

LATVIJAS UNIVERSITĀTE

Artūrs Škute

**LEPTODORA KINDTI (FOCKE)
(CRUSTACEA; CLADOCERA)
BIOLOĢIJA UN LOMA SALDŪDENS
EKOSISTĒMĀS**

**Disertācija doktora grāda bioloģijā
iegūšanai
(bioloģijas apakšnozare - zooloģija)**

**Zinātniskais vadītājs:
Dr.hab.biol., prof. N.SOKOLOVA**

Rīga, 1993

S A T U R S

Ievads.	3
1. Leptodora kindti populācijas sezonālā dinamika un vertikālās migrācijas.	5
1.1. Materiāli un metodika.	5
1.2. Rezultāti un to apspriešana.	7
1.2.1. L.kindti dzīves cikls, izmēri un auglība. ..	7
1.2.2. L.kindti populācijas sezonālā dinamika. ..	11
1.2.3. L.kindti diennakts vertikālās migrācijas. ..	22
2. Leptodora kindti lineārā augšana un populācijas produktivitāte.	30
2.1. Materiāli un metodika.	30
2.2. Rezultāti un to apspriešana.	33
2.2.1. L.kindti lineārās augšanas ātrums.	33
2.2.2. L.kindti augšanas procesu īpatnības un populācijas produktivitātes rādītāju analīze.	43
3. Leptodora kindti barošanās.	56
3.1. Materiāli un metodika.	56
3.2. Rezultāti un to apspriešana.	64
3.2.1. Pieaugušo L.kindti barošanās.	64
3.2.2. Juvenilo L.kindti barošanās.	75
4. L.kindti loma ūdensbaseinu pelagiāles ekosistēmas trofiskajās ķēdēs.	83
4.1. Materiāli un metodika.	83
4.2. Rezultāti un to apspriešana.	83
Nobeigums.	94
Secinājumi.	96
Summary.	97
Резюме.	99
Citētās literatūras saraksts.	101

I E V A D S

Planktona plēsīgie organismi, to skaitā arī suga, kuru es pētīju - Leptodora kindti(Focke), joprojām ir ekoloģiskā ziņā viena no vismazāk izpētītajām saldūdens ekosistēmu grupām. No vienas puses leptodoras, konsumējot zooplanktona organismus, ir zivju konkurenti. No otras puses, šis vēzītis paplašina zivju barības bāzi sakarā ar to, ka tas pārtiek galvenokārt no sīkiem zooplanktona organismiem, kuri savu izmēru dēļ zivīm ir bieži vien nepieejami. Pati leptodora ir "ieciemīts" barības objekts ne tikai zivju-planktofāgu, bet arī bentofāgu un plēsīgo zivju juvenīlo stadiju racionā. Svarīgs hidrobioloģijas uzdevums ir plēsīgā zooplanktona lomas novērtēšana vielas un enerģijas transformācijas procesos, kas norit ūdens ekosistēmās. Šī uzdevuma risinājums ir nepieciešams ūdens ekosistēmu funkcionālo likumu pareizai izpratnei. Sakarā ar to, ka leptodoru līdzdalība biotiskajā vielu riņķojumā tiek realizēta to trofiskajās attiecībās ar pārējiem ūdenstilpes iemītniekiem, ir nepieciešams šo attiecību kvantitatīvs vērtējums. Tas ir obligāts, piemēram, tādu svarīgu hidrobioloģijas uzdevumu praktiskam risinājumam, kā ūdenstilpņu zivju produktivitātes un sanitārā stāvokļa noteikšana, antropogēno faktoru un to seku prognozēšana hidrobiontu biocenozēs u.c.. Leptodora kindti ir arī svarīgs ūdens kvalitātes indikators. Saskaņā ar hidrobioloģijā pieņemto hidrobiontu saprobitātes skalu ("Унифицированные методы ...") leptodoras ir oligosaprobi organismi (O-Betta).

Dotā darba mērķis bija Cladocera kārtas vēziša Leptodora kindti(Focke) bioloģijas izpēte un tā lomas noteikšana ūdenskrātuves ekosistēmas trofiskajā tīklā. Darba uzdevumi bija sekojoši:

1. Izpētīt L.kindti populācijas vecuma un dzimumstruktūru, vertikālās migrācijas, kā arī noteikt šīs sugas dzimstības, mirstības un populācijas blīvuma fluktuāciju dinamiku.

2. Eksperimentos, kuros visi parametri būtu maksimāli tuvināti dabiskiem ūdenskrātuves apstākļiem, noteikt L.kindti pieaugušo īpatņu un juvenīlo stadiju barības spektru. Izpētīt plēsēju konsumācijas ātruma atkarību no to upuru populācijas blīvuma.

3. Pamatojoties uz eksperimentāli iegūtajiem datiem par lep-

todoru barošanas, kvantitatīvi novērtēt šo plēsēju ietekmi uz citiem zooplanktona organismiem.

4. Eksperimentos, kuros visi parametri būtu maksimāli tuvināti dabiskiem ūdenskrātuves apstākļiem, izpētīt L. kindti lineāro augšanu. Pamatojoties uz šiem datiem noteikt vēzišu populācijas produktivitātes rādītāju sezonālo dinamiku.

5. Uz Možaiskas ūdenskrātuves piemēra parādīt L. kindti lomu saldūdens ūdensbaseinu ekosistēmās.

Darba zinātniskās novitātes ir saistīta ar to, ka tika izpētīta plēsīga bezmugurkaulnieku suga L. kindti. Literatūras dati par leptodoru bioloģiju līdz šim bija visai trūcīgi, kas ir izskaidrojams ar metodiskām grūtībām eksperimentos ar šiem dzīvniekiem. Pirmo reizi leptodoru skaits tika noteikts pēc nakts paraugiem, tas ļāva noskaidrot populācijas sezonālās dinamikas reālo ainu. Eksperimentos, kuros visi parametri bija maksimāli tuvināti dabiskiem ūdenskrātuves apstākļiem noteikts L. kindti juvenilo stadiju trofiskais spektrs un pieaugušu īpatņu konsumācijas ātrums, atkarībā no upuru populācijas blīvuma. Tas ļāva kvantitatīvi novērtēt L. kindti ietekmi uz masveidīgākās zooplanktona sugas -Daphnia galeata populācijas dinamiku. Ar netradicionālas metodikas palīdzību tika izpētīta leptodoru augšana un pamatojoties uz šiem datiem iegūti populācijas produktivitātes parametri.

1. Leptodora kindti populācijas sezonālā dinamika un vertikālās migrācijas.

1.1. Materiāli un metodika.

Darbu veicu 1985. un 1986. gada maijā- oktobrī. Paraugus ievācu patstāvīgā gultnes stacijā (dziļums 14m) ar Džedi tīklu (ieejas atveres laukums 0.034 m^2 , tīkla acu izmērs 0.094 mm). Divu vākumu planktonu (no 14m līdz virspusei) salēju vienā paraugā un fiksēju ar formalīnu. Tādejādi tika apzvejoti 0.95 m^3 ūdens. Paraugu ievākšanas intervāls 3-5 dienas. Tas atbilst leptodoru oliņu attīstības ilgumam tādos temperatūras apstākļos, kas bija raksturīgi ūdenskrātuvei pētījumu veikšanas laikā. Paraugus ievācu naktī: maijā-jūnijā pl.2:00, jūlijā pl.1:00, augustā-septembrī pusnaktī, oktobrī 23:00.

Kā zināms, pieaugušas leptodoras ir spējīgas aktīvi izvairoties no tādiem zvejas rīkiem kā Džedi tīkls (Кузичкин, 1974; Karabin, 1971). Tas neizbēgami noved pie populācijas blīvuma nepareiza novērtējuma. Efektīvāku zvejas rīku (batometrs, planktonsmēlētis u.c.) izmantošanu apgrūtina tas, ka daudzās ūdenstilpēs (piemēram Možaiskas ūdenskrātuvē) leptodoru populācijas vidējais sezonas blīvums nepārsniedz 0.3 ekz/l un reprezentatīvu paraugu iegūšanai nepieciešams izfiltrēt lielu ūdens daudzumu.

Es veicu paraugu ievākšanu vienās un tajās pašās stacijās dažādās diennakts stundās (kopā 12 paraugi). Izrādījās, ka nakts paraugos pieaugušo leptodoru skaits ir 5-6 reizes lielāks nekā pārējos. Tāpēc L.kindti populācijas dinamisko parametru analīzi es veicu pamatojoties uz nakts paraugos iegūtajiem datiem. Pēc manām domām tas ļauj daudz precīzāk novērtēt reālo situāciju ūdenstilpē. Divu gadu laikā tika ievākti un apstrādāti 50 paraugi.

Lai novērtētu leptodoru populācijas horizontālā izvietojuma vienmērību, vienā naktī tika ievākti paraugi no astoņām stacijām (dziļums 8-14 m). Katrā stacijā ievācu divus paraugus ar Džedi tīklu (kopā 15 paraugi).

Paraugu apstrādes laikā Leptodora kindti populāciju dalīju vienpadsmit vecuma grupās: piecas grupas - juvenīlie īpatņi (ķermeņa garums 2-5 mm), sešas grupas dzimumnobriedušas partenogēnētiskas mātītes (ķermeņa garums 5-11 mm). Leptodoru tēviņus,

kuri "parādījās" dotajā ūdenstilpē augustā, uzskaitīju atsevišķi no mātītēm, iedalot tos septiņās vecuma grupās (ķermeņa garums 1,8-7 mm).

Leptodoru auglību noteicu kā attiecību starp kopīgo oļu un embriju skaitu (perējāmās kamerās konstatētie un fiksācijas laikā "pazaudētie") un kopīgo, dzimumbriedumu sasniegušo mātīšu skaitu paraugā.

Leptodoru vertikālo izvietojumu un diennakts vertikālās migrācijas pētīju trīsreiz: 1985. g. jūlija sākumā un vidū vienā stacijā (dziļums 14m), un 1986. g. jūlijā vienreiz, bet vienlaicīgi divās stacijās (dziļums 13 un 6m). 1985. g. paraugus ievācu ar aizslēdzošos Džedī tīklu, bet 1986. g. - ar 12 litru batometru. Paraugus ievācu no septiņiem horizontiem pēc katrām 2-3 stundām. Katrā horizontā tika apzvejoti 120-140 litri ūdens. Kopā ievākti un apstrādāti 180 paraugi. Paralēli paraugu ievākšanai, noteicu arī temperatūras un skābekļa koncentrācijas diennakts dinamiku pētāmajos ūdens slāņos. Tika fiksētas arī ūdensplūsmas ātruma un virziena izmaiņas dažādos ūdens slāņos.

Tika izpētīta leptodoru populācijas relatīvās dzimstības (b) un mirstības (d) sezonālā dinamika, kuru noteicu pēc sekojošām formulām:

$$b = \frac{1}{D} \cdot \ln \left(1 + \frac{E_0}{N_0} \right); \quad d = b - r; \quad r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t};$$

kurās D ir oļu attīstības ilgums, E_0 - oļu skaits, N_0 un N_t - īpatņu skaits viens otram sekojošajos laika momentos, t - laika intervāls starp paraugu ievākšanas momentiem, (Полищук, 1978). Olu attīstības ilgumu (D), atkarībā no vides temperatūras, noteicu izmantojot A. Kuzičkina datus (Кузичкин, 1975).

1.2. Rezultāti un to apspriešana.

1.2.1. L.kindti dzīves cikls, izmēri un auglība.

Leptodora kindti (Focke) ir Leptodora (Lill) ģints un Leptodoridae (Lill) dzimtas vienīgais pārstāvis. Šis planktona vēzītis pieder Crustacea klases Branchiopoda apakšklases Phyllopo-
da kārtas Cladocera apakškārtai.

Pēc A.Vaismana datiem (Weismann, 1874) leptodoru pirmie atklāja Kindts un Foke ezerā, kas atrodas netālu no Brēmenes. Foke nosauca šo vēzīti par Polyphemus kindtii. Bet 1861. V.Liljeborgs (Lilljeborg, 1861) atrada šo vēzīti vienā no Zviedrijas ezeriem un, nezinādams to, ka Foke ir to jau aprakstījis, nosauca šo vēzīti - Leptodora hyalina. S.Pope (Poppe, 1889), saskaņā ar prioritāti, "atgriezta" šim vēzītim Fokes piedāvāto sugas nosaukumu, bet atstāja Liljeborga doto ģints nosaukumu, tādejādi nosaucot to par Leptodora kindti.

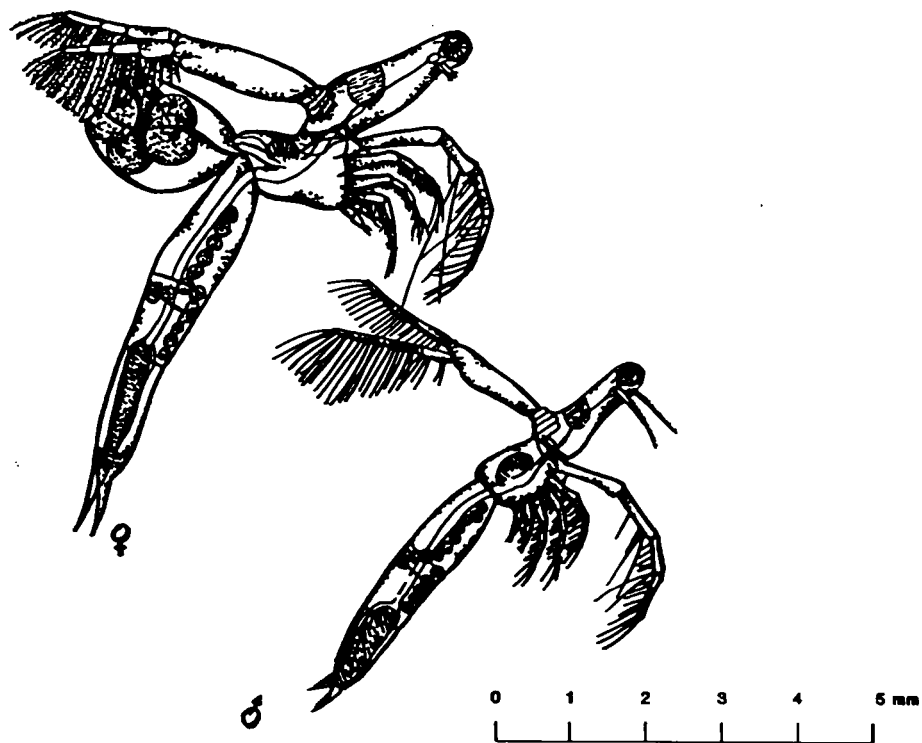
Leptodoras ķermenis ir caurspīdīgs. Tam ir cilindriska forma un tas ir sadalīts piecos segmentos (1.att). Galvai ir iegarena forma un uz tās atrodas liela acs. Uz priekšējā ķermeņa segmenta atrodas seši pāri tvērējtipa ekstremitāšu un perējamā kamera (tikai dzimumnobriedušām mātītēm). Uz pēdējā ķermeņa segmenta atrodas divi kaudālie nadziņi starp kuriem atrodas ānuss. Mātīšu pirmās antenas ir isas ar deviņiem estetaskiem galā. Tēviņiem pirmais antenu pāris ir ļoti garš (skat. 1.att.) un zobveidīgi izliekts. Par pārvietošanās orgānu kalpo otrās antenas. Tās sastāv no četriem posmiem. Visi posmi, izņemot proksimālo, ir klāti ar sariņiem.

Leptodora kindti ir vienīgais Cladocera apakškārtas pārstāvis, kura attīstība norit ar kāpura stadijas (metanauplija) veidošanos. Kāpurs izšķīlās no ziemojošām olām. Tā morfoloģiju un attīstību pirmā aprakstīja O.Sebestjēna (Sebestien, 1949), pētot Balatona ezera planktonu.

L.kindti ir tipiska vasaras monocikliska suga. Leptodoru naupliji, kas izšķīlās no ziemojošām olām, parādās Možaiskas ūdenskrātuvē 15-20 maijā, tad, kad ūdens temperatūra sasniedz 11-13 °C. Paaugstinoties ūdens temperatūrai pieaug arī leptodoru skaits. Maksimālais L.kindti populācijas blīvums Možaiskas ūdenskrātuvē tika novērots jūlijā (skat. 1. un 2. att.). Septem-

bra beigās leptodoru skaits parasti strauji krītas un oktobra sākumā ūdenstilpē ir konstatējami tikai atsevišķi īpatņi, kas pilnīgi pazūd oktobra otrajā pusē.

Visu vasaru *L. kindti* populācija ir pārstāvēta tikai ar partenogēnētiskām mātītēm. Leptodoru tēviņi ir konstatējami paraugos tikai augusta otrajā pusē. To skaits sasniedz savu maksimumu septembra vidū (skat. 2. un 3. att.).



1. att. *Leptodora kindti* (Focke) mātīte un tēviņš no Možaiskas ūdenskrātuves (autora zīmējums).

Visu attīstības periodu, sākot ar partenogēnētiskās mātītes izšķilšanos un beidzot ar tās dzimumnobriešanu, pēc A. Kuzičkina datiem (Кузичкин, 1975b), var iedalīt četrās stadijās: 1- juvenīlu olnīcu stadija, 2- oogoniju veidošanās stadija, 3- oocītu veidošanās stadija, 4- olu stadija (pirms to iziešanas perējamā kamerā).

Vienlaicīgi ar pirmā metiena olu veidošanos mātītēm sāk formēties perējamā kamera. Pēc pirmās olu porcijas iziešanas

perejamā kamerā vazīti ir pieņemts uzskatīt par dzimumnobriedušu. Katra nākošā olu porcija atkārti augstāk minētās attīstības stadijas, sākot ar otro.

Leptodoru mātītes Možaiskas ūdenskrātuvē dzimumnobriest, to ķermeņa garumam sasniedzot 5,5-6,0 mm. Olu skaits jaunu mātišu perējamā kamerā svārstās no 1 līdz 5, parasti 3-4. Vazītim augot, pieaug arī olu skaits perējamā kamerā. Tas var būt 20-25 oļņas. Visbiežāk tās ir 10-12. Maksimāls mātišu garums šajā ūdenskrātuvē ir 11,5 mm. Es atzīmēju tikai dažus gadījumus, kad leptodoru garums sasniedza 12 mm. Jaundzimušu leptodoru garums parasti ir 1,8-2,0 mm.

1. Tabula

Leptodora kindti auglības izmaiņas divos pētījumu gados

1985. gads				
Mēnesis	VI	VII	VIII	IX
Auglība	5,5	3,7	2,7	2,9
Temperatūra, C°	14-16	16-18	19-21	15-16
1986. gads				
Mēnesis	VI	VII	VIII	IX
Auglība	5,3	2,7	1,2	2,8
Temperatūra, C°	15-17	20-22	21-24	15-16

Piezīme: Tabulā attēlota vidējā ikmēneša auglība (olu un dzimumnobriedušu mātišu attiecība paraugos) un mēneša vidējā ūdens temperatūra ūdens slāni no 0,5 m līdz 10 m dziļumam.

Leptodoru auglības (olu un dzimumnobriedušu mātišu attiecība) maksimums abos novērojumu gados tika atzīmēts jūnijā (1. tabula). Atsevišķos jūnija datumos auglība sasniedza 7,5. Turpmākajos mēnešos auglība samazinājās. Vienlaicīgi samazinājās dzimumnobriedušo mātišu minimālais ķermeņa garums no 5,5-6,0 mm līdz 5,0-5,5 mm. Vismazāko dzimumnobriedušas mātītes ķermeņa garumu (4,6 mm) es konstatēju augustā.

1985. g. un 1986. g. leptodoru populācijas auglības dinamikas salīdzinājums parādīja, ka 1986. g. jūlijā leptodoru auglība bija par 40% zemāka nekā iepriekšējā gadā, bet 1986. g. augustā

leptodoru populācijas auglība bija pat divreiz zemāka nekā iepriekšējā gadā.

Pašlaik ir zināms (Иванова, 1985), ka apkārtējās vides temperatūra jūtami ietekmē planktona vēžveidīgos. Vairumam Cladoce-
ra apakškārtas vēzišu partenogēnētisko mātīšu vienā metienā, olu skaits pieaug, pieaugot vēzišu lineārajiem izmēriem. Olu skaita paaugstināšanās metienā notiek līdz zināmam vecumam. Vēlāk olu skaits metienā sāk samazināties, un daudzi autori to saista ar organismu novecošanu (Пуцаева, 1977; Murugan, Sivaramakrishnan, 1976). Reālos ūdensbaseina apstākļos, sakarā ar visai augsto mirstības līmeni, parasti netiek novēroti "pārāk veci" īpatņi un starp olu skaitu metienā un vēziša garumu novēro tiešu sakarību (Green, 1965).

Sakarā ar to, ka olu skaits metienā ir atkarīgs no dzimumnobriedušo īpatņu lineārajiem izmēriem un masas, ir pilnīgi skaidrs, ka temperatūra var ietekmēt planktona vēžveidīgo auglību. A. Kuzičkins (Кузичкин, 1975) pētīja temperatūras ietekmi uz L. kindti auglību populācijā, kura apdzīvoja Konakovskas GRES (Krievija) apsildītos ūdeņus. Pēc šī autora datiem 6-7 mm garām leptodorām olu skaits perējamā kamerā svārstās: no 7 līdz 9 - 15°C temperatūrā, no 6 līdz 8 - 20°C temperatūrā un no 3 līdz 4 - 25°C temperatūrā. Arī lielāka izmēra L. kindti partenogēnētiskām mātītēm tika konstatēta olu skaita samazināšanās metienā, pieaugot apkārtējās vides temperatūrai. Pievērsīšos personiskajiem rezultātiem. Apskatot 1. tabulā atspoguļotos rezultātus, nav grūti pamanīt, ka leptodoru auglība Možaiskas ūdenskrātuvē vasaras laikā samazinājās līdz ar ūdens vidējās temperatūras paaugstināšanos. Tomēr nedrīkst aizmirst arī to, ka vēžveidīgo auglību bez temperatūras vēl var ietekmēt arī vesela virkne citu faktoru. Daudzi autori kā svarīgāko min trofisko faktoru, kas bieži vien var būt "nomaskēts" ar temperatūras ietekmi, jo arī zooplanktona barības objektu attīstība parasti ir atkarīga no ūdens temperatūras (Марвеев, 1978; Гиляров, 1987).

Planktona vēžveidīgo auglību ietekmē arī populācijas vecumstruktūra. No literatūras ir zināms, ka zivju ietekme uz zooplanktonu ir diferencēta, un lielā mērā atkarīga no vēžveidīgo izmēriem (Hall, 1964; Kerfoot, 1982). Kā liecina iepriekš citēto autoru dati, zivis parasti pārtiek no vislielākajiem zooplankto-

na organismiem, kuru auglība parasti ir visaugstākā. Tādejādi, zivis izraisa zooplanktona organismu populāciju auglības samazināšanos.

Rezumējot visu augstāk teikto, gribu piebilst, ka planktona vēžveidīgo auglība ir atkarīga gan no dotās ūdenstilpes trofiskajiem apstākļiem, gan arī no partenogēnētisko mātīšu lineārajiem izmēriem. Lai noteiktu to, kas katrā konkrētā laika posmā ir galvenais faktors, ir nepieciešams zināt populācijas vecumstruktūras, dzimstības un mirstības sezonālo dinamiku.

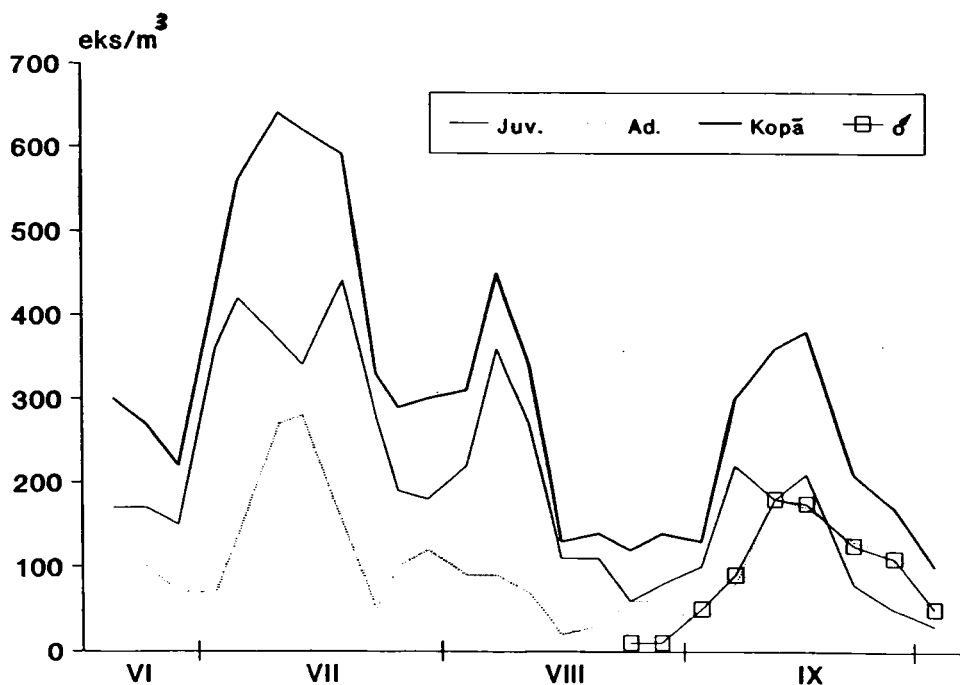
1.2.2. L.kindti populācijas sezonālā dinamika.

Hidrobiontu populāciju īpatņu skaita dinamikas noteikšanai ir vitāli svarīga nozīme ekosistēmas produktivitātes pētījumos. Nav iespējams risināt tādus svarīgus hidrobioloģijas uzdevumus kā ūdenstilpes zivsaimnieciskās izmantošanas noteikšana un prognozēšana, nezinot enerģijas transformācijas sezonālo dinamiku (Иванова, 1985). Ekosistēmas enerģijas plūsmas komponentu noteikšanas precizitāte ir ļoti lielā mērā atkarīga no tā, cik korekti ir novērtēts populācijas īpatņu skaits (Приходько, 1975). Diemžēl jāatzīst, ka vislielākās neprecizitātes hidrobioloģiskajos pētījumos rodas nosakot populācijas īpatņu skaitu. Par šīs neprecizitātes iemesliem var būt, gan daži "ignorēti" faktori (straumes ietekme, vertikālās migrācijas u.c.), gan arī paraugu ievākšanas metodikas trūkumi.

Zinātniskajā literatūrā var atrast informāciju par to, ka Leptodora kindti ir visai kustīgs zooplanktona organisms un to, ka šis vēzītis spēj aktīvi izvairīties no tradicionālām planktona smelšanas ierīcēm. Tā piemēram A.Karabins (Karabin, 1971) savā darbā salīdzina divu, hidrobioloģiskajos pētījumos plaši lietoto, planktona ievākšanas ierīču noderību L.kindti vēzīšu "sagūstīšanai". Dati, kas bija iegūti ar Apšteina tīklu parādīja, ka leptodoru populācijas blīvums ir viens īpatnis uz 10 litriem izfiltrētā ūdens. Turpretī, ar Bernatoviča planktonsmēlēju ievāktie dati svārstījās - 1,5 - 5,0 īpatņi uz 10 litriem ūdens. E.Morduhai-Boltovskaja savos pētījumos (Мордухай-Болтовская, 1958) izmantoja F.Vovka konstrukcijas ātrgaitas planktonsmēlēju.

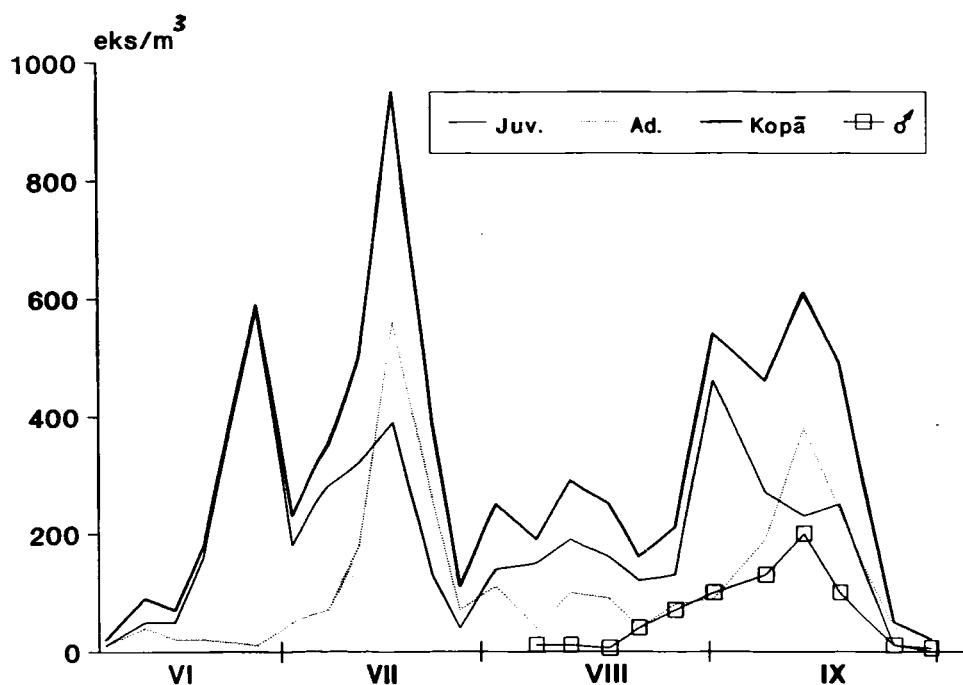
Pēc autores domām šis torpēdveida planktonsmēlējs dod iespēju iegūt daudz ticamākus rezultātus par V. Bogorova planktonsmēlēju. A. Kuzičkins arī atzīmē ātrgaitas planktonsmēlēju efektivitāti (Кузичкин, 1974). Autors izmantoja N. Kiriličenko konstrukcijas aparātu un konstatēja, ka tādā veidā iegūtie rezultāti 1,5 reizes pārsniedz tos rezultātus, kas iegūti ar Džedi tīklu.

