

АДАПТАЦІЙНІ ЗМІНИ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ СТРУКТУРИ ТА ЇЇ ДИНАМІЧНИХ ОСОБЛИВОСТЕЙ ГІЛЛЯСТОВУСИХ (CLADOCERA) І ВЕСЛОНОГИХ РАКОПОДІБНИХ (COPEPODA) ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

ТАРАС ІГОРОВИЧ МИКІТЧАК

Микітчак Т.І. Адаптаційні зміни популяційної структури та її динамічних особливостей гіллястовусих (Cladocera) і веслоногих ракоподібних (Copepoda) високогір'я Українських Карпат // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2016. – Том 7(14), № 1. – С. 103-121. – ISSN 2220-3087.

Упродовж досліджень 2001-2016 років на території високогір'я Українських Карпат відібрано проби зі 198 водойм масивів Чорногора, Свидовець, Чивчини. На основі цього матеріалу встановлено, що для високогірних популяцій планктонних ракоподібних астатичного комплексу (*Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Chydorus sphaericus* (O.F.Müller, 1776), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853), *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883)) важливою адаптаційною зміною на популяційному рівні є перехід до поліциклії порівняно з популяціями на нижчих гіпсометричних рівнях. Для найбільш поширених у високогір'ї видів, насамперед, це *C. sphaericus* і *A. vernalis*, властива пластична сезонна динаміка, яка виявляється у нестабільних піках розвитку за різні роки у різних водоймах на різних гіпсометричних рівнях. Для ракоподібних астатичного комплексу високогір'я властива регуляція чисельності за рахунок зменшення плодючості зі зростанням кількості особин у популяції. Ракоподібні озерного комплексу (*Daphnia longispina* (O.F.Müller, 1776), *Eudiaptomus transylvanicus* (Daday, 1890)) забезпечують своє стабільне існування за рахунок інтенсивного осіннього статевого розмноження (відсутність механізму регуляції чисельності за рахунок зменшення плодючості, зменшення розміру статевозрілих особин, тривалий період осіннього піку розвитку). Для *C. sphaericus* і *A. vernalis* відзначені обидва типи адаптативних змін на рівні популяцій, як астатичного, так і озерного комплексів.

Ключові слова: ракоподібні, популяції, динаміка розвитку, циклічність, високогір'я

Високогірні угруповання планктонних ракоподібних Українських Карпат складаються як з вузькоспеціалізованих, часто ендемічних стенобіонтів, так і з космополітичних еврібіонтних видів. Низка гіллястовусих (Cladocera) і веслоногих (Copepoda) ракоподібних відзначені на території усіх чи більшості з досліджених масивів високогір'я. Конкурентні взаємовідносини між цими двома групами ракоподібних формують основні трофічну, просторову та інші структури високогірних планктоугруповань. Певні адаптаційні зміни у структурі й динаміці розвитку кожної популяції із заселенням вищих гіпсометричних рівнів дозволяють конкретному виду ракоподібних розвиватись у тому чи іншому типу лентичних водойм в умовах дії різного ступеня антропопресії.

Високогір'ю Українських Карпат притаманні різноманітні лентичні гідрозенози (льодовикові озера, озерця, болітця, калюжі й перезволожені території, стави, дорожні рови та інші типи водойм). Мінливі гідрологічний, температурний і гідрохімічний режими, різноманіття рельєфу дна й берегів, узбережної та напівводної рослинності забезпечують широкий спектр екологічних умов існування популяцій планктонних ракоподібних. Часто такі умови (тривалий льодостав, різкий перепад температур як упродовж року, так і впродовж сезону чи навіть доби, низька мінералізація води, інтенсивне ультрафіолетове опромінення, швидке обміління й пересихання водойм) є екстремальними для планктонних видів. Важливу роль у функціонуванні популяцій гідробіонтів високогір'я в Українських Карпатах відіграють й антропогенні чинники. Пряма антропопресія представлена в основному рекреаційною діяльністю та випасом. Значна гетерогенність екологічних умов високогір'я сприяє виявленню адаптаційних можливостей, які забезпечують стабільне існування популяцій планктонних гідробіонтів.

Успішність розвитку популяцій ракоподібних (висока чисельність, стабільність популяції упродовж десятиліть, повночленність – присутність власних вікових і статевих стадій для певного періоду розвитку, конкурентноздатність) залежить від значної кількості біотичних і абіотичних чинників. У польових умовах неможливо виділити вплив лише певного чинника на розвиток популяції, для цього необхідними є тривалі лабораторні дослідження, проте польові дані чітко вказують на реакцію окремої популяції на загальну сукупність екологічних чинників певного оселища.

Матеріали та методика досліджень

Упродовж 2001-2016 років відібрано проби зі 198 високогірних водойм Українських Карпат на території масивів Чорногора, Свидовець, Чивчини (більше 500 планктонних й епібентосних проб). Для порівняння популяційних параметрів високогірних популяцій ракоподібних використовували також матеріал з водойм, розташованих на рівні від 1000 м н.р.м. (масиви Чорногора, Свидовець, Чивчини, Гриняви). Досліджували популяції гіллястовусих (*Cladocera*) і циклопід та діаптомід з веслоногих ракоподібних (*Copepoda*: *Cyclopidae*, *Diaptomidae*). Звертали увагу на такі параметри: чисельність, популяційна плодючість, частки самців, безяйцевих, аміктичних і міктичних самок (для гіллястовусих), ювенільних особин, личинкових стадій розвитку (для веслоногих). Сезонну динаміку популяційної структури ракоподібних (щомісячні відбори проб) досліджували у чорногірських озерах Несамовите (2002, 2003, 2015), Верхнє Озірне (2009) і Бребенескул (2005), озерцях Болотне Око (2009), Рудишина (2002, 2003), ставах форельного господарства Завоєля (2002, 2003), у калюжах гір Данціж, Туркул, Пожижевська (2009).

Результати досліджень та їх обговорення

З огляду на наші дослідження (Mykitchak, 2016), високогірні водойми (умовно, вище 1600 м н.р.м.) Українських Карпат заселяє більше 20 видів кладоцер, циклопід і діаптомід. З-поміж них найбільш поширеними на території досліджених масивів є *Chydorus sphaericus* (O.F.Müller, 1776), *Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Alona quadrangularis* (O.F.Müller, 1776), *Daphnia longispina* (O.F.Müller, 1776), *Alonella excisa* (Fischer, 1854), *Peracantha truncata* (O.F.Müller, 1785), *Eudiaptomus transylvanicus* (Daday, 1890), *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853).

Дослідження сезонної динаміки чисельності планктонних ракоподібних виявили два типи їхньої динамічної стратегії: для одних видів у різних водоймах на різних гіпсометричних рівнях притаманна однакова динаміка розвитку, для інших – динамічні особливості є пластичними й змінюються у різних водоймах і за різні роки. Як приклад, на рисунках 1 і 2 подаємо динаміку чисельності одинадцяти видів гіллястовусих і веслоногих ракоподібних у водоймах Чорногори (озера, озерця, стави, калюжі).

Для вузькоспеціалізованих видів (тонкі фільтратори, топічно стенобіонтні й монтанні види) притаманний перший тип динаміки чисельності – *Daphnia obtusa*, *D. longispina* (O.F.Müller, 1776), *Streblocerus serricaudatus* (Fischer, 1849), *Alonella excisa* (Fischer, 1854), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853), *Eudiaptomus transylvanicus* (Daday, 1890), *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883). У їхній динаміці простежуються постійні піки чисельності, які збігаються у різні роки й у різних водоймах на відмінних гіпсометричних рівнях. Для популяцій *D. obtusa* – це липневий і вересневий піки розвитку, для *D. longispina* – червневий і жовтневий, для *S. serricaudatus* – серпневий, для *A. excisa* – липневий (рис. 1), для *P. fimbriatus* – червневий і вересневий, *E. transylvanicus* і *M. tatricus* – червневий і серпневий (рис. 2).

