

УДК 591.524.12 (470.44)

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ И БИОМАССЫ ПОПУЛЯЦИЙ
HEMIDIAPTOMUS HUNGARICUS KIEFER, 1933 (COPEPODA, CALANOIDA)
ВО ВРЕМЕННЫХ ВОДОЕМАХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

Н.А. Евдокимов¹, М.В. Ермохин²

¹ *Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова
Россия, 410600, Саратов, Советская, 60*

² *Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: ecoton@rambler.ru*

Поступила в редакцию 27.06.07 г.

Сезонная динамика плотности и биомассы популяций *Hemidiaptomus hungaricus* Kiefer, 1933 (Copepoda, Calanoida) во временных водоемах Саратовской области. – Евдокимов Н.А., Ермохин М.В. – Проанализированы многолетние данные по сезонной динамике плотности и биомассы популяций *Hemidiaptomus hungaricus* во временных водоемах Саратовской области с различным гидрологическим режимом. Динамика плотности популяции науплиусов определяется особенностями гидрологического режима водоема, у копеподитов она зависит также от пространственной структуры популяции. Выявлена количественная зависимость продолжительности развития науплиусов, копеподитов и половозрелых рачков от средней температуры воды.

Ключевые слова: *Hemidiaptomus hungaricus*, плотность популяции, биомасса, временные водоемы.

Seasonal dynamics of population density and biomass of *Hemidiaptomus hungaricus* Kiefer, 1933 (Copepoda, Calanoida) in temporary reservoirs in the Saratov region. – Yevdokimov N.A., Yermokhin M.V. – The seasonal dynamics of the population density and biomass of *Hemidiaptomus hungaricus* in temporary reservoirs in the Saratov region with various hydrological modes is analyzed. The population density dynamics of nauplii is determined by features of the hydrological mode of a reservoir, and copepodites show a dependence on the spatial structure of a population as well. The quantitative dependence of the development duration of nauplii, copepodites and adult crayfishes on the average water temperature has been revealed.

Key words: *Hemidiaptomus hungaricus*, population density, biomass, temporary reservoirs.

Hemidiaptomus hungaricus Kiefer, 1933 – солоноватоводный каланоидный рачок, имеющий высокую численность и биомассу во временных водоемах юго-востока Европы и определяющий в этих экосистемах структуру и количественное развитие зоопланктона. Вид известен из окрестностей оз. Эльтон (Бенинг, Медведева, 1926), прудов Николаевской и Херсонской областей Украины (М.Л. Пидгайко, неопубликованные данные, цит. по: Боруцкий, 1960), Саратовской области (Евдокимов, 2002), южной Словакии, Румынии (Боруцкий и др., 1991). Морфология и некоторые особенности экологии этого весеннего моноциклического вида описаны многими авторами (Бенинг, Медведева, 1926; Пидгайко, 1967; Боруцкий и др., 1991; Евдокимов, 2002, 2003; Kiefer, 1933). На территории Саратовской области *H. hungaricus* характерен в непроточных зарастающих временных водоемах глубиной до 1.5 – 2 м.

Установление особенностей сезонной динамики популяций *H. hungaricus* необходимо для понимания закономерностей формирования структуры и функционирования экосистем временных водоемов. Однако, несмотря на ключевую роль в водных экосистемах этого типа, его популяционная экология ранее не изучалась. В данной работе анализируется сезонная динамика плотности и биомассы популяций *H. hungaricus* во временных водоемах с различной продолжительностью существования на территории различных природных зон в Саратовской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в 1997 – 1999 и 2001 – 2003 гг. на трех модельных участках в лесостепной, степной и полупустынной зоне Саратовской области. При выборе водоемов и методик исследования руководствовались рекомендациями и принципами, изложенными в работах Н.В. Вехова (1989 а, б). При характеристике водоемов использовали следующие показатели: объем (V), рассчитанный по методике Е.В. Близняка (1952); средняя глубина (h_{cp}) на момент наибольшего заполнения; продолжительность существования (H); средняя скорость падения уровня воды (v); температура воды, замеряемая одновременно с отбором проб (t). Для сравнительного анализа сезонной динамики объема водоемов использовался коэффициент b_1 из экспоненциального уравнения

$$V_{отн} = \exp b_1 T, \quad (1)$$

где $V_{отн}$ – относительный объем водоема в момент времени T (сут.), рассчитанный как доля от объема водоема в период наибольшего наполнения его котловины, принятого равным единице.

Количественные пробы отбирали по общепринятым методикам (Мордухай-Болтовской, 1959; Методические рекомендации..., 1982) в 1999, 2001 гг. ежедневно, в 1997, 1998 гг. через каждые 5 сут., в 2002, 2003 гг. ежемесячно в течение всего срока существования популяций. Объем пробы составлял 50 л. Обработку и анализ проб производили по методике Е.В. Боруцкого (1960). При определении стадий жизненного цикла и их видовой диагностике использовались оригинальные данные. Всего собрано и обработано 154 качественных и 577 количественных проб.

