

**БИОЛОГИЯ**  
**BIOLOGY**

УДК 574.2+595.3

Поступило в редакцию 28.09.2016

Received 28.09.2016

**Член-корреспондент В. П. Семенченко***Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь***СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ВЫЖИВАЕМОСТЬЮ И ПЛОДОВИТОСТЬЮ  
В КОГОРТАХ *DAPHNIA LONGISPINA* (CLADOCERA)  
ПРИ РАЗНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ**

Выживаемость и плодовитость когорт *Daphnia longispina* была изучена в экспериментах методом построения таблиц жизни при различных концентрациях *Chlorella* sp. (0,08, 0,18 и 0,36 мг/л). Средневзвешенная, относительно выживаемости, плодовитость животных уменьшалась при низкой концентрации пищи, но были отмечены два и более максимума при более высоких концентрациях. Протестирована гипотеза «репродуктивной цены» и было показано, что она подтверждается только для низкой концентрации пищи.

*Ключевые слова:* таблицы жизни, *Daphnia longispina*, гипотеза «репродуктивной цены».

**Corresponding Member V. P. Semenchko***Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus***RATIO BETWEEN THE SURVIVAL AND FECUNDITY IN THE COHORTS  
OF *DAPHNIA LONGISPINA* (CLADOCERA) UNDER DIFFERENT TROPHIC CONDITIONS**

The survival and fecundity of *Daphnia longispina* were studied in life-table experiments under different *Chlorella* sp. concentrations (0.08, 0.18 and 0.36 mg/L). The survivorship-weighted fecundity decreased at low concentration of food, but two or more maxima were found at higher concentrations. The “reproductive cost” hypothesis was tested using the data of life-table experiments. It was shown that this hypothesis is confirmed only for low food concentration.

*Keywords:* life-table, *Daphnia longispina*, “reproductive cost” hypothesis.

**Введение.** При анализе возрастной динамики выживаемости и воспроизводства когорт значительный интерес представляет изменение в соотношении этих показателей по мере увеличения возраста животных. В частности, такие показатели, как когортные значения выживаемости и плодовитости самок, вклад плодовитости самок определенного возраста в пополнение популяции, соотношение между текущим и будущим вкладом особей в пополнение являются основой для анализа демографии когорты.

Так было показано, что по мере возрастания плодовитости когорты снижается вероятность выживания размножающихся особей [1]. Наличие этой взаимосвязи привело к созданию гипотезы «репродуктивной цены», исходя из которой, за увеличение своей плодовитости особи должны «платить» снижением длительности жизни. Фактически это означает, что существуют компенсационные процессы в жизненном цикле животных, которые представляют собой компромиссное расходование ресурсов, в основе которых лежит преимущество одного процесса, приобретенное ценой другого.

Гипотеза «репродуктивной цены», с одной стороны, подвергалась критике [2], с другой – подтверждалась исследователями [3]. Тем не менее, любой организм сталкивается с проблемой компромисса при воздействии различных факторов как биотического, так и абиотического воздействия, так как нет организма, который бы соответствовал так называемому демону Дарвина [4].

