

УДК 591. 525

**С. Е. Дятлов**<sup>1</sup>, канд. біол. наук, доц., **А. В. Кошелев**<sup>2</sup>, асп.,  
**А. Г. Петросян**<sup>2</sup>, ст. наук. співробітник, канд. біол. наук

<sup>1</sup>Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова,  
кафедра гідробіології та загальної екології,  
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

<sup>2</sup>Одеський філіал Інституту біології південних морів НАН України,  
відділ проблем якості водного середовища,  
вул. Пушкінська, 37, Одеса, 65011, Україна

## АДАПТИВНЕ ЗНАЧЕННЯ ЩІЛЬНОСТІ ПОПУЛЯЦІЇ В ЖИТТЄВОМУ ЦИКЛІ ГІЛЛЯСТОВУСИХ РАКОПОДІБНИХ

Наведено результати лабораторних досліджень і польових спостережень впливу фактора щільності популяції на зміну способу розмноження гіллястовусих ракоподібних, що живуть у водоймах різних типів. Доведено роль фактора підвищеної щільності популяції в індукції гамогенезу у поліциклічних видів з астатичних водойм.

**Ключові слова:** гіллястовусі ракоподібні, щільність популяцій, метаболіти, гамогенез.

Наявність циклічності розмноження у гіллястовусих ракоподібних (ряд Cladocera) є адаптацією до періодичних сезонних змін умов існування. Чергування партеногенетичного та статевих типів розмноження призвело до вироблення пристосувальних функцій відтворювальної системи ракоподібних, що дозволяє адекватно реагувати на мінливі в широкому діапазоні умови існування. Партеногенез служить засобом збільшення чисельності популяції, дозволяючи рачкам повною мірою використовувати харчові ресурси. Статевий тип розмноження забезпечується появою спочиваючих латентних яєць, покритих захисною оболонкою — ефіпіїв, які до того ж виконують роль діаспор за умови розселення [1].

З'ясування механізмів, які керують зміною циклічності, показало, що зміна способу розмноження настає не тільки при безпосередній дії чинників середовища, але й під впливом сигнальних чинників. Останні служать надійним попередженням про швидке настання несприятливих умов. Серед основних сигнальних факторів середовища, що викликають заміну партеногенезу на полове розмноження, називають фотоперіод, температуру, ступінь кормової забезпеченості [2].

Важливу роль у внутрішньопопуляційних взаємодіях, які стимулюють зміну циклу, виконує фактор щільності популяції, що діє не прямо, а через хімічну сигналізацію. Роль екзометаболітів за зміни способу розмноження ракоподібних з'ясована в експериментальних робо-

тах на *Moina macrocopa* і *Daphnia magna* [3–5]. Раніше нами був показаний вплив продуктів метаболізму на появу ефіпіїв у *Wlassicsia rannonica* (родина Macrothricidae) [6].

Метою даної роботи є порівняльний аналіз механізмів, що регулюють зміну типу розмноження, і з'ясування ролі у цьому явищі фактора щільності популяції для представників ракоподібних ряду Cladocera, що живуть у водоймах різних типів.

### Матеріал і методи

Об'єктом експериментальних досліджень і польових спостережень слугували дві екологічні групи ряду Cladocera. До першої групи відносяться *Moina rectirostris* Leydig, *M. macrocopa* Straus (родина Moinidae), *Leydigia acanthocercoides* Fischer, *Alona rectangula* Sars (родина Chydoridae), *Daphnia pulex* De Greer (родина Daphniidae) — мешканці астатичних водойм (тимчасових калюж). До другої групи були віднесені *Ceriodaphnia laticaudata* Muller, *D. longispina* O. F. Müller, *Simocephalus vetulus* O. F. Müller, *Scapholeberis mucronata* O. F. Müller (родина Daphniidae), *Camptocercus rectirostris* Schölder, *Chidorus sphaericus* O. F. Müller (родина Chidoridae), *Diaphanosoma brachyurum* (родина Sididae), що живуть у постійних водоймах, озерах і ріках [7].

За постановки експериментів для всіх культур ракоподібних були створені стандартні умови утримання, які включали постійну температуру 20 °С, освітленість на рівні 1000 лк, спеціально підготовлену лабораторну контрольну воду. Рачків два рази на день годували сумішшю мікроводоростей (*Chlorella*) і суспензією гідролізованих пекарських дріжджів. За дотримання стандартних умов культивування в контрольних варіантах самок з латентними яйцями помічено не було.