Космополітичні еврібіонтні види у високогір'ї Чорногори володіють більш пластичною динамікою чисельності. Піки розвитку цих видів спостерігаються у різні періоди. Для *C. sphaericus* у ставах Завоєля пік розвитку відзначено у травні, в озерах й озерцях – у будь-який місяць вегетативного сезону, в калюжах – у липні; для *A. quadrangularis* – у червні, липні чи серпні (рис. 1); для *E. serrulatus* – у будь-який місяць вегетативного сезону, для *A. vernalis* – у квітні, червні, серпні й вересні (рис. 2). Навіть у динаміці в одній водоймі за різні роки для найбільш поширених видів Чорногори відзначено піки чисельності у різні періоди, наприклад, *C. sphaericus* в озері Несамовите у 2002 і 2003 роках найбільш масово розвивався у липні й вересні, а в 2015 – у червні й серпні. Пік розвитку *E. serrulatus* у цій же водоймі у 2002 році припадав на серпень, у 2003 році – на липень, у 2015 році – на травень. Динамічна пластичність дозволяє популяціям цих видів чисельно розвиватись підчас настання сприятливих умов у будь-який відтинок часу.

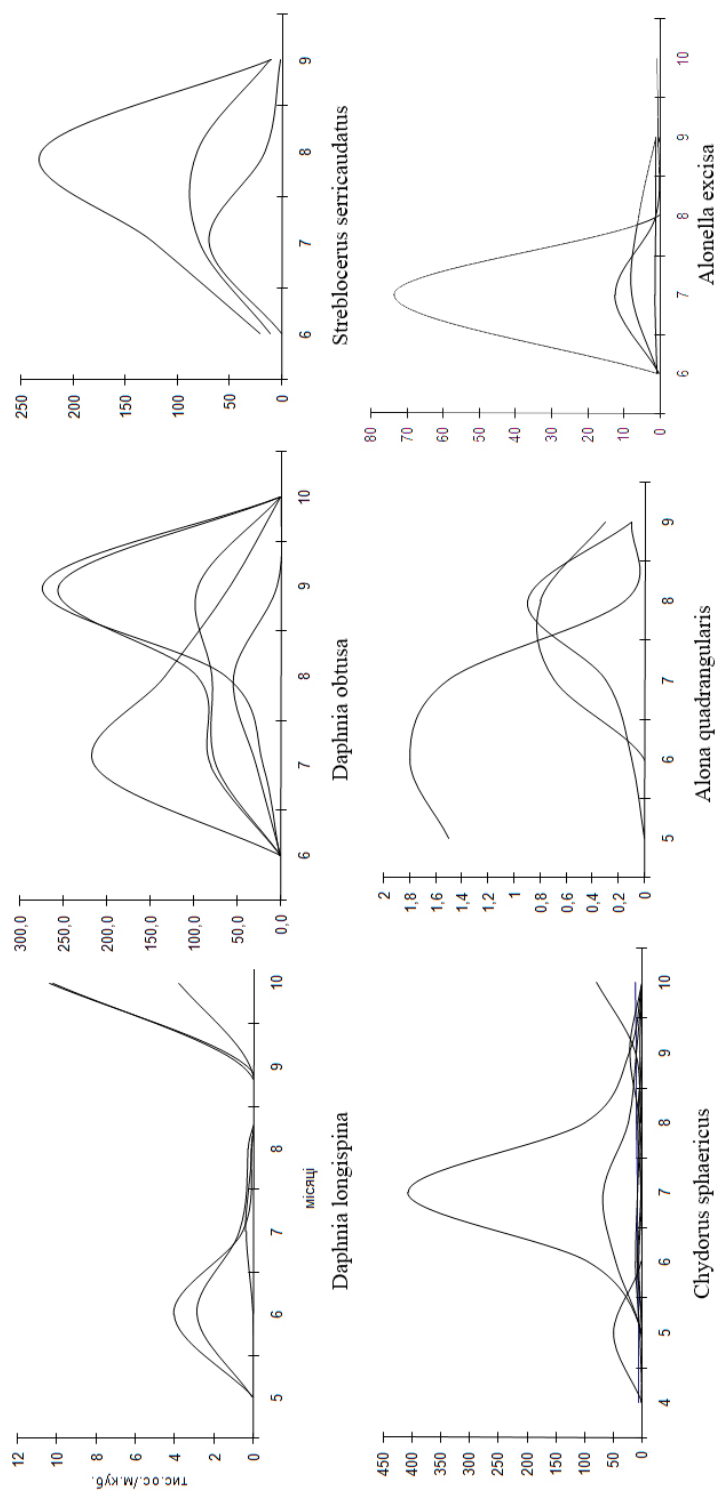


Рис. 1. Динаміка розвитку видів гіллястовусих ракоподібних (Cladocera) у водоймах Чорногори.

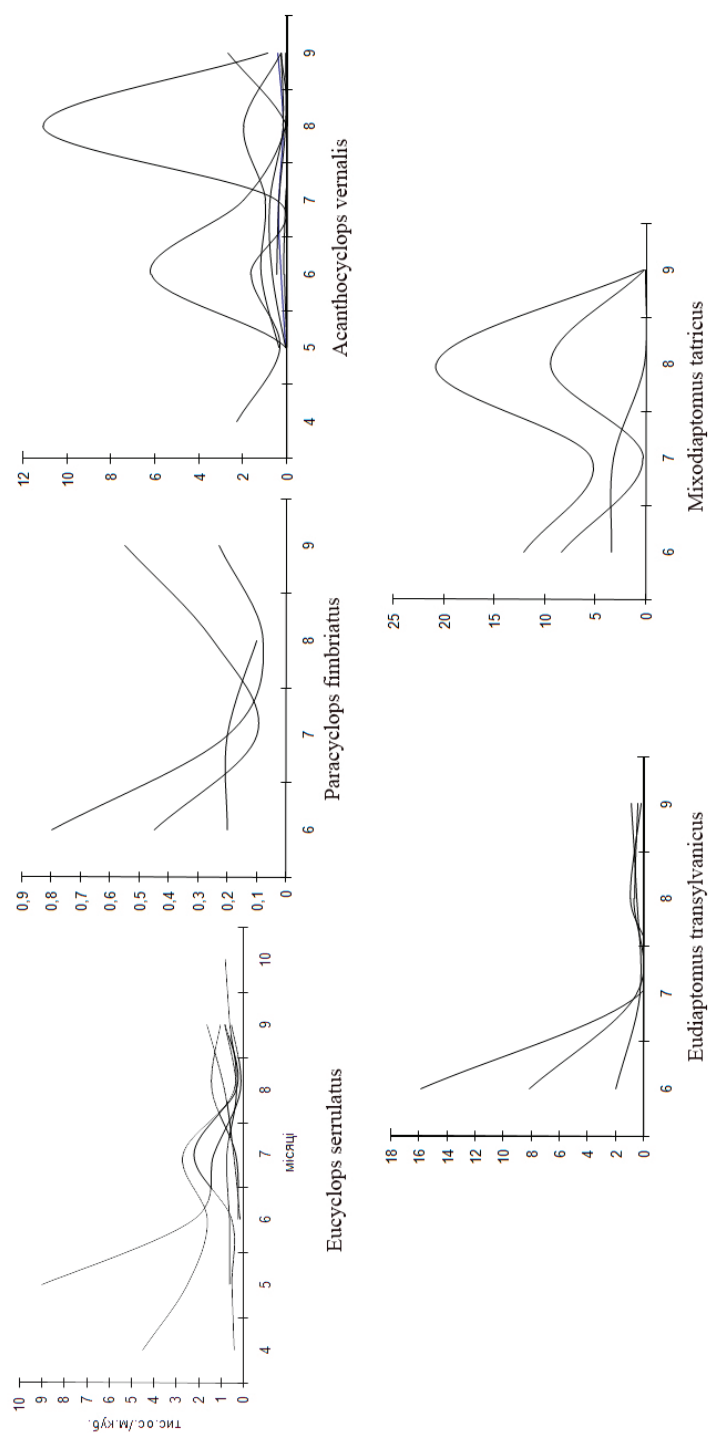


Рис. 2. Динаміка розвитку видів веслоногих ракоподібних (Сорерода) у водоймах Чорногори.

