вод в 1998 г. появление самок с покоящимися яйцами было отмечено 18 августа (Рис. 5D), и их доля в популяции составила 25%. Самцы были отмечены в популяции позднее 27 августа, и их доля составила 3%.

Таким образом, процесс гамогенеза у этого вида несколько отличается от рассмотренных ранее особенностей полового размножения дафний и босмин. Основной особенностью является иное соотношение полов в зоне слабого подогрева.

Переход к гамогенезу на станции 1 в оба года проходил раньше, чем на станции 2 в зоне слабого подогрева. В заливе Туй в целом гамогенез проходил более интенсивно при некотором преобладании эфиппидальных самок. В районе влияния тёплых вод половое размножение протекало слабо и захватывало очень незначительный процент популяции. Учитывая, что через две–три недели вид полностью выпадал из планктона, возможное предположение о благоприятных для популяции условиях существования, пролонгирующих партеногенетический способ размножения в этом случае, видимо, не обосновано. Очевидно, что популяция диафаносомы испытывала в районе влияния слабого подогрева значительное более сильное неблагоприятное воздействие на процессы полового размножения, чем ранее рассмотренные виды.

Дисперсионный анализ степени влияния слабого температурного воздействия на популяционную структуру и динамические популяции у ветвистоусых раков. Дисперсионный анализ был использован для количественной оценки воздействия фактора подогрева на трансформацию сезонных циклов и изменение важнейших популяционных показателей (Табл. 1). Среди проанализированных индексов только общая численность и биомасса видов не оказались связаны с фактором подогрева. Удельная смертность была положительно и довольно сильно связана с подогревом и температурными особенностями года