Neskatoties uz priekšrocībām, ko sniedz ātrgaitas planktonsmēlēji, tiem ir arī būtiski trūkumi. Tā, piemēram, abi augstāk minētie autori (Мордухай-Болтовская, 1958; Кузичкин, 1974) atzīmē, ka L. kindti īpatņi torpēdveida planktonsmēlējos stipri traucējas, un tāpēc stipri deformējas, tos fiksējot. Izmērit šādus vēzišus, vai arī noteikt to attīstības stadiju pēc olnīcām praktiski nav iespējams (Кузичкин, 1974).



2.att. Leptodora kindti populācijas blīvuma sezonālā dinamika Možaiskas ūdenskrātuvē 1985. gadā. Grafikā parādīts juvenilo mātišu (Juv.), dzimumnobriedušo mātišu (Ad.) un kopējais (Juv.+Ad.) īpatņu skaits. Tēviņi tika uzskaitīti atsevišķi.

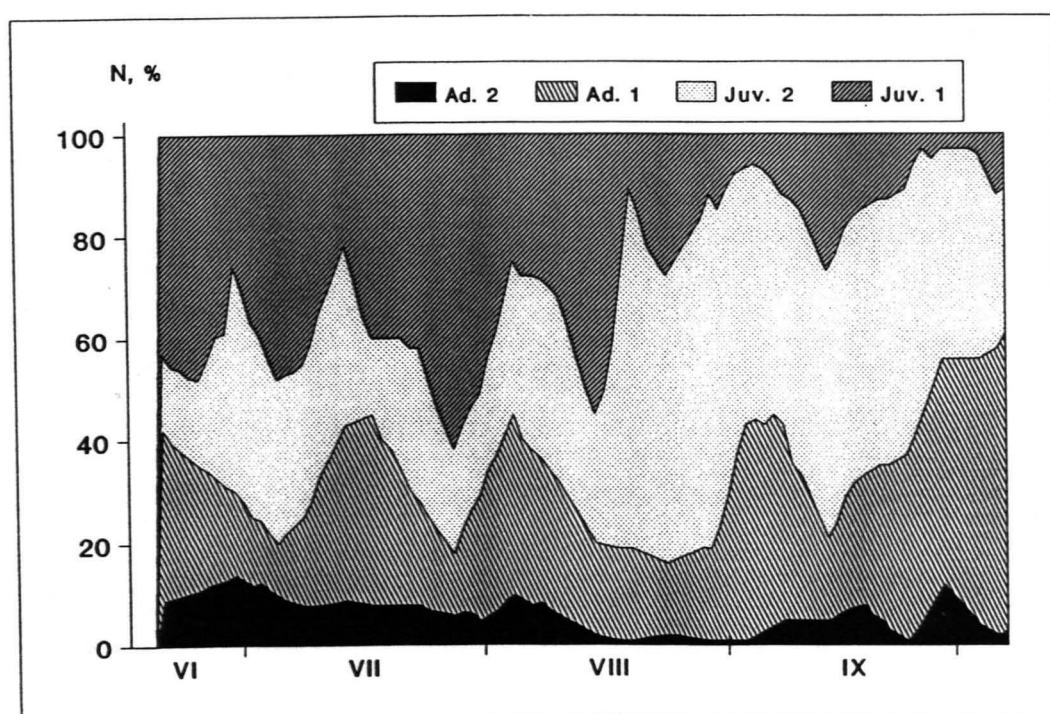
Sakarā ar augstāk minētajām leptodoru ievākšanas grūtībām es pamēģināju atrast citu risinājumu. Paraugu ievākšana vienās un tajās pašās stacijās dažādās diennakts stundās parādīja, ka nakts paraugos pieaugušo leptodoru skaits dažreiz bija pat 5-6 reizes (vidēji 3-4 reizes) lielāks nekā pārējos. Leptodoru populācijas kopējā īpatņu skaita atšķirības, pēc dienas un nakts paraugu datiem, lielā mērā bija atkarīgas no populācijas vecumstrukturā, jo īpatņu skaita atšķirības paraugos attiecās tikai uz pieaugušiem (dzimumnobriedušiem) L.kindti īpatņiem (ķermeņa garums 5-11 mm).



3.att. Leptodora kindti populācijas blīvuma sezonālā dinamika Možaiskas ūdenskrātuvē 1986. gadā. Grafikā parādīts juvenilo mātīšu (Juv.), dzimumnobriedušo mātīšu (Ad.) un kopējais (Juv.+Ad.) īpatņu skaits. Tēviņi tika uzskaitīti atsevišķi.

Sakarā ar to, ka vidēji veģetācijas sezonas laikā (no jūnija līdz oktobrim) L.kindti populācijā līdz 60% no tās īpatņu

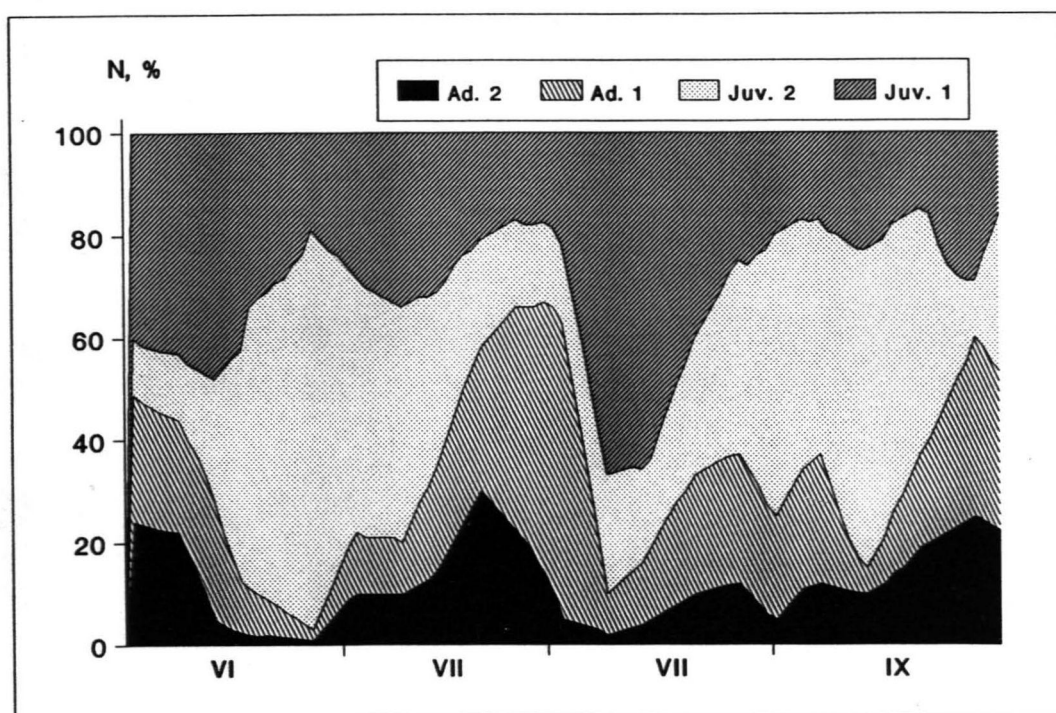
skaita ir juvenīlie vēziši (skat. 4. un 5.att.), dienas un nakts paraugos konstatētais kopējais leptodoru skaits neatšķiras pārāk daudz (vidēji 1,3 reizes). Šī nelielā neprecizitāte kļūst visai "jūtama", nosakot leptodoru populācijas produktivitāti (nodaļa 2.2.2.) un novērtējot L.kindti ietekmi uz citiem zooplanktona organismiem (nodaļa 4.2.). Tāpēc L.kindti populācijas dinamisko parametru analīzi es veicu pamatojoties uz nakts paraugos iegūtajiem datiem (skat.nodaļu 1.1.).



4.att. Leptodora kindti populācijas vecumstruktūras dinamika Možaiskas ūdenskrātuvē 1985. gadā. Grafikā ir parādīta: dzimumnobriedušo mātīšu - ķermeņa garums 8-11 mm (Ad.2), ķermeņa garums 5-7 mm (Ad.1) un juvenilo īpatņu - ķermeņa garums 4-5 mm (Juv.2), ķermeņa garums 2-3 mm (Juv.1) procentuālā attiecība populācijā.

Leptodoru metanaupliji parādās Možaiskas ūdenskrātuvē jau maija vidū. Bet pieaugušie īpatņi daudz maz ievērojamā daudzumā (10-20 ekz/m³) ir konstatējami tikai jūnija sākumā. Maksimumu

leptodoru skaits sasniedz jūlijā. 1985.g. maksimālais populācijas blīvums bija 650 ekz/m³, bet 1986.g. - 950 ekz/m³ (skat. 2. un 3.att.). Augustā vērojama skaita samazināšanās līdz 100-150 ekz/m³. Tieši šajā laikā paraugos pirmoreiz parādās tēviņi. Tēviņu skaits pakāpeniski pieaug un sasniedz savu maksimumu (200 ekz/m³) septembra vidū.



5.att. Leptodora kindtii populācijas vecumstruktūras dinamika Možaiskas ūdenskrātuvē 1986. gadā. Grafikā ir parādīta: dzimumnobriedušo mātīšu - ķermeņa garums 8-11 mm (Ad.2), ķermeņa garums 5-7 mm (Ad.1) un juvenilo īpatņu - ķermeņa garums 4-5 mm (Juv.2), ķermeņa garums 2-3 mm (Juv.1) procentuālā attiecība populācijā.

Kopējai populācijas skaita dinamikai ir raksturīgs arī septembra pacēlums. Tā, piemēram, 1986.g. leptodoru populācijas kopējais blīvums septembrī pieauga līdz 600 ekz/m³. Parasti populācijas kopējā skaita pieaugums tiek pavadīts ar pieaugušu īpatņu (garāki par 5 mm) daļas palielināšanos populācijā līdz

pat 60% no kopējā skaita. Tomēr, vidēji veģetācijas sezonas laikā ap 60% no kopēja populācijas īpatņu skaita ir juvenīlie īpatņi- vēziši, kuru ķermeņa garums ir no 1,8 līdz 5,0 mm (4., 5. att). Tikai septembrī juvenīlo īpatņu daļa populācijā samazinās līdz 10%. Septembra beigās leptodoru skaits strauji krīt un jau oktobra sākumā ūdensbaseinā ir sastopami tikai atsevišķi īpatņi, kuri pilnīgi pazūd oktobra otrajā pusē.

Analizējot leptodoru populācijas vecumstruktūru, var redzēt, ka dzimumnobriedušo īpatņu daļas pieaugums populācijā līdz 50-60% no kopējā vēzišu skaita sakrīt laikā ar populācijas blīvuma paaugstināšanos (2., 3. un 4., 5. att.). 1986. gada dati labi ilustrē (5. att) to, ka pēc pieaugušo īpatņu daļas pieauguma jūlija beigās seko krasas leptodoru populācijas vecumstruktūras izmaiņas - paaugstinās juvenīlo īpatņu daļa populācijā. Šādu parādību var izskaidrot ar to, ka populācijas īpatņu skaita samazināšanās ir saistīta ar paaugstinātu pieaugušo īpatņu elimināciju. Augstāk minētās izmaiņas populācijas struktūrā var uzskatīt par netiešu pierādījumu tam, ka *L. kindti* vēzišus eliminē zivis. No literatūras ir zināms, ka zivis pārtiek no tiem planktona vēžveidīgajiem, kas pieder attiecīgās populācijas lielākajam lineāro izmēru rangam (Nilson, Pejler, 1973; DeBernardi, Giussani, 1975; Brooks, Dodson, 1965; u. c.).

Abos novērojumu gados ir konstatēts dzimumnobriedušo leptodoru daļas pieaugums populācijā rudens mēnešos. Tā piemēram, 1986. gada septembra beigās (5. att) tikai ap 30% no kopējā īpatņu skaita bija juvenīlie īpatņi. Pieaugušo īpatņu daļas paaugstināšanās rudenī ir saistīta ar to, ka sakarā ar ārējās vides apstākļu pasliktināšanos (ūdens temperatūra, trofiskie apstākļi u. c.) notiek vēzišu auglības un tātad arī dzimstības samazināšanās. Pieaug juvenīlo īpatņu mirstība. Mātišu perējamās kamerās aizvien biežāk ir sastopamas ziemojošās olas.

Otrajā tabulā ir parādīti *L. kindti* populācijas horizontālā izvietojuma pētījumu rezultāti (pēc nakts paraugu datiem). Kā redzam (2. tab.), pieaugušo leptodoru (ķermeņa garums 5-11 mm) skaits dažādās stacijās (vākuma vietās) svārstās nedaudz. Juvenīlo īpatņu skaits dažādās stacijās svārstās no 40 līdz 170 eks/m³. Tomēr, jāsaaka, ka aprēķinot vidējo (pēc visu paraugu datiem) populācijas blīvumu un tā vidējo kvadrātisko kļūdu izrā-

dijās, ka leptodoru skaita svārstības nav pārāk lielas un dotajā darba metodikā (hidrobioloģijā vispārpieņemtajā) pilnīgi pieļaujamas. Tā piemēram, leptodoru skaita atšķirības stacijas Nr. 3 dažādajos vākumos (2. tab) varētu izskaidrot ar to, ka tik zēmam populācijas blīvuma līmenim doto vākumu tilpums ir par mazu, lai iegūtu reprezentatīvu paraugu.

2. Tabula

Leptodora kindti populācijas horizontālais izvietojums

Možaiskas ūdenskrātuves Krasnovidovas līcī

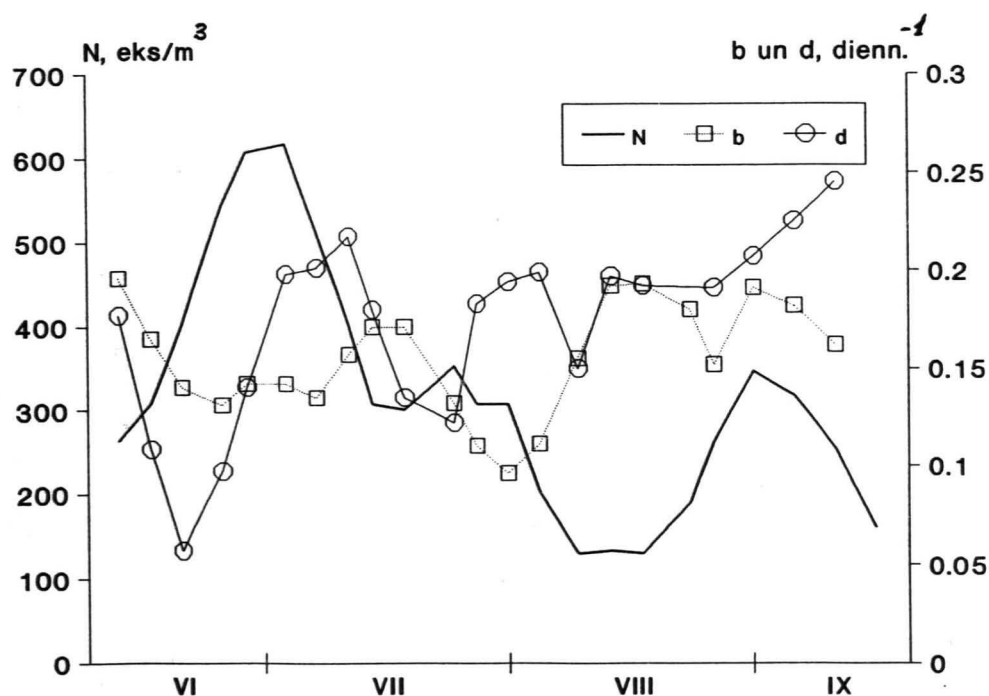
pēc nakts paraugu datiem.

Stacijas Nr.	Dziļums (m) un paraugu skaits	Izfiltrētā ūdens daudzums, l	Juv. (2-5 mm) eks/m ³	Ad. (5-11 mm) eks/m ³	Kopā, eks/m ³
1.	14x1	477	110	50	160
1.	14x1	477	90	50	140
2.	10x2	682	110	60	170
3.	9x1	307	40	50	90
3.	9x1	307	120	50	170
4.	8x1	546	70	80	150
5.	10x2	682	80	50	130
6.	10,5x2	716	170	50	220
7.	11x2	750	120	60	180
8.	12x2	818	130	40	170
Vidējais īpatņu skaits, eks/m ³			105±40	55±12	160±38

Tādejādi, L. kindti populācijas horizontālo izvietojumu es pieņēmu par vienmērīgu. Par pastāvīgu staciju leptodoru populācijas dinamisko parametru novērošanai es izvēlējos staciju Nr. 1. Divu vākumu planktonu es salēju vienā traukā un tad apstrādāju šo "integrēto" paraugu. Kā redzam (2. tab.), stacijā Nr. 1 konstatētais vidējais leptodoru skaits (divi vākumi) labi reprezentē vidējo īpatņu skaitu populācijā, kas iegūts, izmantojot 15 planktona paraugu rezultātus.

Sakarā ar to, ka konstatēts neliels L. kindti populācijas telpiskā izvietojuma nevienmērīgums (skat. 2. tab.), un populācijas dinamiskie parametri (populācijas blīvums, dzimstība, mirstība) tika analizēti, balstoties uz vienā stacijā ievāktajiem paraugiem, populācijas īpatņu un olu skaits (auglība) paraugos svārstās un novirzās no reālā. Vienkāršākā procedūra, kas vismaz

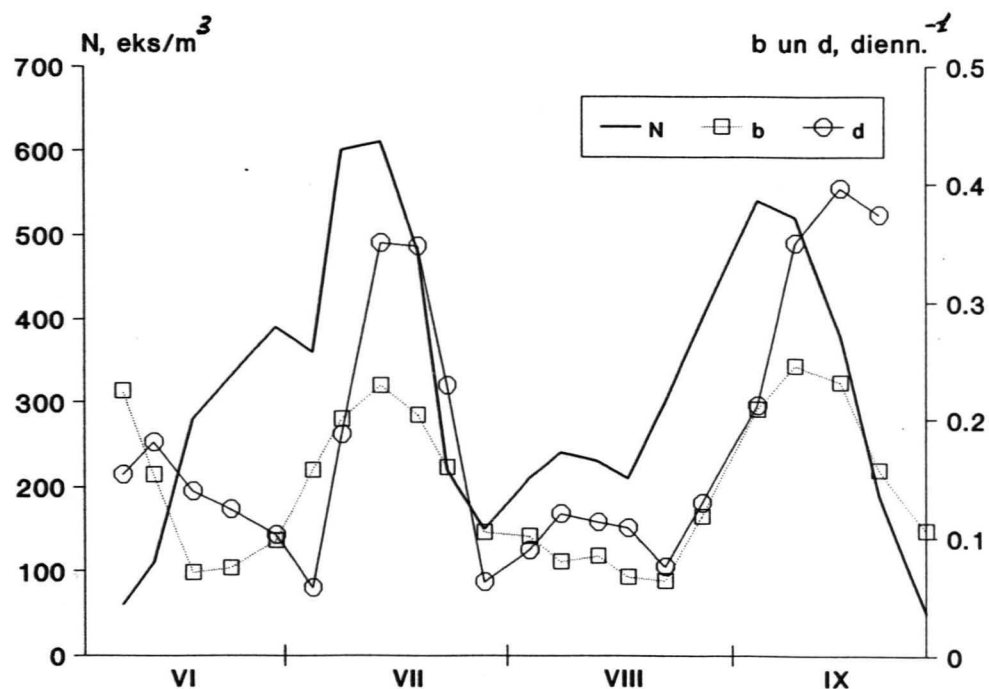
daļēji novērstu šādas nejaušas svārstības, ir datu rindas "izlīdzināšana" (Урбах, 1964). Pēc daudzu autoru domām šī metode dod iespēju ne tikai iegūt "gludāku" attiecīgās populācijas īpatņu skaita dinamikas līkni, bet arī sniedz pareizākus primāros ("izlīdzināmos") datus un no tiem atvasinātos rezultātus (Полищук, 1986). "Izlīdzinātas" L. kindti populācijas dinamikas līknes ir parādītas 6. un 7. attēlos.



6.att. Leptodora kindti populācijas blīvuma (N), relatīvās dzimstības (b) un mirstības (d) sezonālā dinamika Možaiskas ūdenskrātuvē 1985.gadā.

Ir pilnīgi skaidrs, ka pieaugot populācijas īpatņu skaitam dzimstība ir lielāka par mirstību. Turpretī, ja populācijas pieaugums ir negatīvs mirstība ir lielāka par dzimstību. Tādejādi populācijas pieaugums notiek uz paaugstinātas dzimstības fona vai/un pazeminātas mirstības fona, bet populācijas samazināšanās notiek pazeminoties dzimstībai vai/un pieaugot mirstībai. Sakarā ar to, ka augstāk minētie populācijas parametri (populācijas

blīvums, dzimstība un mirstība) nepārtraukti svārstās, dzimstības līkne var būt "nobīdīta" pa kreisi attiecībā pret populācijas blīvuma līkni par blīvuma svārstību viļņa pusperiodu (Полищук, 1986).



7.att. *Leptodora kindti* populācijas blīvuma (N), relatīvās dzimstības (b) un mirstības (d) sezonālā dinamika Možaiskas ūdenskrātuvē 1986.gadā.

Populācijas mirstība, saskaņā ar tās definīciju var būt tikai pozitīvs lielums vai nulle. Tomēr, gandrīz visos darbos, kuros tiek analizēta kādas populācijas dzimstība un mirstība var atrast piemērus tam, ka dzimstības un populācijas pieauguma starpība ir negatīva (Hall, 1964; Степанова, 1974; Kerfoot, 1975; Polischuk, Ghilarov, 1981; u.c.). Parasti šādu negatīvu mirstību autori saista ar neprecizitātēm primāro datu iegūšanā vai arī ar īpatņu pieplūdumu populācijā (imigrāciju). Kā zināms, nenoslēgtā populācijā dzimstības un populācijas pieauguma starpība ir viena ar starpību starp mirstību un imigrācijas ātrumu (Edmond-

son, 1972; Bosselman, 1979). L. Poļiščuks (Полищук, 1982) ar matemātiskā modeļa palīdzību parādīja, ka negatīva mirstība var "rasties" arī tad, ja primārie dati ir korekti un populācija ir noslēgta. Pēc augstāk minētā autora domām negatīva mirstības rašanās ir saistīta ar laika intervāla ilgumu starp planktona paraugu ievākšanas momentiem. Kā optimālu planktona paraugu ievākšanas biežumu autors rekomendē laika intervālu, kurā notiek pētāmās populācijas vēzišu olu attīstība. Šīs rekomendācijas es ievēroju ievācot planktona paraugus Možaiskas ūdenskrātuvē. Kā redzam (6. un 7. att.), negatīva mirstība netika konstatēta.

Pievērsīšos L. kindti populācijas dinamisko parametru analīzei. Kā redzam (6., 7. att.), abiem pētījumu veikšanas gadiem ir raksturīgi divi populācijas blīvuma līknes pacēlumi un viens kritums augusta mēnesī. Interesants šajā gadījumā ir tas, ka populācijas blīvuma samazināšanās 1986. gada augustā notika uz visai zemas relatīvās dzimstības fona ($0,08 \text{ dien.}^{-1}$). Turpretī iepriekšējā gada augustā relatīvā dzimstība bija diezgan augsta ($0,22 \text{ dien.}^{-1}$).

Relatīvās dzimstības noteikšanas formulu var uzrakstīt sekojošā veidā (Сарапова, 1987): $b = 1/D \cdot \ln(1+F \cdot A)$. Kā redzam, dzimstība ir saistīta ar olu attīstības ilgumu (D), auglību (F), un pieaugušo īpatņu daļu populācijā (A). Katrs no šiem parametriem ir saistīts ar kādu ārējās vides faktoru. Olu attīstības ilgumu nosaka galvenokārt temperatūra, auglību - pieejamās barības daudzums, pieaugušo īpatņu daļu - plēsēju ietekme.

Analizējot Leptodora kindti populācijas dinamiku es pacentos noteikt galveno (vadošo) faktoru, kas visvairāk ietekmē šo vēzišu populāciju katrā konkrētā laika sprīdī. Tā piemēram, 1985. gada augustā gan populācijas relatīvā dzimstība, gan relatīvā mirstība ir liela ($\approx 0,20 \text{ dien.}^{-1}$). Šie parametri, dotajā laika posmā svārstās diezgan sinhroni (korelācijas koeficients $+0,83$). Sakarā ar to, ka temperatūra un trofiskie apstākļi ($D. galeata$ populācijas blīvums (skat. nodaļas 3.2.1. un 4.2.) šajā periodā bija labvēlīgi, nesaderību starp augsto dzimstību un zemo populācijas blīvumu var izskaidrot tikai ar plēsēju ietekmi uz leptodoru populāciju. Visticamāk, ka tie bija planktonfāgu zivju mazuļi, kas apmēram šajā laikā "devās" Možaiskas ūdenskrātuves pelagiālē (ihtiologa A. Seničeva mutisks ziņojums).

1986. gada augustā L. kindti populācijas dinamikas aina atšķirās no iepriekšējā gadā konstatētās. Populācijas blīvuma samazināšanās notika sinhroni ar relatīvās dzimstības samazināšanos, bet dzimstība un mirstība bija diezgan vāji apgriezti proporcionāli saistītas (korelācijas koeficients $-0,40$). Šāda aina ir raksturīga tādām populācijām, kuru lielumu regulē galvenokārt trofiskais faktors (Гилляров, 1984). Augstāk teikto apstiprinātas, ka jūlijā tika konstatēta L. kindti galvenā barības objekta Možaiskas ūdenskrātuvē - *Daphnia galeata* (skat. nodaļu 3.2.1.) populācijas blīvuma samazināšanās (M. Saharovas dati). Ja pieņem, ka leptodoru auglības, un, tātad arī relatīvās dzimstības samazināšanās notika ar zināmu aizkavēšanos, mēs iegūstam "plēsējs-upuris" koakcijas "klasisku" ainu (Lotka, 1925; Volterra, 1926).

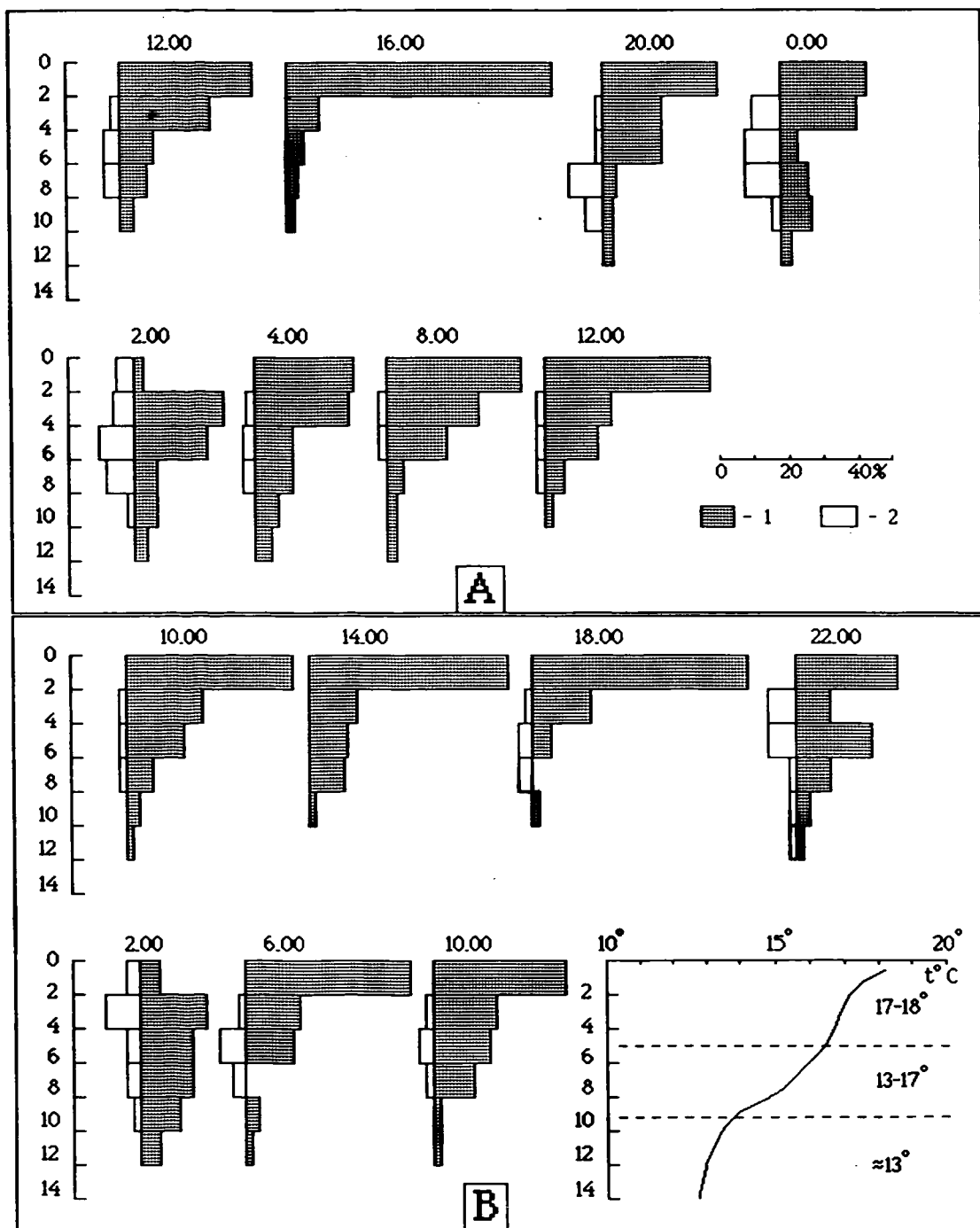
1.2.3. L.kindti diennakts vertikālās migrācijas.