Для сравнительной характеристики сезонной динамики плотности популяций использовали показатели экспоненциального уравнения

$$N = N_0 \exp b_2 T, \quad (2)$$

где N – средняя плотность популяции в момент времени T (сут.); N_0 – начальная плотность популяции, отмечаемая в период максимального объема водной массы; b_2 – коэффициент.

Статистическую обработку материала проводили с использованием пакета программ Statistica 6.0 (StatSoft, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Развитие *H. hungaricus* начинается с выхода науплиусов из банка покоящихся яиц, отложенных в грунт за предыдущие годы. Сроки выхода зависят от морфометрии ложа водоема и продолжительности его существования. Развитие рачков и

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ И БИОМАССЫ ПОПУЛЯЦИЙ

формирование их популяций существенно отличаются в зависимости от продолжительности существования временных водоемов, сроков их образования и особенностей начального периода наполнения ложа водоема. В длительно существующих (3 – 6 мес.) глубоких (2 – 3 м) водоемах науплиусы начинают развитие в начале марта, когда объем водной массы еще мал и поверхность покрыта слоем снега и льда, а в мелководных быстро пересыхающих (1.5 – 3 мес.) открытых водоемах, возникающих уже после схода снежного покрова, – в апреле.

Начальный период формирования популяции *H. hungaricus* в подснежных условиях характеризуется асинхронностью выхода рачков из диапаузирующих яиц, который часто происходит при очень низкой температуре воды (0.5 – 1°C) и дефиците кислорода. Степень синхронности развития основной массы рачков определяется динамикой заполнения ложа водоема талыми водами. Наиболее пониженные участки ложа временного водоема заполняются водой раньше. Смена оттепелей заморозками определяет ступенчатое, неравномерное поступление талых вод в водоемы. Поэтому могут наблюдаться «волны» появления науплиусов I, выходящих из яиц на вновь заливаемых территориях на фоне продолжающегося развития ранее вышедших особей: 9 и 24 марта в водоеме № 1 (табл. 1) и 9 и 27 марта (табл. 2).

Таблица 1

Сезонная динамика плотности популяции *Hemidiaptomus hungaricus* (N , тыс. экз. / м³) и температуры воды в водоеме № 1 (1999 г.)

| Дата | Стадия развития | | | | | | | | | | | | | | Всего | $t, ^\circ\text{C}$ | | |
|-------|-----------------|-------|--------|------|------|------|-------------|------|------|------|------|------|-------|-------|-------|---------------------|--------|------|
| | науплиусы | | | | | | копепоидиты | | | | | | | | | | | |
| | I | II | III | IV | V | VI | I | II | III | IV | V ♂♂ | V ♀♀ | VI ♂♂ | VI ♀♀ | | | | |
| 9.03 | 14.50 | | | | | | | | | | | | | | | | 14.50 | 0.5 |
| 12.03 | 8.34 | 5.65 | | | | | | | | | | | | | | | 13.99 | 0.5 |
| 15.03 | 4.17 | 19.80 | | | | | | | | | | | | | | | 23.97 | 0.5 |
| 18.03 | 0 | 28.55 | 6.50 | | | | | | | | | | | | | | 34.05 | 0.8 |
| 21.03 | 0 | 21.80 | 22.40 | | | | | | | | | | | | | | 44.20 | 0.5 |
| 24.03 | 0.51 | 24.45 | 78.75 | | | | | | | | | | | | | | 103.71 | 0.5 |
| 27.03 | 0.92 | 22.75 | 115.45 | 0.02 | | | | | | | | | | | | | 139.14 | 0.7 |
| 30.03 | 0.55 | 12.40 | 55.80 | 0.06 | | | | | | | | | | | | | 68.81 | 1.5 |
| 2.04 | 0.20 | 0.10 | 0.15 | 0.10 | 0.05 | | | | | | | | | | | | 0.60 | 1.2 |
| 5.04 | | | | 0.08 | 0.15 | 0.11 | 0.28 | 0.30 | | | | | | | | | 0.92 | 2.0 |
| 8.04 | | | | 0.05 | 0.33 | 0.21 | 0.56 | 0.65 | | | | | | | | | 1.80 | 5.0 |
| 11.04 | | | | | 0.45 | 0.33 | 0.84 | 0.92 | | | | | | | | | 2.54 | 12.0 |
| 14.04 | | | | | 0.30 | 0.45 | 1.12 | 1.21 | 0.11 | 0.05 | | | | | | | 3.24 | 13.0 |
| 17.04 | | | | | 0.02 | 0.05 | 0.10 | 0.25 | 1.28 | 0.95 | 0.01 | 0.03 | | | | | 2.69 | 17.0 |
| 20.04 | | | | | | | | | 0.06 | 0.37 | 1.18 | 1.31 | | | | | 2.85 | 15.0 |
| 23.04 | | | | | | | | | | 0.07 | 0.26 | 0.25 | 0.15 | 0.18 | | | 0.58 | 16.0 |
| 26.04 | | | | | | | | | | | | | 0.42 | 0.18 | | | 0.60 | 19.0 |
| 29.04 | | | | | | | | | | | | | 0.33 | 0.45 | | | 0.78 | 21.0 |
| 2.05 | | | | | | | | | | | | | 0.48 | 0.91 | | | 1.39 | 16.0 |
| 5.05 | | | | | | | | | | | | | 1.30 | 0.65 | | | 1.95 | 12.0 |
| 8.05 | | | | | | | | | | | | | 1.75 | 0.80 | | | 2.55 | 9.0 |