Статичним показником динамічної пластичності видів є коефіцієнт варіації (C_v , %) чисельності за окремі місяці у різних типах водойм і за різні роки (табл. 1). Коефіцієнт варіації чисельності для першої групи видів сягає 27-141% (середнє значення – 72%), для другої – 44-245% (середнє значення – 128%). 3-поміж них для видів, які трапляються лише у певних водоймах (*D. longispina*, *S. serricaudatus*, *P. fimbriatus*, *E. transylvanicus*), значення C_v є найменшими (27-101%).

Взаємозалежність між середніми значеннями варіації чисельності (C_v) за різні місяці й частотою трапляння у водоймах досліджених видів є позитивною, тісною й достовірною – $r = 0,791$ за $p = 0,997$. Отже, збільшення пластичності динаміки чисельності видів планктону на дослідженій території є однією з найбільш важливих адаптацій популяцій планктонних ракоподібних, яка дозволяє еврібіонтним космополітам заселяти екологічні ніші й успішно конкурувати зі стенобіонтними видами, пристосованими саме до таких умов.

Циклічність статевого розмноження у гіллястовусих ракоподібних є адаптацією до періодичних сезонних змін умов існування. Чергування безстатевого (партеногенез) і статевих типів розмноження дозволяє кладоцерам ефективно реагувати на широкий діапазон змін екологічних чинників (Гиляров, 1982).

Таблиця 1.

Варіація (C_v , %) сезонного розвитку й частота трапляння у водоймах планктонних видів гіллястовусих (Cladocera) і веслоногих (Copepoda) ракоподібних високогір'я Чорногори

Таксони	Місяці							Частота трапляння, %
	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Daphnia longispina</i>	-	-	89	27	69	50	46	19
<i>D. obtusa</i>	-	-	103	93	36	88	-	12
<i>Streblocerus serricaudatus</i>	-	-	96	31	101	72	-	2
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	225	137	202	165	81	245	59
<i>Alona quadrangularis</i>	-	173	160	73	66	69	-	15
<i>Alonella excisa</i>	-	-	62	141	116	47	-	16
<i>Eucyclops serrulatus</i>	118	127	97	78	87	44	105	34
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	-	-	62	35	65	58	-	14
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	173	91	139	85	209	126	-	43
<i>Eudiaptomus transylvanicus</i>	-	-	80	32	34	72	-	17
<i>Mixodiaptomus tatricus</i>	-	-	92	110	106	-	-	12

Партеногенез слугує механізмом збільшення чисельності популяції, дозволяючи ракоподібним повною мірою використовувати харчові й просторові ресурси під час сприятливих умов, а статевий тип розмноження забезпечує популяції достатнім генетичним матеріалом (діапаузні яйця – ефіпії) для перецікування несприятливих і стресових умов. Крім того, ефіпії виконують роль діаспор під час розселення кладоцер (Гиляров, 1982).

На рис. 3 подаємо цикли розвитку видів гіллястовусих ракоподібних,

найбільш поширених у високогір'ї Українських Карпат. Для порівняння популяційної стратегії сезонного розвитку на рисунку показано життєві цикли видів з оселищ лісового поясу (1000-1600 м н.р.м.), субальпіки (1600-1750 м н.р.м.) й альпіки (1750-2000 м н.р.м.). Вертикальна межа поясів є доволі умовною, проте саме така висотна градація відповідає біогеоценотичному розподілу досліджених водойм. Льодовикові озера й озерця, наприклад, Несамовите, Верхнє Озірне, Івор та інші, розташовані у межах 1600-1750 м н.р.м. посеред типової субальпійської трав'яної рослинності та заростей хвойних чагарників. Водойми нижче 1600 м н.р.м. (озера Марічейка, Нижнє Озірне, Догяска, Ворожеска, Апшинець та інші) розташовані або в хвойних лісах, або посеред антропогенних лук. Водойми вище 1750 м н.р.м. лежать на межі поширення хвойних чагарників субальпіки або вище неї, наприклад озеро Бребенескул, озерце Ведмедиці, Хвощове та інші.

Види ракоподібних у гірських умовах володіють різними типами циклічності, які змінюються на різних гіпсометричних рівнях (рис. 3 і 4).

Популяції *D. longispina* є дициклічними в оселищах, розташованих у межах різних висотних поясів. Якщо на рівнинах і в низькогір'ї (до 1000 м н.р.м.) цей вид має широке поширення, то його частота трапляння у водоймах Чорногори становить лише 19%, у водоймах Свидовця – 4%. Популяції виду трапляються лише в озерах й озерцях. Дициклічність популяцій *D. longispina* дозволяє виду заселяти лише водойми з глибинами понад 0,3 м, які рідко зазнають повного висихання. До мінливих гідрологічних умов мілководних водойм (малі озерця, калюжі) вид в умовах дослідженої території не пристосований.

Для *D. obtusa*, як і для інших видів групи *Daphnia pulex* (Мануйлова, 1964), властива поліциклічність. У лісовому й субальпійському поясах кількість періодів статевого розмноження сягає трьох-чотирьох. В альпійських водоймах популяціям виду притаманний тривалий період статевого розмноження, від червня по вересень. Таким чином, місцеві популяції адаптовані до частого обміління чи висихання своїх оселищ (калюж, мілководних озерць) і до заселення утвореними влітку ефіпіями нових калюж після дощових періодів. Частота трапляння виду у водоймах Чорногори – 12%, Свидовця – 51%, Чивчин – 35%.

Моноциклічна популяція *S. serricaudatus* заселяє лише сім болотних озерць урочища Озірне (Чорногора). Постійна материнська популяція існує в озерці Болотне Око, в інших водоймах вид трапляється спорадично, очевидно, лише внаслідок періодичного заселення ефіпіями. Це єдині відзначені локалітети виду в Українських Карпатах. Статеве розмноження для цієї популяції спостерігали лише у серпні-вересні. Стенобіонтність за показниками рН – ацидофільний вид (Мануйлова, 1964), і моноциклічність не сприяє освоєнню виду широкого спектру високогірних оселищ (частота трапляння у Чорногорі – 2%).

Космополітичний вид *C. sphaericus* відзначений у всіх типах водойм Українських Карпат на різних гіпсометричних рівнях усіх досліджених масивів. Популяціям виду у лісовому поясі властива моноциклічність. У субаль-