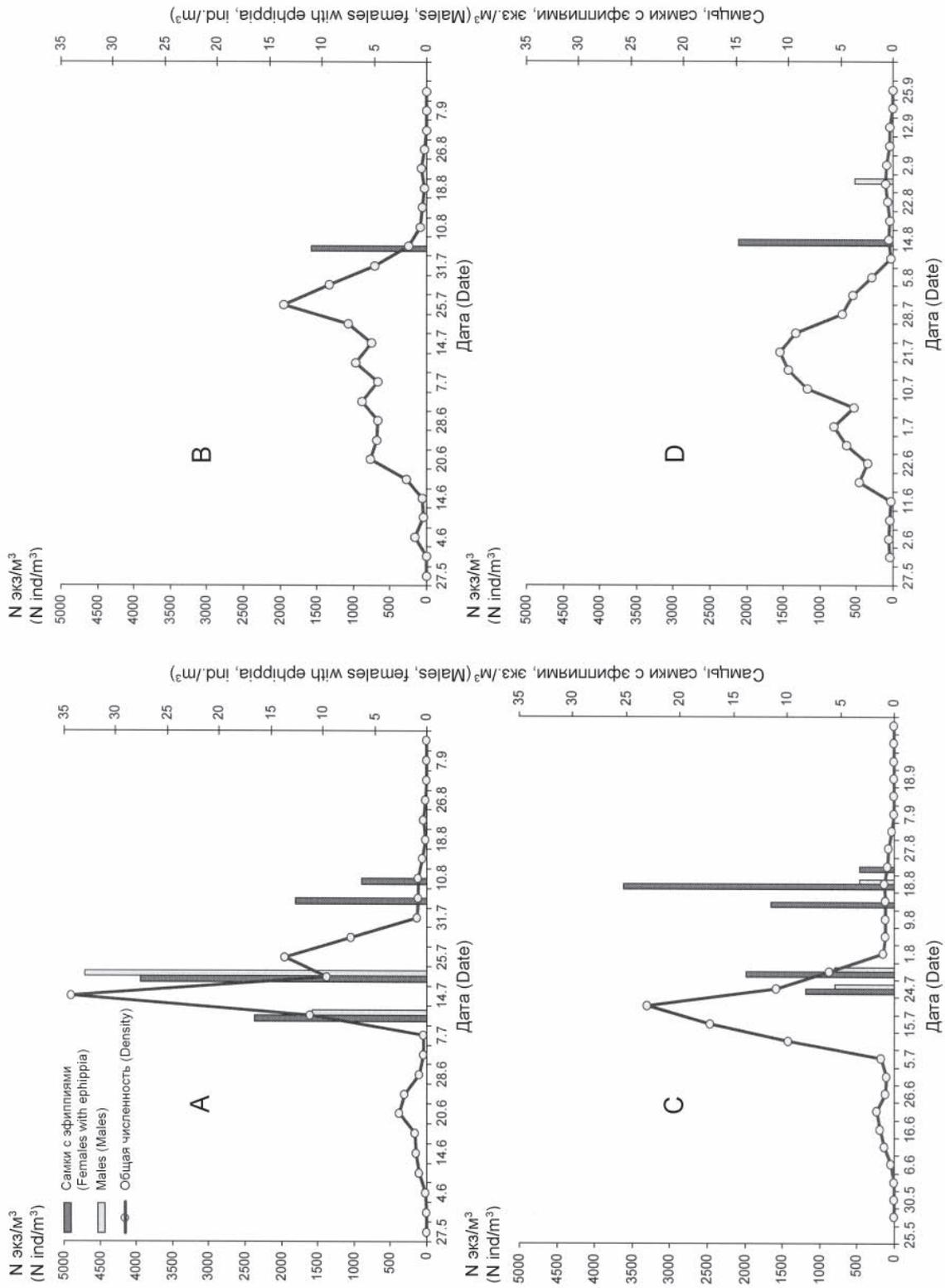


Рис. 5. Популяционная динамика *Diaphanosoma brachyurum* в Камском водохранилище в мае – сентябре. А – в естественных условиях (станция 1) в 1997 г.; С – то же в 1998 г.; В – в зоне слабого подогрева (станция 2) в 1997 г.; D – то же в 1998 г.

Fig. 5. Population dynamics of *Diaphanosoma brachyurum* in the Kama River Reservoir in May – September. A – natural conditions (station 1) in 1997; C – the same in 1998; B – area affected by low-level heating (station 2) in 1997; D – the same in 1998.

Таблица 1. Дисперсионный анализ воздействия температурного фактора на популяционно-динамические показатели массовых видов Cladocera, Камское водохранилище.

Table 1. Dispersion analysis of effects of temperature on population-dynamic characteristics in mass species of Cladocera, Kama River Reservoir.

Параметры/Parameters	Фактор*/Factor	<i>D. longispina</i>		<i>B. longirostris</i>		<i>D. brachyurum</i>	
		F	p-level	F	p-level	F	p-level
Удельная рождаемость Birth rate	1	6.947	0.01	23.04	0.001	0.012	0.912
	2	2.016	0.159	10.88	0.001	0.002	0.965
Удельная смертность Death rate	1	3.269	0.073	7.166	0.009	0.043	0.837
	2	0.012	0.913	4.96	0.028	0.084	0.772
Плодовитость Fecundity	1	5.477	0.021	1.574	0.212	0.02	0.888
	2	7.553	0.007	1.808	0.182	0.505	0.479
Самки с эфиппиями Females with ephippia	1	0.493	0.484	3.817	0.050	5.527	0.021
	2	2.04	0.156	1.144	0.287	0.001	0.995
Доля самцов в популяции Percent of males in population	1	7.442	0.007	7.944	0.006	3.403	0.069
	2	2.114	0.149	0.849	0.359	1.606	0.209
Общая численность Total density	1	1.722	0.192	0.119	0.731	0.396	0.531
	2	2.176	0.143	2.542	0.114	0.24	0.626
Биомасса Total biomass	1	0.740	0.392	0.130	0.719	1.137	0.873
	2	1.716	0.193	2.488	0.118	0.026	0.706

*1 – фактор “теплового загрязнения”, 2 – фактор температурных особенностей года, учитывавший, что второй год был теплее первого.

*1 – factor of “heating pollution”, 2 – factor of temperature peculiarity of the year.