В результате науплиусы I – III встречаются в популяциях в течение марта – начала апреля одновременно с науплиусами IV – VI, имеющими только 1 пик

плотности. В водоемах с одним ранневесенним пиком достижение особями очередной стадии развития происходит на 2 – 3 сут. раньше, чем в водоемах с двумя пиками или с одним весенним пиком плотности популяции (табл. 1 – 3).

Таблица 2

Сезонная динамика плотности популяции *Hemidiaptomus hungaricus* (*N*, тыс. экз. / м³) и температуры воды в водоеме № 2 (1999 г.)

| Дата | Стадия развития | | | | | | | | | | | | | | Всего | t, °C | | |
|-------|-----------------|-------|-------|-------|-------|-------|------------|-------|-------|------|------|------|------|------|-------|-------|-------|------|
| | науплиусы | | | | | | копеподиты | | | | | | | | | | | |
| | I | II | III | IV | V | VI | I | II | III | IV | V ♂ | V ♀ | VI ♂ | VI ♀ | | | | |
| 9.03 | 8.50 | 4.50 | | | | | | | | | | | | | | | 13.00 | 0.5 |
| 12.03 | 8.75 | 28.82 | | | | | | | | | | | | | | | 37.57 | 0.5 |
| 15.03 | 0.05 | 50.15 | | | | | | | | | | | | | | | 50.20 | 0.5 |
| 18.03 | 0 | 24.88 | | | | | | | | | | | | | | | 24.88 | 0.5 |
| 21.03 | 0 | 13.50 | 0.63 | | | | | | | | | | | | | | 14.13 | 0.5 |
| 24.03 | 0 | 7.88 | 1.75 | | | | | | | | | | | | | | 9.63 | 0.5 |
| 27.03 | 0.13 | 0.51 | 3.50 | | | | | | | | | | | | | | 4.14 | 0.7 |
| 30.03 | 3.77 | 0 | 1.54 | | | | | | | | | | | | | | 5.31 | 0.5 |
| 2.04 | 5.45 | 0 | 0 | | | | | | | | | | | | | | 5.45 | 0.5 |
| 5.04 | 0.52 | 3.67 | 0.17 | | | | | | | | | | | | | | 4.36 | 1.5 |
| 8.04 | 0.48 | 8.65 | 12.24 | 0.50 | | | | | | | | | | | | | 21.87 | 2.0 |
| 11.04 | 0.34 | 8.11 | 16.33 | 7.15 | 8.18 | 1.79 | | | | | | | | | | | 41.90 | 4.0 |
| 14.04 | | | 0.98 | 11.80 | 17.26 | 26.83 | 18.74 | | | | | | | | | | 75.61 | 10.0 |
| 17.04 | | | | | | 1.50 | 1.49 | 23.77 | 22.29 | 0.74 | | | | | | | 49.79 | 13.0 |
| 20.04 | | | | | | | | 0.96 | 7.35 | 6.65 | 0.75 | 1.00 | | | | | 16.71 | 15.0 |
| 23.04 | | | | | | | | | | 3.30 | 3.70 | 2.25 | 0.13 | 0.10 | | | 9.48 | 18.0 |
| 26.04 | | | | | | | | | | 0.17 | 1.73 | 0.88 | 3.26 | 1.56 | | | 7.60 | 17.0 |
| 29.04 | | | | | | | | | | | | | 2.87 | 0.95 | | | 3.82 | 20.0 |
| 2.05 | | | | | | | | | | | | | 2.61 | 0.39 | | | 3.00 | 15.0 |
| 5.05 | | | | | | | | | | | | | 1.90 | 0.30 | | | 2.20 | 11.0 |
| 8.05 | | | | | | | | | | | | | 2.13 | 0.75 | | | 2.88 | 11.0 |

В отличие от подснежных, в открытых мелководных временных водоемах развитие большинства науплиусов происходит синхронно при температуре воды от 5 до 10°C и продолжается 10 – 15 сут. (рис. 1, а). Средняя плотность популяции науплиусов первых стадий в таких условиях составляет 1 – 40 тыс. экз. / м³.