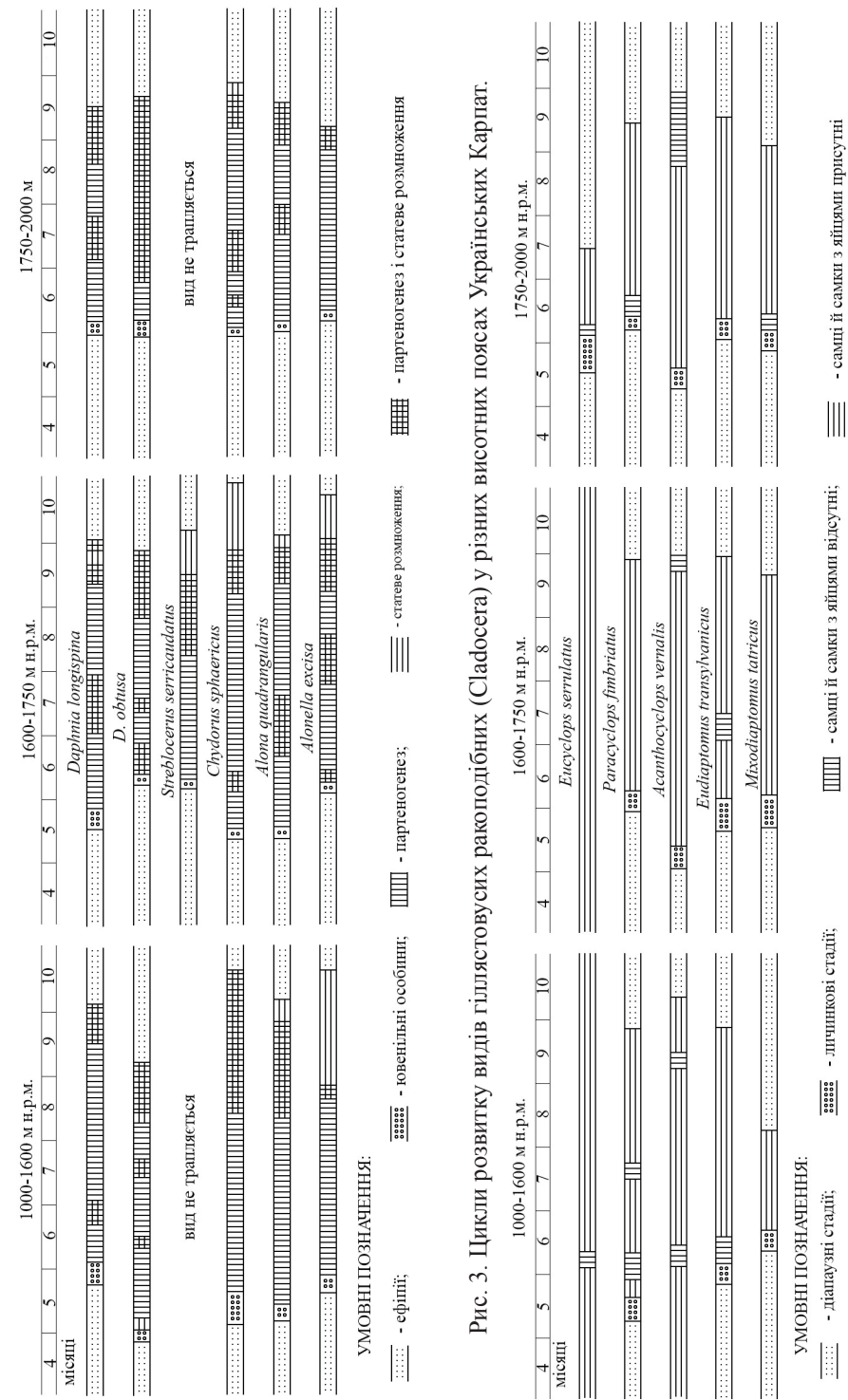


Рис. 4. Цикли розвитку видів веслоногих ракоподібних (Copepoda) у різних висотних поясах Українських Карпат.

піці вид дициклічний, в альпіці – поліциклічний (три періоди статевого розмноження). Перехід до збільшення кількості періодів статевого розмноження у високогір'ї дозволяє популяціям виду заселяти навіть невеликі калюжі, які часто пересихають. Адаптація до переживання несприятливих умов дозволила виду стати масовим на всіх досліджених масивах високогір'я: трапляння у водоймах Чорногори – 59%, Свидовця – 65%, Чивчин – 42%.

Моноциклічний у лісовому поясі вид *A. quadrangularis* у субальпійському й альпійському поясах переходить до дициклічного статевого розмноження. *A. quadrangularis*, незважаючи на невисокі показники чисельності, утворює стабільні популяції у багатьох водоймах високогір'я: частота трапляння у водоймах Чорногори – 15%, Свидовця – 17%.

Alonella. excisa є звичайним видом високогір'я Українських Карпат: частота трапляння у водоймах Чорногори – 16%, Свидовця – 23%, Чивчин – 8%. У лісовому поясі популяції виду є моноциклічні, у субальпіці – поліциклічні (три періоди статевого розмноження), в альпіці – моноциклічні. *A. excisa* заселяє переважно заболочені водойми, які не пересихають, в інших трапляється спорадично, не утворюючи стабільних популяцій.

Збільшення кількості періодів статевого розмноження на вищих гіпсометричних рівнях властиве найбільш поширеним видам у високогір'ї Українських Карпат і сприяє, у першу чергу, переживанню популяціями частого пересихання мілких водойм.

У мінливих умовах високогірних водних оселищ важливою адаптацією кладоцер є одночасне безстатеве і статеве розмноження у популяції (рис. 3). Під час появи самців й ефіпальних (міктичних) самок, частина популяції продовжує розмножуватись шляхом партеногенезу. Таким чином, забезпечується генетичний матеріал на випадок настання несприятливих умов і використовуються наявні кормові й просторові ресурси.

У вільноживучих копепод відсутнє безстатеве розмноження, тому у річних циклах розвитку веслоногих ракоподібних є істотні відмінності порівняно з гіллястовусими. Самці циклопід і діапомід у досліджених водоймах Українських Карпат трапляються переважно впродовж усієї активної фази розвитку їх популяцій. Лише невеликі відтинки часу популяції веслоногих представлені тільки особинами личинкових стадій (наупліуси, копеподити) і (чи) самками без яйцевих мішків.

Єдиним видом копепод, відзначеним у всі місяці досліджень (квітень-жовтень), є *E. serrulatus*. За цей період в оз. Несамовите відзначено безперервне статеве розмноження виду. Можливо, це єдиний представник планктонних ракоподібних високогір'я Українських Карпат, який цілорічно перебуває в активній фазі розвитку. Проте, в альпійському поясі активний період популяції дуже короткий, порівняно з іншими видами, – травень-липень. *E. serrulatus* у водоймах Чорногори трапляється з частотою 34%, Свидовця – 16%, Чивчин – 12%. У калюжах та озерах, які періодично повністю зневоднюються, його не

відзначено. Вид не пристосований до пересихання водойм, яке часто спостерігається в альпіці в літній період.

Найбільш поширеним видом планктонних копепод високогір'я є *A. vernalis* (частота трапляння у водоймах Чорногори – 43%, Свидовця – 12%, Чивчин – 58%). На висотах до 1600 м н.р.м. самці і яйценосні самки відзначені від початку квітня, перехід до діапаузи відбувається у підкриговий період у жовтні. У водоймах субальпіки й альпіки активні особини виду відзначені від травня по вересень. У водоймах вище 1750 м н.р.м. у вересні траплялись лише самки без яєць і копеподитні стадії.

Paracyclops fimbriatus є звичайним видом у високогір'ї (частота трапляння у Чорногорі – 14%, Свидовці – 23%, Чивчинах – 4%), особини якого відзначено від травня по вересень. Якщо на висотах нижче 1600 м н.р.м. популяції час від часу представлені лише самками без яєць і особинами личинкових стадій, то в субальпіці й альпіці розмноження виду триває увесь активний період, після дозрівання першого покоління у травні-червні.

Найбільш поширеними видами діапомід високогірних водойм Українських Карпат є *E. transylvanicus* (частота трапляння у Чорногорі – 17%, у Свидовці – 4%, у Чивчинах – 0%) і *M. tatricus* (Чорногора – 12%, Свидовець – 44%, Чивчини – 15%). Якщо перший вид поширений майже у всій Палеарктиці, то другий є ендеміком гірських територій південно-східної Європи й заселяє мілкі водойми вище лісового поясу (Боруцкий, Степанова, Кос, 1991). Обидва види мають схожі річні цикли у високогірних водоймах (активні стадії від травня по вересень, розмноження не припиняється за винятком нетривалих періодів). В угрупованнях нижчих гіпсометричних рівнів *M. tatricus* є невластивим видом, оскільки на цих висотах відсутні типові для нього біотопи.