для *B. longirostris*. Удельная рождаемость была достоверно связана с подогревом для двух видов *B. longirostris* и *D. longispina*. У этих же видов обнаружена достаточно сильная связь доли самцов в популяции с фактором подогрева. У третьего вида *D. brachyurum* эта связь также просматривается ($p = 0.069$), но достоверна для вероятности 0.1, что, впрочем, считается достаточным для природных популяций. Доля самок с эфиппиями была связана с этим фактором для *D. longispina* и *D. brachyurum*, а плодовитость только у *D. longispina* (Табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Летнее появление самок, несущих покоящиеся яйца, и самцов, практически одновременно у всех трёх видов ветвистоусых рачков, очевидно,

можно связать с действием неблагоприятного стресс фактора или совокупности индуцирующих гамогенез сигналов. Одним из таких предполагаемых факторов в середине лета мог быть пресс хищников молоди рыб, достигавшей в этот период большой численности. Для популяций массовых видов ветвистоусых рачков, развивающихся в мелководных заливах, более ранний переход к половому размножению может быть актуален, так как небольшие глубины не позволяют рачкам мигрировать в гипolimнион и тем самым избежать прессы хищников. Можно предположить, что образование покоящихся яиц в этих условиях является неким защитным механизмом, позволяющим в этих условиях избежать выедания, на что указывают эксперименты с кайромонами рыб, выполненные на дафниях польскими исследователями (Pijanowska and Stolpe 1996). После устранения

пресса молоди, что в средних широтах наблюдается в конце лета, популяция, пережившая этот период в виде летних эфиппиев, восстанавливается и образует осенний пик численности, завершающийся образованием зимующих покоящихся яиц.

В пользу успешности такой стратегии (особенно для дафний) – включение полового размножения в летний период развития популяции – на исследованном участке Камского водохранилища в зоне с естественным температурным режимом свидетельствует высокий осенний пик численности этого вида при низкой средней популяционной плодовитости. Этот пик наблюдается на фоне плавного падения удельной рождаемости и максимальной для всего сезона доли молоди, приходящейся на это время. Такое увеличение доли молоди не подкрепленное ростом рождаемости и снижением смертности (отрицательная смертность) может быть объяснено только реактивацией летних покоящихся яиц и выходом молоди из эфиппиев в начале осени (Caceres 1998). Подобная стратегия популяционной динамики *Daphnia longispina* – перенос полового размножения на более позднее, соответствующее снижению пресса рыб время, ранее уже отмечалась в озерных озерах-питомниках (Алексеев 1987).

На станции 2, в зоне влияния слабого подогрева, подобного изменения возрастной структуры популяции не отмечалось, и летний период формирования покоящихся яиц не был отмечен. Осенний пик численности, в норме определяющий успех вида в соревновании с другими конкурентами, в районе водохранилища с нарушением естественного хода температуры оказался в результате “срезан” и привел к снижению популяционной плотности, а значит, и продуктивности доминантного в нормальных условиях вида ракообразных. Самки с покоящимися яйцами на этой станции появляются позже, чем на станции 1 (контроль), и это происходит на фоне падения численности популяции. Осенний переход популяции к половому размножению проявился в этом случае в высокой доле самцов, при незначительном (а иногда и при отсутствии) в популяции самок с покоящимися яйцами. Влияние подогрева водных масс в этот период времени было наиболее ярко выражено. Повышение температуры на 1.5–2.5 °С при снижающейся длине дня, по-видимому, послужило сигналом, индуцирующим образование самцов. При этом самок, готовых к откладке

эфиппиев, было образовано очень мало, и поэтому сама успешность важнейшей фазы полового размножения оказалась сомнительной. В литературе имеются сведения о том, что при одном и том же сочетании фотопериода и дефицита пищи именно температура определяет долю самцов или самок с эфиппиями, образующимися у дафний при переходе от партеногенеза к половому размножению (см. обзор: Алексеев 1990). Этот вывод, по крайней мере, у двух видов кладоцер (*B. longirostris* и *D. longispina*), был подтвержден дисперсионным анализом (см. Табл. 1).

Таким образом, можно заключить, что даже незначительное тепловое загрязнение, не характерное для естественных условий обитания популяции привело к существенному изменению половой структуры, сдвигу фаз появления особей, размножающихся половым путем, и их разобщению во времени. Это вызывало снижение эффективности сезонных адаптаций и привело к уменьшению числа покоящихся яиц у кладоцер как в летнее время, так и осенью. Популяция, таким образом, оказалась под двойным негативным воздействием со стороны хищников (молодь рыб) и последующих неблагоприятных условий в течение зимы.