В некоторых случаях продолжительность развития науплиусов в условиях подснежных водоемов составляет 1/3 всего жизненного цикла (до 35 сут.; табл. 3). При ограниченном объеме воды и наличии большого количества растительного детрита в подледный период существования водоема складываются условия для анаэробного разложения, что приводит к появлению сероводорода и массовой гибели науплиусов. Например, в водоеме № 2 (см. табл. 2) наблюдается гибель науплиусов I – III первой волны в результате заморных явлений (с 18 по 27 марта), но затем формирование популяции возобновляется за счет выхода второй волны науплиусов I (с 27 марта). Другой причиной их элиминации становится хищничество копеподитов *Cyclops furcifer* Claus, 1857 и *Diacyclops bisetosus* (Rehberg, 1880), присутствующих в составе зоопланктона в ранневесенний период. В подснежных водоемах плотность популяции *H. hungaricus* на науплиальных стадиях развития

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ И БИОМАССЫ ПОПУЛЯЦИЙ

составляет 30 – 50 тыс. экз. / м³ (до 150 тыс. экз. / м³), причем смертность науплиусов I – II достигает 70 – 80%.

Таблица 3

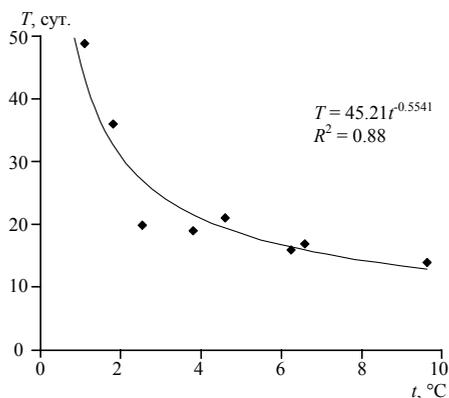
Сезонная динамика плотности популяции *Hemidiaptomus hungaricus* (N, тыс. экз. / м³) и температуры воды в водоеме № 3 (1999 г.)

| Дата | Стадия развития | | | | | | | | | | | | Всего | t, °C | | | |
|-------|-----------------|-------|-------|------|------|-------|------------|------|-------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|------|
| | науплиусы | | | | | | копеподиты | | | | | | | | | | |
| | I | II | III | IV | V | VI | I | II | III | IV | V ♂♂ | V ♀♀ | | | VI ♂♂ | VI ♀♀ | |
| 9.03 | 1.00 | | | | | | | | | | | | | | | 1.00 | 0.5 |
| 12.03 | 20.45 | 1.40 | | | | | | | | | | | | | | 21.95 | 0.5 |
| 15.03 | 12.23 | 38.98 | | | | | | | | | | | | | | 51.21 | 0.5 |
| 18.03 | 7.59 | 63.05 | | | | | | | | | | | | | | 70.64 | 0.8 |
| 21.03 | 4.25 | 42.01 | 7.85 | | | | | | | | | | | | | 54.11 | 0.5 |
| 24.03 | 2.00 | 28.56 | 16.60 | | | | | | | | | | | | | 47.16 | 0.5 |
| 27.03 | 7.15 | 15.50 | 13.55 | | | | | | | | | | | | | 36.20 | 0.7 |
| 30.03 | 16.58 | 3.24 | 3.12 | | | | | | | | | | | | | 22.94 | 1.0 |
| 2.04 | 9.64 | 9.88 | 1.45 | | | | | | | | | | | | | 19.52 | 3.0 |
| 5.04 | 0.98 | 14.85 | 3.64 | | | | | | | | | | | | | 19.47 | 3.0 |
| 8.04 | 0.41 | 3.14 | 12.56 | 0.27 | | | | | | | | | | | | 16.38 | 4.0 |
| 11.04 | | 0.50 | 0.75 | 2.75 | 6.00 | 0.25 | | | | | | | | | | 10.25 | 10.0 |
| 14.04 | | | | 0.15 | 0.33 | 20.65 | 15.65 | 2.50 | | | | | | | | 39.28 | 14.0 |
| 17.04 | | | | | | | 0.10 | 0.25 | 15.25 | 0.25 | 0.10 | 0.05 | | | | 16.00 | 15.0 |
| 20.04 | | | | | | | | 0.06 | 0.30 | 4.38 | 1.25 | 0.57 | | | | 6.56 | 15.0 |
| 23.04 | | | | | | | | | | 0.23 | 0.19 | 0.22 | | | | 0.99 | 17.0 |
| 26.04 | | | | | | | | | | | | | 0.20 | 0.15 | | 0.91 | 19.0 |
| 29.04 | | | | | | | | | | | | | 0.53 | 0.38 | | 4.05 | 17.0 |
| 2.05 | | | | | | | | | | | | | 1.25 | 2.80 | | 2.65 | 15.0 |
| 5.05 | | | | | | | | | | | | | 1.67 | 0.98 | | 2.33 | 11.0 |
| 8.05 | | | | | | | | | | | | | 2.33 | 1.50 | | 1.85 | 12.0 |
| | | | | | | | | | | | | | 0.43 | | | 2.28 | |