Pirmos zooplanktona diennakts vertikālo migrāciju pētījumus veica A. Veismans (Weismann, 1874), pētot Bodensee ezera planktonu. Viņš konstatēja, ka Leptodora hyalina nav sastopama ūdens virsējā slānī spilgtā saules gaismā. Gribu paskaidrot, ka Leptodora hyalina ir vecais Leptodora kindti nosaukums. Jauno nosaukumu šim vēzītim deva V. Liljeborgs (Lilljeborg, 1861) (skat. nodaļu 1.2.1.). Vēlāk planktona organismu vertikālās migrācijas novēroja un analizēja arī daudzi citi autori, pētot dažādus planktona vēzveidīgos (France, 1894; Blanc, 1898).

Planktona diennakts vertikālās migrācijas joprojām interesē daudzus pētniekus un šie pētījumi joprojām vēl ir aktuāli. Zināt atsevišķu planktona populāciju vertikālo izvietojumu un šī izvietojuma izmaiņas diennakts laikā ir absolūti nepieciešams, lai labāk izprastu šo populāciju lomu ūdenstilpes ekosistēmas trofiskajā tīklā. Tikai precīza informācija par visu planktona populāciju telpisko izvietojumu dod iespēju noteikt reālu hidrobiontu savstarpējo attiecību ainu.

Možaiskas ūdenskrātuvē man izdevās novērot Leptodora kindti populācijas diennakts vertikālās migrācijas. Jūlija sākumā vēzišu maksimums ūdens virsējā slānī (0-2 m) tika novērots pulksten 16:00 (8. att.). Gribu pasvītrot, ka šajā gadījumā iet runa par juvenīliem vēzišiem (ķermeņa garums 2-5 mm). Šo vēzišu migrācijas notika ūdens slānī no virspuses līdz 4 m dziļumam. Turpretī pieauguši (dzimumnobrieduši) L.kindti īpatņi lielāko diennakts daļu uzturās 6-10 m dziļumā un uzpeld ūdens virsējā slānī tikai tumšākajās diennakts stundās. Jūlijā tas atbilst pulksten diviem nakti. Tādejādi juvenīliem un dzimumnobriedušiem L.kindti īpatņiem tika konstatēts pretējs migrāciju ritms un atšķirīga migrāciju amplitūda - lielāka pieaugušiem īpatņiem un mazāka juvenīliem.

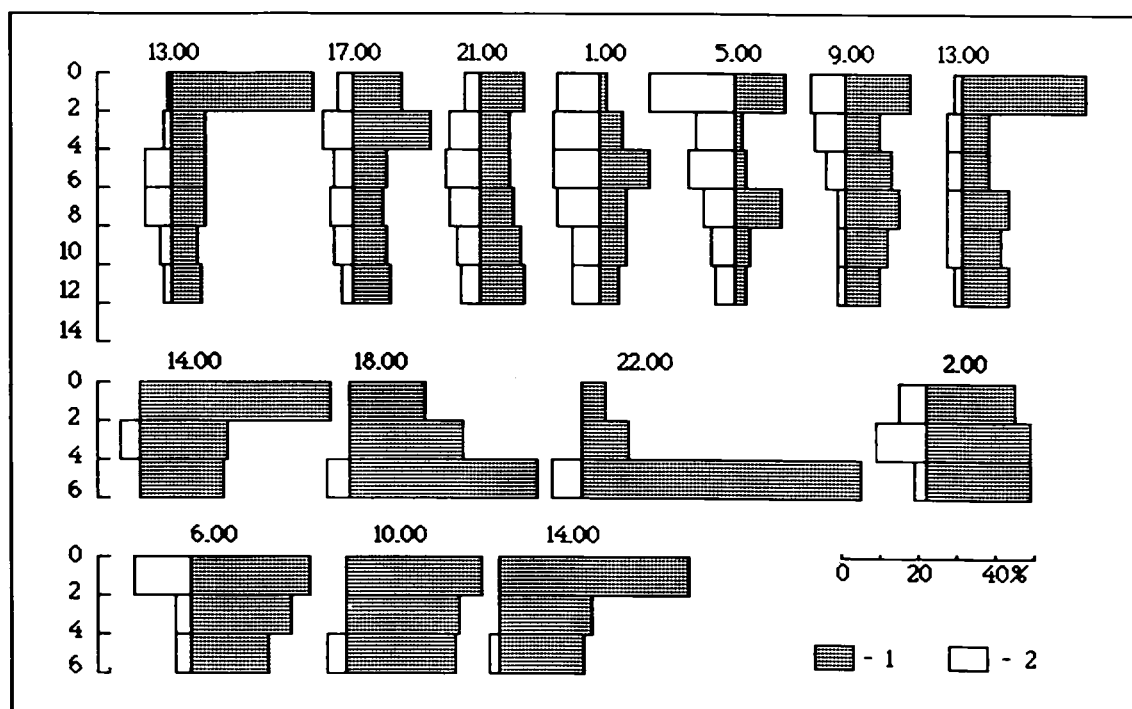
L.kindti diennakts vertikālo migrāciju pētījumu veikšanas laikā 1985. gada jūlijā apmēram 75% no populācijas īpatņu skaita bija juvenīlie īpatņi (4. att.). Dažos planktona paraugos dzimumnobriedušo leptodoru skaits bija tik niecīgs, ka tas netika atspoguļots grafiski (8. att.).



8.att. Leptodora kindti diennakts vertikālās migrācijas Možaiskas ūdenskrātuvē 1985.gada jūlijā. A- 4.-5.jūlija dati, B- 17.-18. jūlija dati. 1- juvenīlie īpatņi, 2- dzimumnobriedušie īpatņi procentos no to kopējā skaita visā ūdens stabā (0-14 m).

L. kindti diennakts vertikālās migrācijas 1986. gadā pētīju vienlaicīgi divās Možaiskas ūdenskrātuves vietās. Pirmā stacija bija ūdenskrātuves dziļākajā vietā (dziļums 14 m). Otrā stacija atradās netālu no krasta (dziļums 6 m). Paraugu ievākšanu veicu ar 12 litru batometru.

Leptodoru skaits dienas paraugos, kas bija ievākti ar batometru praktiski neatšķirās no nakts paraugos konstatētā L. kindti skaita, kurus ievācu ar Džedi tīklu. Salīdzinot 1986. gada datus ar iepriekšējā gada novērojumiem konstatēju, ka šajā gadā leptodoru diennakts vertikālās migrācijas nebija tik spilgti izteiktas (9.att.).

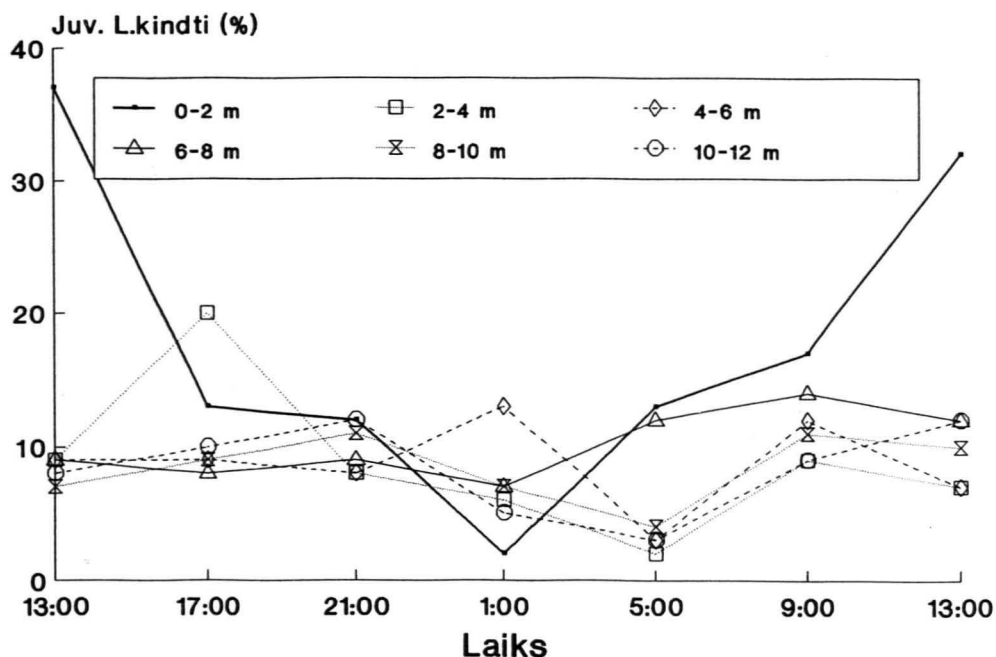


9.att. Leptodora kindti diennakts vertikālās migrācijas Možaiskas ūdenskrātuvē 1986.gada 14.-15.jūlijā. 1- juvenīlie īpatņi, 2- dzimumnobriedušie īpatņi procentos no to kopējā skaita visā ūdens stabā (0-14 m). Attēlā parādīti novērojumu rezultāti, kas veikti divās vietās ar atšķirīgu dziļumu.

Diennakts vidējais leptodoru telpiskais izvietojums pirmajā stacijā bija diezgan vienmērīgs ar nelielu maksimumu 6-8 m dziļumā. Pieaugušo leptodoru skaita maksimums ūdens virsējā slānī (0-2 m) tika novērots pulksten piecos no rīta. Diezgan vāji izteiktās (salīdzinot ar iepriekšējo gadu) leptodoru diennakts vertikālās migrācijas 1986. gadā, pēc manām domām ir saistītas ar to, ka neilgi pirms šo pētījumu veikšanas (5.-8. jūlijā) spēcīga vētra izjauca "klasisko" ūdens tilpes vasaras temperatūras stratifikācijas ainu. Tādejādi temperatūras un skābekļa režīms visā ūdens stabā (0-14 m) bija praktiski vienāds: temperatūra - 16°C, O₂ koncentrācija - 7-8 mg/l. Neskatoties, uz vasaras mēnešiem visai neparastiem abiotiskiem apstākļiem leptodoru populācija tomēr "saglabāja" iepriekšējā pētījumu veikšanas gadā konstatēto migrāciju ritmu (10. un 11. att.). Juvenilo leptodoru maksimums ūdens virsējā slānī (0-2 m) tika konstatēts pulksten 13:00, bet minimums - pulksten 1:00 (10. att.). Juvenilo leptodoru skaits dziļākos ūdens slāņos svārstījās nedaudz. Ūdens slānī no 2 līdz 4 metru dziļumam juvenilo leptodoru skaits svārstījās (dažādās diennakts stundās) no 5 līdz 20% no kopējā leptodoru skaita visā ūdens slānī. Dziļākos ūdens slāņos leptodoru skaits svārstījās vēl mazāk - no 7 līdz 13% no kopējā īpatņu skaita (10. att.). Pieaugušām leptodorām, tāpat kā iepriekšējā pētījumu gadā, tika konstatēts migrāciju ritms, kas bija pretējs juvenilo leptodoru migrācijām. Dzimumnobriedušo *L. kindti* maksimums ūdens virsējā slānī (0-2 m) tika konstatēts pulksten 5:00 (11. att.). Abiem pētījumu veikšanas gadiem bija raksturīgs tas, ka leptodoras nebija sastopamas lielā dziļumā tuvu ūdenstilpes dibenam (12-14 m).

Pievērsīsimies literatūras datiem. Tā piemēram, E. Morduhai-Boltovskaja (Мордухай-Болтовская, 1956), pētot Ribinskas ūdenskrātuves zooplanktonu, konstatēja, ka dzimumnobriedušas leptodoras uzpeld ūdens virspusē tikai naktī. Dienā šie vēziši uzturās dziļākos ūdens slāņos. Turpretī juvenīlie leptodoru īpatņi dienā uzturās ūdens virspusē, bet dziļumā migrē tikai naktī. Pretēju *L. kindti* diennakts vertikālo migrāciju ritmu konstatē arī citi autori (Costa, Cummins, 1969; Кузичкин, 1974). Pēc A. Kuzičkina (Кузичкин, 1974) domām pretējam diennakts vertikālo migrāciju ritmam ir zināma bioloģiska jēga. Proti, šādas leptodoru migrā-

cijas samazina šo vēzišu lokālo iekšsugas konkurenci un iespējamo kanibālismu, kuru konstatēja E. Morduhai-Boltovskaja (Мордухай-Болтовская, 1956).

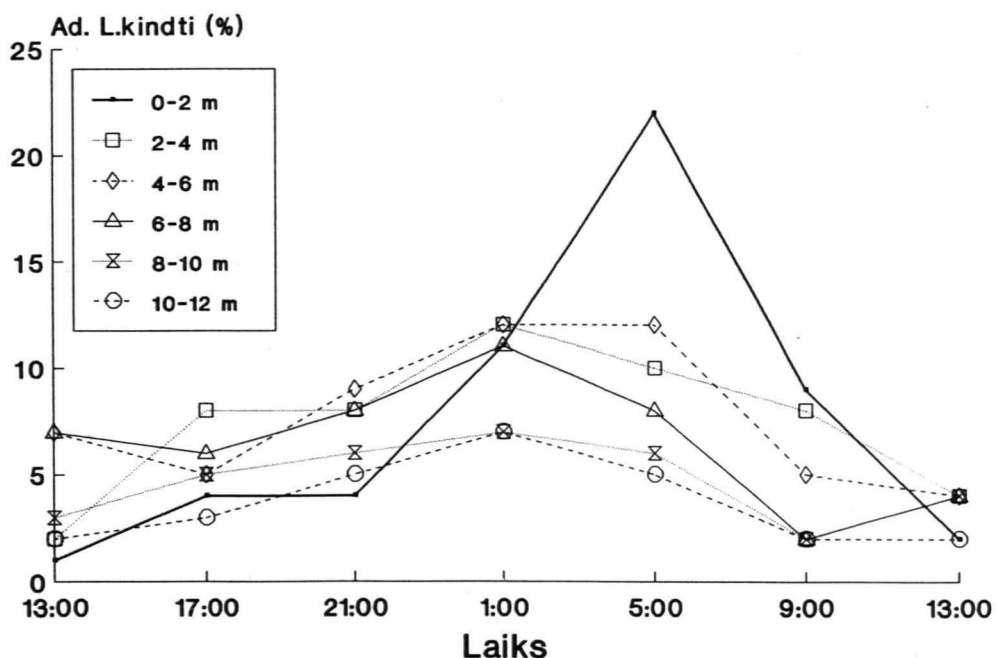


10.att. Juvenilo L. kindti īpatņu diennakts vertikālās migrācijas Možaiskas ūdenskrātuvē 1986.gada 14.-15. jūlijā.

Zooplanktona diennakts vertikālās migrācijas var izraisīt daudzi ārējās vides faktori. Visizplatītākais (universāls) planktona migrāciju izskaidrojums ir fototropisms - apgaismojuma izmaiņu izraisītā organismu pārvietošanās (Бехов, 1975; Hutchinson, 1967). Pēc citu autoru domām ne mazāk svarīgs faktors ir ūdens temperatūra (Гиляров, 1965; Schindler, Nowen, 1971). Tīrā ūdenī diennakts vertikālās migrācijas ne tikai neprasa papildus enerģijas patēriņu, bet ir pat enerģētiski izdevīgas. Enerģētiskais izdevīgums, pēc J. Mak-Larena (McLaren, 1963) domām, ir galvenais, kas sekmēja dažādu hidrobiontu adaptāciju diennakts vertikālām migrācijām. Enerģētiski izdevīgi ir baroties siltā ūdenī tuvu virspusei un pēc tam migrēt dziļākos ūdens slāņos, kur

temperatūra ir zemāka un vielmaiņa norit lēnāk.

Veselā darbu virknē atrodam norādi uz to, ka bieži vien zooplanktona organismu diennakts vertikālās migrācijas ir saistītas ar šo organismu barības meklējumiem (Gliwicz, 1968; Granberg, 1970; u. c.).



11.att. Dzimumnobriedušo L. kindti īpatņu diennakts vertikālās migrācijas Možaiskas ūdenskrātuvē 1986.gada 14.-15.jūlijā.

Plašu literatūras pārskatu par planktona organismu diennakts vertikālām migrācijām atrodam I.Kiseļova grāmatā "Планктон морей и континентальных водоемов". IZanalizējot veselu virkni citu autoru darbu I.Kiseļovs secina, ka universāls vertikālo migrāciju izskaidrojums neeksistē. Autors konstatē, ka vertikālo migrāciju mehānismi ir apbrīnojami daudzveidīgi un var būt atšķirīgi ne tikai dažādu sugu pārstāvjiem, bet arī stipri variē vienas sugas robežās, atkarībā no gadalaika, organisma attīstī-

bas stadijas u.c.. Pat vienas un tās pašas sugas īpatņiem, kas apdzīvo vienu un to pašu ūdenstilpni, bet pieder dažādām ģenerācijām ir konstatēts atšķirīgs diennakts vertikālo migrāciju ritms.

Minēšu tikai vienu piemēru, kas labi ilustrē augstāk teikto. E. Bitjukovs (Битюков, 1961), pētot Novosibirskas ūdenskrātuves zooplanktona vertikālās migrācijas konstatēja, ka *Daphnia longispina* un *Leptodora* kindti neveic diennakts vertikālās migrācijas un pastāvīgi ir satopamas tikai noteiktā dziļumā (2-4 m). Turpretī citi, sīkāki planktona organismi (*Acanthocyclops lonquoides*, *Mesocyclops leuckarti*, u.c.) veic spilgti izteiktas diennakts vertikālās migrācijas. Atšķirībā no E. Bitjukova citi autori (Мордухай-Болтовская, 1956; Кузичкин, 1974) uzskata, ka diennakts vertikālās migrācijas visspilgtāk izpaužas izmēros lielākajiem zooplanktona organismiem, un kā tipiskāko piemēru min *Leptodora* kindti un *Bythotrephes longimanus*.

Ir zināms, ka zooplanktona organismu diennakts vertikālās migrācijas var izraisīt to izvairīšanās no nelabvēlīgiem abiotiskajiem faktoriem, no kuriem pirmajā vietā varētu būt skābekļa deficīts (Barthelmes, 1960). Interesantus datus, par *L. kindti* diennakts vertikālām migrācijām atrodam R. Kostas un K. Kaminsa darbā (Costa, Cummins, 1969). Analizējot triju faktoru (temperatūra, gaisma, O_2 koncentrācija) ietekmi uz leptodoru vertikālām migrācijām, autori konstatēja, ka svarīgākais faktors ir gaisma.

Vēlreiz gribu atgriezties pie personiskiem datiem par leptodoru diennakts vertikālām migrācijām. Pētījumu veikšanas laikā es ne tikai mēriju ūdens temperatūru, bet arī noteicu O_2 koncentrāciju dažādā dziļumā. Skābekļa koncentrācija ūdens virsējā slānī (0-2 m) 1986. gada jūlijā dažādās diennakts stundās svārstījās no 8,6 līdz 10,8 mg/l. Augstākā O_2 koncentrācija tika konstatēta 3:00. Pieaugot dziļumam skābekļa koncentrācija samazinājās. Vīszemāko O_2 koncentrācijas vērtību konstatēju 14 m dziļumā, tā svārstījās no 1,9 līdz 2,8 mg/l. Analizējot dažādu abiotisko faktoru ietekmi uz *L. kindti* vertikālām migrācijām, es nonācu pie secinājuma, ka vadošā loma acīmredzot ir gaismai.

Vienlaicīgu leptodoru skaita pīaugumu visos horizontos rīta stundās, kuru Ribinskas ūdenskrātuvē novēroja E. Morduhai- Bol-

tovskaļa (Мордухай-Болтовская, 1956), saistīdama to ar parādību "bēgšana no krasta" (Боруцкий, 1949) es nenovēroju. Es novēroju leptodoru skaita pieaugumu nakts paraugos (sevišķi pieaugušo īpatņu daļas paaugstināšanos), salīdzinot tos ar dienas paraugiem. Pēc manām domām tas ir saistīts ar to, ka pieaugušie leptodoru īpatņi dienas laikā spēj aktīvi izvairīties no tādiem zvejas rīkiem kā Džedi planktona tīkls. Uz to norāda arī citi autori (Karabin, 1971; Кузичкин, 1975).

2. Leptodora kindti lineārā augšana un populācijas produktivitāte.

2.1. Materiāli un metodika.

Sakarā ar to, ka neprecizitātes dzīvnieku augšanas ātruma noteikšanā ir viens no galvenajiem kļūdu avotiem dažādu dzīvnieku populāciju produktivitātes pētījumos, īpašu uzmanību es pievērsu L. kindti augšanas eksperimentu metodikai. Vispiemērotākā, man šķita, L. Poļiščuka (Полищук, 1986) metodika, kuru autors izmantoja Diaphanasoma brachiurum un Bosmina coregoni lineārās augšanas procesu izpētē.

No ūdenskrātuves ņemtus vēzišus islaicīgi paralizēju ar 0,5% uretāna šķīdumu un mēriju ar binokulāra okulārā ievietotu mikronu tīkla palīdzību. Katrā eksperimentālā konteinerā (tilpums 5,3 l) ievietoju pa pieciem - sešiem vienāda izmēra vēzišiem. Tas apmēram atbilda L. kindti populācijas dabiskajam blīvumam. Vienlaicīgi eksponēju 5-6 konteinerus. Katrs no tiem saturēja vēzišus ar dažādiem sākuma izmēriem. Šāda konteineru grupa veidoja vienu eksperimenta sēriju. Eksperimentālos dzīvniekus atkal izmēriju pēc minimāla laika intervāla (no vienas līdz sešām diennaktīm, atkarībā no vēzišu sākuma izmēriem), kurā varēja droši konstatēt vēziša pieaugumu, apskatot to binokulārā. Attiecīga izmēra vēzišu grupas lineārās augšanas ātrumu noteicu kā pieauguma (starpība starp vēzišu vidējo ķermeņa garumu ekspozīcijas beigās un to sākuma izmēriem šajā konteinerī) un ekspozīcijas laika attiecību. Dažāda izmēra grupu pieaugumu diapazons aptvēra praktiski visu dabā sastopamo leptodoru garumu diapazonu. Kopā 1986. gada augustā - septembrī veicu deviņpadsmit eksperimentu sērijas. No tām deviņas sērijas bija metodiskas, vēltītas optimāla tilpuma konteineru un pareiza ūdens maiņas režīma noteikšanai.

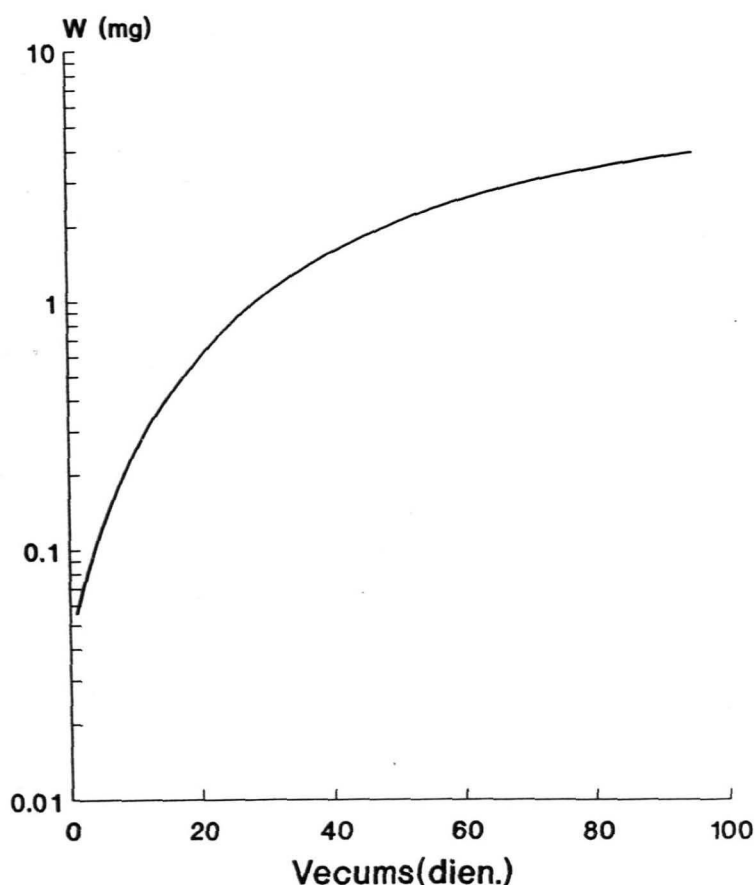
Vēzišu lineāro augšanu pētīju eksperimentos, kuros visi apstākļi (temperatūra, populācijas blīvums, barības pieejamība, u.c.) bija maksimāli tuvināti dabā sastopamajiem. Pamatojoties uz metodisko eksperimentu sēriju rezultātiem par optimāliem tika pieņemti konteineri ar tilpumu 5,3 l. Ūdens nomainīšanu veicu vienreiz diennaktī.

Apstrādājot planktona paraugus L. kindti populāciju sadalīju

vairākās grupās, atkarībā no vēzišu lineārajiem izmēriem. Katras šādas grupas somatisko produkciju noteicu pēc L. Poļiščuķa un J. Romanovska (Полищук, Романовский, 1980) formulas:

$$P_i = K_i \cdot \frac{N_t - N_0}{r_n}, \quad (2.1)$$

kurā P_i - i-tās vēzišu grupas produkcija, N_0 un N_t - i-tās grupas īpatņu skaits populācijā secīgos laika momentos, K_i - attiecīgas vēzišu grupas masas pieaugšanas ātrums, r_n - dotās grupas īpatņu skaita izmaiņu relatīvais (momentānais) ātrums.



12.att. Leptodora kindti masas augšanas līkne. Uz vertikālās ass attēlota leptodoru masas (w) logaritmiskā skala.

L.kindti īpatņu masas pieaugšanas ātrumu (K_i) noteicu pēc

masas pieauguma līknes datiem (12.att.). Šo lielumu var noteikt, izmantojot sekojošu formulu:

$$K_i = \frac{W_{i+1} - W_i}{D_i}, \quad (2.2)$$

kurā W_i un W_{i+1} ir i -tās īpatņu grupas minimālā un maksimālā masa, D_i - i -tās grupas attīstības ilgums. Jāsaka, ka attiecīgās grupas īpatņu maksimālā masa ir vienlaicīgi nākošās (izmēru ziņā) grupas minimālā masa. Tādejādi, summējot visu populāciju veidojošo grupu produkciju vērtības, var iegūt populācijas kopējo produkciju dotajā laika intervālā.

Ģeneratīvo produkciju noteicu pēc sekojošas formulas:

$$P_{gen} = W_o \cdot \frac{\ln\left(1 + \frac{E_o}{N_o}\right)}{D} \cdot \frac{N_t - N_o}{r}; \quad (2.3)$$

kurā W_o - olas masa, E_o - olu skaits sākuma momentā, N_o un N_t - īpatņu skaits sākumā un beigās, D - olu attīstības ilgums, r - īpatņu skaita izmaiņas relatīvais ātrums (Полищук, 1986).

Manos pētījumos visi produkcijonālie parametri ir izteikti enerģijas vienībās (Dž un kDž). Sakarā ar to, ka sausās vielas masa leptodoras ķermenī ir nevis 10% no kopīgās (mitrās) masas, kā tas tiek pieņemts citiem zooplanktona organismiem, bet tikai 5% (Крючкова, 1985), leptodoras mitrās vielas enerģētiskā vērtība ir nevis 2,1 bet 1,1 Dž/mg. Planktona vēzišu ģeneratīvajos produktos sausās vielas daļa ir pieņemta par 40%, tāpēc viens mitrās masas miligrams atbilst 8,4 Dž (Маванова, 1985).

2.2. Rezultāti un to apspriešana.

2.2.1. L.kindti lineārās augšanas ātrums.

Jebkuras populācijas produkciju veido tās īpatņu individuālie pieaugumi, dzimumprodukti un citi organiskie veidojumi, kas varēja atdalīties no šo īpatņu ķermeņa noteiktā laika intervālā. Populācijas somatiskās produkcijas novērtēšanai ir jāiegūst īpatņu augšanas kvantitatīvie dati (Методы..., 1968).

Lai noteiktu īpatņu augšanas ātrumu, ir jāzina dotajai dzīvnieku grupai raksturīgais augšanas tips. Saskaņā ar vispār atzīto augšanas teoriju (Винберг, 1966, 1968, 1975; Заика, 1972) hidrobiontiem izšķir trīs augšanas tipus: eksponenciālo, parabolisko un S-veida augšanu. Copepoda un Cladocera sistemātisko grupu ietvaros eksponenciālo augšanas tipu var novērot vēzišu agrās attīstības stadijās, parabolisko - pieaugušiem airkājvēžiem, S-veidīgo zarūsaiņiem. Atšķirībā no Copepoda, Cladocera apakškārtas vēži turpina augt arī pēc dzimumbrieduma sasniegšanas. Atsevišķu stadiju skaits (periodi starp ārējo apvalku noņemšanas momentiem), kas atdala vēzīti no tā brīža, kad tas iziet no mātes marsupiuma līdz tā dzimumbriedumam (olu parādīšanās perējamā kamerā) var diezgan stipri variēt un lielā mērā ir atkarīgs no vēziša sistemātiskās piederības (Мануйлова, 1964; Буторина, 1974; Murugan, Sivaramakrishnan, 1976). Nelabvēlīgos apstākļos attīstība var ieilgt. Virkne autoru (McLaren, 1978; Coker, 1933 u.c.) atzīmē, ka jūras kopepodām (Pseudocalanus), saržokļaiņiem (Sagitta), saldūdens Cyclopoidea u.c. īpatņu izmēri dabiskos apstākļos ir dzīvesvietas vidējās temperatūras apgriezta funkcija. Protams, nav galīgi izslēgts arī tas, ka augstāk minēto dzīvnieku augšanas procesus ietekmē arī trofiskie apstākļi. Tomēr jāsaka, ka šī ietekme ir tik zema (Deevey, 1960), ka to var neņemt vērā. Turpretī D.Hollam eksperimentos (Hall, 1964) ar *Daphnia galeata mendotae* izdevās konstatēt to, ka pieaugušo dafniju izmēri ir tieši proporcionāli saistīti ar pieejamās barības daudzumu. J.Mak-Larens (McLaren, 1965) savā darbā, kas veltīts poikilotermo organismu attīstības galveno parametru izpētei, atkarībā no vides temperatūras un pieejamās barības daudzuma, atzīmē, ka dažādās dzīvnieku sistemātiskās grupās var novērot principiālas atšķirības temperatūras un tro-

fiskā faktoru ietekmē uz organismu augšanas procesiem.