Подобная схема воздействия небольшого среднесезонного подогрева на развитие природных популяций, может быть реализована при климатических изменениях, все более проявляющихся в водных экосистемах. До определенной степени природные популяции кладоцер будут способны адаптироваться к повышению температуры и изменению соотношения температурного сигнала и фотопериода, благодаря внутривидовому, прежде всего клональному полиморфизму и направленному отбору со стороны выше и ниже лежащих уровней. Пределы такой адаптации не известны и требуют специального исследования, включающего моделирование, изучение полиморфизма и экспериментальные оценки температурных воздействий на отдельные клоны.

ВЫВОДЫ

1. Впервые для естественных экосистем показано, что нарушение локального сигнала, индуцирующего диапаузу у ветвистоусых раков, может быть обусловлено весьма низким по своему отклонению от нормы воздействием температуры

(1.5–2°C за сезон). Слабые температурные воздействия способны нарушить согласование жизненных циклов видов в экосистеме и привести к существенным потерям продуктивности и изменению видового состава в водных экосистемах.

2. Полученные результаты, в частности, возрастание доли самцов в составе популяций *B. longirostris* и *D. longispina* при подогреве могут быть использованы для оценки негативных последствий слабого теплового загрязнения производимого тепловыми станциями, а также послужить некоторой основой прогноза популяционных перестроек планктонных беспозвоночных при глобальных климатических изменениях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом РФФИ 07–07–0006 “Исследование внутреннего механизма диапаузы водных беспозвоночных” (ВРА).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В.Р.** 1984. Влияние минеральных удобрений на зоопланктон озер. *Сборник научных трудов ГосНИОРХ*, **224**: 68–78.
- Алексеев В.Р.** 1985. Использование популяционного анализа для изучения жизненных циклов и оценки обеспеченности пищей ветвистоусых раков в удобряемых озерах. *Сборник научных трудов ГосНИОРХ*, **231**: 36–46.
- Алексеев В.Р.** 1987. Влияние интенсификационных мероприятий на развитие зоопланктона и сезонные циклы ракообразных в сиговых озерных рыбопитомниках. *Сборник научных трудов ГосНИОРХ*, **264**: 20–32.
- Алексеев В.Р.** 1990. *Диапауза ракообразных*. Издательство “Наука”, Москва, 144 с.
- Алексеев В.Р. и Хозяйкин А.А.** 2005. Смена типов размножения у Cladocera (Crustacea), как индикатор слабого теплового подогрева в Камском водохранилище. *Материалы 4 съезда Гидробиологического общества Украины (26–25 сентября 2005, Карадаг)*: 12–15.
- Алимов А.Ф.** 1993 (Ред.). *Биотические взаимоотношения в экосистеме озер-питомников*. Гидрометеиздат, С. Петербург, 350 с.
- Безносков В.Н.** 2004. Возможные изменения водной биоты в период глобального потепления климата. *Водные ресурсы*, **31**: 498–503.
- Полищук Л.В.** 1991. *Динамические характеристики популяций планктонных животных*. Издательство “Наука”, Москва, 128 с.
- Хозяйкин А.А.** 2005. Влияние слабого подогрева на популяционную динамику массовых видов Cladocera Камского водохранилища. *Материалы 4 Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря» (5–10 декабря 2005, Вологда)*: 211–214.
- Alekseev V.R.** 2007. Diapause in Crustaceans: Peculiarities of induction. Pp. 29–64 in: V.R. Alekseev, B. De Stasio and J.J. Gilbert (Eds). Diapause in Aquatic Invertebrates. Theory and Human Use. Springer, Netherlands.
- Alekseev V.R. and Lampert W.** 2001. Maternal control of resting-egg production in *Daphnia*. *Nature*, **414**: 899–901.
- Sacceres C.** 1998. Interspecific variation in the abundance, production and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology*, **79**: 1699–1710.
- Haney J. and Hall D.** 1973. Sugar coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera. *Limnology & Oceanography*, **18**: 331–333.
- Pijanowska J. and Stolpe G.** 1996. Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish. *Journal of Plancton Research*, **18**: 1407–1412.
- Stross R.** 1969. Photoperiodic control of diapause in *Daphnia*. II. Induction of winter diapause in the arctic. *Biological Bulletin*, **136**: 264–273.

Представлена 19 ноября 2008; принята 16 февраля 2009.