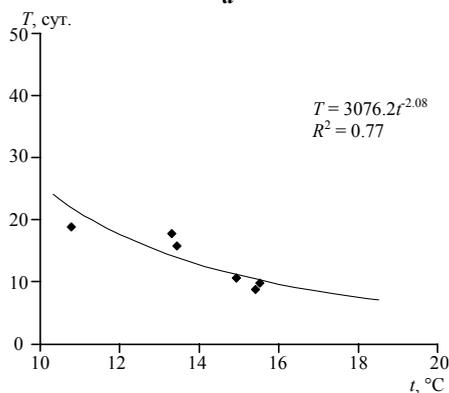
Копеподиты I – V *H. hungaricus* встречаются с первой декады апреля (при 1°C) до первой декады мая (при 15°C). Продолжительность их развития в мелководных лужах составляет около 10 сут., а в длительно существующих временных водоемах – до 20 – 25 сут. (рис. 1, б). Средняя плотность снижается до 15 – 30 тыс. экз. / м³ (см. табл. 1 – 3). Копеподиты I – IV в процессе развития формируют по одному пику плотности.

Первые половозрелые особи *H. hungaricus* появляются с последней декады апреля по первую декаду мая. Средняя плотность самцов составляет 2.5 – 3 тыс. экз. / м³, самок – 1.5 – 2 тыс. экз. / м³ (см. табл. 1 – 3). Динамика плотности поздних науплиусов и ранних копеподитных стадий (один сглаженный пик) отличалась от половозрелых рачков и копеподитов V (нескольких пиков). Такая особенность может быть объяснена агрегированным распределением в водоеме, высокой подвижностью рачков, а также ограниченными возможностями методики сбора.

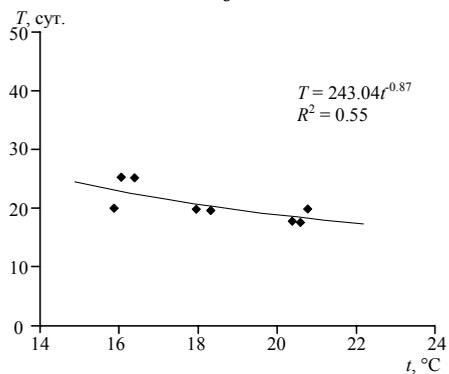
Продолжительность жизни половозрелых рачков определяется длительностью существования водоема и температурой воды. В мелководных лужах они могут жить 3 – 7 сут., а в длительно существующих временных водоемах и копаных прудах – от 15 до 25 сут. (рис. 1, в). Половозрелые особи *H. hungaricus* встречаются в



а



б



в

Рис. 1. Зависимость продолжительности стадий развития (T) *H. hungaricus* от средней температуры воды (t): а – науплиусы, б – копепоиды, в – половозрелые рачки

водоемах до начала июня, если температура воды не превышает 20°C . Выявленная нами количественная зависимость продолжительности развития науплиусов, копепоидов и половозрелых рачков *H. hungaricus* от температуры воды хорошо согласуется с ранее полученными результатами М.Б. Ивановой (1975) для озерных видов диапомусов. Эта зависимость подтверждает низкое значение температуры воды ($0.5 - 1^{\circ}\text{C}$), при которой происходит развитие науплиусов I в условиях подснежных водоемов.

В водоемах с различным гидрологическим режимом выделяются два крайних типа сезонной динамики плотности популяций *H. hungaricus*: экспоненциальное убывание и экспоненциальный рост (рис. 2). Первый тип сезонной динамики характерен для популяций из длительно существующих временных и постоянных водоемов со скоростью падения уровня воды $0.5 - 1$ см / сут. В таких водоемах науплиусы I имеют высокую плотность популяции ($30 - 80$ тыс. экз. / m^3), а взрослые рачки – низкую (рис. 2, а). Коэффициент b_2 из уравнения (2) изменяется в пределах от -0.05 до -0.17 (табл. 4).