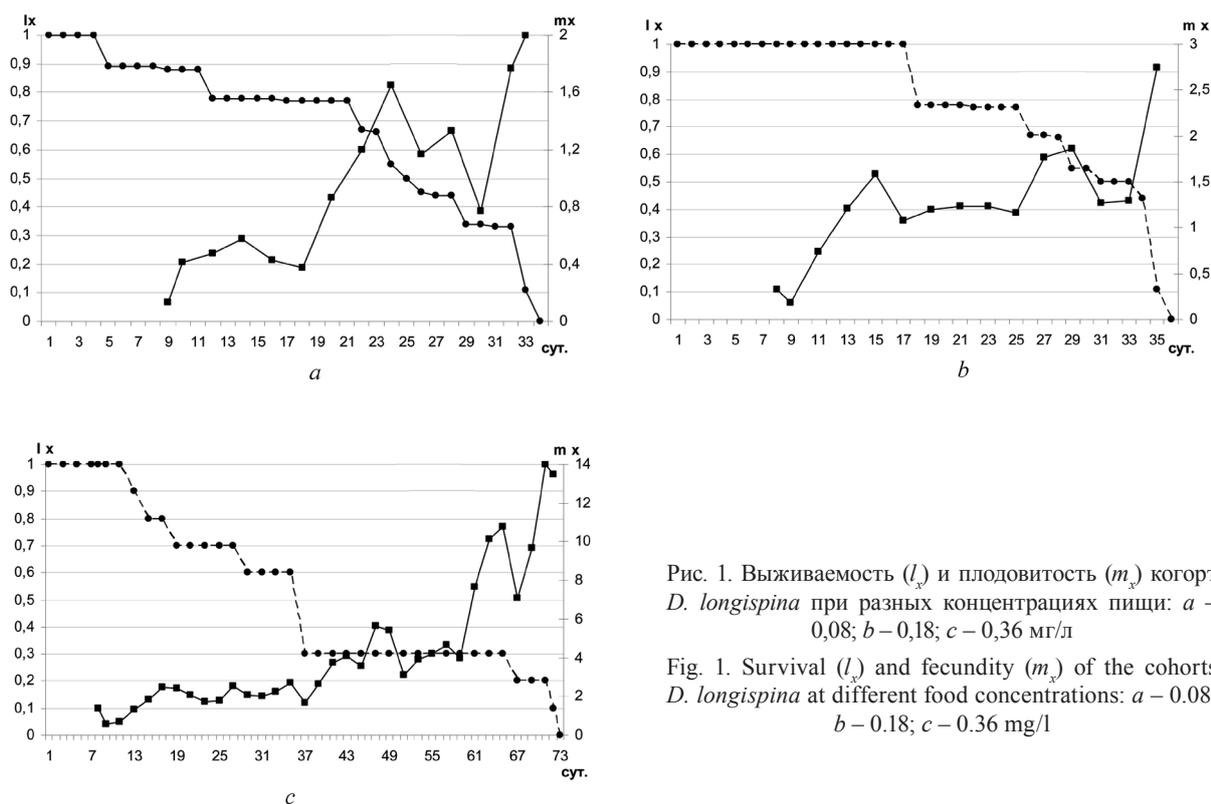


Рис. 1. Выживаемость ( $l_x$ ) и плодовитость ( $m_x$ ) когорты *D. longispina* при разных концентрациях пищи: а – 0,08; б – 0,18; с – 0,36 мг/л

Fig. 1. Survival ( $l_x$ ) and fecundity ( $m_x$ ) of the cohorts *D. longispina* at different food concentrations: а – 0.08; б – 0.18; с – 0.36 mg/l

Цель работы – определение соотношения между выживаемостью и плодовитостью особей *Daphnia longispina* (O. F. Müller, 1776) в когортах в течение жизненного цикла при изменении трофических условий, а также протестировать гипотезу «репродуктивной цены».

**Материалы и методы исследования.** Опыты проведены на основе построения таблиц жизни *D. longispina*, которую выращивали методом индивидуального культивирования в стаканах объемом 150 мл при низкой (0,08), средней (0,18) и высокой (0,36 мг сухого вещества в литре) концентрациях *Chlorella* sp. и температуре  $20 \pm 1$  °C. Количество параллельных – 15 стаканов для каждой из исследованных концентраций пищи. Контроль за состоянием животных и смену среды в опытных стаканах проводили ежедневно. Для каждой концентрации определяли когортные значения выживаемости ( $l_x$ ) и плодовитости ( $m_x$ ).

Кривые  $l_x$  и  $m_x$  являются основными показателями для определения демографических величин. Фактически, они представляют тот фундамент, на котором строятся дальнейшие расчеты и прогнозы жизни как отдельной когорты, так и популяции в целом.

На рис. 1 приведены кривые  $l_x$  и  $m_x$  при разных концентрациях пищи. Для удобства, абсолютные значения выравнены методом скользящей средней с периодом в два дня.

**Результаты и их обсуждение.** Исходя из данных по изменению  $l_x$  видно, что при низкой концентрации пищи выживаемость животных снижается практически линейно на начальных этапах роста когорты. При средней концентрации пищи смертность животных в когорте отсутствует практически до середины эксперимента, но затем резко возрастает, а при высокой – происходит ее плавное снижение.

Величины  $m_x$  при низкой и средней концентрациях пищи различаются незначительно, но при максимальной концентрации они значительно выше.