No 1986. g. 4. augusta līdz šī gada 9. septembrim veicu 19 leptodoru augšanas eksperimentu sērijas. Īpašu uzmanību pievērsu darba metodikai - tam, lai visi eksperimentu norises apstākļi būtu maksimāli tuvināti dabiskiem apstākļiem. Tāpēc deviņas eksperimentu sērijas veltīju metodikas precizēšanai. Leptodora kindti ir diezgan "neērts" pētījumu objekts un daudzi autori norāda uz eksperimentālā darba grūtībām ar to (Мордухай-Болтовская, 1958; Ривьер, 1971; Кузичкин, 1977 u.c.). Īpašas grūtības pētīniekiem radīja optimāla izmēra konteineru izvēle eksperimentiem. Pēc maniem datiem (skat. zemāk) eksperimenti ar šiem vēzveidīgajiem jāveic traukos, kuru tilpums nav mazāks par pieciem litriem.

Vispirms bija jāpārbauda tas, kā eksperimentālo trauku tilpums ietekmē leptodoru augšanas ātrumu. Lai to izdarītu, es veicu vienu eksperimentu sēriju, kurā aptuveni vienāda izmēra vēzišus (garums ≈ 4 mm) ievietoju konteineros ar dažādu tilpumu un eksponēju divas diennaktis.

**3. Tabula Vienāda izmēra Leptodora kindti
augšana dažāda tilpuma traukos**

Trauka tilpums, litri	Vēzišu garums, mm	Augšanas ātrums, mm/diennaktī
5,3	4,72 \pm 0,22	0,14 \pm 0,05
2,2	4,70 \pm 0,14	0,11 \pm 0,02
0,8	4,75 \pm 0,16	0,08 \pm 0,03

Piezīme: Katrā no eksperimentāliem traukiem ievietoju pa piecām leptodorām. Ekspozīcija - 2 diennaktis. Ūdens maiņa vienreiz diennaktī.

Eksperimenta rezultāti, kurus redzam 3. tabulā rāda, ka vislielākais leptodoru augšanas ātrums 0,14 mm/diennaktī tika novērots traukos ar vislielāko tilpumu - 5,3 litri. Tālāk bija jānoskaidro to, kas tieši ietekmēja leptodoru augšanas ātrumu: trauku tilpums, vai tas, ka mazāka tilpuma traukos rodas nelabvēlīgāki trofiskie apstākļi, jo leptodoru skaits visos traukos bija vienāds. Sakarā ar to veicu trīs eksperimentu sērijas, kurās izmantoju tāda paša tilpuma traukus kā iepriekšējā experi-

mentā. Visas trīs sērijas startēja vienlaicīgi. Ekspozīcijas ilgums: divdesmit četras stundas. Pirmajā eksperimentu sērijā ūdens maiņu neveicu, otrajā mainīju ūdeni vienreiz ekspozīcijas laikā (pēc 12 stundām), trešajā sērijā ūdeni mainīju trīsreiz diennaktī (ik pēc 6 stundām).

4. Tabula Vienāda izmēra Leptodora kindti augšana dažāda tilpuma traukos ar atšķirīgu ūdensmaiņas režīmu tajos

Trauka tilpums, litri	Augšanas ātrums dažādos eksperimentos, mm/diennaktī		
	1. bez ūdens maiņas	2. ūdens maiņa pēc 12 st.	3. ūdens maiņa pēc 6 st.
5,3	0,25±0,06	0,24±0,04	0,25±0,06
2,2	0,16±0,04	0,24±0,04	0,25±0,04
0,8	0,15±0,06	0,10±0,06	0,25±0,05

Piezīme: Katrā no eksperimentāliem traukiem ievietoju pa piecām leptodorām. Ekspozīcija - 24 stundas. L.kindi vidējais ķermeņa garums eksperimentos 3,60±0,12 mm.

5. Tabula Vienāda izmēra Leptodora kindti augšana vienāda tilpuma traukos ar atšķirīgu īpatņu skaitu tajos

L.kindti skaits, eks/traukā	1. eksperimentu sērija		2. eksperimentu sērija	
	garums, mm	augš. ātr., mm/dienn.	garums, mm	augš. ātr., mm/dienn.
5	2,99±0,17	0,19±0,04	2,93±0,15	0,17±0,05
10	3,10±0,10	0,19±0,05	3,09±0,11	0,19±0,04

Piezīme: Konteineru tilpums 5,3 l. Ekspozīcija - 24 stundas.

Ceturtajā tabulā atspoguļotie rezultāti liecina par to, ka pietiekoši bieži mainot ūdeni eksperimentā var iegūt vienādus apstākļus dažāda tilpuma traukos. Tomēr jāpiebilst, ka bieža ūdens maiņa eksperimentā rada ne tikai tīri tehniska rakstura grūtības, bet arī traumē eksperimentālos dzīvniekus. Tas savukārt neizbēgami noved pie nepareiziem gala rezultātiem. Kā visoptimālāko es izvēlējos trauku ar tilpumu 5,3 l un ūdensmaiņas biežumu vienreiz diennaktī. Lai gūtu pārliecību par to, ka vēzišu blīvums eksperimentā 5 eks/traukā tiešām ir optimāls dotajam

konteineru tilpumam (5,3 litri) es veicu vēl divas eksperimentu sērijas ar dažādu leptodoru skaitu vienādos konteineros.

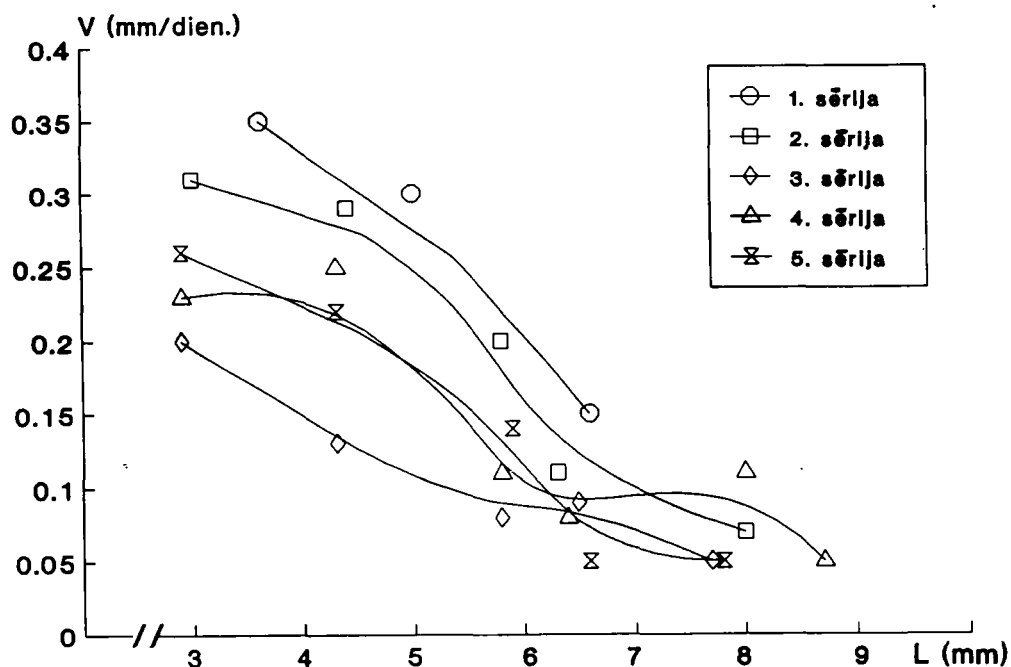
Divas eksperimentu sērijas (5. tabula) parādīja, ka pat divkārt palielinot leptodoru skaitu lielākajos konteineros, to augšanas ātrums neatšķirās no vēzišu augšanas konteineros ar blīvumu 5 eks/traukā. Sakarā ar to, par optimālāko bija pieņemts vēzišu blīvums 5 eks/traukā. Tas apmēram atbilda dabā konstatētajam *L. kindti* populācijas blīvumam.

Sakarā ar to, ka vēzveidīgo augšana lielā mērā ir atkarīga no temperatūras (Виленкин, Виленкина, 1973), eksperimentālos konteinerus eksponēju laboratorijā, temperatūrā, kas atbilda epilimniona vidējai temperatūrai eksperimentu veikšanas laikā (18-22°C). Literatūrā ir dati par to, ka *L. kindti* barošanās intensitāti ietekmē apgaismojums (Мордухай-Болтовская, 1960). Tāpēc savus laboratorijas eksperimentus ar leptodorām es veicu puscaurspīdīgos plastmasas konteineros, lai apgaismotības līmeni eksperimentos iespējami vairāk tuvinātu dabiskajam.

Veselā darbu virknē atrodam ziņas par to, ka galvenais faktors, kas ietekmē planktona vēzveidīgo augšanu ir barības kvalitāte un kvantitāte (Иванова, 1985; Гиляров, 1987; u.c.). Nekādus papildus barības objektus, izņemot tos, kuri atradās ūdenskrātuves ūdenī, eksperimentālos konteineros neievietoju. Ūdeni eksperimentiem ņēmu no ūdenskrātuves patstāvīgā vietā un filtrēju caur tīklu, kura acu diametrs bija 0,6 mm. Pēc maniem datiem *L. kindti* Možaiskas ūdenskrātuvē visbiežāk ir sastopamas 3-4 m dziļumā (skat. 1.nodaļu). Šajā horizontā leptodoras pārtiek galvenokārt no objektiem, kuru garums nepārsniedz 0,7-1,0 mm (skat. 3. nodaļu). Ļoti svarīgi bija izvairīties no barības objektu pielipšanas pie ūdens virsmas plēves, jo tas varētu nelabvēlīgi ietekmēt trofiskos apstākļus eksperimentā. Lai to novērstu konteinerus hermētiski noslēdzu ar speciāliem vāciņiem, kas neļāva veidoties gaisa burbuļiem zem tiem noslēgšanas brīdī. Ūdeni konteineros periodiski apmaisīju, lai izvairītos no barības objektu nogulsnešanās. Ūdens maiņu veicu vienreiz diennaktī.

Kā pārbaudes kritēriju, kas dotu iespēju salīdzināt trofiskos apstākļus eksperimentā ar trofiskajiem apstākļiem ūdenskrātuvē, es izvēlējos vēzišu auglību. Vēzišu auglības (olu skaits perējāmā kamerā) paaugstināšanās vai samazināšanās eksperimentā,

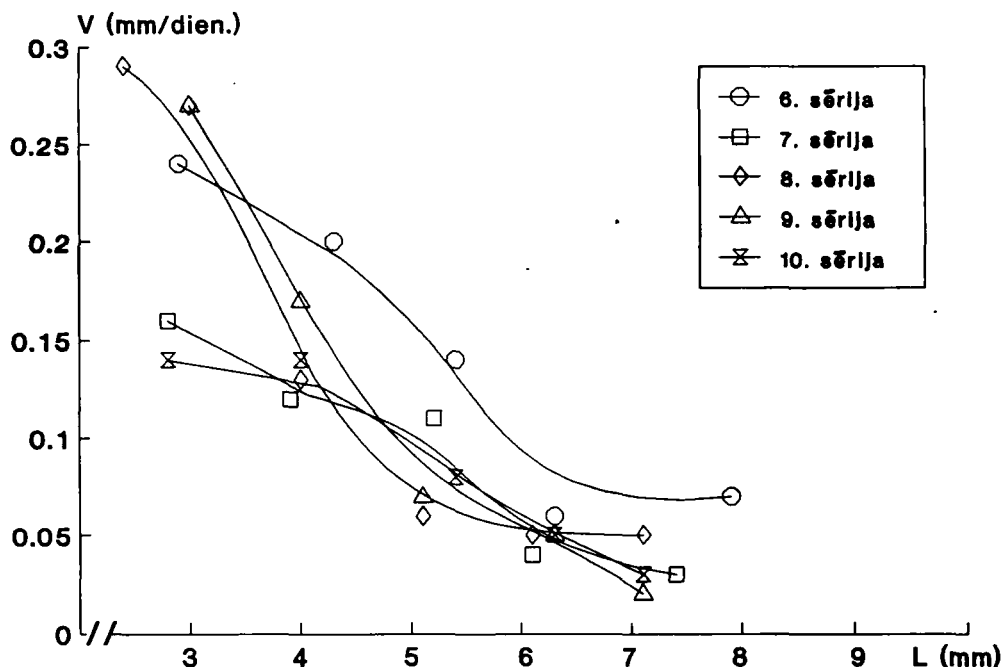
salīdzinot ar dabā konstatēto, liecinātu par to, ka eksperimentālo dzīvnieku eksistences apstākļi atšķiras no dabiskajiem. Mani novērojumi apliecināja to, ka izvēlētajā darba metodika ir pareiza, jo leptodoru auglība eksperimentos sakrita ar to vēzišu auglību, kuru varēja konstatēt dabā eksperimentu veikšanas laikā. Lai izpētītu L. kindti augšanas procesu iespējamo sezonālo dinamiku, es veicu desmit eksperimentu sērijas dažādā laikā.



13. att. Leptodora kindti augšanas ātruma (V) izmaiņas atkarībā no vēzišu lineārajiem izmēriem (L) piecās eksperimentu sērijās laika intervālā no 4. līdz 30. jūlijam.

Leptodoru augšanas ātrums eksperimentos mainījās atkarībā no eksperimentu veikšanas laika. Man izdevās konstatēt augšanas ātruma dinamiku veģetatīvās sezonas laikā (13. un 14. att.). Tā piemēram, jūlija sākumā (1. un 2. eksperimentu sērija) vēzišu augšanas ātrums bija jūtami augstāks par septembri konstatēto (10. eksperimentu sērija). Pētījumu veikšanas laikā (jūlijs-septembris) visumā bija vērojama vēzišu augšanas ātruma samazi-

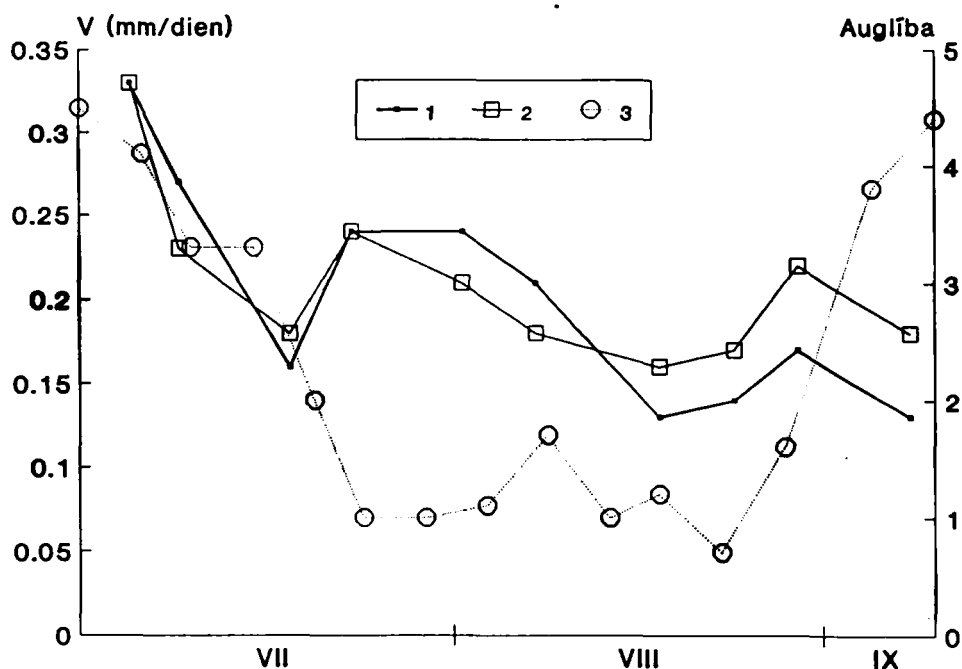
nāšanās tendence. Tomēr, neskatoties uz to, varēja novērot arī nelielas augšanas ātruma fluktuācijas: augšanas ātrums 5. eksperimentu sērijā bija lielāks nekā 3. un 4. sērijās, bet 9. augstāks par 7. un 8., un vienlaicīgi zemāks par sestajā eksperimentu sērijā konstatēto.



14. att. Leptodora kindti augšanas ātruma (V) izmaiņas atkarībā no vēzišu lineārajiem izmēriem (L) piecās eksperimentu sērijās laika intervālā no 6. augusta līdz 9. septembrim.

Katras (no desmit) eksperimentu sērijas beigās es zīmēju saliktu augšanas likni, kuru veidoja dažādām izmēra grupām piederošo vēzišu pieaugumi. Izmantojot šīs liknes es noteicu L.kindti juvenilo īpatņu (garums 2-5 mm) un fertilo īpatņu (5,5-10,0 mm) vidējo lineārās augšanas ātrumu eksperimenta veikšanas laikā. Es pamēģināju atrast korelāciju starp vidējo leptodoru lineārās augšanas ātrumu eksperimentos un leptodoru auglību ūdenskrātuvē attiecīgajos datos. No zinātniskās literatūras ir

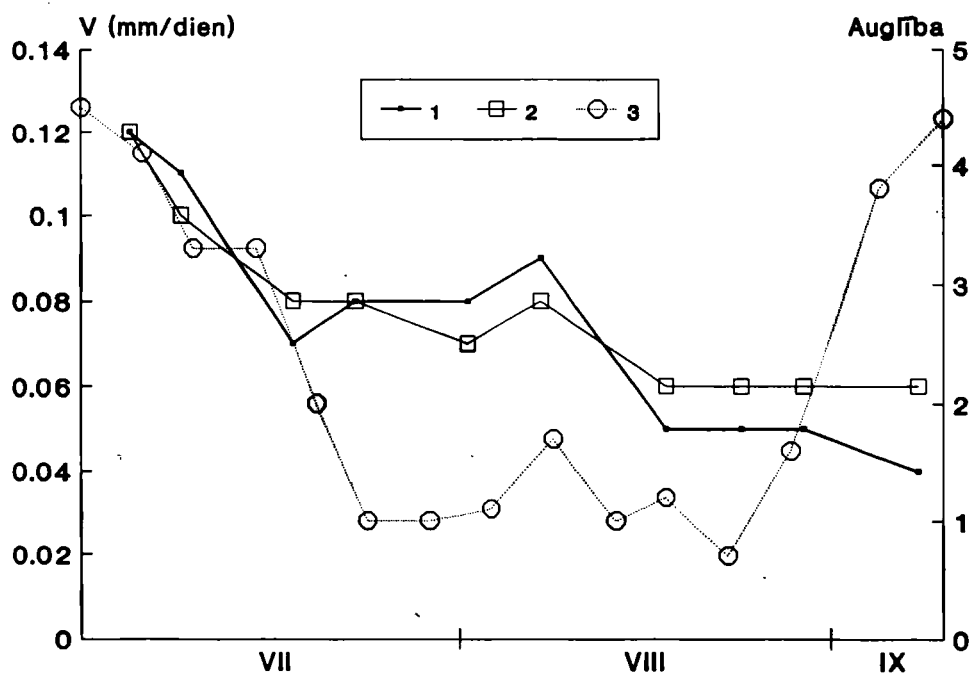
zināms, ka planktona organismu augšanas ātrums un auglība ir tieši proporcionāli saistīti ar trofiskajiem apstākļiem. Jo labāki ir ūdenstilpes trofiskie apstākļi, jo augstāku auglību un augšanas ātrumu uzrāda zooplanktona organismi (Гиляров, 1987).



15. att. Leptodora kindtii juvenilo īpatņu augšanas ātruma sezonālā dinamika eksperimentos (1), pārrēķināta uz 20°C temperatūru (2) un vēzišu auglība ūdensbaseinā dotajā laika posmā (3).

Augstāk teiktais nozīmē, ka zināmu priekšstatu par trofisko apstākļu izmaiņām ūdensbaseinā var gūt, izpētot hidrobiontu auglības dinamiku. Varētu būt, ka, eksperimentos konstatētā, leptodoru augšanas ātruma dinamika ir saistīta ar trofisko apstākļu izmaiņām ūdensbaseinā. Par to varētu pārliecināties, leptodoru augšanas ātrumu eksperimentos saistot ar šo vēzišu auglību ūdenskrātuvē attiecīgajos datumos. Jāsaka, ka L.kindtii juvenilo īpatņu vidējā augšanas ātruma un leptodoru auglības analīze norāda uz to, ka šie lielumi nav savstarpēji saistīti (15.att).

Šāda saistība varētu būt nomaskēta ar temperatūras ietekmi uz augšanas procesiem. Juvenilo leptodoru vidējos augšanas ātrumus es pārrēķināju uz 20°C temperatūru, izmantojot M. Ivanovas (Иванова, 1985) piedāvātos temperatūras koeficientus. Arī pēc šādas "atbrīvošanās" no iespējamās temperatūras ietekmes uz augšanas ātrumu, sakarību starp juvenilo leptodoru augšanas ātrumu un pieaugušo leptodoru auglību konstatēt neizdevās (15. att.).

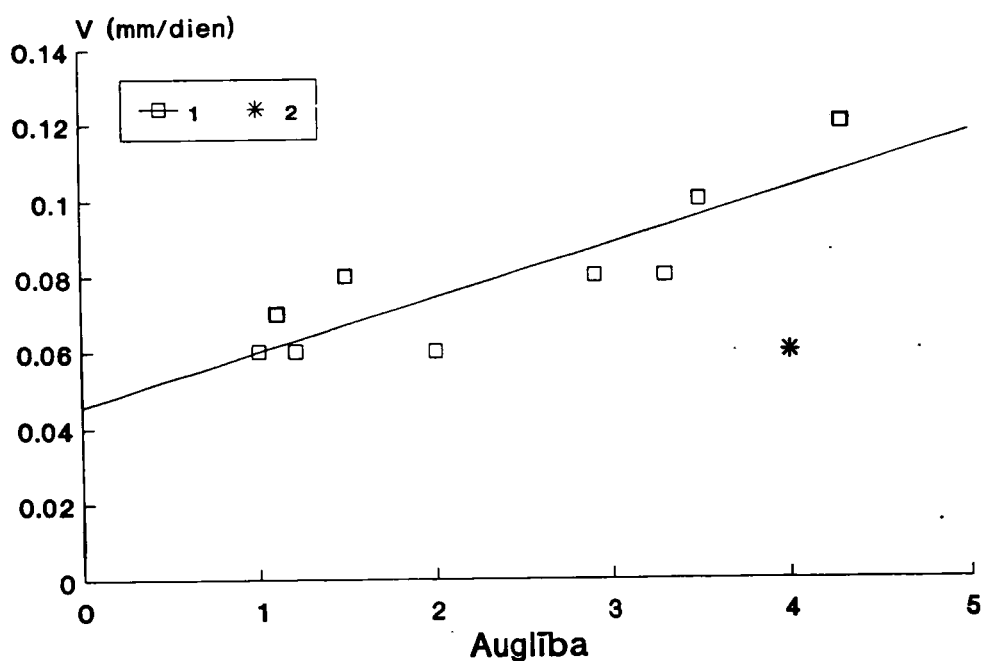


16. att. Leptodora kindti fertilo ipatņu augšanas ātruma sezonālā dinamika eksperimentos (1), pārrēķināta uz 20°C temperatūru (2) un vēzišu auglība ūdensbaseinā dotajā laika posmā (3).

Šādu situāciju, kad juvenilo ipatņu augšanas procesu dinamika nav saistīta ar pieaugušo ipatņu auglību un, tāpat, arī nav saistīta ar trofisko apstākļu izmaiņām ūdensbaseinā, varētu izskaidrot tādejādi, ka, acīmredzot, juvenilo un fertilo ipatņu barības spektri nesakrīt. Šo domu apstiprina mani L. kindti barošanās ipatnību izpēti eksperimenti, kas ir sīki izklāstīti dotā

darba trešajā nodaļā un attiecīgajās publikācijās (Шкyre, 1987a, 1987b). Pēc maniem datiem pieaugušas leptodoras pārtiek no dafniju juvenilām stadijām, bet juvenīlie vēziši no virpotājiem.

Salīdzinot pieaugušo leptodoru (ķermeņa garums 5,5-10,0 mm) vidējo lineārās augšanas ātruma dinamiku eksperimentos ar to auglības dinamiku ūdensbaseinā, var redzēt, ka abi šie lielumi mainās diezgan sinhroni (16. att.).



17. att. Korelācija starp fertilo *L. kindti* vidējo augšanas ātrumu eksperimentos un to auglību ūdensbaseinā. 1 - jūlija un augusta dati, 2 - septembra dati.

Pieaugušu leptodoru augšanas ātruma un auglības sezonālā dinamikas ir savstarpēji visai saistīti lielumi (korelācijas koeficients 0,60), izņemot vienu datumu ar diezgan augstu auglību, kas izkrīt no kopējas likumsakarības (17. att.). Ignorējot šo datumu, korelācijas koeficients pieaug līdz 0,86. Tas norāda uz visai lielu pozitīvu korelāciju starp pieaugušu leptodoru auglību un augšanas ātrumu. Neparasti augsto *L. kindti* populācijas

auglības līmeni septembrī varētu izskaidrot divejādi.

Pirmkārt, to varētu saistīt ar trofisko apstākļu uzlabošanās: septembrī tika novērotas *D. galeata* populācijas vecumstruktūras izmaiņas, kas izraisīja juvenilo īpatņu daļas pieaugumu, bet, kā jau augstāk biju minējis, tieši šī grupa ir galvenais pieaugušo leptodoru barības objekts. Gribu piebilst, ka planktona vēžveidīgo lineārās augšanas ātrums acīmredzot ir "inertāks" par populācijas īpatņu auglību un nemainās tik strauji, izmainoties trofiskajiem apstākļiem. Līdzīgas tendences planktona organismu augšanas ātruma sezonālajā dinamikā atzīmē arī citi autori (Иванова, 1985; Полищук, 1986).

Otrkārt, septembrī es novēroju paaugstinātu mirstību leptodoru vecuma grupā, kuru veidoja īpatņi ar ķermeņa garumu mazāku par 7 mm (skat. nākošo nodaļu). Kā zināms lielāka izmēra vēzišu perējamās kamerās olu skaits arī ir lielāks (Иванова, 1985; Гиляров, 1987; Hercig, Auer, 1990) un tāpēc augstāk minētās *L. kindti* populācijas vecumstruktūras izmaiņas varēja ietekmēt arī populācijas vidējo auglību.

2.2.2. L.kindti augšanas procesu īpatnības un poulācijas produktivitātes rādītāju analīze.

Mūsdienu priekšstatu pirmsākumi par terminu "produkcija" atrodami jau klasiskajos P.Boisen-Jensena (Boysen-Jensen, 1919) un A.Tinemana (Thienemann, 1931) darbos. Šo priekšstatu veidošanās vēsture ir sīki izklāstīta G.Vinberga darbā (Винберг, 1979). Šajā darbā autors atzīmē, ka vispārātzītākā pašlaik ir tā hidrobiontu produkcijas definīcija, kuru savā laikā ir devis A.Tinemans un tālāk to attīstījis krievu zinātnieks J.Boruckis. Saskaņā ar šo definīciju termins "produkcija" attiecas uz populācijām un nozīmē poulāciju veidojošo īpatņu summāro pieaugumu noteiktā laika intervālā. Populāciju veidojošo īpatņu summāro pieaugumu sastāda gan izdzīvojušie, gan arī dotajā laika intervālā eliminētie īpatņi. Tas ietver sevī gan pieaugumu, kas radās pieaugot īpatņu ķermeņa masai, gan arī ģeneratīvo produktu pieaugumu, ekzūvijus un šķīdros metabolītus.

Augstāk minētie priekšstati tika atspoguļoti produkcijas noteikšanas rokasgrāmatās: "Методы определения продукции водных животных", 1968; "A manual for the assessment of secondary production in fresh waters", IBP Handbook, N 17, 1971. Šie darbi pašlaik jau uzskatāmi par klasiskiem. Pēc to nākšanas klajā parādījās ļoti daudz darbu, kas bija veltīti hidrobiontu produkcijas noteikšanas metodikai (Заика, 1972; Иванова, Умнов, 1979; Иванова, 1983; u.c.). Kā likums, visu šo darbu autori izmanto jau zināmās, visai daudzveidīgās, produkcijas noteikšanas metodes, un tikai cenšās tās klasificēt un sagrupēt dažās galvenajās populācijas produktivitātes aprēķinu shēmās.

1972. gadā V.Zaika (Заика, 1972) ieteica lietot terminu produkcija arī attiecībā uz atsevišķu īpatni. Nebūt ne visi pētnieki piekrita šādam "jaunievedumam". Tā piemēram, A.Алимова (Алимов, 1981) darbā atrodam iepriekš minētā autora uzskatu kritiku. A.Алимова darbā izskan doma par to, ka termins "produkcija" attiecināms tikai uz populāciju, bet attiecībā uz atsevišķiem īpatņiem ieteicams lietot terminu "augšanas ātrums". Manuprāt V.Zaikas terminoloģia ir pieņemamāka divu iemeslu dēļ. Pirmkārt, gribētos atzīmēt atšķirību starp produkciju un īpatņa masas pieauguma ātrumu. Īpatņa produkciju neveido tikai tā masas

pieaugums, bet arī atražošanai patērētā enerģija, ekzūviji un metabolisma procesos radušies produkti. Otrkārt, V. Zaikas pieeja labāk atspoguļo vienotu produktivitātes koncepcijas pieeju gan indivīda, gan populācijas, gan arī ekosistēmas līmenī.

Produkcijas definīcija pēc A. Tinemana (Thienemann, 1931) pieļauj zināmu šī termina neviennozīmību. No vienas puses par produkciju var pieņemt organisko vielu veidošanās ātrumu. No otras puses terminu "produkcija" var uztvert kā zināmu organisko vielu daudzumu, kas ir izveidojies kādā laika intervālā. Biomasas producēšanas momentāno ātrumu, jeb "produkcijas ātrumu" pēc M. Ivanovas un A. Umnova (Иванова, Умнов, 1979) nevajadzētu jaukt ar to produkciju, kas noteikta kādam laika intervālam (mēnesis, gads, u. t. t.). Populācijas producēšanas ātruma un biomasas attiecību ir pieņemts saukt par relatīvo producēšanas ātrumu jeb relatīvo produkciju (Зайка, 1972).