Второй тип сезонной динамики плотности популяции выявляется в быстро пересыхающих временных водоемах со скоростью падения уровня воды $4 - 10$ см / сут. Для них характерна низкая начальная плотность популяций *H. hungaricus* ($0.1 - 1$ тыс. экз. / m^3), а естественная убыль рачков в результате смертности компенсируется при концентрировании их в остающемся при высыхании водоема объеме водной массы. Как следствие, наблюдается экспоненциальный рост плотности популяции, которая на стадии половозрелых рачков достигает $20 - 30$ тыс. экз. / m^3 (рис. 2, б). При этом показатель b_2 принимает положительные значения (см. табл. 4).

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ И БИОМАССЫ ПОПУЛЯЦИЙ

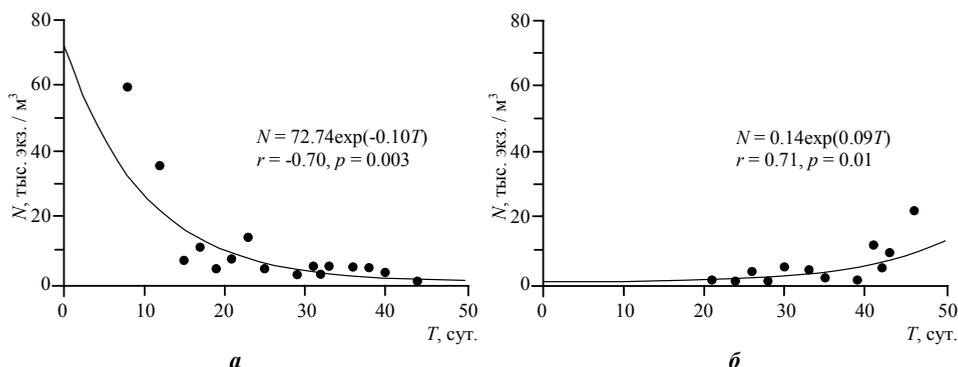


Рис. 2. Сезонная динамика плотности популяций *H. hungaricus* в длительно существующем временном водоеме (а) и мелководной луже (б)

Отличие типов сезонной динамики плотности популяций *H. hungaricus* обусловлено различиями в скорости падения уровня воды и эффектом концентрирования популяций при высыхании водоема. Эффект концентрирования в водоемах с кривыми первого типа слабо выражен. Первый тип кривой является фактически кривой вымирания, отражающей уменьшение количества особей на единицу объема водоема в период наибольшего наполнения. До половой зрелости доживают в среднем 5 – 15% особей от числа вышедших из яиц науплиусов I. Полученные результаты по уровню смертности согласуются с данными М.Б. Ивановой (1985), в соответствии с которыми у 6 из 17 исследованных видов до половой зрелости доживают менее 10%.

Таблица 4

Гидрологические характеристики водоемов и параметры уравнения сезонной динамики плотности популяций *H. hungaricus*

| Водоем | Год | <i>H</i> , сут | b_1 | <i>v</i> , см/сут | N_0 | b_2 | <i>r</i> | <i>p</i> |
|--------|------|----------------|-------|-------------------|--------|-------|----------|----------|
| 1 | 1998 | 70–80 | -0.04 | 1 | 29.44 | -0.05 | -0.73 | 0.003 |
| | 1999 | | | | 36.78 | -0.07 | -0.46 | 0.08 |
| 2 | 1997 | 100–120 | -0.03 | 1 | 26.31 | -0.06 | -0.77 | 0.02 |
| | 1998 | | | | 72.74 | -0.10 | -0.70 | 0.003 |
| | 1999 | | | | 48.08 | -0.14 | -0.71 | 0.004 |
| | 2001 | | | | 26.83 | -0.11 | -0.82 | 0.09 |
| 3 | 1997 | 150–170 | -0.01 | 0.6 | 51.36 | -0.08 | -0.62 | 0.07 |
| | 1998 | | | | 19.68 | -0.05 | -0.60 | 0.02 |
| | 1999 | | | | 87.48 | -0.07 | -0.75 | 0.00001 |
| | 2001 | | | | 169.26 | -0.17 | -0.77 | 0.03 |
| 4 | 1998 | 40–50 | – | 10 | 0.14 | 0.09 | 0.71 | 0.01 |
| 5 | 1997 | 35–40 | -0.08 | 4 | 0.03 | 0.23 | 0.73 | 0.48 |

Второй тип кривой демонстрирует изменение так называемой удельной (экологической) плотности, по выражению Ю. Одума (1986), т.е. численности особей на единицу реального обитаемого пространства. Данный тип кривой отражает ди-

намику уровня концентрирования популяции. Даже при низкой начальной плотности популяции ее удельная (экологическая) плотность увеличивается, и репродуктивные функции не нарушаются. С другой стороны, эффект концентрирования поддерживает благоприятные условия для питания хищников, например *Hemidiaptomus rylovi* Charin, 1928.