Як фактор, що впливає на індукцію гамогенеза, досліджувалася так звана "вода скупчень" або культуральна вода, що представляє собою складну багатоконпонентну суміш продуктів взаємодії екзометаболітів популяції рачків, кормових компонентів, бактеріальної мікрофлори та ін. Для оцінки впливу "води скупчень" на хід розмноження лабораторних популяцій у дослідних варіантах воду не змінювали протягом всього експерименту. У контрольному варіанті був установлений режим зміни води через кожні дві доби. В експозиційні судини поміщали партеногенетичних самок, досягаючи різної щільності особин — від 2 до 10 екз/мл. Спостереження за появою самців і самок з латентними яйцями вели протягом п'яти діб. Усі досліді виконані в 10 повторностях.

Для визначення швидкості "старіння води" і граничного накопичення екзометаболітів у культуральні судини об'ємом 5 мл поміщали по одній самці. Молодь, що народжувалася, штучно вилучали. Протягом всієї експозиції реєстрували час появи самців, латентних яєць і визначали ознаки, що свідчили про швидку закладку ефіпіїв.

### Результати досліджень та їх обговорення

Моноциклічні види. Представники ряду Cladocera (*C. laticaudata*, *D. longispina*, *S. vetulis*, *S. mucronata*, *C. rectirostris*, *A. harpae*, *C. sphaericus*, *D. brachyurum*) в експериментах із використанням різної щільності посадки особин до швидкої зміни способу розмноження виявилися не здатними. Протягом п'яти діб у варіантах з різною щільністю посадки (2–10 екз/мл) у самок не спостерігалось припинення партеногенезу і переходу на статеве розмноження. Ця обставина дозволила зробити висновок про відсутність регулюючого впливу фактора щільності популяції на зміну способу розмноження у моноциклічних видів.

Для моноциклічних видів ряду Cladocera основні чинники, що сприяють партеногенезу, знаходяться в досить вузькому діапазоні. У період активної фази життя популяції температура не виходить за рамки 15–25 °С, кормова база достатня, чисельність популяції регулюється хижаками і знаходиться на визначеному стабільному рівні. При скороченні фотоперіоду, що побічно свідчить про зниження температури і зниження кормової забезпеченості, відбувається підготовка самок до статевого розмноження, появляються самці і, як наслідок, утворюються ефіпії, що перебувають у спокої весь зимовий період. Навесні прогрівання водойми провокує вихід ефіпіальної молоді, здатної до партеногенезу, яка і виводить популяцію на колишній стабільний рівень (рис. 1).

Підтвердженням моноциклічності *C. laticaudata*, *D. longispina*, *S. vetulis*, *S. mucronata*, *C. rectirostris*, *A. harpae* були натурні спостереження. Восени природні популяції цих видів здебільшого представлені самками з латентними яйцями.

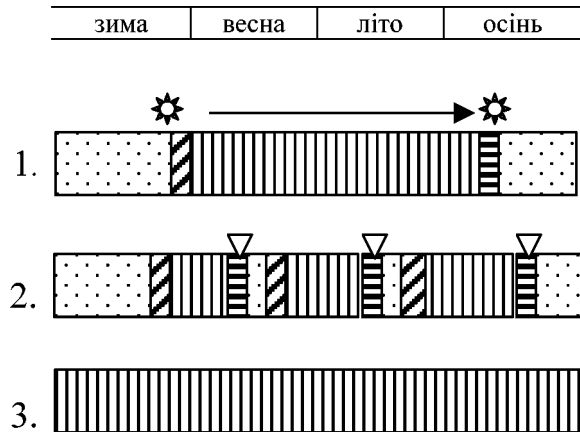
Зазвичай, подібна стратегія життєвого циклу спрямована на реалізацію репродуктивних можливостей в умовах існування в постійних водоймах, що пояснює нечасту наявність цих видів ракоподібних у тимчасових калюжах, що пересихають. Відсутність загрози висихання водойми, можливо, й обумовило певні особливості адаптації рачків на дію фотоперіоду (у даному випадку — утворення ефіпіїв).

По характеру розмноження виділяються ациклічні види *C. sphaericus* та *D. brachyurum*, які найчастіше не схильні до переходу на статевий тип розмноження під впливом будь-яких зовнішніх факторів (див. рис. 1).