Kā jau minēju iepriekšējā nodaļā, populācijas produkcijas noteikšanai ir nepieciešams zināt dažādu izmēra grupu, kurās populāciju parasti sadala paraugu apstrādes laikā, īpatņu individuālos pieaugumus. Pēc katriem no desmit eksperimentu sēriju rezultātiem tika uzzīmētas empīriskas augšanas liknes. Šīs liknes var nosaukt par saliktām, jo tās ir saliktas no gabaliem, kas atbilst atsevišķu izmēra grupu vēzišu pieaugumiem.

Indivīdu masas augšanas liknes aproksimēšanai daudziem dzīvniekiem, to skaitā arī planktona vēžveidīgajiem, parasti izmanto vienādojumu, kuru pamatoja divi zinātnieki A. Putteris un L. Bertalanfi (Putter, 1920; Bertalanfi, 1938). Vispusīgu indivīdu masas pieauguma procesu matemātisko izteiksmju analīzi var atrast G. Vinberga darbos (Винберг, 1966, 1975). Visbiežāk lietotais masas asimptotiskās augšanas vienādojums izskatās sekojoši: $W_t = W_{\max} \cdot \{1 - \exp[-n \cdot k' \cdot (t - t_0)]\}^{1/n}$ (Алимов, Бульон, u. c., 1977). W_{\max} ir masas asimptota, k' - masas augšanas konstante, n - organisma skābekļa patēriņa koeficients. Lineārās augšanas vienādojums, kas izriet no Puttera-Bertalanfi vienādojuma varētu izskatīties sekojoši (Taylor, 1962):

$$L_x^{a1-a2} = L_{\max}^{a1-a2} - (L_{\max}^{a1-a2} - L_0^{a1-a2}) \cdot e^{-\alpha \cdot (a1-a2) \cdot x},$$

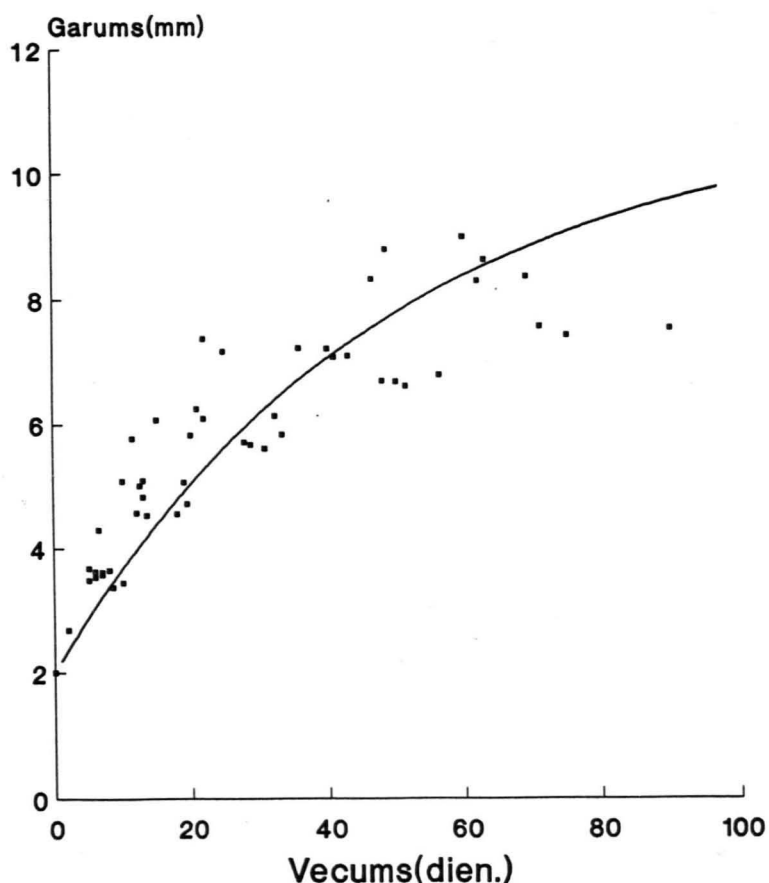
L_x - vecumu x sasniegušo īpatņu garums; L_{\max} - definitīvais (maksimālais) īpatņu garums; L_0 - īpatņu sākuma garums ($x=0$); α , $a1$, $a2$ - konstantes. Pēc daudzu autoru domām (Константинова, 1961;

Жданова, 1969; Жданова, Цееб, 1970; u. c.) Cladocera kārtas vēžveidīgo lineārās augšanas liknē iztrūkst lūzuma punkts. Tādējādi, augstāk minētais vienādojums vienkāršojas (Taylor, 1962):

$$L_x = L_{\max} - (L_{\max} - L_0) \cdot e^{-\alpha \cdot x} \quad (2.4.)$$

logaritmējot šo vienādojumu, iegūstam:

$$\ln(L_{\max} - L_x) = \ln(L_{\max} - L_0) - \alpha \cdot x$$

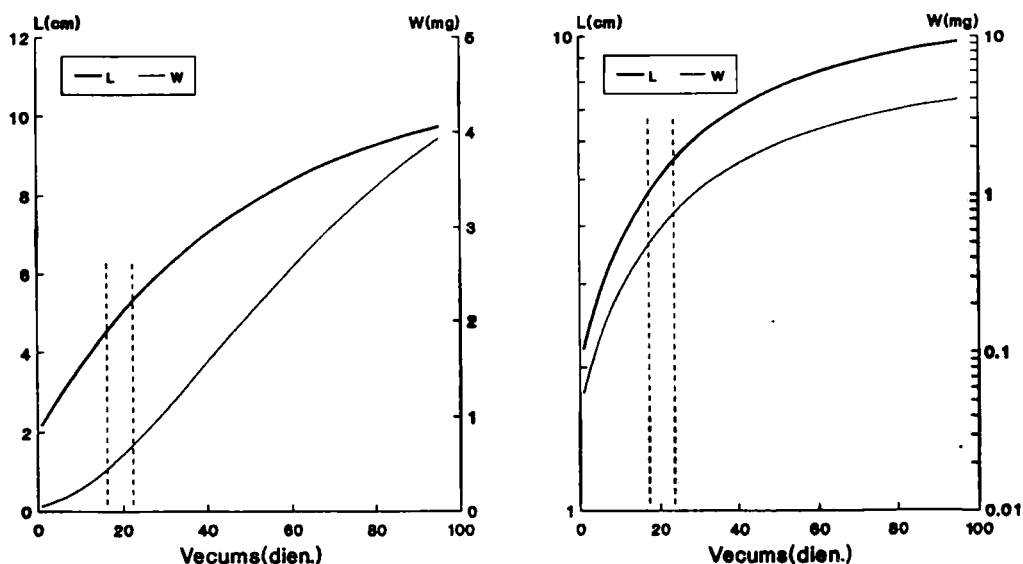


18. att. Leptodora kindti vēzišu lineārā augšana eksperimentos un matemātiski noteiktā līkne.

Augstāk minētais vienādojums tika izmantots L. kindti lineārās augšanas līknes aproksimēšanai. Gadījumā, kad pieņem, ka $L_0 = 0$ šo vienādojumu rekomendē M. Ivanova (Иванова, 1979) Cladocera vēžveidīgo augšanas procesu aprakstīšanai.

Eksperimentāli iegūto augšanas līkņu tuvais izvietojums

ļāva man ignorēt eksperimentos konstatēto leptodoru augšanas ātruma samazināšanās tendenci un aprakstīt visu empīrisko datu masīvu ar vienu (apkopotu) līkni (18.att.).



19. att. Leptodora kindti vēzišu lineārās un masas augšanas līknes uz parastām un logaritmiskām asīm. Ar raustītu līniju atzīmēts vecuma intervāls, kurā notiek vēzišu dzimumnobriessana.

Par maksimālo leptodoru ķermeņa garumu bija pieņemts $L_{\max} = 11$ mm. Dotais L_{\max} lielums ir nedaudz mazāks par vislielāko konstatēto L.kindti ķermeņa garumu ūdenskrātuvē (skat. 1.nodaļu). Te ir svarīgi atzīmēt, ka to vēzišu skaits, kuri bija garāki par izvēlēto L_{\max} bija visai niecīgs, ne vairāk par 0,8% no kopīgā populācijas iaptņu skaita. Par L_0 es pieņēmu vismazāko ūdensbaseinā konstatēto vēziša ķermeņa garumu: $L_0 = 2$ mm. Koeficientu ($-\infty$) noteicu kā $\ln(L_{\max} - L_x)$ un x lineārās regresijas koeficientu. Tādejādi izdevās iegūt vienādojumu, kas apmierinoši aprakstīja visu empīrisko punktu masīvu (skat. 18.att.). Tas

izskatās sekojoši:

$$L_x = 11 - 9 \cdot e^{-0,0206 \cdot x},$$

L_x - īpatņu garums (mm), x - īpatņu vecums (diennaktis), e - naturālā logaritma bāze.

Ir zināms, ka Cladocera apakškārtas vēžveidīgo ķermeņa garumu un masu saista pakāpes vienādojums $w = q \cdot l^b$ (Балушкина, Винберг, 1979). To zinot, nav grūti apvienot šo vienādojumu ar vienādojumu (2.4.) un atrast L kindti masas augšanas likni (19. att.).

Populācijas produktivitātes noteikšanas būtiska sastāvdaļa ir ģeneratīvās produkcijas noteikšana. Par ģeneratīvo produkciju sauc organisma visagrāko attīstības stadiju produkciju, to, kas atbilst tā augšanas sākumposmam un norit mātes organismā un uz tā barības vielu rēķina. Ar ģeneratīvo produkciju bieži vien saprot vairošanās produktu masas atražošanu (Зайка, 1972, 1983). Tomēr pēc L. Poļiščuka (Полищук, 1986) domām vairošanās produktu masa var kalpot tikai par visai aptuvenu (istenībā pazeminātu) reālās ģeneratīvās produkcijas rādītāju. L. Poļiščuks to izskaidro ar to, ka bojā gājušo embriju liktenis var būt dažāds: vienā gadījumā, bojā gājušie embriji tiek izstumti no mātes organisma, un to masa neietilpst mātes organisma masas pieaugumā; citā gadījumā, mātes organisms rezorbē bojā gājušos embrijus un to masa veido mātes organisma masas pieaugumu.

Pirmajā gadījumā, kad nedzīvie embriji tiek abortēti, to liktenis ne ar ko netšķiras no to individu likteņa, kas gāja bojā kādā citā attīstības stadijā. Tā tas ir piemēram Moina macrocopa (Crustacea; Cladocera) (Макрушин, Полищук, 1979). Šādā gadījumā ģeneratīvās produkcijas noteikšana pēc jau aprakstītas formulas 2.3. (nodaļa 2.1.) dod nenovirzītu ģeneratīvās produkcijas vērtējumu.

No otras puses, dažiem Cladocera kārtas vēžišiem ar slēgtu perējamo kameru, piemēram Podonevadne camptonyx un Evadne anonyh (Ривьер, 1974), ir novērota parādība, kad mātes organisms rezorbē (uzsūc) bojā gājušos embrijus. Šādā gadījumā ģeneratīvās produkcijas noteikšana pēc jau aprakstītām formulām novestu pie tā, ka bojā gājušo embriju masu skaitītu divreiz: vispirms kā embrionālās stadijas produkciju, un, pēc tam, kā tās stadijas produkciju, pie kuras pieder mātes īpatnis. L. Poļiščuks piedāvā

noteikt ģeneratīvo produkciju kā jaundzimušo īpatņu masu vai arī kā perējamā kamerā atlikto oliņu masu. Tādejādi noteiktā ģeneratīvā produkcija tiktu mākslīgi samazināta par lielumu, kas atbilstu bojā gājušo embriju masai, bet fertilo stadiju somatiskā produkcija pieaugtu par šo pašu lielumu un, summārā populācijas produkcija izrādītos nenovirzīta.

6. Tabula Leptodora kindti populācijas produktivitātes rādītāji 1985. gadā.

Datums	Skaitis, eks/m ³	Biomasa, mg/m ³	Produc. ātrums, dienn.	Somat. produkc., Dž/m ³	Ģenerat. produkc., Dž/m ³	Summārā produkc., Dž/m ³
19 VI	300	365	0,20	38,7	325,1	363,8
23 VI	270	290	0,27	33,4	235,2	268,6
27 VI	220	211	0,28	53,4	317,5	370,9
2 VII	430	277	0,30	50,5	119,3	169,8
5 VII	560	453	0,21	101,8	299,0	400,8
10 VII	640	759	0,20	65,7	265,4	331,1
13 VII	620	756	0,15	102,3	366,2	468,5
18 VII	590	482	0,18	60,7	159,6	220,3
22 VII	330	194	0,20	31,4	82,2	113,6
25 VII	290	295	0,21	40,5	265,4	305,9
29 VII	300	341	0,22	52,3	196,6	248,9
3 VIII	310	278	0,21	51,5	141,1	192,6
7 VIII	450	326	0,18	53,7	82,3	136,0
11 VIII	340	242	0,22	30,0	55,4	85,4
15 VIII	130	79	0,23	23,7	35,3	59,0
20 VIII	140	102	0,24	17,6	47,9	65,5
24 VIII	120	175	0,20	18,0	118,4	136,4
28 VIII	140	168	0,25	22,6	121,0	143,6
2 IX	130	100	0,37	27,7	81,5	109,2
6 IX	300	153	0,36	55,6	289,0	344,6
11 IX	360	489	0,30	50,8	315,0	365,8
15 IX	380	472	0,16	59,4	243,6	303,0
21 IX	210	340	0,14	33,0	146,2	179,2
26 IX	170	308	0,14	23,0	86,5	109,5
1 X	100	111	-	-	-	-

Piezīme: Tabulā attēloti: *L.kindti populācijas kopējais īpatņu skaits (visas vecuma grupas) un biomasa paraugu ievākšanas brīdī, kā arī populācijas somatiskā, ģeneratīvā, summārā (somatiskā plus ģeneratīvā) produkcija un producēšanas relatīvais ātrums laika intervālā starp paraugu ievākšanas brīžiem.*

Vairumam Cladocera kārtas vēzišu partenogēnētisko mātišu vienā metienā olu skaits pieaug, pieaugot vēzišu lineārajiem izmēriem. Izņēmums ir tikai Chydoridae dzimtas pārstāvji (neieskaitot Eurycercus ģinti), kuriem visos metienos ir tikai 1-2 olas (Иванова, 1983). Olu skaita paaugstināšanos metienā notiek līdz zināmam vecumam. Vēlāk olu skaits metienā sāk samazināties, un daudzi autori to saista ar organismu novecošanu (Nevaneetha-krishnan, Michael, 1971; Murugan, Sivaramakrishnan, 1977).

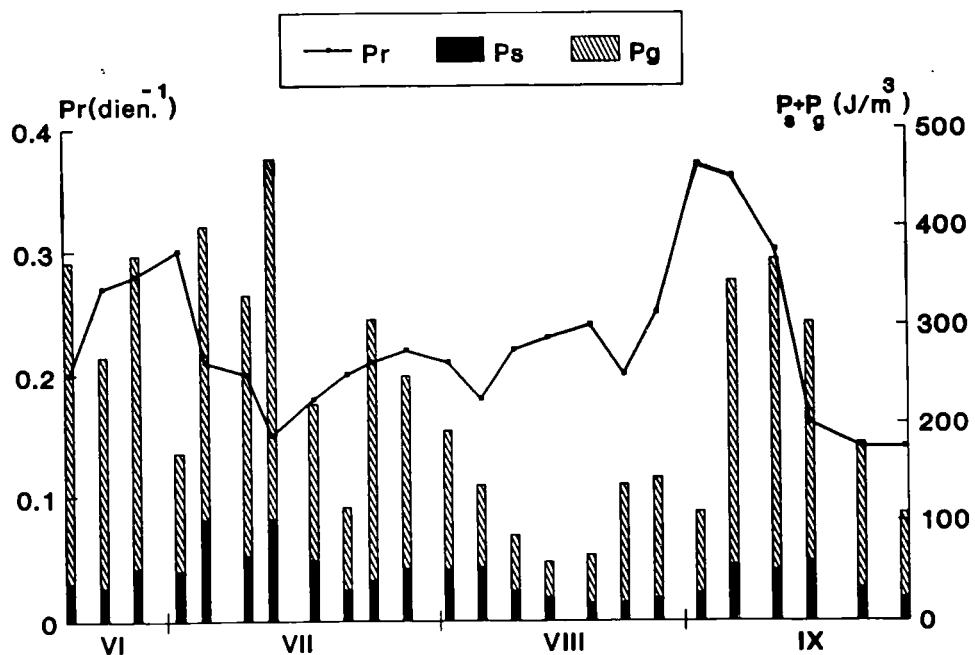
7. Tabula Leptodora kindti populācijas produktivitātes rādītāji 1986. gadā.

Datums	Skaitis, eks/m ³	Biomasa, mg/m ³	Produc. ātrums, dienn.	Somat. produkc., Dž/m ³	Ģenerat. produkc., Dž/m ³	Summārā produkc., Dž/m ³
6 VI	20	27	0,38	8,0	26,0	34,0
11 VI	90	111	0,23	4,2	33,6	37,8
15 VI	70	162	0,40	12,7	24,4	37,1
19 VI	180	91	0,48	80,2	59,6	139,8
26 VI	590	174	0,50	61,8	13,4	75,2
1 VII	230	169	0,30	48,6	81,5	130,1
6 VII	350	244	0,28	56,8	89,9	146,7
10 VII	500	525	0,21	119,4	276,4	395,8
15 VII	950	1476	0,14	109,9	340,2	450,1
20 VII	390	672	0,09	31,0	77,3	108,3
24 VII	110	182	0,23	18,9	31,9	50,8
29 VII	150	61	0,30	28,2	47,0	75,2
3 VIII	190	137	0,32	40,2	24,4	64,6
8 VIII	290	295	0,19	46,3	60,5	106,8
13 VIII	250	262	0,17	27,4	23,5	50,9
17 VIII	160	129	0,20	31,4	24,4	55,8
22 VIII	210	230	0,28	54,7	42,8	97,5
27 VIII	540	340	0,27	117,3	84,8	202,1
3 IX	460	537	0,23	91,1	248,6	339,7
8 IX	610	993	0,14	94,9	360,4	455,3
13 IX	490	654	0,09	45,5	93,2	138,7
20 IX	50	100	0,07	5,9	12,6	18,5
25 IX	20	49	-	-	-	-

Piezīme: Tabulā attēloti: L.kindti populācijas kopējais īpatņu skaits (visas vecuma grupas) un biomasa paraugu ievākšanas brīdī, kā arī populācijas somatiskā, ģeneratīvā, summārā (somatiskā plus ģeneratīvā) produkcija un producēšanas relatīvais ātrums laika intervālā starp paraugu ievākšanas brīžiem.

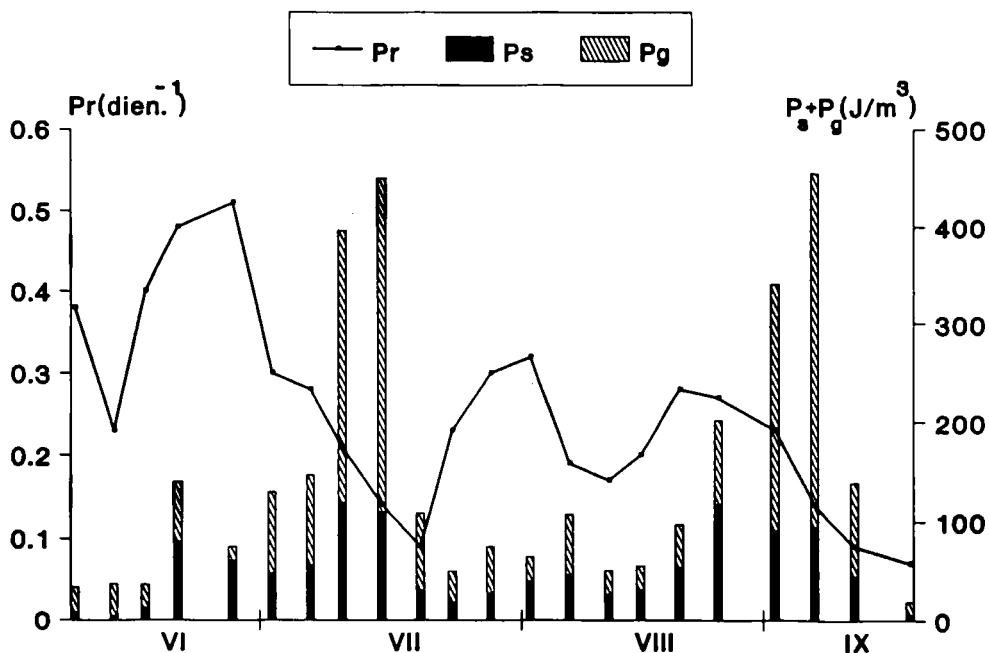
Reālos ūdensbaseina apstākļos, sakarā ar visai augsto mirstības līmeni, parasti netiek novēroti "pārāk veci" īpatņi un starp olu skaitu metienā un vēziša garumu novēro tiešu sakarību. Šis sakarības aproksimēšanai visbiežāk lieto sekojošu vienādojumu: $N_g = h \cdot L^m$, kurā N_g - olu skaits metienā, L - mātītes garums, h un m - konstantes.

Cladocera kārtas vēzišu auglību (olu skaits metienā) atkarībā no mātīšu lieluma pētīja J. Grīns (Green, 1954, 1956, 1966). Viņš pirmais izteica domu, ka augstāk minētā vienādojuma konstante $m=3$, gadījumā, kad vēzveidīgo populācija ir pārstāvēta tikai ar amiktiskiem īpatņiem. To apstiprina arī citu autoru pētījumi (Галковская, Сушня, 1978), kas norāda uz to, ka tad, kad populācijā parādās miktiskās mātītes, konstante m var samazināties līdz pat pilnīgai korelācijas izzušanai starp N_g un L .



20.att. Leptodora kindtii populācijas produktivitātes parametri 1985.gadā: Pr- produkcēšanas relatīvais ātrums (dienakts⁻¹), P_s- somatiskā produkcija (Dž/m³), P_g- ģeneratīvā produkcija (Dž/m³).

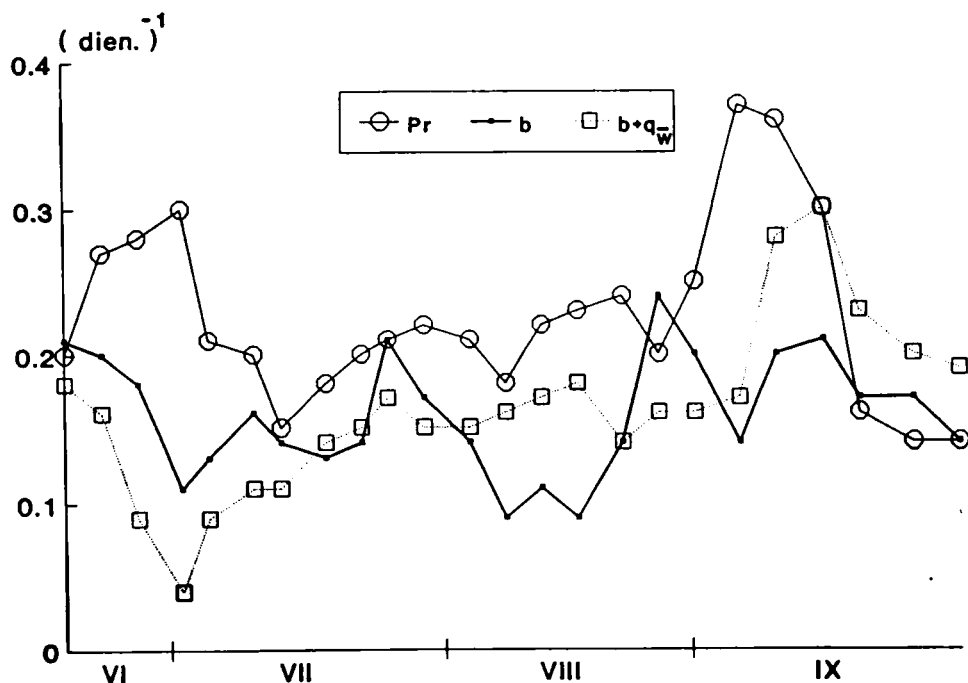
Izmantojot personiskos datus par L.kindti populāciju es noteicu korelāciju starp vēzišu garumu un to auglību. Abos pētījumu gados šie lielumi uzrādīja visai augstu pozitīvu korelāciju vasaras sākumā un vidū (korelācijas koeficients 0,90). Vasaras beigās, kā jau to arī varēja sagaidīt, korelācijas koeficients bija jūtami zemāks -0,51. Koeficients m jūlija sākumā, pēc maniem datiem, bija 2,45. Tas praktiski ļoti maz atšķiras no citu autoru datiem (Nevaneethakrishman, Michael, 1971; Murugan, Sivaramakrishnan, 1977, Green, 1954, 1956, 1966). Zinot vienādojumu, kas saista vēzišu garumu un to auglību, var diezgan precīzi prognozēt populācijas īpatņu skaita dinamiku, zinot šīs populācijas vecumstruktūru un tās izmaiņas.



21.att. Leptodora kindti populācijas produktivitātes parametri 1986.gadā: Pr- produkcēšanas relatīvais ātrums (dienakts⁻¹), P_s- somatiskā produkcija (Dž/m³), P_g- ģeneratīvā produkcija (Dž/m³).

Mani dati liecina, ka L.kindti populācijas ģeneratīvā pro-

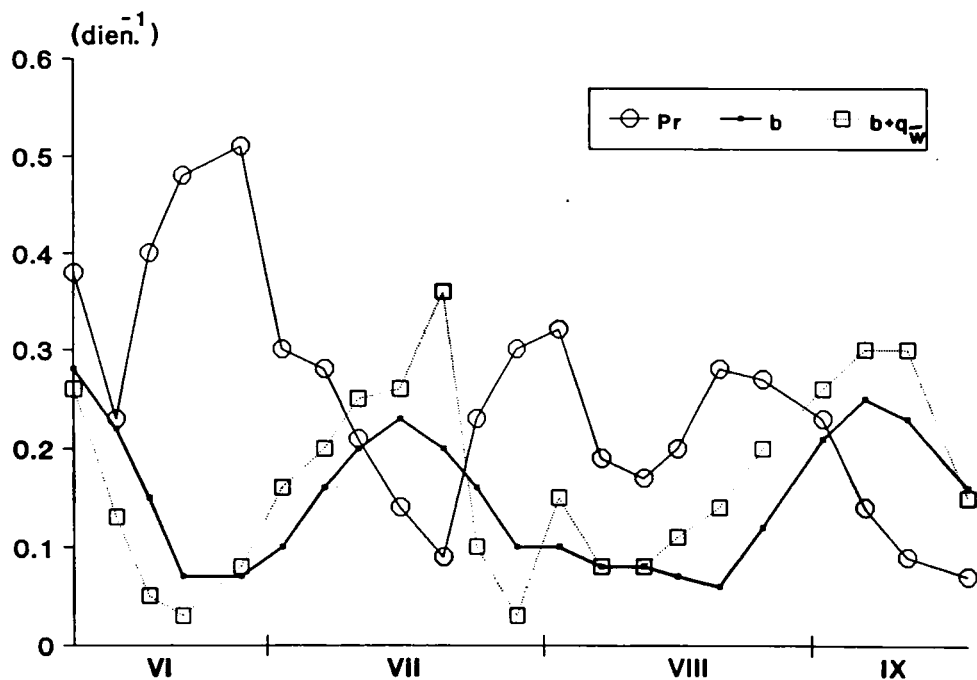
dukcija ir variablāks lielums par somatisko produkciju veģetatīvās sezonas laikā (skat. 6. un 7. tabulas). Ģeneratīvā produkcija jūtami svārstās arī katra, atsevišķi ņemta mēneša ietvaros (skat. 20. un 21. att.). Abos pētījumu gados ir vērojami divi populācijas summārās produkcijas pacēlumi - jūlija vidū un septembra sākumā. Abos gadījumos tos nosaka galvenokārt ģeneratīvā produkcija. Gribu vēlreiz atkārtot iepriekšējā nodaļā izteikto domu, ka planktona vēzveidīgo lineārās augšanas ātrums, acīmredzot, ir stabilāks lielums par populācijas īpatņu auglību un nemainās tik strauji, izmainoties ārējās vides faktoriem.



22.att. Leptodora kindti populācijas relatīvās dzimstības (b), producēšanas ātruma (relatīvās produkcijas) (Pr), relatīvās dzimstības un populācijas īpatņu vidējās masas izmaiņu relatīvā ātruma summas ($b+q_w$) dinamika 1985. gadā.

Summārā populācijas produkcija (somatiskā plus ģeneratīvā) visas veģetācijas sezonas laikā (no jūnija sākuma līdz pat septembra beigām) bija $5,5 \text{ kDž/m}^3$ 1985. gadā un $3,2 \text{ kDž/m}^3$ 1986.

gadā. Summārās produkcijas samazināšanās 1986. gadā, salīdzinot ar iepriekšējo gadu, ir pirmām kārtām saistīta ar zemāku ģeneratīvo produkciju 1986. gadā, jo *L. kindti* populācijas somatiskā produkcija abos pētījumu gados bija vienāda - $1,1 \text{ kDž/m}^3$. Maksimālā diennakts summārā produkcija (somatiskā plus ģeneratīvā) tika konstatēta jūlija vidū abos pētījumu gados. 1985. gadā tā bija 94 Dž/m^3 bet 1986. gadā 90 Dž/m^3 . Minimālo diennakts summāro produkciju konstatēju augusta otrajā pusē: 12 Dž/m^3 1985. gadā un 13 Dž/m^3 1986. gadā. Nebūt nav grūti pamanīt, ka gan maksimālās, gan arī minimālās diennakts vidējās summārās produkcijas lielumi ir visai tuvi (gandrīz vienādi) abos pētījumu gados.