В сезонной динамике биомассы популяций *H. hungaricus* можно выделить три фазы. Первая фаза – «плато», наблюдается в ходе науплиального развития. На копеподитные стадии до момента наступления половой зрелости приходится вторая фаза – экспоненциальный рост до достижения пика биомассы. Третья фаза – вымирание, приходится на репродуктивный период (рис. 3). Продолжительность пер-

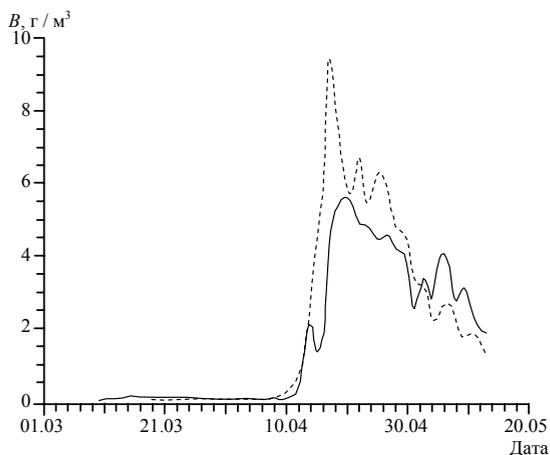


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы популяций *H. hungaricus* в водоеме № 1 (пунктирная линия) и водоеме № 2 (сплошная линия)

вых и третьей фазы зависит от погодных условий года наблюдений. Вторая фаза, связанная с переходом рачков от питания растительной пищей к смешанному питанию (Евдокимов, 2006), продолжается около недели. Таким образом, формированию высокой биомассы популяций способствует переход копеподитов на другой, более высокий трофический уровень.

Пространственная структура популяции, оказывающая влияние на показатели сезонной динамики и на различных стадиях развития имеет существенные отличия. Науплиусы концентрируются на наиболее прогреваемых мелководных участках водоема, свободных от растительности. В пределах этого биотопа они относительно равномерно распределены по всему объему воды от поверхности до дна. Копеподиты размещаются преимущественно в теплых верхних слоях воды на более глубоких участках (0.5 – 1.5 м), а при похолодании – в придонных слоях воды. Скопления рачков (3 – 5 тыс. экз. / м³) в придонных слоях (1 – 2 м) выявлены при послойном обследовании толщи воды во время похолодания, в то время как плотность популяции в поверхностном слое (0 – 0.5 м) составляла всего 0.6 – 1.6 тыс. экз. / м³. Обнаружены также закономерности суточной динамики пространственного распределения самок с яйцевыми мешками, которые в утренние часы (4 – 6 ч) концентрируются на зарастающих участках прибрежной зоны, а в дневные часы обитают в центральной части водоема, свободной от растительности.

Основные этапы жизненного цикла *H. hungaricus* незначительно отличаются в водоемах различных природных зон Саратовской области. В водоемах лесостепных ландшафтов первой надпойменной террасы долины р. Медведицы активация

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ И БИОМАССЫ ПОПУЛЯЦИЙ

рачков происходит независимо от сроков наступления паводка и почти одновременно с популяциями *H. hungaricus* в степном и полупустынном Заволжье. В полупустынной зоне сезонная динамика плотности популяций подвержена значительным межгодовым изменениям из-за влияния оросительных систем на гидрологический режим водоемов.

В соответствии с разработанной нами типологией временных водоемов (Евдокимов, 2006) наибольшая плотность и биомасса популяций *H. hungaricus* наблюдалась во временных водоемах степных водоразделов (рис. 4). Это связано с относительным постоянством гидрологического и температурного режима в течение ряда лет. Межгодовые различия показателя b_2 , характеризующего сезонную динамику плотности популяций из временных водоемов вне долин рек, незначительны, что свидетельствует о стабильности условий формирования популяций (см. табл. 4). С другой стороны, высокие значения плотности и биомассы подтверждают оптимальность для обитания вида условий глубоких временных водоемов со средней глубиной на момент наибольшего заполнения ложа от 0.5 до 1.5 м. Данное положение подтверждается зависимостью частоты встречаемости (P) *H. hungaricus* от средней глубины водоемов на момент наибольшего заполнения ложа (h): $P = 0.89 e^{-0.48h}$ ($r = -0.92$, $p = 0.0001$).

Для популяций *H. hungaricus* в изолированных лиманах и лиманах, связанных с оросительными системами, характерна низкая плотность половозрелых рачков – 400 – 800 экз. / м³ (до 2 тыс. экз. / м³). Низкая плотность может быть обусловлена мелководностью этих водоемов, а также конкуренцией со стороны голых жаброносов, доминирующих в лиманах саратовского Заволжья.