Річні цикли розвитку популяцій копепод в Українських Карпатах різняться тільки тривалістю існування активних стадій розвитку.

Важливим чинником успішного розвитку й стабільного існування планктонних ракоподібних у високогір'ї є час і кількісні параметри активації діапаузних стадій (стартова чисельність популяції у річному циклі). Чим швидше вид почне активний розвиток у водоймі, тим швидше він досягне необхідної для його існування чисельності, набуде більшої конкурентноздатності й уникне початкового лімітування чисельності внаслідок пресу хижаків. Типовим прикладом таких міжвидових взаємостосунків є планктонні угруповання субальпійських і альпійських калюж, які заселяють переважно чотири види ракоподібних: *D. obtusa*, *C. sphaericus*, *A. vernalis*, *M. tatricus*. Дафніїди займають нішу тонких фільтраторів, хидориди – фільтраторів-збирачів (Мануйлова, 1964), акантоциклопси є поліфагами з переважанням хижацтва (Монченко, 1974), діапомуси – грубі фільтратори (Монаков, 1998). Ці види в умовах обмеженого простору конкурують, насамперед, за просторові й, вочевидь, дещо менше, за кормові ресурси (водорості входять у раціон як кладоцер, так і каланоїд, а також личинкових стадій копепод, а подекуди і в раціон дорослих

циклопів). Розвиток хижих копеподитних стадій і адультих особин *A. vernalis* лімітує розвиток ювенільних особин кладоцер і личинкових стадій каланоїд.

У досліджених альпійських калюжах (гг. Данціж, Туркул) першим з-поміж планктонних ракоподібних в активну форму розвитку переходить *A. vernalis* (наупліуси, копеподити). Адульти особини з'являються у популяціях від кінця травня до кінця першої декади червня.

Найбільш ефективний початковий розвиток популяцій *D. obtusa* відбувається за низьких весняних температур і невеликої кількості опадів у цей період, що є типовим кліматичним режимом для високогірних районів Карпат наприкінці весняного – початку літнього періодів. Така кліматична ситуація лімітує стрімкий весняний розвиток циклопів-хижаків (*A. vernalis*) і фільтраторів-конкурентів (*C. sphaericus*, *M. tatricus*), масовий початковий розвиток яких відзначений у періоди максимальних травневих і червневих температур.

Від кількості активних особин, з якою популяція починає розвиток у водоймах кожного року, безпосередньо залежать її динамічні зміни в подальшому. Якщо кількість особин, які переходять від стану діапаузи до активного способу життя певного виду, є більшою за таку ж кількість особин конкурентів чи хижаків, то це забезпечує популяції подальший стабільний розвиток.

Зміна способу розмноження гіллястовусих настає не тільки під час безпосередньої дії чинників середовища, але й під впливом чинників, які свідчать про можливе швидке настання несприятливих умов. Серед основних сигнальних факторів, які викликають перехід від партеногенезу до статевого розмноження, називають фотоперіод, температуру, кормову забезпеченість (Макрушин, 1978).

Розглянемо ситуацію під час пересихання високогірних калюж й мілководних озерець. Глибина таких водойм у повноводні періоди сягає, у середньому, 0,2-0,4 м. У літній період ці водойми прогріваються до 22-28 °С. Такий температурний режим сприяє масовому розвитку водоростей і бактерій – основній кормовій базі планктонних безхребетних. У високогір'ї Українських Карпат часто спостерігали бездошові періоди тривалістю до 25 днів (власні спостереження). Упродовж цього часу водойми з дошовим типом живлення повністю пересихають. До пересихання у калюжах і мілких озерцях масово розвиваються планктонні ракоподібні, наприклад: *D. obtusa* – до 213,7 тис.ос./м³, *C. sphaericus* – до 406,7 тис.ос./м³, *A. vernalis* (адульти й личинкові стадії) – до 400,2 тис.ос./м³, *M. tatricus* (адульти й личинкові стадії) – до 204,3 тис.ос./м³. Масовий розвиток збігається зі швидким зменшенням об'єму води в калюжах й озерцях. Саме в ці періоди у багатьох популяціях субальпіки й альпіки з'являються самці й розпочинається статеве розмноження. Подальше пересихання водойми популяція зустрічає вже з достатньою для переживання безводного періоду кількістю діаспор.

Надмірний розвиток чисельності ракоподібних у водоймах високогір'я несе в собі низку загроз для подальшого розвитку їх популяцій (повне викорис-

тання кормових і просторових ресурсів, масова загибель особин і зміна гідрохімічних параметрів оселища внаслідок їхнього розкладання, відсутність живих особин чи стадій діапаузи для подальшого відтворення). Якщо вид успішно розвивається у таких водоймах, то повинен існувати певний механізм, який регулює збільшення його чисельності до загрозової межі.

Одним з важливих сигнальних факторів подальшого кількісного розвитку популяції є її щільність. У нашому випадку чисельність і щільність є тотожними поняттями, оскільки їхні значення виражають у кількості особин на одиницю об'єму. Щільність популяції опосередковано впливає на індукцію чи інтенсифікацію статевого розмноження планктонних ракоподібних через хімічну сигналізацію. Роль екзометаболітів у інтенсивності чи зміні типу розмноження ракоподібних з'ясовували цілий ряд науковців (Ордов, Черепанов, 1986; Нобаек, 1990; Mitchell, 2002; Дятлов, Кошелев, Петросян, 2004 та ін.).

За популяційну плодючість приймаємо кількість яєць у популяції, які припадають на одну дорослу самку. Найбільш поширеними у високогір'ї Українських Карпат є види, пристосовані до існування у тимчасових водоймах. Вони трапляються на різних масивах, для них властиві найвищі показники частоти трапляння у водоймах і найвищі показники чисельності. Взаємозв'язок між чисельністю популяції та її плодючістю для популяцій цих видів є найбільш чітким. На рис. 5 і 6 бачимо, що для *D. obtusa*, *P. truncata*, *C. sphaericus*, *A. quadrangularis*, *A. vernalis*, *M. tatricus* популяційна плодючість зменшується зі зростанням чисельності. І міктичні, й аміктичні самки хидорид (*P. truncata*, *C. sphaericus*, *A. quadrangularis*) виношують, як правило, тільки два яйця, тому популяційна плодючість для них не може перевищувати 2 яй./самка і не має такої широкої варіації, як для дафніїд, індивідуальна плодючість яких може сягати кількох десятків яєць. Тому залежність між плодючістю і чисельністю хидорид є достатньо репрезентативною. Коефіцієнт кореляції між чисельністю і популяційною плодючістю для видів астатичного комплексу коливається у межах -0,087-0,437 за r 0,478-0,928. Мала достовірність у цьому випадку, на нашу думку, вказує, що обидва показники залежать також від низки інших чинників, які важко виділити в польових умовах. Літературні дані (Нобаек 1990; Mitchell 2002; Дятлов, Кошелев, Петросян, 2004 та ін.) засвідчують достовірність негативної взаємозалежності між чисельністю і плодючістю більшості досліджених нами чи споріднених з ними видів у експериментальних умовах, коли нівелюється дія інших чинників.

Для видів, які трапляються у високогір'ї лише в озерах чи озерах, що не пересихають (*D. longispina*, *C. quadrangula*, *S. serricaudatus*, *A. excisa*, *E. transylvanicus*), властива позитивна залежність між чисельністю популяції та її плодючістю (рис. 5 і 6). Коефіцієнт кореляції для них сягає від 0,123 до 0,539 за r 0,266-0,881. Для інших видів подібних залежностей не встановлено, переважно за рахунок низьких показників їхньої чисельності.