Лабораторні і польові спостереження за цими видами свідчать про подовження проміжків між генераціями, зростання часу дозрівання самок і подовження ембріонального періоду розвитку.

**Поліциклічні види.** Аналіз результатів лабораторних досліджень показав, що *A. rectangula*, *M. rectirostris*, *M. macroscopa*, *L. acanthocercoides* і *D. pulex* в умовах підвищеної щільності популяції і збільшення концентрації екзометаболітів у середовищі досить швидко змінюють спосіб розмноження й утворюють латентні яйця. За стандартних умов утримання (оптимальна температура, забезпеченість

кормом) і щільності посадки 4 екз/мл вже через п'ять діб в популяціях *A. rectangula* починається перехід на статевий шлях розмноження. Аналогічне явище спостерігається при щільності посадки 6 екз/мл у популяціях *M. rectirostris*, *M. macroscopa*, *L. acanthocercoides* і *D. pulex* протягом всього періоду спостереження.



Етапи онтогенезу Cladocera:



- ефіпії



- реактивування ефіпіїв



- партеногенез



- перехід до статевого розмноження, поява самців

Чинники, які визначають зміну етапів онтогенезу:



- оптимальний фотоперіод



- підвищення щільності популяції, збільшення вмісту екзометаболітів у воді

Рис. 1. Схема річних циклів Cladocera з різними стратегіями розмноження: 1 — моноциклічні, 2 — поліциклічні, 3 — ациклічні види

В експериментах, проведених на ізольованих самках, у потомстві з'являлися самці, що свідчило про готовність самок до утворення ефіпіїв. Для популяції *A. rectangula* це явище спостерігали на другу, для *M. rectirostris*, *M. macroscopa* — на третю, для *L. acanthocercoides* — на четверту і для *D. pulex* — на п'яту добу. Звертає увагу на себе факт впливу метаболітів єдиної самки, що знаходиться в лімітованому обсязі води, на індукцію гамогенезу.

Для поліциклічних представників ряду Cladocera, що живуть у тимчасових водоймах, основними факторами, що визначають стратегію вибору типу розмноження є: хиткий водяний режим, значні коливання температури (від 8 до 31 °С), кормова забезпеченість, мінералізація, відсутність пресу з боку хижаків. Для мешканців астатичних водойм

фотоперіод не є ключовим у виборі типу розмноження, тому що діапаузу викликає чинник, який не підлягає сезонній залежності, зокрема — пересихання водойми (див. рис. 1). Протягом весняно-осіннього періоду тимчасові водойми можуть багаторазово зникати і знову наповнюватися водою за рахунок опадів.

У зв'язку з цим даний чинник привів до виникнення відповідної адаптаційної відповіді, а саме — формуванню функціональної пластичності відтворної системи, що дозволяє багаторазово утворювати латентні яйця протягом активної фази існування.

Відмінною рисою латентних яєць поліциклічних видів є нетривала діапауза — час, необхідний на підготовку переходу популяції в активний стан. Подібна адаптація спрямована на повну реалізацію репродуктивної стратегії популяції за умови відновлення водяного режиму водойми [8].

Однією з характеристик поліциклічних видів є висока плодючість. Наприклад, у дорослої самки *M. rectirostris* з тимчасових водойм закладається до 30 яєць, тоді як у низькоплодючого *C. sphaericus* з постійних водойм — не більше двох яєць. Висока плодючість мешканців тимчасових водойм забезпечує багаторазове збільшення їх чисельності за короткий проміжок часу.

За матеріалами польових спостережень, у поліциклічних *M. rectirostris*, *M. macrocopa*, *L. acanthocercoides*, *A. rectangula*, *D. pulex* у будь-який час року, навіть у період активної фази існування, зустрічаються ефіпіальні самки. Це дозволяє ефективно протистояти негативним факторам середовища, виводячи в стан спокою значну частину популяції. Як правило, максимум ефіпіальних самок випадає на час, коли щільність популяції досягає значної чисельності.

Деякі види Cladocera здатні до утворення змішаних кладок. У *M. rectirostris* при високій щільності популяції потомство складається як із самців, так і самок. Це ж саме відзначено для *M. macrocopa* [9], у той час, як в інших видів гіллястовусих ракоподібних за відповідних умов потомство складається тільки із самців, що забезпечують запліднення наявних самок.