23.att. *Leptodora kindti* populācijas relatīvās dzimstības (*b*), producēšanas ātruma (relatīvās produkcijas) (*Pr*), relatīvās dzimstības un populācijas īpatņu vidējās masas izmaiņu relatīvā ātruma summas ($b+q_w$) dinamika 1986. gadā.

Datus par *L. kindti* populācijas producēšanas ātrumu var at-

rast arī citu autoru darbos. Tā N. Bašarovas (Башарова, 1977) darbā ir minēts, ka $Pr=0,13$ diennakts⁻¹ ($t^{\circ}=14,2^{\circ}C$), bet I. Andronikova ar līdzautoriem (Andronikova, u.c., 1972) atzīmē vēl zemāku leptodoru relatīvo produkciju - $0,102$ diennakts⁻¹. Šo autoru dati ir gandrīz divreiz zemāki par to L. kindti populācijas producēšanas ātrumu, kuru es konstatēju Možaiskas ūdenskrātuvē (vidēji gadā $Pr=0,248$ diennakts⁻¹). Kas attiecas uz N. Bašarovas (Башарова, 1977) darbu, tad visai zemais L. kindti populācijas producēšanas ātrums ir saistīts ar Bratskas ūdenskrātuves "skarbaiem" apstākļiem - zemu temperatūru un nabadzīgu barības bāzi. Arī I. Andronikovas ar līdzautoriem (Andronikova, u.c., 1972) darbā minētā visai zemā populācijas producēšanas ātruma vērtība, acīmredzot, ir saistīta ar leptodorām piemērotu barības objektu trūkumu Krasnoje ezerā, kurā tika pētīta šī un citas zooplanktona organismu populācijas. Visumā mani dati nav pretrunā ar citu autoru datiem, kas arī pētīja Cladocera kārtas vēžveidīgo produktivitāti. Tā piemēram M. Ivanova (Иванова, 1985), kas savā darbā izanalizēja vairākus desmitus citu autoru darbus atzīmē, ka vidējais populācijas producēšanas ātrums Cladocera vēžveidīgajiem ir $0,16$ diennakts⁻¹, bet maksimāli tas parasti nepārsniedz $0,417$ diennakts⁻¹.

Interesantus rezultātus var iegūt salīdzinot producēšanas ātrumu (relatīvo produkciju) ar momentāno dzimstības ātrumu (relatīvo dzimstību). Vienādojumu, kas saista abus šos lielumus var atrast L. Poļiščuka darbā (Полищук, 1986):

$$Pr - (b + q_{\bar{w}}) = \frac{W_e - W}{W} \cdot d,$$

kurā Pr - relatīvā produkcija, b - relatīvā dzimstība, $q_{\bar{w}}$ - īpatņu vidējās masas izmaiņu relatīvais ātrums, W un W_e - attiecīgi, populāciju veidojošo un eliminēto īpatņu vidējā masa, d - relatīvā mirstība. Katrā laika momentā realizējas viena no trim iespējām attiecībās starp relatīvo produkciju (Pr) un relatīvās dzimstības (b) un vidējās masas izmaiņu relatīvā ātruma ($q_{\bar{w}}$) summu: 1) $Pr = b + q_{\bar{w}}$, tad eliminēto īpatņu vidējā masa būs vienāda ar populāciju veidojošo īpatņu vidējo masu, $W_e = W$; 2) $Pr > b + q_{\bar{w}}$, tad eliminēto īpatņu vidējā masa būs lielāka par populāciju veidojošo īpatņu vidējo masu, $W_e > W$; 3) $Pr < b + q_{\bar{w}}$, tad eliminēto īpatņu vidējā masa būs mazāka par populāciju veidojošo īpatņu vidējo masu, $W_e < W$. Attiecība starp eliminēto īpatņu vidējo masu un po-

pulāciju veidojošo īpatņu vidējo masu sniedz priekšstatu par mirstības raksturu dažādās vecuma grupās.

Relatīvās produkcijas (Pr) salīdzināšana ar relatīvās dzimstības (b) un īpatņu vidējās masas izmaiņas relatīvā ātruma ($q_{\bar{w}}$) summu parādīja, ka 1985. g. visu vasaru relatīvās produkcijas vērtība bija daudz augstāka par $b+q_{\bar{w}}$ (22.att.). Īpatņu vidējās masas izmaiņas relatīvo ātrumu $q_{\bar{w}}$ -(diennakts⁻¹) noteicu pēc sekojošas formulas:

$$q_{\bar{w}} = \frac{W_t - W_0}{W_t \cdot t}$$

kurā W_0 un W_t - populācijas īpatņu vidējā masa paraugu ievākšanas momentos (mitrās vielas mg), t- paraugu ievākšanas intervāls (diennaktis). Attiecība $Pr > b+q_{\bar{w}}$ parāda, ka eliminēto īpatņu vidējā masa ir lielāka par populāciju veidojošo īpatņu vidējo masu. Tas nozīmē, ka 1985. g. vasarā pieaugušo īpatņu mirstība leptodoru populācijā bija lielāka par juvenilo īpatņu mirstību. Acīmredzot, galvenais mirstību izraisošs faktors šajā gadījumā ir plēsēju (visdrīzāk zivju) ietekme uz leptodoru populāciju.

1986. g. vasarā attiecība starp Pr un $b+q_{\bar{w}}$ visumā paliek tāda pati kā iepriekšējā gadā, ar vienu vienīgu izņēmumu - jūlija vidū $C < b+q_{\bar{w}}$ (23.att.). Tas liecina par lielāku juvenilo īpatņu mirstību šajā laikā. Šis periods sakrīt ar neparasti augstu (abos novērojumu gados) leptodoru populācijas blīvumu - 950 eks/m³. Acīmredzot, paaugstināta populācijas blīvuma apstākļos par galveno vēzišu bojāejas iemeslu kļūst barības trūkums. Sakarā ar to, ka pieaugušo un juvenilo īpatņu barības spektri (pēc maniem datiem) nesakrīt, šeit iet runa par juvenilo īpatņu barības bāzi - virpotājiem. Interesanti atzīmēt, ka abos pētījumu gados augsta juvenilo leptodoru mirstība tika novērota septembrī.

3. Leptodora kindti barošanās.

3.1. Materiāli un metodes.

Pieaugušo leptodoru barošanās pētījumi bija veikti 1985. g. jūnijā - septembrī. Eksperimentu metodikas izvēli noteica darba mērķis - maksimāli tuvināt eksperimentus dabiskiem apstākļiem. Šāda metodika dotu iespēju vēlāk šos datus izmantot plēsēju lomas novērtēšanai citu planktona organismu populāciju dinamikā. Sakarā ar augstāk minēto, potenciālo barības objektu dažādu koncentrāciju radīšanai, es izmantoju dabiskā planktona koncentrēšanas metodi (Вардапетян, 1972; Крылов и с., 1977).

Koncentrētu dabisko planktonu, kas ievākts ar Džedi tīklu (ieejas atveres laukums $0,034 \text{ m}^2$, tīkla acs malas garums $0,094 \text{ mm}$) patstāvīgā vietā (dziļums 14 m), ievietoju lielā konteinerī (tilpums 12 l) un papildināju to līdz zināmam tilpumam ar nofiltrētu ūdeni. Konteintera saturu, nepārtraukti maisot, nelielām porcijām salēju deviņos plastmasas konteineros. Katra konteintera tilpums bija $5,3 \text{ l}$. Konteinerus hermētiski aizvākoju, izvairoties no gaisa pūslīšu veidošanās zem vākiem. Porciju tilpums, kas tika saliets konteineros, bija patstāvīgs - 400 ml . Pārējo konteintera daļu aizpildīju ar nofiltrētu ūdeni. Dzīvnieku koncentrāciju eksperimentos regulēju, mainot to sākuma koncentrāciju lielajā konteinerī. Triju plastmasas konteineru saturu fiksēju uzreiz (sākuma kontrole), trijos citos (eksperiments) ievietoju noteiktu plēsēju skaitu un kopā ar atlikušajiem trim konteineriem (beigu kontrole) eksponēju laboratorijā vienu diennakti.

Visās eksperimentu sērijās, katrā no eksperimentāliem konteineriem parasti tika ievietoti pieci plēsēji ($0,9 \text{ eks/l}$). Šāds leptodoru blīvums aptuveni atbilda dabā novērotajam (pēc nakts paraugu datiem). Temperatūra eksperimentos visa pētījumu perioda laikā svārstījās no 17° līdz 23°C . Tas apmēram atbilda temperatūras svārstībām ūdenskrātuvē šajā periodā. Katra eksperimenta ekspozīcijas laikā temperatūras svārstības nepārsniedza vienu grādu. Ekspozīcijas beigās eksperimenta un beigu kontroles konteineru planktonu fiksēju ar 4% formalīnu un saskaitīju zem binokulārā mikroskopa. Katras izdalītās planktona grupas patēriņu noteicu kā starpību starp šīs grupas īpatņu vidējo skaitu beigu

kontrolē un eksperimentā, bet barības objektu vidējo koncentrāciju - kā eksperimenta un sākuma kontroles ipatņu vidējā skaita pussummu.

Lai noskaidrotu leptodoras barības spektru, tās potenciālo upuru dabiskajā maisījumā atsevišķi uzskaitīju sekojošas sešas dzīvnieku grupas: 1- *Daphnia galeata*; 2- *Cyclops vicinus* un *Mesocyclops leuckarti* V un VI kopepodītu stadijas; 3- *C. vicinus* un *M. leuckarti* I-IV kopepodītu stadijas; 4- *Eudiaptomus gracilis* un *Eudiaptomus graciloides* V un VI kopepodītu stadijas; 5- *E. gracilis* un *E. graciloides* I-IV kopepodītu stadijas; 6- visu Copepoda naupliji. Veicu divas eksperimentu sērijas ar planktona koncentrāciju, kas, attiecīgi divas un trīs reizes, pārsniedza tā zooplanktona populāciju dabisko blīvumu ūdenskrātuvē eksperimenta istenošanas laikā.

Lai noskaidrotu leptodoru uzturā lietoto dafniju visvarbūtīgākos izmērus, veicu četras eksperimentu sērijas. Katrā no tām piedāvāju plēsējiem vienu no sekojošām četrām dažāda izmēra upuru grupām: I- 0,70-1,15 mm; II- 1,20-1,50 mm; III- 1,55-1,75 mm; IV- 1,80-2,00 mm. Pirmā un otrā grupa ir juvenīlie ipatņi, trešā un ceturrtā - pieaugušas *D. galeata*. Šajos eksperimentos ne tikai plēsējus, bet arī upurus konteineros ievietoju precīzi pēc to skaita. Par beigu kontroli kalpoja konteineri ar analogu dafniju koncentrāciju, bet bez plēsējiem. Dafniju sākuma koncentrācija bija 8 eks/l, bet pētāmo *L. kindti* vēzišu vidējais ķermeņa garums bija 7,9 mm.

Veicu deviņpadsmit eksperimentu sērijas ar *D. galeata* juvenīliem ipatņiem (0,70-1,15 mm) kā barības objektiem, lai izpētītu leptodoru konsumācijas ātruma atkarību no barības objektu koncentrācijas. No tām četras sērijas, veicu barības objektus ievietojot precīzi pēc to skaita, bet pārējās ar planktona koncentrēšanas metodi. Pirms kocerēšanas no planktona ar filtrēšanu atdalīju pieaugušās dafnijas un citus attiecīga izmēra planktona organismus, kuri, pēc maniem datiem, nebija leptodoru barības objekti. *D. galeata* koncentrāciju diapazons eksperimentos bija no 6 līdz 147 eks/l, bet vēzišu vidējais ķermeņa garums pēc visu deviņpadsmit sēriju datiem bija 0,78 mm. Upuru skaits ekspozīcijas laikā kritās par 10-30%. Plēsēju konsumācijas ātrumu

noteicu pēc sekojošas formulas:

$$C = \frac{n_k - n_t}{N_x \cdot t}, \quad (3.1.)$$

kurā C- konsumācijas ātrums, jeb diennakts raciona (eks/diennaktī uz vienu plēsēju); n_k - upuru skaits kontroles, bet n_t - eksperimentālajā konteinerī ekspozīcijas beigās; N_x - plēsēju skaits konteinerī; t- ekspozīcijas laiks (viena diennakts).

Leptodoru racionu noteicu pēc dafniņu koncentrācijas starpības visās iespējamās kontroles un eksperimentālo konteineru pāra kombinācijās. Rezultātā katrā sērijā ieguvu deviņus raciona lielumus. Iegūtos datus izmantoju, lai noteikt vidējo un tā reprezentatīvo kļūdu. Ticamības intervāla robežas noteicu 5% nozīmības līmenim pēc Stjudenta kritērija. Pēc manām domām šāda metode ļauj noteikt ne tikai eksperimenta kļūdu (nevienmērīgu planktona sadalījumu eksperimentālos konteineros), bet arī atspoguļo konsumācijas ātruma svārstības, kas rodas eksperimentālo dzīvnieku (leptodoru) fizioloģiskās nevienveidības rezultātā.

Dzīvnieku mitro masu (w) noteicu pēc vienādojuma, kas to saista ar attiecīgās vēziša sugas ķermeņa garumu (l) $w = 0,006 \cdot l^{2,85}$ (Балушкина, Винберг, 1979).

Minimālo (uzturošo) racionu, to, kas kompensē tikai teorētiski aprēķinātu enerģijas patēriņu organisma elpošanas procesos noteicu pēc L. Suščeņas (Сушчѐня, 1975) formulas:

$$R_s = \frac{Q \cdot 24 \cdot OK}{K \cdot U}, \quad (3.2.)$$

kurā R_s - uzturošais raciona, mg/diennaktī; $Q = 0,143 \cdot w^{0,803}$ - Cladocera vēziša ar masu w(g) skābekļa patēriņš, ml O_2 /stundā (Сушчѐня, 1972); oksikaloriju koeficients $OK = 20,3$ Dž/ml O_2 (Иванова, 1985); barības enerģētiskā vērtība $K = 2,1$ Dž/mg un asimilācijas koeficients $U = 0,8$.

L. kindti juvenilo stadiju barošanās izpētes eksperimentus veicu 1985. g. augustā un 1986. g. augustā - septembrī. 1985. g. augustā veicu trīs eksperimentu sērijas pēc metodikas, ko izmantoju pieaugušo leptodoru barošanās pētījumos. Pirmajās divās sērijās eksperimentam nepieciešamo barības objektu blīvumu radīju, koncentrējot dabisko planktonu, no kura iepriekš jau bija atdalīta lielizmēra organismu frakcija. Barības maisījumu galvenokārt veidoja Daphnia galeata juvenilās stadijas un Copepoda naupliji. To koncentrācija pārsniedza doto populāciju dabīgos

blīvumus ūdenskrātuvē eksperimenta veikšanas laikā attiecīgi, divas reizes pirmajā un trīs reizes otrajā sērijā. Trešajā eksperimentu sērijā juvenilām leptodorām tika piedāvātas tikai sīkas dafnijas, kas, pēc maniem datiem, ir galvenais pieaugušo leptodoru barības objekts Možaiskas ūdenskrātuvē. Šajā gadījumā nelielas dafnijas ievietoju ūdenī no ūdenskrātuves, kas attīrīts no zooplanktona, ar pipeti precīzi pēc to skaita. To koncentrācija eksperimentā atbilda dabiskajam populācijas blīvumam attiecīgajā laika momentā. Katrā no trim plastmasas konteineriem ar tilpumu 5,3 l ievietoju pa piecām leptodorām ar ķermeņa garumu 3 mm. Par kontroli kalpoja citi trīs konteineri bez leptodorām. Konteinerus eksponēju laboratorijā 20° C temperatūrā vienu diennakti.

L.kindti juvenīlo stadiju barošanās izpētes eksperimentus turpināju 1986. g. augustā - septembrī. Tāpat kā visos iepriekšējos eksperimentos, leptodoras izmēģinājumiem ķēru ar planktona ķeramo tīklu vienā no Možaiskas ūdenskrātuves lielajiem līčiem zināmā attālumā no krasta 3-5 m dziļumā. Ūdeni eksperimentiem ņēmu patstāvīgā vietā 20 m attālumā no krasta ar batometru no 1 m dziļuma. Konteinerus ar eksperimentālajiem vēzišiem eksponēju laboratorijā 18-20° C temperatūrā, vietā, kas pasargāta no tiešajiem saules stariem. Temperatūra eksperimentos atbilda tai, ko varēja novērot ūdenskrātuves virsējos slāņos pētījumu veikšanas laikā. Eksperimentos ar barības objektu - virpotājiem konteinerus eksponēju termostatos. Šos eksperimentus veicu ar tiešās uzskaites metodi.

8. Tabula L.kindti juvenīlo stadiju barošanās eksperimentu realizēto (+) un nerealizēto (-) variantu pilns saraksts.

Eksperimenta raksturs	Tiešā uzskaitē		Radioizotopu metodika	
	Eksperim.	Kontrole	Eksperim.	Kontrole
Piedāvātā barība				
Bakterioplanktons	+	+	+	+
Fitoplanktons	-	-	+	+
Detrits	+	+	+	+
Vienšūņi	-	-	+	+
Virpotāji	+	+	+	-

Radioizotopu metodikas izmantošana planktona organismu barošanās izpētē ir sīki izklāstīta T. Petipa darbā (Петипа, 1981). Vsi eksperimentu varianti ir uzskaitīti 8. tabulā.

Eksperimenti ar baktērijām un detrita bakteriālām asociācijām. Konteinerus ar tilpumu 600 ml aizpildīju ar ūdeni no ūdenskrātuves, kuru pirms tam izfiltrēju caur membrānfiltru "Sinpor" № 1 (poru diametrs - 4 mkm). Eksperimentālos konteineros ievietoju vienu līdz trīs juvenīlas leptodoras ar ķermeņa garumu 3-4 mm. Ekspozīcijas ilgums bija divpadsmit stundas. Par kontroli kalpoja baktēriju skaits ekspozīcijas beigās konteineros bez leptodorām. Dažādos datumos kopā ir veikti pieci eksperimenti, katrs no tiem un attiecīgā kontrole trijos atkārtojumos. Baktēriju uzskaiti veicu pēc standartmetodikas (Романенко, Кузнецов, 1974) zem luminiscentā mikroskopa.

Eksperimentos ar radioaktīvo izotopu iezīmēto fitoplanktonu (skat. zemāk) kā vēzišu barības objektu, noteicu bakterioplanktona skaitlisko sastāvu, vadoties pēc sekojošiem tā struktūrelementiem: brīvi dzīvojošas baktērijas, koloniālas baktērijas un detrita-bakteriālās asociācijas. Detrita-bakteriālās asociācijas, atkarībā no to izmēriem iedalīju divās grupās : 1-10 mkm un 10- 50 mkm. Uzskaiti veicu pēc standartmetodikas L. Spiglazova (Спиглазов, 1983) modifikācijā. Par kontroli kalpoja bakterioplanktona struktūrelementu skaitliskais sastāvs konteineros bez leptodorām ekspozīcijas beigās.

Paralēli tiešās uzskaites metodikām juvenīlo leptodoru barošanās pētījumus veicu arī, izmantojot radioaktīvo izotopu metodiku. Iezīmētais bakterioplanktons tika pagatavots sekojoši: diennakti pirms eksperimenta sākuma ūdenim no ūdenskrātuves, kurš pirms tam bija izfiltrēts caur membrānfiltru ar poru diametru 4 mkm, pivojēju ar oglekļa izotopu ^{14}C iezīmētu organisko vielu (hlorellas hidrolizātu). Turpmākā eksperimenta gaita bija tāda pati kā eksperimentos, kas tika veikti pēc tiešās uzskaites metodikas. Ekspozīcijas beigās vēzišus pa vienam ievietoju speciālā šķīdinātājā NCS, kas pilnīgi izšķīdināja šo dzīvnieku audus. Paraugu radioaktivitāti noteicu scintilējošā šķīdumā ZC-106 ar scintilācijas skaitītāja Rackbeta 1217 LKB (Zviedrija) palīdzību. Par kontroli šajos eksperimentos kalpoja to leptodoru radioaktivitāte, kuras tika ievietotas eksperimentālajā vidē pēc

tās izfiltrēšanas caur filtru ar poru diametru 0,2 mkm. Tādējādi vēzišu apkārtējā vide kontrolē bija pilnīgi atbrīvota no baktērijām, bet radioaktīvais izotops atradās tikai ūdenī izšķīdušo organisko vielu sastāvā. Kopumā dažādos datumos veicu trīs eksperimentus, katru no tiem - trijos atkārtojumos.

Juvenilām leptodorām kā barības objekts tika piedāvāts arī iezīmēts detrits, kuru pagatavoju, iezīmējot ar oglekļa ^{14}C izotopu zaļāļģu kultūru un dabisko fitoplanktonu. Aļģu detritu ieguvu pēc metodikas, kuru piedāvāja Kouls ar līdzautoriem (Cole et al., 1984). Iezīmēto detritu savācu uz polikarbonātu filtra un ar otiņas palīdzību pārnesu to eksperimentālo konteineru ūdenī, kas pirms tam bija izfiltrēts caur filtru ar poru diametru 1,4 mkm. Tālākās eksperimentā veiktās procedūras un kontroles organizēšana bija tādas pašas kā eksperimentos ar bakterioplanktonu, kurus es veicu pēc radioaktīvo izotopu metodes.

Eksperimenti ar fitoplanktonu. Eksperimentos izmantoju ar oglekļa ^{14}C izotopu iezīmētu planktona aļģu dabisko cenozi. Lai to izdarītu, diennakti pirms eksperimentu sākuma no ūdenskrātuves ņemtajam ūdenim, kas pirms tam jau bija atbrīvots no zooplanktona organismiem, pievienoju noteiktu daudzumu oglekļa ^{14}C izotopa NaHCO_3 savienojuma veidā. Pēc vienas diennakts šo ūdeni pārļēju stikla traukos ar tilpumu 600 ml (šo eksperimentu rezultāti 14. tabulā apzīmēti ar cipariem 3-5) un plastmasas konteineros ar tilpumu 5,3 l (eksperimentu rezultāti 1-2 14. tabulā). Stikla traukus piepildīju pilnus, bet plastmasas konteineros ielēju vienu litru. Atlikušo plastmasas konteineru daļu aizpildīju ar ūdeni, kas atbrīvots no planktona organismiem. Lielajos konteineros ievietoju pa pieciem vēzišiem, bet mazajos - pa trīs. Ekspozīcijas ilgums šajos eksperimentos bija sešas stundas. Par vidi kontrolē kalpoja ūdens, kas bija izfiltrēts caur polikarbonātu filtru ar poru diametru 1,4 mkm. Ar kontrolvidi papildus veiktā procedūra bija tās attīrīšana no brīvā $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ jona. Ar vidi eksperimentālajos konteineros šādas manipulācijas netika veiktas. Tādējādi, ūdens vide kontrolē saturēja ar ^{14}C iezīmētas ūdenī izšķīdušas organiskās vielas (fitoplanktona ekskrecijas) un baktērijas. Kopā dažādos datumos veicu piecas šo eksperimentu sērijas.

Eksperimenti ar viensūņiem. Eksperimentiem izmantoju uz banānu mizu novilkumiem izaudzētu viensūņu kultūru. Diennakti pirms eksperimenta sākuma viensūņus iezīmēju ar hlorellas hidrolizātu, kas saturēja ^{14}C izotopu. Iezīmēto viensūņu kultūru porcijās pa simts mililitriem salēju eksperimentālajos traukos ar tilpumu 600 ml. Atlikušo trauka daļu aizpildīju ar ūdeni no ūdenskrātuves, kas bija izfiltrēts caur membrānfiltru ar poru diametru 0,2 mkm. Turpmākās eksperimentā veiktās procedūras bija līdzīgas iepriekš aprakstītajiem eksperimentiem. Par vidi kontrolē kalpoja iezīmētās viensūņu kultūras filtrāts, kuru ieguvu, 100 ml kultūras izfiltrējot cauri polikarbonātu filtram ar poru diametru 0,7 mkm. Kopā dažādos datumos veicu trīs šādu eksperimentu sērijas.

Eksperimenti ar virpotājiem. Eksperimentos izmantoju *Brachionus calyciflorus* tīrkultūru, par kuru man ir jāpateicas G. Galkovskas kundzei. Kultūru turēju termostatā 26-28^o C temperatūrā. Par virpotāju barību kalpoja ar ^{14}C iezīmētās hlorellas.

Eksperimentam ņēmu 100 ml kultūras, filtrēju to caur tīklu ar piecdesmit mikronu porām, skaloju to tīrā ūdenī un pārvietoju virpotājus eksperimentālā traukā (tilpums 600 ml) ar ūdeni no ūdenskrātuves, kas jau bija atbrīvots no zooplanktona organismiem. Pēc šīm manipulācijām praktiski visi virpotāji palika dzīvi. Kopā paveicu trīs šādu eksperimentu sērijas.

Lai precizētu situāciju ar juvenīlo leptodoras stadiju barošanas kā arī tāpēc, ka mani interesēja ne tikai kvalitatīvie, bet arī kvantitatīvie šīs barošanās aspekti es veicu eksperimentus ar *B. calyciflorus* kā leptodoru barības objektu arī tiešās uzskaites metodikā. Simts mililitrus *B. calyciflorus* kultūras atšķaidīju ar ūdeni no ūdenskrātuves, kas bija izfiltrēts caur membrānfiltru ar poru diametru 0,7 mkm. Ar iegūto atšķaidīto kultūru, to nepārtraukti maisot, pakāpeniski aizpildīju deviņus stikla traukus ar tilpumu 650 ml. Trīs no tiem bija sākuma kontrole, trīs - eksperiments un trīs - beigu kontrole. Virpotāju koncentrācija eksperimentālajos un kontroles traukos dažādās eksperimentu sērijās svārstījās no 750 līdz 1300 eks/l. *B. calyciflorus* vidējais ķermeņa garums eksperimentos bija 225 mkm. Katrā no eksperimentālajiem traukiem ievietoju pa trim leptodorām un kopā ar trim beigu kontroles traukiem (bez leptodorām)

eksponēju divdesmit četras stundas termostatā 20⁰C temperatūrā. Leptodoru vidējais ķermeņa garums eksperimentos bija 3,5 mm. Ekspozīcijas beigās trauku saturu fiksēju ar formalīnu. Diennakti pēc fiksācijas nostāvējušos paraugus koncentrēju dekantējot. Paraugu saturu izskatīju zem mikroskopa pilnībā. Virpotāju dienakts patēriņu noteicu kā starpību starp to vidējo blīvumu beigu kontrolē un eksperimentā (pēc visu triju atkārtojumu rezultātiem), bet barības objektu vidējo koncentrāciju - kā eksperimenta un sākuma kontroles vidējo blīvumu pussummu. Kopā veicu trīs šādu eksperimentu sērijas.

Juvenilo leptodoru uzturošo (minimālo) racionu noteicu pēc jau minētās L. Suščeņas formulas (3.2.). Gribu īpaši pasvitrot, ka pēc šīs formulas iegūtais lielums ir tieši raciona, nevis organisma vielmaiņā patērētā enerģija, jo priekš tam, lai aprēķinātu organisma vielmaiņā patērēto enerģiju, formulas (3.2.) saucējā jāatrodas nevis barības objektu enerģētiskajai vērtībai, bet gan patērētāja (leptodoras) enerģētiskajai vērtībai. Sakarā ar to, ka sausās vielas masa leptodorām ir nevis 10% no mitrās masas, kā tas ir pieņemts citiem zooplanktona vēžveidīgajiem, bet gan tikai 5% (Крочкова, 1985) leptodoru mitrās vielas enerģētiskā vērtība ir nevis 2,1, bet gan 1,1 Dž/mg.

3.2. Rezultāti un to apspriešana.

3.2.1. Pieaugušo *L.kindti* barošanās.

Jautājums par to, no kā pārtiek *L.kindti* vēziši, interesēja pētniekus jau no seniem laikiem. Neskatoties uz to, literatūrā esošā informācija par leptodoru barošanos ir visai nepilnīga un faktiski aprobežojas ar norādi uz dažiem iespējamām barības objektiem un barības uzņemšanas mehānisma aprakstīšanu (Sebestien, 1931).

Leptodoru barības iegūšanas uzvedību un tās uzņemšanas mehānismu nav grūti novērot laboratorijas apstākļos, jo pieaugušie vēziši sasniedz 12 mm garumu (personiskie dati). Mani leptodoru vizuālie novērojumi Petri trauciņos parādīja, ka upuru meklēšanā šis vēzītis izmanto galvenokārt savas taktilās sajūtas, nevis redzi. Par mehanoreceptoriem manuprāt kalpo pirmo krūšu ekstrimitāšu sariņi (skat. 1.att.). Šīs ekstremitātes ir ievērojami garākas par pārējām, kuras kopā ar ķermeni veido savdabīgu medību kameru. Upurim pieskaroties pirmajām ekstrimitātēm, tas momentā tiek satverts un nokļūst medību kamerā. Par upura nokļūšanu medību kamerā liecina vēderiņa izliekšanās ar furku uz priekšu. Ne vienmēr leptodorai izdodas noturēt savu upuri. Pēc maniem datiem gandrīz vienmēr izmuka *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis* un *Eudiaptomus graciloides*. *L.kindti* neveiksmes ar Copepoda kārtas pārstāvjiem atzīmē arī citi autori. Pēc A.Herciga un B.Aneres datiem (Hercig, Aner, 1990), kas iegūti, pētot laboratorijas apstākļos *L.kindti* no Neusieder See ezera Austrijā, *Arctodiaptomus spinosus* vēziši gandrīz vienmēr izmūk no leptodoru medību kameras pēc to notveršanas. Ja medijumam tomēr neizdodas izmukt, kā tas manos novērojumos notika ar noķertajām *Daphnia galeata*, bet iepriekš citēto A.Herciga un B.Aneres (Hercig, Aner, 1990) eksperimentos ar *Diaphanosoma brachiurum*, tad medību kamera tiek cieši aizvērta ar trešās un ceturtais krūšu ekstrimitātes termināliem segmentiem. Barības apstrāde parasti ilgst 2-7 sekundes. Tās beigās vēziša vēderiņš atliecas normālā stāvoklī.