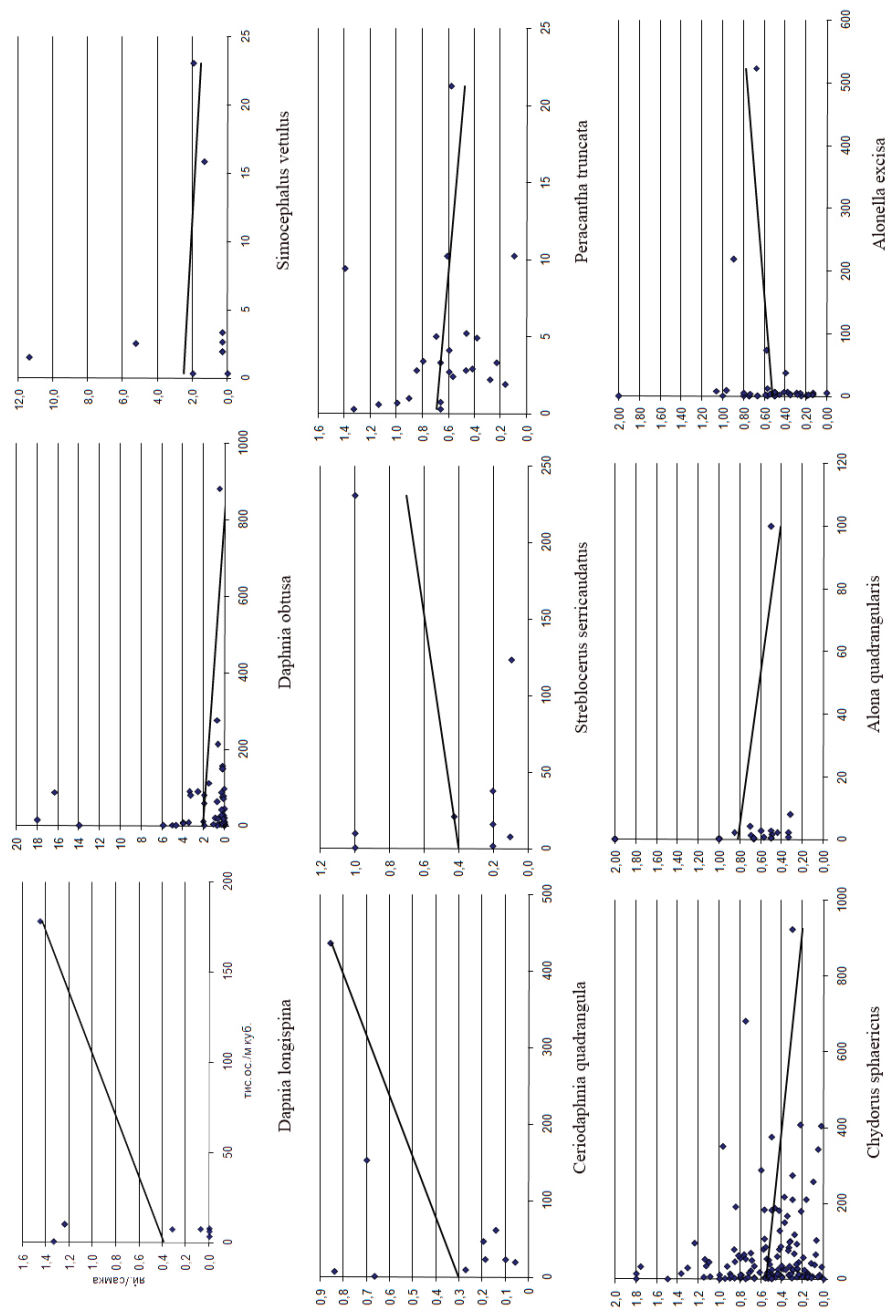


Рис. 5. Взаємозалежність між популяційною плодучістю і чисельністю гіллястових ракоподібних (Cladocera) Українських Карпат.

У водоймах Чорногори типовим для астатичних і мілких водойм видом дафній, як згадувалось раніше, є *D. obtusa*. Проте, умови літоралі високогірних озер також є придатними для розвитку популяцій цього виду. Однак для водойм з глибинами більше одного метра властивий інший вид – *D. longispina*. Із 121 проби, в яких були присутні дафнії, два види одночасно траплялися разом лише в трьох.

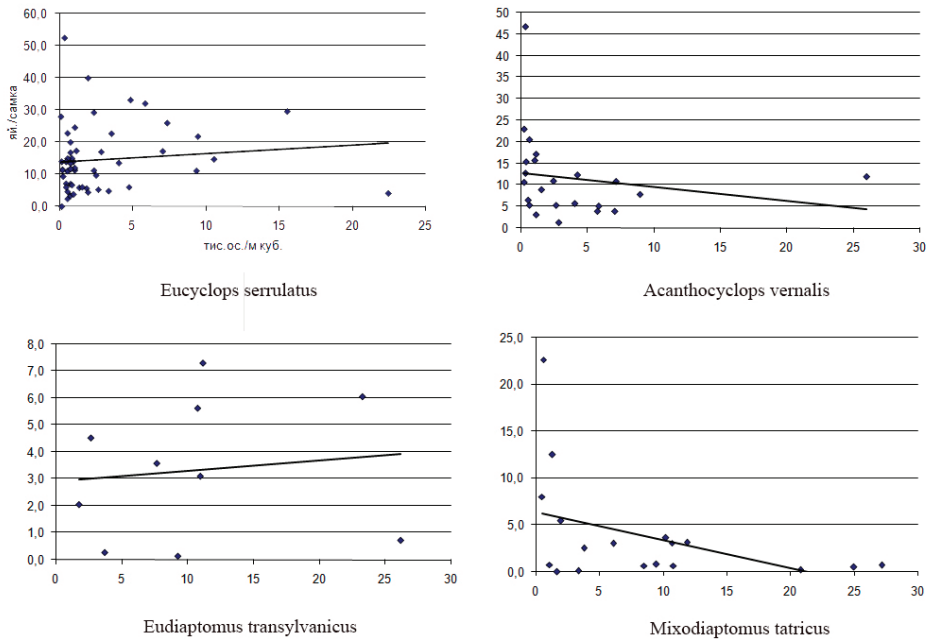


Рис. 6. Взаємозалежність між популяційною плодючістю і чисельністю веслоногих ракоподібних (Copepoda) Українських Карпат.

Дослідження харчового спектру тритонів (Гаврилюк, Микітчак, 2009; Микітчак, Гаврилюк, 2010) показали, що у раціоні тритона карпатського (*Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1860)) особини *D. obtusa* і *D. longispina* становлять 45% від загальної кількості жертв, у раціоні тритона альпійського (*Mesotriton alpestris* (Laurenti, 1768)) – 56%. Середня чисельність *D. obtusa* в пробах з водойм, де відсутні альпійський і карпатський тритони, сягає 75,1 тис. ос./м³, у водоймах, де вони присутні, – 40,2 тис.ос./м³. Угрупування *D. longispina* не зазнає значного виїдання тритонами, оскільки основна чисельність дорослих самок цього виду сконцентрована у відкритій товщі води від 0,5 м глибиною, тоді як амфібії переважають біля дна в літоральній зоні до 0,5 м.

Daphnia obtusa у водоймах з глибинами більше 1 м концентрується у мілководді, де найбільш часто трапляються і тритони. У випадку заселення озер *D. obtusa*, дорослі особини саме цього виду будуть виїдатись хижаками в першу чергу. На нашу думку, прес хижаків-тритонів і розподіл видів дафнійд на

різних глибинах перешкоджає одночасному їх розвитку у тих самих водоймах. З іншого боку, *D. longispina* відсутня в астатичних водоймах, оскільки не адаптована до їх частого пересихання.