Таким образом, сроки наступления и продолжительность стадий жизненного цикла, а также тип сезонной динамики плотности популяций *H. hungaricus* опре-

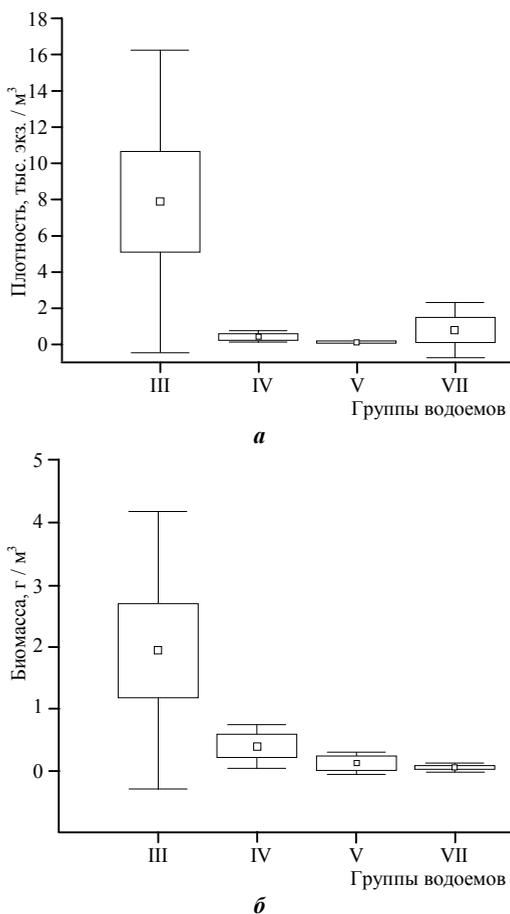


Рис. 4. Средние за сезон плотность (а) и биомасса (б) популяций *H. hungaricus* в различных группах водоемов: III – временные водоемы степных водоразделов; IV – лиманы; V – лиманы, связанные с оросительными системами; VII – лужи

деляются особенностями гидрологического и температурного режима временных водоемов. Значительная удельная (экологическая) биомасса популяций *H. hungaricus* формируется в длительно существующих глубоких водоемах, а в быстро пересыхающих водоемах – в результате концентрирования популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бенинг А.Л., Медведева Н.Б. О микрофауне водоемов окрестностей Эльтона и Баскунчака // Изв. краевед. ин-та изучения юж.-волж. области при Саратов. гос. ун-те. 1926. Т. 1. С. 48 – 85.

Близняк Е.В. Водные исследования. М.: Изд-во м-ва реч. флота СССР, 1952. 652 с.

Боруцкий Е.В. Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 218 с.

Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб.: Наука, 1991. 502 с.

Вехов Н.В. Методические рекомендации по изучению биологии Anostraca (Crustacea, Branchiopoda) в мелких водоемах // Гидробиол. журн. 1989 а. № 5. С. 74 – 78.

Вехов Н.В. Проблемы классификации местообитаний жаброногих ракообразных фауны СССР, предлагаемых к занесению в Красную Книгу // Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1989 б. С. 12 – 13.

Евдокимов Н.А. Жизненные циклы двух видов *Hemidiaptomus Kiefer, 1933* (Copepoda, Calanoida) из временных водоемов саратовского Заволжья // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Материалы XII Междунар. конф. молодых ученых / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2002. С. 31 – 39.

Евдокимов Н.А. Трофический статус каланоидных ракообразных (Copepoda, Calanoida) во временных водоемах Саратовской области // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Материалы Междунар. конф. / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2003. С. 36.

Евдокимов Н.А. Фауна Calanoida временных водоемов Саратовской области // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее: Материалы Междунар. совещ. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. С. 276 – 279.

Евдокимов Н.А. Экологическая структура зоопланктона временных водоёмов Саратовской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2006. 24 с.

Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1985. 222 с.

Иванова М.Б. Влияние температуры на длительность эмбрионального и постэмбрионального развития пресноводных планктонных Copepoda (Diaptomidae, Cyclopidae) // Гидробиол. журн. 1975. № 3. С. 116 – 123.

Пидгайко М.Л. К характеристике зоопланктона и бентоса прудов Украины // Гидробиол. журн. 1967. № 3. С. 35 – 41.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. О методике количественного учета фауны во временных водоемах и в периодически затопляемых зонах водохранилищ // Тр. Биол. станции «Борок». 1959. № 2. С. 393 – 405.

Одум Ю. Экология: В 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.

Kiefer F. Beitrage zur Copepodenkunde (XVI) // Zool. Ang. 1933. Bd. 104, h. 11/12. S. 289 – 293.