Изменение величины  $m_x$  еще не говорит о вкладе плодовитости самок определенного возраста в пополнение популяции. Таким показателем является произведение плодовитости самок на их выживаемость ( $l_x m_x$ ), которое представляет средневзвешенную, относительно выживаемости, плодовитость животных определенного возраста (survivorship-weighted fecundity). Мы провели анализ динамики произведения  $l_x m_x$  в течение жизни в связи с концентрацией пищи. На рис. 2

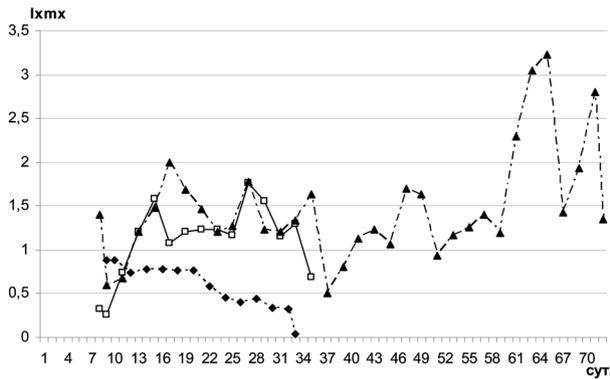


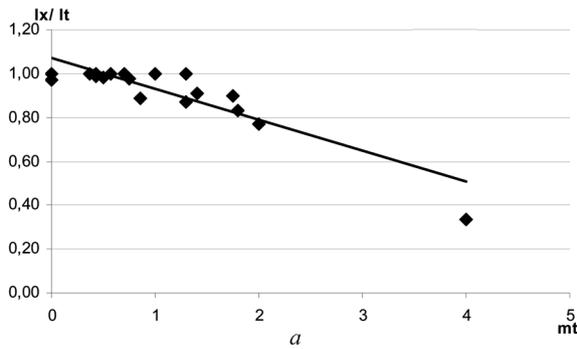
Рис. 2. Средневзвешенная, относительно выживаемости, плодовитость *D. longispina* при разных концентрациях пищи:  $\blacklozenge$  – 0,08;  $\square$  – 0,18;  $\blacktriangle$  – 0,36 мг/л

Fig. 2. Survivorship-weighted fecundity of the cohorts *D. longispina* at different food concentrations:  $\blacklozenge$  – 0,08;  $\square$  – 0,18;  $\blacktriangle$  – 0,36 mg/l

рой и последующий максимумы произведения  $l_x m_x$  связаны главным образом с небольшим числом самок, которые имеют высокую продолжительность жизни и высокую плодовитость. В результате этого, даже при низких значениях  $l_x$ , происходит значительное возрастание  $l_x m_x$ .

Применительно к естественным условиям, второй и последующие максимумы  $l_x m_x$ , видимо, не играют значительной роли в пополнении популяции, так как вероятность дожить до предельного возраста в условиях водоема гораздо ниже, чем в лабораторных опытах.

Вероятность выживания особей возраста  $x$  до возраста  $t$  может быть представлена как  $l_t / l_x$ , а плодовитость животных в возрасте  $t$  как  $m_t$ . Если гипотеза «репродуктивной цены» справедлива, то должна наблюдаться отрицательная корреляция между  $l_t / l_x$  и  $m_t$ . При низкой концентрации корма у *D. longispina* наблюдается четкое уменьшение вероятности выживания самок по мере увеличения плодовитости когорты (рис. 3, а).



представлены данные по изменению этого показателя при изученных концентрациях корма.

Видно, что величина  $l_x m_x$  при низкой концентрации пищи закономерно снижается, при более высокой концентрации наблюдается два максимума, приходящихся на начало и вторую половину жизни когорты, а при максимальной концентрации – несколько максимумов.

Согласно данным [5], динамика  $l_x m_x$  в течение жизни когорты имеет «треугольный» характер, а максимум этого произведения приходится, как правило, на первую половину жизни когорты. В дальнейшем, рядом исследователей на различных видах клодоцер в основном был подтвержден такой характер изменения  $l_x m_x$  [6; 7]. С другой стороны, в работах некоторых авторов было показано бимодальное изменение  $l_x m_x$  в течение жизни когорты [8; 9].

Как показывает анализ наших данных, второй и последующий максимумы произведения  $l_x m_x$  связаны главным образом с небольшим числом самок, которые имеют высокую продолжительность жизни и высокую плодовитость. В результате этого, даже при низких значениях  $l_x$ , происходит значительное возрастание  $l_x m_x$ .

Применительно к естественным условиям, второй и последующие максимумы  $l_x m_x$ , видимо, не играют значительной роли в пополнении популяции, так как вероятность дожить до предельного возраста в условиях водоема гораздо ниже, чем в лабораторных опытах.

Вероятность выживания особей возраста  $x$  до возраста  $t$  может быть представлена как  $l_t / l_x$ , а плодовитость животных в возрасте  $t$  как  $m_t$ . Если гипотеза «репродуктивной цены» справедлива, то должна наблюдаться отрицательная корреляция между  $l_t / l_x$  и  $m_t$ . При низкой концентрации корма у *D. longispina* наблюдается четкое уменьшение вероятности выживания самок по мере увеличения плодовитости когорты (рис. 3, а).