Конкурентні взаємовідносини двох інших видів дафнійд, *S. vetulus* і *Daphnia rosea* Sars, 1862, простежуються у найбільших озерах Свидовця – Догяска й Апшинець. У 2003 році в оз. Догяска (Terek, Kovalchuk A., Kovalchuk N., 2004) відзначено лише *D. rosea*. Під час власних досліджень цієї водойми відзначено обидва види. У 2007 р. частки у загальній чисельності угруповання були такими: *D. rosea* – 1,7%, *S. vetulus* – 0,6%; у 2014 р.: *D. rosea* – 0,1%, *S. vetulus* – 28%; у 2015 р.: *D. rosea* – 0,2%, *S. vetulus* – 8,8%. Така тенденція, на нашу думку, свідчить про заселення еврибіонтного виду *S. vetulus* у найбільші озера Свидовця й поступове витіснення ним з угруповань автохтонного виду *D. rosea*. Варто зауважити, що озера Догяска й Апшинець є основними об'єктами джиппінгу та інших видів рекреаційної діяльності у Свидовці. Вважаємо, що популяції *S. vetulus* Догяски й Апшинця постійно поповнюються генетичним матеріалом через перенос його діаспор транспортом з низинних водойм, що дало змогу виду успішно заселити ці оселища. Відзначено значну відмінність у показниках популяційної плодючості цих видів в оз. Догяска: *D. rosea* – 0-1,0, *S. vetulus* – 1,3-11,4 яй./самка. У рівнинних угрупованнях топичні преференції *D. longispina* (філогенетично спорідненого до *D. rosea* виду з подібними екологічними особливостями) і *S. vetulus* значно розходяться, оскільки дафнії заселяють пелагіаль ставів і водосховищ на глибинах більше 1 м, а сімоцефалуси переважають у літоральній зоні, особливо у заростях макрофітів. Невеликі глибини високогірних озер спонукають до конкурентного витіснення автохтонних дафнійд видами-вселенцями, оскільки тут їхні топичні ніші перебиваються. Ще одним важливим екологічним чинником, який сприяє переважанню *S. vetulus* у гірських озерах, є відсутність іхтіофауни. Риби-планктофаги у рівнинних водоймах, у першу чергу, виїдають більш великорозмірних особин сімоцефалуса, ніж дрібніших за нього дафній.

На нашу думку, в оз. Догяска *S. vetulus* адаптувався до високогірних умов, у першу чергу, за рахунок високої плодючості. Великі озера дозволяють цьому виду використовувати потенціал швидкого розмноження, який перешкоджає розвитку його ж популяцій у менших за площею й об'ємом високогірних оселищах.

Ще однією адаптацією до існування у високогірних умовах є значне зменшення розмірів самок під час осіннього періоду статевого розмноження. Для *C. sphaericus* в оз. Несамовите під час осіннього піку частка міктичних самок у популяції є більшою у 2-7 разів, порівняно з літнім піком, за однакових показників біомаси. У червні трапляються великорозмірні самки довжиною 0,36-0,44 мм, у липні-вересні їхня середня довжина коливається у межах 0,24-0,32 мм, а у жовтні – 0,28-0,32 мм. Таким чином, *C. sphaericus* у вересні-жовтні забезпечує себе набагато більшою кількістю генетичного матеріалу (ефіпії),

ніж улітку, що сприяє успішному відтворенню популяції після підкригового періоду.

Низка адаптацій еврибіонтних видів планктонних ракоподібних (пластична динаміка, регуляція чисельності за рахунок зменшення плодючості, зменшення розмірів особин під час осіннього піку розвитку та інші пристосування) сприяє їхньому переважанню над вузькоспеціалізованими монтанними видами, що поступово змінює склад угруповань гідробіонтів у водоймах високогір'я Українських Карпат.

Висновки

Дослідження сезонної динаміки чисельності видів планктонних ракоподібних упродовж 15-ти років у високогір'ї Українських Карпат виявили два основні типи динамічної стратегії їх популяцій: для одних видів у різних водоймах на різних гіпсометричних рівнях притаманна однакова динаміка розвитку, для інших – динамічні особливості є пластичними й змінюються в різних водоймах і за різні роки.

Для популяцій вузькоспеціалізованих видів (тонкі фільтратори, топічно стенобіонтні й монтанні види) притаманний перший тип динаміки чисельності. Для них відзначено постійні піки чисельності, які збігаються у різні роки у різних водоймах і на різних гіпсометричних рівнях. Космополітичні еврибіонтні види у високогір'ї Чорногори володіють більш пластичною динамікою чисельності. Піки розвитку цих видів спостерігаються у різні періоди. Динамічна пластичність дозволяє популяціям цих видів чисельно розвиватись під час настання сприятливих умов у будь-який відтинок часу.

Циклічність статевого розмноження у гіллястовусих ракоподібних є адаптацією до періодичних сезонних змін умов існування. Збільшення кількості періодів статевого розмноження на вищих гіпсометричних рівнях властиве найбільш поширеним видам у високогір'ї Українських Карпат і сприяє, у першу чергу, переживанню популяціями частого пересихання мілких водойм.

У мінливих умовах високогірних водних оселищ важливою адаптацією кладоцер є одночасне безстатеве і статеве розмноження у популяції. Під час появи самців й ефіпіальних (міктичних) самок, частина популяції продовжує розмножуватись шляхом партеногенезу. Забезпечується генетичний матеріал на випадок настання несприятливих умов, і, водночас, використовуються наявні кормові й просторові ресурси.

Важливим чинником успішного розвитку й стабільного існування планктонних ракоподібних у високогір'ї є стартова чисельність популяції у річному циклі. Чим швидше вид почне активний розвиток у водоймі, тим швидше він досягне необхідної для його існування чисельності, набуде більшої конкурентноздатності й уникне початкового лімітування чисельності внаслідок пресу хижаків. Типовим прикладом таких міжвидових взаємостосунків є планктонні угруповання субальпійських й альпійських калюж: *Daphnia obtusa*,

Chydorus sphaericus, *Acanthocyclops vernalis*, *Mixodiaptomus tatricus*.

Надмірний чисельний розвиток ракоподібних у водоймах високогір'я несе в собі низку загроз для подальшого розвитку їх популяцій (використання кормових і просторових ресурсів, масова загибель особин і зміна гідрохімічних параметрів оселища внаслідок їхнього розкладання, відсутність живих особин чи стадій діапаузи для подальшого відтворення). Успішність розвитку видів у таких водоймах зумовлена регуляцією чисельності завдяки зменшенню популяційної плодючості під час піків розвитку.

Ще однією адаптацією до існування у високогірних умовах є зменшення розмірів самок під час осіннього періоду статевого розмноження. Наприклад, для *C. sphaericus* в оз. Несамовите під час осіннього піку частка міктичних самок у популяції є більшою у 2-7 разів, порівняно з літнім, за однакових показників біомаси. Ця адаптація сприяє забезпеченню восени набагато більшої кількості генетичного матеріалу, ніж улітку, і сприяє успішному відтворенню популяції після підкригового періоду.

Успішні адаптації космополітичних і еврибіонтних видів сприяють їхньому якісному та кількісному переважанню в угрупованнях високогірних водойм Українських Карпат і поступовій зміні структури таких угруповань за умови збільшення мінливості екологічних чинників, насамперед кліматичних і антропогенних.

-
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. – Л.: Наука, 1991. – 504 с.
- Гаврилюк О.В., Микітчак Т.І. Кормові об'єкти хвостатих земноводних роду *Triturus* (Rafinesque, 1815) у високогір'ї Чорногори (Українські Карпати): тритон альпійський (*Triturus alpestris*) (I) // Вісник Львів. ун-ту. Серія біолог. – 2009. – 51. – С. 110-116.
- Гиляров А.М. Экологическое значение партеногенеза // Усп. совр. биологии. – 1982. – Т. 93, № 1. – С. 10-22.
- Дятлов С.С., Кошелев А.В., Петросян А.Г. Адаптивне значення щільності популяції в життєвому циклі гіллястовусих ракоподібних // Вісник Одеського нац. унів. Біологія. – 2004. – Т. 9, № 5. – С. 94-100.
- Макрушин А.В. Цикличность размножения ветвистоусых ракообразных и среда (обзор) // Гидробиол. журн. – 1978. – Т. 14, № 2. – С. 3-8.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. – М.-Л.: Наука, 1964. – 328 с.
- Микітчак Т.І., Гаврилюк О.В. Кормові об'єкти хвостатих земноводних роду *Triturus* (Rafinesque, 1815) у високогір'ї Чорногори (Українські Карпати): тритон карпатський (*Triturus (Lissotriton) montandoni*) (II) // Вісник Львів. ун-ту. Серія біолог. – 2010. – 52. – С. 44-51.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. – М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцева РАН, 1998. – 319 с.
- Монченко В.І. Щелепнороті циклопоподібні, циклопи (Cyclopidae). Фауна України. – К.: Наук. думка, 1974. – Т. 27, № 3. – 452 с.