Augstāk aprakstītie leptodoru barošanās uzvedības novērojumi, lai cik aizraujoši tie arī nebūtu, tomēr nedod skaidru priekšstatu par šo vēzišu barības spektru dabiskos apstākļos.

Leptodoru barošanās izpēte ar klasiskām metodēm, kuru pamatā ir no dabiskām dzīvesvietām paņemto eksemplāru uzšķēršana un gremošanas orgānu izmeklēšana, ir visai problemātiska. Galvenās grūtības ir saistītas ar šo plēsēju īpatnējo barības uzņemšanas veidu. Proti, upuris vispirms tiek pamatīgi sasmalcināts ar mandibulām līdz pusšķidrām stāvoklim un tikai pēc tam notiek šīs šķidrās barības uzsūkšana zarnu traktā. Mani, personiskos novērojumos iegūtie, rezultāti pilnībā sakrīt ar citu autoru domām. Pēc šo vēzišu pusšķidrā zarnu trakta sastāva, kurā nevar izšķirt nevienu daudz maz noformējušos barības objekta fragmentu, nav iespējams iegūt informāciju ne par šo dzīvnieku barošanās kvantitatīvo, ne arī par kvalitatīvo raksturu (Мордухай-Болтовская, 1958).

Viena no metodēm, kas ļautu netieši novērtēt leptodoru lomu pārējo zooplanktona organismu populāciju dinamikā ir saistīta nevis ar to barošanās izpēti, bet gan ar plēsēju un upuru populāciju grupveida īpašību (blīvums, dzimstība, mirstība) salīdzinājumu. Tā, piemēram, rīkojās O. Šebeštjēna (Sebestien, 1960 a, b), kas savos darbos salīdzina leptodoras un citu zooplanktona organismu populāciju skaita dinamiku viena gada laikā. Pamatojoties uz šiem datiem O. Šebeštjēna novērtē L. kindti lomu salūdens ūdensbaseina (Balatona ez.) pelagiāles ekosistēmas trofiskajās attiecībās. Pēc autorenes domām leptodoras ieņem zooplanktonā augstāko trofisko nišu (top predator) un to populācija veido savdabīgu pārejas posmu starp pārējo zooplanktonu un zivīm. 1969. gadā bija publicēts amerikāņu pētnieku grupas (Cummins et al., 1969) darbs, kurā tie, pamatojoties uz dažām populācijas grupveida īpašībām: dzimstību, mirstību un populācijas īpatņu skaita dinamiku noteica L. kindti populācijas gada produktivitāti Senktueri (Sanctuary) ezerā. Autori izmantoja metodi, kuru pirmais aprakstīja E. Divi (Deevey, 1947) un vēlāk D. Holls un D. Raits (Hall, 1964; Wright, 1965) visai sekmīgi pielietoja dažādu Cladocera kārtas planktona vēzišu populāciju produktivitātes noteikšanai. L. kindti populācijas gada produktivitāte Senktueri (Sanctuary) ezerā sasniedza $1,427 \text{ g/m}^3$ (Cummins et al., 1969). Salīdzinot leptodoru populācijas produktivitāti ar tās galveno upuru populāciju produktivitātēm, autori nonāk pie secinājuma, ka L. kindti populācijas produktivitāte ir ļoti

lielā mērā atkarīga no upuru populāciju sugu sastāva un to īpatņu izmēru struktūras.

H. Hilbriht-Ilkovskai un A. Karabinam (Hillbricht-Ilkowska and Karabin, 1970) izdevās novērtēt leptodoru populācijas produktivitāti, nosakot to elpošanas procesiem nepieciešamās un patērētās enerģijas daudzumu. Tādejādi iegūto L. kindti populācijas produktivitāti Mikolajskas (Mikolayskie) ezerā autori salīdzināja ar leptodoru galveno upuru populāciju produktivitāti šajā ezerā jūlijā un augustā. Pēc atoru domām pieaugušās leptodoras vasaras mēnešos spēj patērēt 15-43% no savu upuru populāciju produkcijas.

Bieži vien, nosakot dzīvnieku barības objektu sastāvu, tiem eksperimentos piedāvā vienu vai divus, jau iepriekš izvēlētos, barības objektus, un spriež par patērētās barības daudzumu pēc barības objektu koncentrācijas izmaiņām, kuras notika eksperimenta veikšanas laikā. Tomēr jāsaprot, ka balstoties uz šādā veidā iegūtajiem dzīvnieku barības spektru un racionu, ir visai grūti spriest par šo dzīvnieku barošanas dabiskos apstākļos. Tādos eksperimentos tiek pilnīgi ignorēts dabiskais barības objektu komplekss un barības objektu blīvums parasti daudzkārt pārsniedz maksimāli iespējamo dabā.

E. Morduhai-Boltovskajas (Мордухай-Болтовская, 1958, 1960) darbos ir aprakstīti leptodoru barošanās pētījumi laboratorijas apstākļos. Eksperimentam noķertus vēzišus ievietoja pa vienam visai mazos stikla truciņos (diametrs no 2 līdz 4,5 cm, bet augstums no 1 līdz 2,5 cm) ar nofiltrētu ūdeni. Barības objektus autore ievietoja šajos truciņos ar pipeti, precīzi tos saskaitot. Pēc noteikta laika barības objektus atkal pārskaitīja. Tiešo novērojumu veidā iegūtie rezultāti sniedza veselu virkni interesantu datu par to, kāda loma leptodoru barības objektu izvēlē ir šo objektu lielumam, formai un pārvietošanās īpatnībām. Diemžēl, šajos eksperimentos iegūtajiem, L. kindti raciona kvantitatīvajiem datiem nez vai ir kāda praktiska nozīme. Eksperimenta apstākļi ļoti lielā mērā atšķirās no dabiskajiem ūdenskrātuves apstākļiem ar to, ka samērā mazos traukos ar tilpumu 20 cm³ (tas nozīmē 50 eks/l !!!) leptodorām tika piedāvāti bezalternatīvi upuri, koncentrācijās, kas daudzkārtīgi pārsniedza dabā sastopamās. Šādi iegūtus datus nevar izmantot šo plēsēju

lomas novērtēšanai planktona trofiskajās attiecībās.

Dažādas zooplanktona grupas leptodoru uzturā. Pirmām kārtām mani interesēja tādu, pieaugušo leptodoru barošanās, datu iegūšana, kurus vēlāk es varētu izmantot šo plēsēju lomas reālam novērtējumam Možaiskas ūdenskrātuves pelagiālā planktona trofiskajā sistēmā. Sakarā ar to, eksperimentāliem vēzišiem piedāvāju, no ūdenskrātuves ņemtu, dabiskā zooplanktona maisījumu. Arī eksperimentālie konteineri bija pietiekoši lieli (5,3 l), lai leptodoru koncentrācija tajos aptuveni atbilstu dabā sastopamajam (skat. nodaļu 1.2.2.).

9. Tabula

Dažādas zooplanktona grupas L.kindti uzturā: 1-Daphnia galeata; 2-Cyclops vicinus un Mesocyclops leuckarti V un VI kopepodītu stadijas; 3-C.vicinus un M.leuckarti I-IV kopepodītu stadijas; 4-Eudiaptomus gracilis un Eudiaptomus graciloides V un VI kopepodītu stadijas; 5-E. gracilis un E.graciloides I-IV kopepodītu stadijas; 6-visu Copepoda naupliji.

Grupas Nr	1.	2.	3.	4.	5.	6.
Ķermeņa garums, mm	0,7-2,1	0,8-2,0	0,5-0,7	1,3-2,2	0,6-1,2	0,3-0,5
	<u>Pirmā eksperimentu sērija</u>					
Skaitis kontrolē, eks/l	27,2±1,7	15,8±1,3	18,9±1,9	4,2±1,1	10,6±1,2	43,6±2,5
Skaitis eksperim., eks/l	20,1±1,7	14,6±1,3	18,9±1,9	4,5±1,1	9,8±1,2	45,3±2,5
	<u>Otrā eksperimentu sērija</u>					
Skaitis kontrolē, eks/l	45,8±1,8	24,7±1,4	27,2±1,8	6,4±0,8	18,5±1,7	75,8±2,2
Skaitis eksperim., eks/l	36,9±1,7	25,0±1,3	25,3±1,8	6,0±0,8	17,7±1,5	76,7±2,2

Piezīme: Katrā no eksperimentāliem konteineriem pa 5 leptodorām, to vidējais ķermeņa garums - 8 mm. Konteinera tilpums - 5,3 l.

Divu eksperimentu sēriju rezultāti, kuri ir atspoguļoti 9. tabulā, nepārprotami liecina par to, ka leptodoras šajos eksperimentos pārtika tikai no vienas, no izdalītajām sešām, zooplanktona organismu grupas - *Daphnia galeata*.

D. galeata skaits eksperimentālajos konteineros kritās par 26% pirmajā un par 19% otrajā eksperimentu sērijā, salīdzinot ar to skaitu kontroles konteineros. Kas attiecas uz pārējo, eksperimentos izdalīto, zooplanktona grupu skaita svārstībām, tad tās izrādījās statistiski nepatīcas. Tāpēc var droši apgalvot, ka leptodoras šos organismus uzturā nelietoja. Dotais secinājums labi saskan arī ar citu autoru domām (Черемисова, 1960; Karabin, 1974; Hercig, Aner, 1990). Gribās piekrist augstāk minēto autoru domām par to, ka Copepoda kārtas pārstāvji, acīmredzot, ir parāk ātri un veikli peldētāji, lai kļūtu par leptodoru upuriem.

Dažāda izmēra dafnijas leptodoru uzturā. Pēc tam, kad es noskaidroju, ka *L. kindti* Možaiskas ūdenskrātuvē pārtiek no dafnijām, ne mazāk svarīgs jautājums bija - cik lielas dafnijas šie vēziši lieto uzturā. Atbilde uz šo jautājumu ļautu pareizāk novērtēt leptodoru ietekmi uz dotās ūdenskrātuves *D. galeata* populāciju. Dafniju ķermeņa garums Možaiskas ūdenskrātuvē svārstās no 0,68 līdz 2,12 mm.

Pēc pazīstamā krievu zinātnieka F. Morduhai-Boltovskoja (Мордухай-Болтовской, 1974) domām, "barošanās uzvedības īpatnības un barības iegūšanā nodarbināto orgānu uzbūves īpatnības, bieži vien diezgan viennozīmīgi nosaka hidrobiontu barošanās veidu. Dzīvnieka uzvedības pētīšana, tā barošanās laikā, ļauj daudz labāk izprast tā vietu biocenozē, tā "ekoloģisko nišu" un pozīciju trofiskajās ķēdēs" (citāta beigās). *L. kindti* barošanās uzvedības un mutes aparāta pētījumiem bija veltīts A. Kuzičkina darbs (Кузичкин, 1975). Šajā pētījumā autors savu galveno uzmanību pievērš leptodoru barības spektra veidošanās problēmām un citiem šo vēzišu raciona izpētes kvalitatīvajiem aspektiem. Pēc A. Kuzičkina domām, leptodoru mutes aparāts ir pielāgots tikai noteikta izmēra objektu notveršanai un noturēšanai, kā arī visai plānu hitīna apvalku pārkošanai un sasmalcināšanai. Augstāk teiktais, pēc autora domām, liecina par to, ka par leptodoru upuriem, gandrīz vienmēr, būs jauni, dzimumbriedumu nerasnieguši vēziši. Tādi, kuru apvalki vēl ir diezgan vāji hitinizēti, bet

ķermeņa izaugumi isi un mīksti.

Eksperimenti, kuros es pieaugušu leptodoru uzturā izmantoju dažāda izmēra dafnijas, apstiprināja A. Kuzičkina darbā izteiktās domas. No četrām, eksperimentā izdalītajām, dafniju grupām leptodoras lietoja uzturā tikai vismazākās, ar ķermeņa garumu no 0,70 līdz 1,15 mm (skat. 10. tabulu). Šo D. galeata izmēru grupu pārstāv populācijas jaunākie īpatņi, tie, kuri izšķīlās ļoti nesen, pirms vienas - divām dienām un kuru hitīna apvalki joprojām vēl ir diezgan plāni.

10. Tabula

Dažāda izmēra Daphnia galeata leptodoru uzturā.

Ķermeņa garums, mm	0,70-1,15	1,20-1,50	1,55-1,75	1,80-2,00
Skaitis kontrolē, eks/konteineris	45±0,6	45±1,0	45±1,2	44±1,0
Skaitis eksperimentā, eks/konteineris	35±1,0	44±1,0	45±0,8	45±1,2

Piezīme: Katrā no eksperimentāliem konteineriem pa 5 leptodorām, to vidējais ķermeņa garums - 8 mm. Konteinera tilpums - 5,3 l.

Leptodoru barošanās intensitāte atkarībā no barības objektu koncentrācijas. Pēc tam, kad man izdevās noteikt Možaiskas ūdenskrātuves L. kindti populācijas barības objektu spektru, darba nākošais etaps bija - noskaidrot šo vēzišu raciona kvantitatīvos rādītājus. No literatūras ir zināms, ka zooplanktona plēsēju racions ir lielā mērā atkarīgs no to izbadēšanās pakāpes. Tā, piemēram, pēc E. Šuškinas un G. Pečeņ (Шушкина, Печень, 1964) datiem, to ciklopu racions, kuri badojās pirms eksperimentu sākuma vienu - divas dienas ir lielāks (22-44% no plēsēja masas), nekā badā neturētajiem īpatņiem (13-29% no plēsēja masas). Ļoti precīzu attiecību starp badošanās ilgumu un tam sekojošās barošanās intensitāti eksperimentos ar Heterocope septentrionalis ieguva C. Luke un V. O'Braiens (Luecke, O'Brien, 1983). Plēsēju barošanās intensitāte, bez tam vēl, ir lielā mērā (tieši proporcionāli) saistīta ar apkārtējās vides temperatūru (Fedorenko, 1975; Spitze, 1985).

Sakarā ar to, ka ūdens temperatūra manos eksperimentos ar leptodorām atbilda ūdenskrātuves ūdens dabiskajai temperatūrai, bet vēzišus šiem eksperimentiem ķēru neilgi (viena - divas stundas) pirms ekspozīcijas sākuma. Galvenais, kas mani interesēja šajos eksperimentos, bija plēsēju barošanās intensitātes atkarība no upuru koncentrācijas. Plēsēju raciona palielināšanos, pieaugot to barības objektu koncentrācijai, pirmais izpētīja V. Ivļevs (Ивлев, 1955). C. Holings (Holling, 1959) šo parādību vēlāk nosauca par "funkcionālo reakciju".

11. Tabula

L.kindti racions, esperimentos ar dažādu D.galeata juvenilo stadiju īpatņu blīvumu.

Sēr. No	q	L_{pl}	L_{up}	C_1	C_2	C_3
1	6,0	7,86±1,33	0,88±0,25	1,4±0,85	0,053	2,5
2	6,8	7,50±0,51	1,06±0,30	4,0±1,59	0,241	12,9
3	6,9	8,50±0,52	1,03±0,30	2,8±1,08	0,157	5,9
4	7,0	7,29±0,73	0,80±0,16	2,7±0,55	0,080	4,6
5	7,1	7,62±0,76	0,84±0,21	1,7±0,90	0,057	2,9
6	7,7	7,14±0,88	1,01±0,30	2,5±0,85	0,133	8,2
7	10,0	8,36±1,14	0,92±0,27	3,0±0,85	0,126	4,9
8	12,9	7,83±0,59	0,80±0,15	3,6±0,98	0,107	5,1
9	13,0	8,27±0,86	0,86±0,23	3,9±1,04	0,138	5,6
10	16,2	8,13±1,00	0,91±0,27	5,4±0,67	0,221	9,4
11	27,2	7,87±0,53	0,80±0,09	7,3±0,95	0,216	10,1
12	27,5	8,00±0,88	0,89±0,25	10,1±1,06	0,391	17,4
13	30,1	7,50±1,34	0,88±0,24	6,6±1,00	0,248	13,3
14	36,1	7,86±0,88	0,77±0,10	6,4±0,95	0,172	8,0
15	37,0	8,20±0,65	0,77±0,10	10,2±1,65	0,273	11,3
16	64,0	8,14±1,05	0,79±0,14	11,9±2,28	0,340	14,4
17	70,5	7,60±0,76	0,77±0,08	10,3±2,22	0,276	14,2
18	74,0	8,00±0,65	0,77±0,09	10,5±1,48	0,281	12,5
19	147,0	6,76±0,95	0,76±0,08	10,0±0,67	0,260	18,7

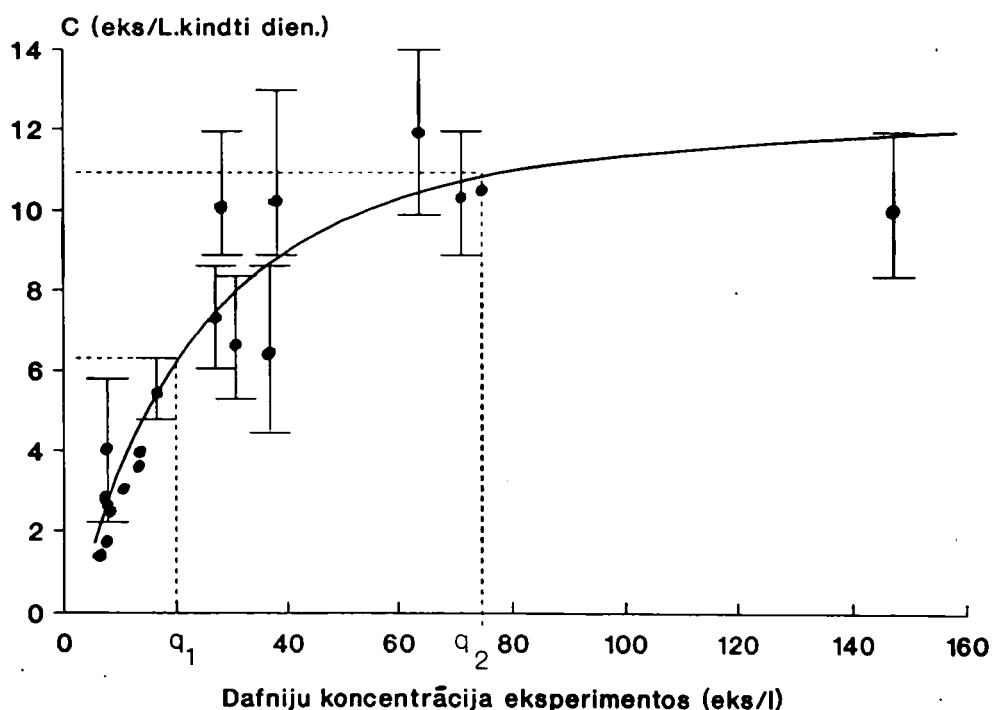
Piezīme: q - vidējā upuru koncentrācija (eks/l) eksperimentos; L_{pl} un L_{up} attiecīgi, vidējais plēsēju un upuru garums (mm); C- konsumācijas ātrums jeb racions, kas izteikts eks/diennakti uz vienu plēsēju (C_1), mitrās masas mg/diennakti uz vienu plēsēju (C_2) un % no viena plēsēja mitrās masas (C_3). Katrā konteinerī ar tilpumu 5,3 l ievietoju pa 5 plēsējiem.

Pēc V. Ivļeva domām, reāls plēsēja racions (barošanās āt-

rums) noteiktā laika intervālā, pakāpeniski pieaugot barības objektu koncentrācijai, palielināsies, tuvodamies savai maksimālai vērtībai. Šo maksimālo vērtību racionā nekad nepārsniedz, jo tā atbilst organisma pilnam fizioloģiskam piesātinājumam. Augstāk minēto likumsakarību var izteikt matemātiski ar sekojošu formulu:

$$C = C_{\max} (1 - 10^{-k \cdot q}), \quad (3.3)$$

kurā C ir plēsēja racionā, gadījumā, kad upuru koncentrācija ir q , C_{\max} - maksimālā racionā vērtība, k - koeficients, kas raksturo racionā pieauguma tempu (Ивлев, 1961).



24.att. Leptodora kindti barošanās ātrums (racionā), atkarībā no Daphnia galeata juvenilo īpatņu koncentrācijas ūdenī. Uz horizontālās ass attēlota dafniju koncentrācija eksperimentā (eks/l), uz vertikālās - vienas leptodoras apēsto dafniju skaits diennaktī. q_1 un q_2 - attiecīgi, vidējais un maksimālais, ūdensbaseinā novērotais, dafniju populācijas blīvums. Attēlā nav parādīti visu lielumu ticamības intervāli.

Izmantojot eksperimentāli iegūtos empīriskos datus (11. tabula), nav grūti noteikt leptodoru maksimālo racionu C_{\max} un atrast koeficientu (k), logaritmējot vienādojumu (3.3) (Плохинский, 1961). Pamatojoties uz eksperimentāliem datiem ieguvu sekojošu regresijas vienādojumu:

$$C = 10,7 \cdot (1 - 10^{-0,0189 \cdot q}) \quad (3.4.).$$

Empīriskie dati apmierinoši saskaņojas ar likni, kas iegūta ar vienādojuma (3.4.) palīdzību (skat. 24. att.). Dafniju koncentrācija 20 eks/l eksperimentā atbilda šo vēzišu vidējam populācijas blīvumam ūdenskrātvē visā novērojumu veikšanas laikā (maijs-oktobris). Koncentrācija no 20 līdz 70 eks/l atbilda dafniju populācijas atsevišķiem blīvuma pacēlumiem ūdenskrātvē vasaras mēnešos.

Pēc A. Giļarova domām (Гиляров, 1987), plēsēji dabiskos apstākļos ļoti reti sastop tik augstu upuru populācijas blīvumu, kas varētu nodrošināt šo plēsēju maksimālo konsumācijas ātrumu. Sakarā ar to, turpina savu domu šis autors, vairumā gadījumu reālais plēsēja racionis ir nepatstāvīgs lielums, kas visu laiku mainās atkarībā no upuru koncentrācijas. Leptodoru maksimālais barošanās ātrums (apmēram 11 dafnijas uz vienu plēsēju diennakti) eksperimentos tika atzīmēts ļoti augstām dafniju koncentrācijām - no 100 līdz 150 eks/l. Gribās atzīmēt, ka A. Herciga un B. Anneres (Hercig, Aner, 1990) eksperimentos ar L. kindti, kurus tie veica trīs gadus vēlāk par dotajā darbā aprakstītajiem (Шкyre, 1987a), šo vēzišu maksimālais racionis arī tika realizēts tikai tad, kad upuru koncentrācija sasniedza 120-150 eks/l. Tik augsts D. galeata populācijas blīvums Možaiskas ūdenskrātvē nekad nav atzīmēts. Pamatojoties uz augstāk teikto, var diezgan droši apgalvot, ka leptodoru maksimālais barošanās ātrums dotajā ūdenstilpē, atbilstoši reāli dabā konstatētajam dafniju populācijas maksimālajam blīvumam, nepārsniedz 10 eks/diennakti uz vienu plēsēju. Tomēr, parasti, leptodoru racionis, acīmredzot, nepārsniedz 6 eks/diennakti uz vienu plēsēju, jo D. galeata populācijas vidējais veģetācijas sezonas (no maija līdz septembrim) blīvums nav augstāks par 20 eks/l. Atkarībā no patērēto barības objektu izmēriem (no 0,70 līdz 1,15 mm) leptodoru racionis var svārstīties no 11 līdz 33% no to mitrās masas, gadījumā, kad 8 mm garš plēsējs patērē desmit dafnijas diennakti. Gribu atzīmēt,

ka ūdensbaseinā visbiežāk sastopamo barības objektu koncentrāciju diapazonā, L.kindti racionis svārstās no 7 līdz 20% no to mitrās masas (C= 6 dafnijas uz vienu leptodoru diennakti).

Pievērsīsimies iegūto rezultātu salīdzinājumam ar literatūrā sastopamajiem datiem. Pēc A.Karabina (Karabin, 1974) datiem leptodoru racionis eitrofā Mikolaiskas ezerā (Polija) svārstās no 30 līdz 48% no plēsēja mitrās masas. Šis rezultāts, principā, nav pārāk tāls no maniem datiem. Diemžēl precizāka datu salīdzinošā analīze nav iespējama sakarā ar to, ka autors pielietoja metodiku, kura principiāli atšķīrās no manā darbā lietotās. A.Karabina eksperimentos upuru koncentrācija bija nemainīga, bet plēsēju skaits variēja no 1 līdz 13 eks/traukā (trauka tilpums 3 l).

Pēc L.Stepanovas (Степанова, 1972) datiem leptodoru racionis Iļmeņas ezerā (Krievija) svārstās no 7 līdz 20% no plēsēja mitrās masas, atkarībā no barības objektu koncentrācijas. Jāsaka, ka barības objektu koncentrācijas šis autores darbā bija visai tuvas dabā sastopamajām. Laikam tāpēc, neskatoties uz visai mazu eksperimentālo trauku tilpumu (200 ml), un ar to saistītām metodiska rakstura kļūdām (barības objektu koncentrācija ekspozīcijas laikā kritās gandrīz par 100%), L.Stepanovas dati ir visai tuvi manu eksperimentu rezultātiem.

Metodiski viskorektāk L.kindti barošanās eksperimentus veica C.Lants un C.Leks (Lunte, Luecke, 1990): divdesmit litru konteinerus viņi piepildīja ar dabisku planktonu un, ievietojot tur leptodoras, ekponēja tos četrdesmit stundas. Pēc šo autoru datiem leptodoru vidējais barošanās ātrums Mendotas ezerā (Viskonsīna, ASV) ir 2,3 D.galeata īpatņi uz vienu plēsēju diennakti. Diemžēl augstāk minētajā darbā neatradu visu nepieciešamo informāciju, lai pārvērstu šo rezultātu vieglāk salīdzināmā formā - mitrās masas procentos no plēsēja masas. Tomēr jāsaka, ka C.Lanta un C.Leka rezultāts ir visai tuvs vienam mana eksperimenta rezultātam, kurā dafniju koncentrācija, tāpat kā šiem autoriem, bija 6 eks/l (skat. (11.tabulu).

Pēc A.Herciga un B.Aneres datiem (Hercig, Aner, 1990) leptodoru racionis Neusieder See ezerā (Austrija), vidēji, ir 14,2% no plēsēja mitrās masas. Arī L.kindti raciona maksimālā vērtība - 28,2%, kas iegūta, kā jau minēts iepriekš, upuru koncentrācijā

120-150 eks/l, labi saderās ar maniem datiem.

Manu eksperimentālo datu salīdzināšana ar E. Morduhai-Boltovskajas (Мордухай-Болтовская, 1958) datiem ir visai problemātiska, jo, kā jau minēju nodaļā 3.1., šī autore veica laboratorijas eksperimentus, izmantojot metodiku, kura liek apšaubīt iegūto rezultātu kvantitatīvo aspektu korektumu.

Izmantojot eksperimentāli atrastos datus es aprēķināju arī leptodoru minimālo (uzturošo) racionu, to, kas kompensē tikai teorētiski aprēķinātu enerģijas patēriņu organisma elpošanas procesos. To noteicu pēc L. Suščeņas (Сушченя, 1975) formulas:

$$R_s = \frac{0,143 \cdot w^{0,803} \cdot 24 \cdot OK}{K \cdot U} \quad (3.4)$$

kurā R_s - uzturošais racionis, mg/diennaktī (skat. formulu (3.2.)).

Tā, kā vidējais leptodoru ķermeņa garums eksperimentos bija 7,8 mm (visu deviņpadsmit sēriju dati), to minimālais teorētiskais racionis ir apmēram 11% no mitrās masas. Zinot to, ka *Daphnia* galeta vidējais ķermeņa garums eksperimentos bija 0,86 mm, nav grūti aprēķināt, ka *L. kindti* "uzturošais" racionis 20°C temperatūrā ir apmēram 6 dafnijas uz vienu 2,6 mg smagu leptodoru diennaktī. Teorētiskais raciona lielums labi saderās ar eksperimentāliem datiem.

Tādejādi, atšķirībā no, šajā nodaļā citētajiem, citu autoru darbiem, man izdevās noteikt attiecību starp *L. kindti* racionu un barības objektu koncentrāciju tās pilnā diapazonā (no 6 līdz 150 eks/l). Vienādojums (3.4.), kas raksturo šo divu lielumu attiecības kvantitatīvo pusi, dod iespēju novērtēt *L. kindti* (plēsēju) populācijas ietekmi uz *D. galeata* (upuru) populāciju, ņemot vērā dafniju un leptodoru populāciju sezonālo skaita dinamiku (Шкыте, 1987b).

3.2.2. Juvenīlo Leptodora kindti barošanās.

Epitetu "plēsējs" simtprocentīgi droši var attiecināt tikai uz pieaugušiem, dzimumbriedumu sasniegušiem *L. kindti* sugas vēzišiem, kuru ķermeņa garums pārsniedz 5-6 mm. Tikai par tiem ir pārliedzinoši literatūras dati (Karabin, 1974; Кузичкин, 1975; Шкyre, 1987a u.c.), ka šie vēziši pārtiek no zooplanktona. Literatūras dati par leptodoru juvenīlo stadiju (ķermeņa garums 2-5 mm) barošanos ir nepilni un, bieži vien, pretrunīgi. Tā piemēram, pēc E. Morduhai-Boltovskajas (Мордухай-Болтовская, 1958) datiem leptodoras jau no dzimšanas momenta ir plēsēji, kas pārtiek no zooplanktona organismiem (*Polyphemus* sp. un citiem *Cladocera*), bet pēc R. Kaminsa un līdzautoru (Cummins et al., 1969) domām - juvenīlie *L. kindti* vēziši uzturā lieto tikai detritu un aļģes. Gribu piebilst, ka E. Morduhai-Boltovskajas eksperimenti, kā to jau minēju iepriekšējā nodaļā, bija veikti ļoti maza tilpuma traukos (ne lielākiem par 20 cm³). Leptodoras tajos bija faktiski nostādītas ziemassvētku zoss lomā, kuru baro gandrīz vai ar varu, ar to, kas šķiet labāks no eksperimentātorā redzes viedokļa. Eksperimentālajiem dzīvniekiem tika liegta izvēles iespēja.