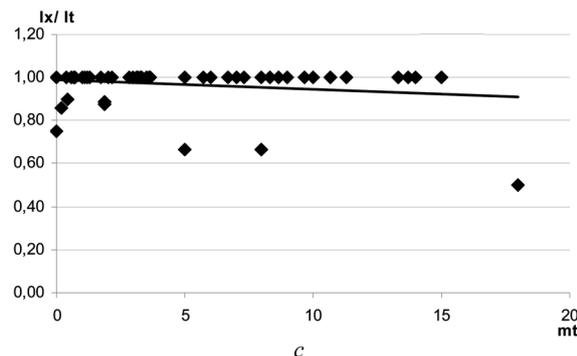
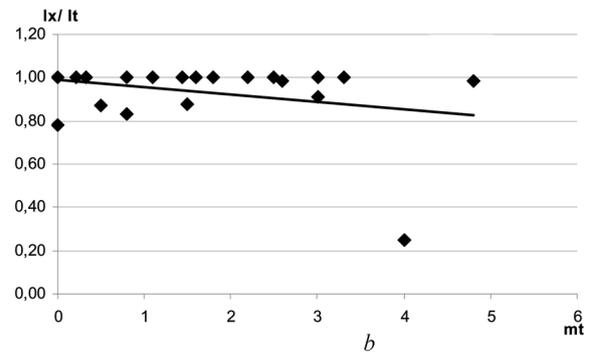


Рис. 3. Вероятность выживания особей *D. longispina* возраста  $x$  до возраста  $t$  в зависимости от плодовитости животных в возрасте  $t$  при разных концентрациях пищи: а – 0,08; б – 0,18; в – 0,36 мг/л

Fig. 3. Survival probability of the cohorts *D. longispina* at the age  $x$  to the age  $t$  depending on the fecundity of animals at the age  $t$  at different food concentrations: а – 0,08; б – 0,18; в – 0,36 mg/l

При более высокой концентрации пищи эта взаимосвязь не столь ярко выражена (рис. 3, *b*) и практически отсутствует при благоприятных трофических условиях (рис. 3, *c*). Отметим, что угол наклона линейной регрессии уменьшается при увеличении концентрации корма. Это свидетельствует о том, что при улучшении трофических условий скорость изменения  $l_x / l_t$  с ростом плодовитости  $m_t$  снижается.

Таким образом, гипотеза «репродуктивной цены» подтверждается в тех случаях, когда животные испытывают недостаток пищи. При оптимальных трофических условиях, когда количество энергии, получаемой с пищей, не лимитировано, нет необходимости в компенсационной связи между вероятностью выживания и плодовитостью рачков. К сходным выводам пришел Browne [3], анализируя закономерности размножения *Artemia* при низких и высоких концентрациях корма. По данным автора, при недостатке пищи наблюдается отрицательная корреляция между длительностью жизни и продолжительностью репродуктивного периода, что согласуется с теорией «репродуктивной цены». В то же время при благоприятных трофических условиях такая корреляция отсутствовала.

**Заключение.** Популяционные показатели, которые получены исходя из таблиц жизни, представляют собой максимальные значения, так как они относятся к некоторым оптимальным условиям жизни когорты. В частности, смертность особей когорты является внутренним процессом, не зависящим от хищников или конкурентов. Эффекты плотности полностью отсутствуют, а размножение особи в когорте ограничено только теми условиями, которые задает экспериментатор. Следует отметить, что в естественных условиях зоопланктон на протяжении вегетационного сезона испытывает периоды недостатка пищи. Поэтому гипотеза «репродуктивной цены» должна подтверждаться для естественных популяций *D. longispina*.