- Ордов А.В., Черепанов О.А. Влияние продуктов жизнедеятельности на смену способа размножения у *Moina macropora* (Cladocera) // Экология. – 1986. – № 5. – С. 86-87.
- НОВАЕК А., LARSSON P. Sex determination in *Daphnia magna* // Ecology. – 1990. – Vol. 71, № 6. – P. 2255-2268.
- МЫКИТЧАК Т. Checklist and distribution of Cladocera and Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) from the Ukrainian Carpathians // J. Wetlands Biodiversity. – 2016. – 6. – P. 109-121.
- MITCHELL S., CARVALHO G. Comparative demographic impacts of “info-chemicals” and exploitative competition: An empirical test using *Daphnia magna* // Freshwater Biol. – 2002. – Vol. 47, № 3. – P. 459-471.
- TEREK J., KOVALCHUK A., KOVALCHUK N. et al. For the knowledge of protisto-, micro-, macrofauna and environmental conditions in Svydovets lakes (Ukraine) // Prir. vedy. – 2004. – Vol. 40. – P. 184-195.

АДАПТАЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ И ЕЕ ДИНАМИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ВЕТВИСТОУСЫХ (CLADOCERA) И ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ (COPEPODA) ВЫСОКОГОРЬЯ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Т.І. МЫКИТЧАК

В течение исследований 2001-2016 годов на территории высокогорья Украинских Карпат отобраны пробы из 198 водоемов массивов Черногора, Свидовец, Чивчины. На основании этого материала установлено, что высокогорным популяциям планктонных ракообразных астатического комплекса (*Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Chydorus sphaericus* (O.F.Müller, 1776), *Alona quadrangularis* (O.F.Müller, 1776), *Alonella excisa* (Fischer, 1854), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853), *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883) присущ переход к полициклии, по сравнению с популяциями на низших гипсометрических уровнях. Наиболее распространенным в высокогорье видам, прежде всего *C. sphaericus* и *A. vernalis*, присуща пластическая сезонная динамика, которая сказывается в нестабильных пиках развития за разные годы в разных водоемах. Для ракообразных астатического комплекса высокогорья свойственна регуляция численности за счет уменьшения плодовитости. Популяции ракообразных озерного комплекса (*Daphnia longispina* (O.F.Müller, 1776), *Eudiaptomus transylvanicus* (Daday, 1890) обеспечивают свое стабильное существование за счет интенсивного осеннего полового размножения (отсутствие механизма регуляции численности за счет уменьшения плодовитости, уменьшения размера половозрелых особей, длительный период осеннего пика развития). Для *C. sphaericus* и *A. vernalis* отмечены оба типа адаптивных изменений на уровне популяций, как астатического, так и озерного комплексов.

Ключевые слова: ракообразные, популяции, динамика развития, цикличность, высокогорья

ADAPTIVE CHANGES IN POPULATION STRUCTURE AND ITS DYNAMIC FEATURES OF THE CLADOCERA AND COPEPODA IN THE HIGHLANDS OF UKRAINIAN CARPATHIANS

Т.І. МЫКИТЧАК

A few stenobiont (*Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Streblocerus serricaudatus* (Fischer, 1849), *Alonella excisa* (Fischer, 1854), *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883)) and some eurybiont (*Daphnia longispina* (O.F.Müller, 1776), *Chydorus sphaericus* (O.F.Müller, 1776), *Alona quadrangularis* (O.F.Müller, 1776), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853))

species of plankton crustaceans populate the highland water bodies of Ukrainian Carpathians. Adaptations at the population level ensure survival of species in specific conditions of the mountain reservoirs. There are many types of water bodies in the highlands of Ukrainian Carpathians – glacial lakes, swamps, puddles, wet places, ponds, old river beds and others. A wide range of environmental conditions (variable hydrology, temperature and hydrochemical regimes, diversity of water and amphibiont plants) form a big number of the planktocoenoses. Long ice-cover period, high difference of temperature over the years, months or days, low mineralization of waters, intensive ultraviolet radiation, fast shallowing and drying of water bodies often create extreme conditions for plankton species. During 2001-2016 years 198 water bodies in the highlands of Chornohora, Svydovets and Chyvychny massifs were investigated. More than 20 species of cladocers, cyclops and calanoids are common in this territory. The investigations of quantitative population dynamics show two main types of its season development. The peaks of density are similar in the different years and different water bodies for the stenobiont species and for species, which inhabit the lakes (*D. obtusa*, *D. longispina*, *S. serricaudatus*, *A. excisa* (Fischer, 1854), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853), *Eudiaptomus transylvanicus* (Daday, 1890), *M. tatricus*). Populations of the eurybiont highland species (*C. sphaericus*, *A. quadrangularis*, *E. serrulatus*, *A. vernalis*) are characterized by different peaks in the different water bodies or at the different years in one reservoir. The average value of the variation coefficient (Cv) of each month's numbers for the stenobionts and lake species is 72%, for the eurybionts – 128%. The correlation between average density variation coefficients and frequency of the species in the water bodies is narrow and certain (0,791 (r), certainty 0,997 (p)). Significant flexibility of dynamic changes of some species allows high developments at any time during the onset of favorable conditions. Cycling of the sexual reproduction in cladocers is an adaptation for the periodical season changes of the environmental conditions. Increase in periods of sexual reproduction at the higher altitude levels (subalpine and alpine) is noted for the most widespread cladocers of the highlands (*D. obtusa*, *C. sphaericus*, *A. quadrangularis*). This adaptation promotes survival of the crustacean populations during the drying of astatic and other shallow reservoirs. For the species, which don't experience fast shallowing and drying of its habitats (*D. longispina*, *S. serricaudatus*, *A. excisa*) a change-over to the polycycling sexual reproduction at the higher altitude levels is not inherent. For the copepod species a continuous sexual reproduction during active phase of population development is noted. One more important adaptation at the population level for plankton crustaceans is a negative dependence between density and fertility in the alpine and subalpine puddles and shallow small lakes. For the most common species of the astatic reservoirs (*D. obtusa*, *C. sphaericus*, *A. vernalis*, *M. tatricus*) a decrease of population fertility (number of eggs per one adult female in population) after the increase of density is noted. Correlation coefficient between density and population fertility for this group has an amplitude -0,087-0,437 (r), certainty 0,478-0,928 (p). And on the contrary, for most species which live in habitats with depth more than one meter (*D. longispina*, *C. quadrangula*, *S. serricaudatus*, *A. excisa*, *E. transylvanicus*) an increase of population fertility together with increase of density is observed. Correlation coefficient between density and population fertility for this group has an amplitude of 0,123-0,539 (r) with certainty 0,266-0,881 (p).

Key words: crustaceans, population, dynamic of development, cycling sexual reproduction, highland

Надійшла 11.05.2016

Прийнята до друку 23.07.2016

МИКИТЧАК Т.І. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: tarasmykitchak@yahoo.com

МЫКИТЧАК Т.И. Институт экологии Карпат НАС Украины, 4 Козельницкая Ст, Львов, 79026, Украина; e-mail: tarasmykitchak@yahoo.com