На лабораторних культурах гіллястовусих ракоподібних експериментально показано, що перехід до статевого розмноження партеногенетичних самок викликає підвищена щільність популяції. Метаболіти поліциклічних популяцій забезпечують надійний комунікаційний зв'язок, виступаючи сигнальним фактором при виборі способу розмноження і приводячи до утворення латентних яєць.

## Висновки

1. Здатність до високої плодючості і швидкого нагромадження продуктів метаболізму виводить популяцію гіллястовусих ракоподібних у стан спокою, що забезпечує селекційну перевагу за існування у водоймах з коротким гідрорежимом.

2. Для моноциклічних видів ведучим сигнальним фактором слугує фотоперіод, для поліциклічних — надлишок екзометаболітів внаслідок підвищення щільності популяції рачків.

## Література

1. Гиллров А. М. Экологическое значение партеногенеза // Усп. совр. биологии. — 1982. — Т. 93, № 1. — С. 10–22.
2. Макрушин А. В. Цикличность размножения ветвистоусых ракообразных и среда (обзор) // Гидробиол. журн. — 1978. — Т. 14, № 2. — С. 3–8.
3. Задерев Е. С., Губанов В. Г. Роль плотности популяции в индукции гамогенеза у *Moina macrocera* (Cladocera: Crustacea) // Журн. общ. биологии. — 1996. — Т. 57, № 3. — С. 360–367.
4. Mitchell S., Carvalho G. Comparative demographic impacts of "info-chemicals" and exploitative competition: An empirical test using *Daphnia magna* // Freshwater Biol. — 2002. — V. 47, № 3. — P. 459–471.
5. Hobaek A., Larsson P. Sex determination in *Daphnia magna* // Ecology. — 1990. — V. 71, № 6. — P. 2255–2268.
6. Петросян А. Г., Кошелев А. В., Дятлов С. Е. Биология и особенности лабораторного культивирования *Wlassicsia rannonica* Daday (Crustacea, Cladocera) // Вісник Одеського національного університету. — 2003. — Т. 8, вип. 1, вип. Біологія. — С. 118–126.
7. Бенинг А. Л. Кладоцера Кавказа. — Тбилиси: Грузмедгиз, 1941. — 384 с.
8. Смирнов Н. Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. — Т. 1, вып. 3. — Л.: Изд-во Наука, 1976. — 237 с.
9. Ордов А. В., Черепанов О. А. Влияние продуктов жизнедеятельности на смену способа размножения у *Moina macrocera* (Cladocera) // Экология. — 1986. — № 5. — С. 86–87.

С. Е. Дятлов<sup>1</sup>, А. В. Кошелев<sup>2</sup>, А. Г. Петросян<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,  
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина.

<sup>2</sup> Одесский филиал Института биологии южных морей НАН Украины,  
отдел проблем качества водной среды,  
ул. Пушкинская, 37, Одесса, 65011, Украина.

## АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ

### Резюме

Приведены результаты лабораторных исследований и полевых наблюдений влияния фактора плотности популяции на смену способа размножения *Cladocera*, обитающих в водоемах различных типов. Доказана роль фактора повышенной плотности популяции в индукции гамогенеза у полициклічних видов из астатичных водоемов.

**Ключевые слова:** ветвистоусые ракообразные, плотность популяции, метаболиты, гамогенез.

**S. Ye. Dyatlov<sup>1</sup>, A. V. Koshelev<sup>2</sup>, A. G. Petrosyan<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Odessa National University,  
Department of Hydrobiology and General Ecology,  
Dvoryanskaya str., 2, Odessa, 65026, Ukraine

<sup>2</sup>Odessa Branch, Institute of Biology of Southern Seas,  
National Academy of Science of Ukraine,  
Pushkinskaya str. 37, Odessa, 65011, Ukraine

**ADAPTIVE VALUE OF THE POPULATION DENSITY IN THE LIFE  
CYCLE OF CLADOCERA**

**Summary**

It is shown the result of laboratory research of density factor influence on change of a way of reproduction of Cladocera living in reservoirs of various types. The role of the raised density factor of a population in an induction of gamogenesis of polycyclic species from astatic reservoirs is proved.

**Keywords:** Cladocera, population density, metabolites, gamogenesis.