#### Список использованных источников

1. Snell, T. W. Lifespan and Fecundity Patterns in Rotifers: The Cost of Reproduction / T. W. Snell, C. E. King // *Evolution*. – 1977. – Vol. 31, N 4. – P. 882–890. doi.org/10.2307/2407451.
2. Bell, G. Measuring the cost of reproduction / G. Bell // *Oecologia*. – 1983. – Vol. 60, N 3. – P. 378–383. doi.org/10.1007/bf00376855.
3. Browne, R. A. The Costs of Reproduction in Brine Shrimp / R. A. Browne // *Ecology*. – 1982. – Vol. 63, N 1. – P. 43–47. doi.org/10.2307/1937029.
4. Law, R. Optimal Life Histories Under Age-Specific Predation / R. Law // *The American Naturalist*. – 1979. – Vol. 114, N 3. – P. 399–417. doi.org/10.1086/283488.
5. Lewontin, R. C. Selection for colonizing ability / R. C. Lewontin // *The genetics of colonizing species* / ed.: H. G. Baker, G. L. Stebbins. – New York: Academic Press, 1965. – P. 77–91.
6. Jana, B. B. Some life history parameters and production of *Daphnia carinata* (king) grown in different culturing media / B. B. Jana, G. P. Pal // *Water Res.* – 1983. – Vol. 17, N 7. – P. 735–741. doi.org/10.1016/0043-1354(83)90067-2.
7. De Bernardi, R. Effects of temperature and food on developmental times and growth in *Daphnia obtusa* (Kurz) and *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) (*Crustacea, Cladocera*) / R. De Bernardi, P. Lacqua, E. Soldavini // *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, Dr. Marco de Marchi Verbania Pallanza*. – 1978. – Vol. 36. – P. 171–191.
8. Corigliano M. D. C. Vital statistics and food availability in *Daphnia obtusa* Kurz and *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) // *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, Dr. Marco de Marchi Verbania Pallanza*. – 1978. – Vol. 36. – P. 287–296.
9. Porter, K. G. Functional Response and Fitness in a Generalist Filter Feeder, *Daphnia Magna* (*Cladocera: Crustacea*) / K. G. Porter, J. D. Orcutt, J. Gerritsen // *Ecology*. – 1983. – Vol. 64, N 4. – P. 735–742. doi.org/10.2307/1937196.

#### References

1. Snell T. W., King C. E. Lifespan and Fecundity Patterns in Rotifers: The Cost of Reproduction. *Evolution*, 1977, vol. 31, no. 4, pp. 882–890. doi.org/10.2307/2407451.
2. Bell G. Measuring the cost of reproduction. *Oecologia*, 1983, vol. 60, no. 3, pp. 378–383. doi.org/10.1007/bf00376855.
3. Browne R. A. The Costs of Reproduction in Brine Shrimp. *Ecology*, 1982, vol. 63, no. 1, pp. 43–47. doi.org/10.2307/1937029.
4. Law R. Optimal Life Histories Under Age-Specific Predation. *The American Naturalist*, 1979, vol. 114, no. 3, pp. 399–417. doi.org/10.1086/283488.
5. Lewontin R. C. Selection for colonizing ability. Baker H. G., Stebbins G. L. (eds). *The genetics of colonizing species*, New York, Academic Press, 1965, pp. 77–91.
6. Jana B. B., Pal G. P. Some life history parameters and production of *Daphnia carinata* (king) grown in different culturing media. *Water Research*, 1983, vol. 17, no. 7, pp. 735–741. doi.org/10.1016/0043-1354(83)90067-2.

7. De Bernardi R., Lacqua P., Soldavini E. Effects of temperature and food on developmental times and growth in *Daphnia obtusa* (Kurz) and *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) (Crustacea, Cladocera). *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, Dr. Marco de Marchi Verbania Pallanza*, 1978, vol. 36, pp. 171–191.

8. Corigliano M. D. C. Vital statistics and food availability in *Daphnia obtusa* Kurz and *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, Dr. Marco de Marchi Verbania Pallanza*, 1978, vol. 36, pp. 287–296.

9. Porter K. G., Orcutt J. D., Gerritsen J. Functional Response and Fitness in a Generalist Filter Feeder, *Daphnia Magna* (Cladocera: Crustacea). *Ecology*, 1983, vol. 64, no. 4, pp. 735–742. doi.org/10.2307/1937196.

### Информация об авторе

Семенченко Виталий Павлович – член-корреспондент, д-р биол. наук, заместитель директора, НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: semenchenko57@mail.ru.

### Information about the author

Semenchenko Vitali Pavlovich – Corresponding Member, D. Sc. (Biology), Deputy Director, Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: semenchenko57@mail.ru.

### Для цитирования

Семенченко, В. П. Соотношение между выживаемостью и плодовитостью в когортах *Daphnia longispina* (Cladocera) при разных трофических условиях / В. П. Семенченко // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2017. – Т. 61, № 1. – С. 68–72.

### For citation

Semenchenko V. P. Ratio between the survival and fecundity in the cohorts of *Daphnia longispina* (Cladocera) under different trophic conditions. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi* [Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus], 2017, vol. 61, no. 1, pp. 68–72. (in Russian)