Možaiskas ūdenskrātuvē, kurā es veicu savus pētījumus, vidēji veģetācijas sezonas laikā (maijs-oktobris), līdz 60% no *L. kindti* populācijas īpatņu skaita un līdz 30% no to kopīgās biomasas ir juvenīlie leptodoru vēziši (ne garāki par 5 mm). Lai izvairītos no kļūdām, kuras var rasties, novērtējot leptoru lomu pārējo zooplanktona organismu skaita sezonālā dinamikā, ir precīzi jāzina: vai nu *L. kindti* populācijas daļu, kuru veido vēziši ar ķermeņa garumu no 2 līdz 5 mm ir jāpieskaita pie plēsējiem, vai arī šo populācijas daļu nav jāņem vērā, nosakot šo vēzišu ietekmi uz pārējo zooplanktonu.

Savos pētījumos es centos pārbaudīt praktiski visus iespējamus leptodoru barības objektus, paralēli izmantojot gan barības objektu tiešās uzskaites metodiku, gan arī radioaktīvo izotopu metodi. Šo pētījumu rezultāti zemāk ir atspoguļoti tādā secībā, kādā tie bija paveikti, atbilstoši manu meklējumu gaitai.

Pirmās trīs eksperimentu sērijas ar juvenīlām leptodorām (ķermeņa garums 2-5 mm), kurās šiem vēzišiem piedāvāju zooplank-

tona organismu mazizmēra frakcijas dabisku maisījumu, parādīja, ka nelielas barības objektu skaita atšķirības, kas bija konstatētas salīdzinot kontroles un eksperimentālos traukus, ir statistiski nepatiesas. Tas nozīmē, ka juvenilās leptodoras ācīmredzot nelieto uzturā ne Copepoda nauplijus, ne arī sīkus *D. galeata* sugas vēzūšus (skat. 12. tabulu).

12. Tabula

L. kindti juvenīlo stadiju barošanās
ar sīku izmēru zooplanktonu.

Upura veids un izmēri, mm	<i>Daphnia galeata</i> 0,7-1,15	Copepoda naupliji 0,3-0,5
	<u>Pirmā eksperimentu sērija</u>	
Skaitis kontrolē, eks/l	12,2±1,7	47,3±2,5
Skaitis eksperim., eks/l	11,2±1,7	25,2±2,5
	<u>Otrā eksperimentu sērija</u>	
Skaitis kontrolē, eks/l	20,5±1,8	78,5±2,3
Skaitis eksperim., eks/l	20,1±1,7	76,8±2,3
	<u>Trešā eksperimentu sērija</u>	
Skaitis kontrolē, eks/l	9,4±0,2	---
Skaitis eksperim., eks/l	9,1±0,3	---

Piezīme: Tabulā dota triju atkārtojumu vidējā organismu koncentrācija katrā sērijā. Par kontroli kalpoja konteineri ar planktonu bez leptodorām.

Eksperimentāli pārlicinājies par to, ka juvenilās leptodoras nepārtiek no visvarbūtīgākajiem, kā man toreiz likās, barības objektiem, es turpināju secīgus citu barības objektu meklējumus.

Eksperimenti ar baktērijām un detrita bakteriālām asociācijām. Kā redzams no 13. tabulā atspoguļotajiem eksperimentu rezultātiem - starp baktēriju daudzumu eksperimentālos un kontroles traukos netika konstatēta ticama atšķirība. Tas nozīmē, ka leptodoras arī šos objektus uzturā nelietoja. Netika konstatētas arī bakterioplanktona struktūrelementu skaitliskas izmaiņas.

Eksperimentālos traukos novērotās koloniālo baktēriju un detrīta bakteriālo asociāciju grupas (lineārie izmēri 10-50 mkm) nelielas skaita izmaiņas ir izskaidrojamas ar mikrobiotas elementu noteikšanas kļūdu, kura dotajā metodikā var būt līdz 20%. Protams nav izslēgts arī tas, ka vēziši, aktīvi kustoties, spēja sašķaidīt daļu no koloniālo baktēriju un detrīta bakteriālo asociāciju grupas, tādejādi samazinot šo objektu skaitu. Analogu Eudiptomus graciloides iedarbību uz koloniālām aļģēm apraksta N. Krjučkova un V. Ribak (Крючкова, Рыбак, 1980a; 1980b). Līdzīgas domas ir izteiktas arī B. Guteļmahera (Б. Гутельмахер, 1986) darbā.

13. Tabula

L. kindti juvenīlo stadiju barošanās ar bakterioplanktonu.

Sērijas Nr	Bakteriālo šūnu skaits (*10 ⁶ /ml)		
	Sākums	Beigas	Kontrole
1	1,6±0,2	1,8±0,4	1,9±0,2
2	1,8±0,4	2,0±0,3	2,1±0,3
3	1,6±0,2	1,8±0,2	1,6±0,2
4	1,8±0,2	2,0±0,2	2,2±0,4
5	2,0±0,2	2,4±0,4	2,4±0,4

Piezīme: Kontrole - bakteriālo šūnu koncentrācija ekspozīcijas beigās konteineros bez leptodorām.

Paralēli barības objektu tiešās uzskaites metodikai veicu eksperimentus arī ar ¹⁴C izotopu iezīmētiem barības objektiem (13. tabula). Juvenīlo leptodoru barošanās izpētes eksperimenti ar ¹⁴C iezīmētu bakterioplanktonu parādīja, ka radioaktīvā oglekļa izotopa uzkrāšanās ātrums vēzišos, kas ievietoti eksperimentālos konteineros bija praktiski vienāds ar kontroles vēzišu radioaktivitāti. Tas nozīmē, ka juvenilās leptodoras no baktērijām nepārtiek. Radioaktīvā oglekļa uzkrāšanās vēzišos ir saistīta ar ūdenī izšķīdušo organisko vielu adsorbciju uz to ķermeņa virsmas un/vai ar ¹⁴C iekļūšanu leptodoru organismā caur to ķermeņa apvalkiem. Rezultāti, kas iegūti eksperimentos ar ¹⁴C iezīmēto detrītu, pilnīgi saskanēja ar analogu, tiešās uzskaites metodikā veiktu eksperimentu rezultātiem. Neliels leptodoru radioaktīvais fons, kuru varēja novērot gan eksperimentālo, gan arī kontroles konteineru vēzišiem ir, acīmredzot, saistīts ar

augstāk minētajiem, ūdenī izšķīdušo organisko vielu sorbcijas procesiem. Par ūdenī izšķīdušo organisko vielu avotu varēja būt detrits, kura daļēja saārdīšanās, aizpildot konteinerus, bija neizbēgama.

14. Tabula

L. kindti juvenīlo stadiju barošanās eksperimentu rezultāti. Radioizotopu metode.

Uztura veids un sērijas Nr	Leptodoras viena īpatņa radioaktivitāte eksponēcijas beigās, imp/min.	
	Eksperiments	Kontrole
Bakterioplanktons		
1	1526±120	1490±110
2	1410±160	1420±140
3	1560±120	1440±210
Fitoplanktons		
1	94±36	72±30
2	110±42	94±26
3	870±56	817±70
4	615±32	587±62
5	424±64	394±58
Vienšūņi		
1	610±68	572±38
2	610±110	628±36
3	715±126	672±54
Virpotāji		
1	1250±110	---
2	1248±120	---
3	1324±100	---

Piezīme: Vidējo kvadrātisko kļūdu noteicu ņemot vērā atsevišķu leptodoru radioaktivitāti vienā eksperimentu sērijas atkārtojumā.

Eksperimenti ar fitoplanktonu. Sakarā ar to, ka iepriekš aprakstītajos eksperimentos noskaidroju, ka juvenilās leptodoras nepārtiek ne no baktērijām, ne no detrita, dotajos eksperimentos konstatētā radioaktīvā oglekļa uzkrāšanās vēzišos varētu liecināt par to, ka tie pārtiek no fitoplanktona (neskatoties uz to, ka dotajos eksperimentos ūdenī bija arī ar ¹⁴C iezīmētas baktērijas un detrits). Zināmu nenoteiktību šo eksperimentu rezultātu interpretācijā varētu ieviest vēzišu barošanās ar vienšūņiem, ja tāda tiktu konstatēta (skat. zemāk). Radioaktīvā oglekļa uzkrāšanos vēzišos, kas varētu notikt gadījumā, ja tie barotos ar

lielākiem objektiem, piemēram - virpotājiem, dotajā gadījumā var neņemt vērā. Šie barības objekti (virpotāji) nevarēja paspēt uzkrāt savos organismos pietiekoši lielu ^{14}C daudzumu (skat. nodaļu 3.1.).

Eksperimentu rezultāti ir atspoguļoti 14. tabulā. Leptodoru radioaktivitāte eksperimentālos un kontroles konteineros bija praktiski vienāda. Tas liecina par to, ka juvenīlie vēziši nepārtiek no fitoplanktona organismiem. Atšķirības leptodoru radioaktivitātē, kuras bija novērotas starp pirmo - otro un trešo - piekto eksperimentu sērijām (skat. 14. tabulu), ir izskaidrojamas ar lielāku iezīmētās vides sākuma koncentrācijas atšķaidījumu lielāka izmēra traukos (skat. nodaļu 3.1.). Gribu atzīmēt arī to, ka vēzišu radioaktivitāte eksperimentālos konteineros bija sistemātiski (kaut arī tomēr statistiski neticami) augstāka par kontroles vēzišu radioaktivitāti. Tas, acīmredzot, ir saistīts ar kontrolvides attīrīšanu no brīvā $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$ jona, kas līdzīgi ūdenī izšķīdušo organisko vielu radioaktīvajam ogleklim adsorbējās uz leptodoru virsmas vai arī difundēja caur segaudiem to organismā, radot eksperimentālo vēzišu radioaktīvā fona pieaugumu.

Eksperimenti ar viensūņiem. 14. tabulā atspoguļotie eksperimentu rezultāti rāda, ka eksperimentālo un kontroles konteineru vēzišos uzkrātais radioaktīvā oglekļa daudzums bija praktiski vienāds. Tas liecina par to, ka juvenīlās leptodoras nepārtiek no viensūņiem.

Eksperimenti ar virpotājiem. 14. tabulā atspoguļotie eksperimentu rezultāti rāda, ka leptodoras eksperimentos ar radioaktīvi iezīmētiem virpotājiem uzkrāj diezgan lielu ^{14}C daudzumu. Tas varētu liecināt par to, ka šie vēziši pārtiek no virpotājiem. Diemžēl, eksperimentā uzkrāto, vēzišu radioaktivitāti nav ar ko salīdzināt, jo apmierinošas kontroles šajos eksperimentos nebija. Tāda kontrole, protams, būtu nepieciešama, jo, paralēli apēstajiem virpotājiem, uzkrātā radioaktīvā oglekļa papildus avots varēja būt arī ^{14}C saturošas virpotāju ekskrecijas. Apmierinošu kontroli varētu organizēt, ievietojot virpotājus (atbilstoši to skaitam eksperimentālajā konteinerā) dialīzes šūniņā, vai cilindrā, kura dibens būtu pārvilkts ar pietiekoši smalku tīklu, lai nelaistu cauri virpotājus. Šādu šūniņu vai cilindru būtu

jāievieto traukā ar tādu pašu leptodoru skaitu kā eksperimentā. Ja to visu izdotos realizēt, tad virpotāju ekskrecijās esošais radioaktīvā oglekļa daudzums eksperimentā un kontrolē būtu vienāds.

Lai apstiprinātu (vai arī neapstiprinātu) to, ka juvenīlie L. kindti vēziši pārtiek no virpotājiem, un iegūt ne tikai kvalitatīvus bet arī kvantitatīvus datus par to barošanos, es veicu vairākas eksperimentu sērijas ar virpotājiem, izmantojot to tiešās uzskaites metodiku. Šo eksperimentu rezultāti ir parādīti 15. tabulā.

15. Tabula

L. kindti juvenīlo stadiju barošanās ar *Brachionus calyciflorus* tīrkultūru.

Sērijas Nr	Sākuma kontrole	Beigu kontrole	Eksperim.	Virpotāju patēriņš	L. kindti garums, mm
1.	820±27	860±33	740±19	120±34	3,43±0,20
2.	570±41	630±34	530±32	100±26	3,35±0,26
3.	530±26	580±30	450±38	130±29	3,57±0,22

Piezīme: Tabulā dota vidējā virpotāju koncentrācija konteinerī ar tilpumu 650 ml. Katrā konteinerā ievietoju pa trīs leptodorām.

16. Tabula

L. kindti juvenīlo stadiju diennakts racioni eksperimentos ar barības objektu - *Brachionus calyciflorus*.

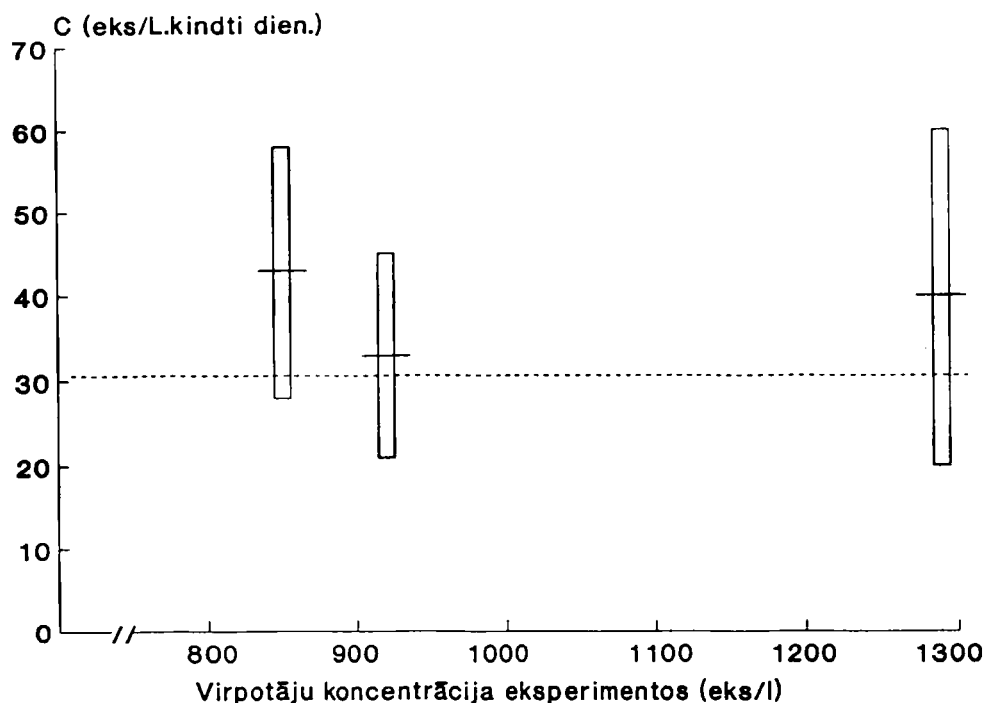
Sērijas Nr	Upuru eksemplāros	Masas mg	% no plēsēja masas
1.	40	0,056	27,9
2.	33	0,046	24,5
3.	43	0,060	26,5

Piezīme: Virpotāju vidējais ķermeņa garums pēc visu sēriju rezultātiem ir 0,225 mm.

Kā redzam (skat. 15. tabulu), leptodoras tiešām pārtiek no virpotājiem, patērējot tos diezgan lielā daudzumā. Izmantojot šos datus, man izdevās noteikt viena vēziša diennakts racionu (16. tabula). Tas svārstījās no 24 līdz 28% no vēziša mitrās ma-

sas.

Kā jau bija minēts šīs nodaļas sākumā - literatūrā praktiski nav drošu datu par juvenīlo *L.kindti* sugas vēzišu barošanās kvalitatīvo pusi, tāpēc barošanās eksperimentu kvantitatīvos rezultātus vispār nav ar ko salīdzināt. Par netiešu, eksperimentāli iegūto, juvenīlo leptodoru raciona pārbaudi var kalpot tā salīdzinājums ar teorētiski aprēķināto racionu.



25.att. Leptodora kindti juvenīlo īpatņu (vidējais ķermeņa garums 3,45 mm) racionu C (vienas leptodoras apēsto virpotāju skaits diennaktī), eksperimentos ar dažādu *Brachionus calyciflorus* koncentrāciju (eks/l). Attēlā parādītas racionu vidējās vērtības un to ticamības intervāli. Ar horizontālu pārtrauktu līniju parādīts teorētiskais racionu (sīkāk paskaidrojumi tekstā).

Teorētiski noteikto racionu parasti sauc par uzturošo (поддерживающий (kriev.); support (angl.)), jo tas atbilst tikai organisma elpošanas procesos patērētajam enerģijas daudzumam,

kuru aprēķina nosakot patērētā skābekļa daudzumu (Винберг, 1956; Гутельмахер, 1974). 3,45 mm garas leptodoras (vēzišu vidējais ķermeņa garums eksperimentos) teorētiskais racionis ir 18,5% no vēziša mitrās masas. Šis lielums labi saskan ar manu eksperimentu rezultātiem (25. att.).

Kaut arī teorētiski noteikto racionu īstenībā var uzlūkot tikai kā visai rupju reālās situācijas tuvinājumu, nevis patiesības kritēriju, tomēr tas, ka juvenīlo leptodoru raciona teorētiski noteiktā vērtība visumā ir zemāka par empīriskiem datiem, liecina par eksperimenta rezultātu pareizību.

Gribu piebilst, ka juvenīlo vēzišu raciona vidējā vērtība - 26%, izrādījās augstāka par pieaugušo L. kindti racionu (7-20%), kā tam arī jābūt (Bertalanffy, 1957), sakarā ar to relatīvās ķermeņa virsmas palielināšanos (Agren, Axelsson, 1980).

4. Leptodora kindti loma ūdensbaseinu pelagiāles ekosistēmas trofiskajās ķēdēs.

4.1. Materiāli un metodika.

Šajā nodaļā es izmantoju L. Poļiščuka un M. Saharovas, manā rīcībā laipni sniegtos, datus par *Daphnia galeata* populācijas skaitliskā sastāva, relatīvās dzimstības un mirstības sezonālo dinamiku Možaiskas ūdenskrātuvē 1985. gadā, kā arī personiskos, *Leptodora kindti* populācijas dināmisko parametru datus, kas iegūti tajā pašā laika posmā.

Pamatojoties uz augstāk minētajiem datiem, es noteicu *D. galeata* populācijas mirstību $M_{(0,t)}$ laika intervālā starp paraugu ievākšanas momentiem (trīs - četras diennaktis). Aprēķiniem izmantoju L. Poļiščuka (Полищук, 1986) ieteikto formulu:

$$M_{(0,t)} = d \cdot \frac{N_t - N_0}{r},$$

kurā d ir populācijas relatīvā mirstība, r - populācijas īpatņu skaita izmaiņu relatīvais ātrums, N_t un N_0 - *D. galeata* īpatņu skaits secīgos laika momentos.

L. kindti racionu noteicu, izmantojot manos eksperimentos atrasto formulu: $C = 10,7 \cdot (1 - 10^{-0,0189 \cdot q})$, kas parāda raciona (C) atkarību no dafniju koncentrācijas (q) (skat. nodaļu 3.2.1.). Tādejādi iegūto diennakts raciona vērtību reizināju ar pieaugušo leptodoru īpatņu (ķermeņa garums no 5 līdz 11 mm) skaitu (blīvumu) populācijā un ar laiku. Rezultātā es ieguvu dafniju skaitu, ko apēda *L. kindti* populācija laika intervālā starp paraugu ievākšanas momentiem - $C_{(0,t)}$. Savus aprēķinus veicu, ņemot vērā to, ka leptodoras, pēc maniem datiem, lieto uzturā tikai juvenīlos *D. galeata* īpatņus, tos, kuru ķermeņa garums nepārsniedz 1,15 mm. Tāpēc lielums q manos aprēķinos atbilst tieši šāda izmēra dafniju koncentrācijai ūdenskrātuvē.

4.2. Rezultāti un to apspriešana.

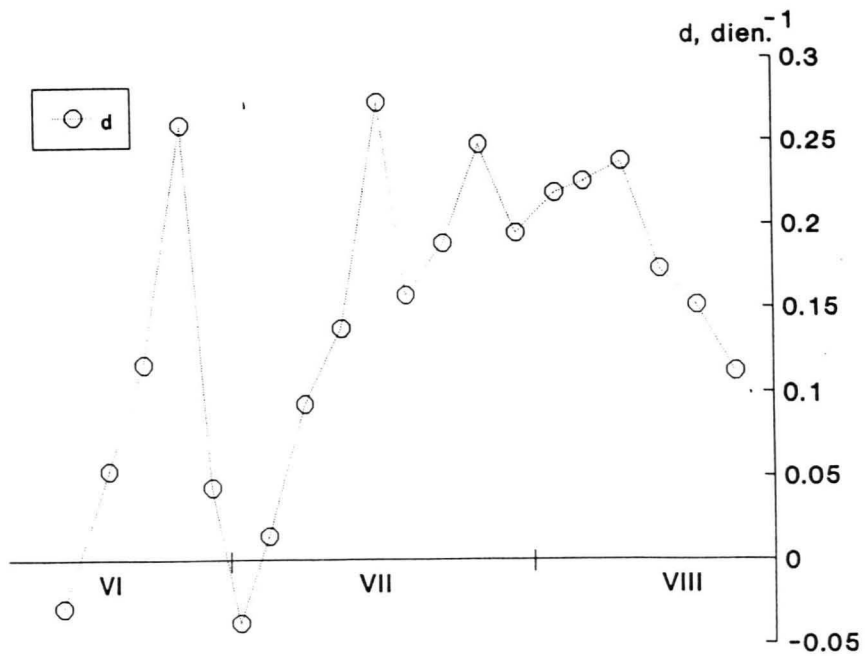
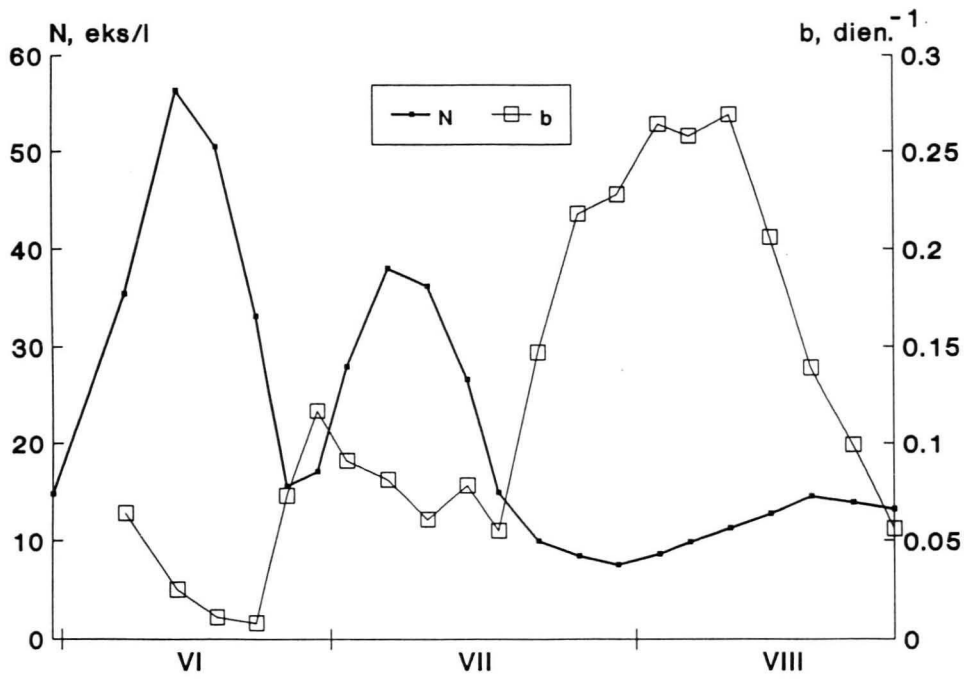
Šajā nodaļā es pacentos izanalizēt tos faktorus, kas ietekmē Možaiskas ūdenskrātuves masveidīgākās zooplanktona sugas - *Daphnia galeata* populācijas sezonālās īpatņu skaita izmaiņas.

Daudzgadīgi šo vēzišu skaita dinamikas pētījumi ūdenskrātu-

vē (Сахорова, 1987) rāda, ka gadu no gada (pieci pētījumu gadi) aina ir ļoti līdzīga. Proti, diezgan straujam dafniju skaita pieaugumam jūlija sākumā (no 60 līdz 90 eks/l dažādos gados) seko tikpat straujš šo vēzišu skaita kritums jūlija otrajā pusē. Visu augusta mēnesi dafniju populācijas blīvums parasti nepārsniedz 20 eks/l. Pašlaik ir diezgan labi zināms, ka planktona vēzišu populāciju attīstību limitē galvenokārt divas galvenās faktoru grupas: plēsēju ietekme un piemērotas barības nepietiekamība (Гиляров, 1982). Vesela autoru virkne uzskata, ka saldūdens neplēsīgā zooplanktona galvenais limitējošais faktors ir barības trūkums. Par to, piemēram, liecina pozitīva korelācija starp fitoplanktona un zooplanktona produkciju, ko atzīmē savos darbos J. Makarevičs un G. Likens (Makarewics, Likens, 1979), un M. Ivanova (Иванова, 1981). Primārās produkcijas un vēzišu-filtratoru aprēķināto racionu analīze arī liecina par to, ka zooplanktona organismi patērē praktiski visu aļģu produkciju un bieži vien, izjūtot lielu barības deficītu, spēj eksistēt tikai pateicoties papildus barības avotiem - detritam un baktērijām (Винберг, 1977; Cushing, 1976).

Netieši par trofiskiem apstākļiem ūdensbaseinā var spriest pēc zooplanktona organismu auglības un dzimstības, jo, kā zināms (Иванова, 1985; Гиляров, 1987), abi šie lielumi ir tieši proporcionāli saistīti ar pieejamās barības daudzumu.

Analizējot *Daphnia galeata* populācijas sezonālo skaita dinamiku Možaiskas ūdenskrātuvē 1985. gadā (26. att.), var redzēt, ka vēzišu skaita kritums, kuru varēja novērot jūlija otrajā pusē un augustā, notika uz neparasti augstas populācijas relatīvās dzimstības fona. Reālajā, ne vienmēr klasiski pareizajā, populācijas īpatņu skaita un dzimstības dinamikā (ņemot vērā šo parametru noteikšanas nenovēršamās kļūdas), dzimstības izmaiņas ir uzskatāmas par attiecīgo skaita izmaiņu cēloni arī tad, kad dzimstības maksimums sakrīt ar populācijas īpatņu skaita minimumu. Tas ir tad, kad dzimstības līkne ir nobīdīta pa kreisi attiecībā pret īpatņu skaita līkni par šo (populācijas īpatņu skaita) svārstību pusperiodu. Tas nozīmē, ka dzimstības pieaugumam obligāti seko populācijas īpatņu skaita pieaugums, kaut arī, iespējams, ar zināmu aizkavēšanos. Šajā gadījumā mēs to nenovērojam (skat 26. att.).



26.att. *Daphnia galeata* populācijas īpatņu skaita (N), relatīvās dzimstības (b) un mirstības (d) dināmika 1985. gadā.

Salīdzinot *D. galeata* skaita un dzimstības līknes ar to populācijas mirstības līkni (26.att.) es konstatēju, ka dafniju dzimstības maksimums sakrīt laikā ar to mirstības maksimumu. Tādejādi, vasaras beigās novērotā *D. galeata* populācijas skaita samazināšanās nav saistīta ar šo vēzišu vairošanās procesu intensitātes samazināšanos, ko varbūt varētu saistīt ar barības trūkumu. Visai augstā dafniju dzimstība šajā periodā liecina par pretējo - barība nelimitēja populācijas attīstību.

Es pieņemu, ka dafniju populācijas mirstības pieaugums, kas, pēc manām domām, bija galvenais šo vēzišu skaita samazināšanās iemesls Možaiskas ūdenskrātuvē augustā, ir saistīts ar plēsēju ietekmi. Tie varētu būt: vai nu planktofāgas zivis, vai arī kādi plēsīgie bezmugurkaulnieki. No pēdējiem, dotajā ūdens-tilpē, visvarbūtīgākais ir *L. kindti* vēzītis.

Zivju lomu planktona vēzveidīgo cenozes kvalitatīvajās izmaiņās un atsevišķu zooplanktona grupu skaitliskā sastāva limitēšanā atzīmē daudzi autori (Hrbaček, 1960; 1962; Grygierek, Hillbricht-Ilkowska, 1967; De Bernardi, Giussani, 1975; Камлюк, Ляхнович, 1977; u.c.). Tomēr jāsaprot, ka literatūras dati par zivju ietekmi uz zooplanktonu ir visai neviennozīmīgi. Tā piemēram Z. Glivičs un A. Preiss (Gliwicz, Prejs, 1977) mēģināja kvantitatīvi novērtēt zivju lomu zooplanktona eliminācijā divos Polijas ezeros. Salīdzinot visu planktofāgu zivju summāro racionu ar zooplanktona organismu kopējo elimināciju autori parādīja, ka zivīm ir visai maza loma šajā eliminācijā.

Pēc A. Giļarova (Гиляров, 1982) domām zivis kā zooplanktona mirstības faktors var darboties pēc principa "visu vai neko", atkarībā no to (zivju) skaita un vēzveidīgo lineāriem izmēriem konkrētā ūdensbaseinā. Sakarā ar augstāk minēto neviennozīmību zivju ietekmes traktējumā un neiespējamību konkrēti kvantitatīvi novērtēt zivju lomu *D. galeata* populācijas dinamikā Možaiskas ūdenskrātuvē, es nolēmu pārbaudīt citu iespēju - novērtēt leptodoru ietekmi uz dafniju populāciju.

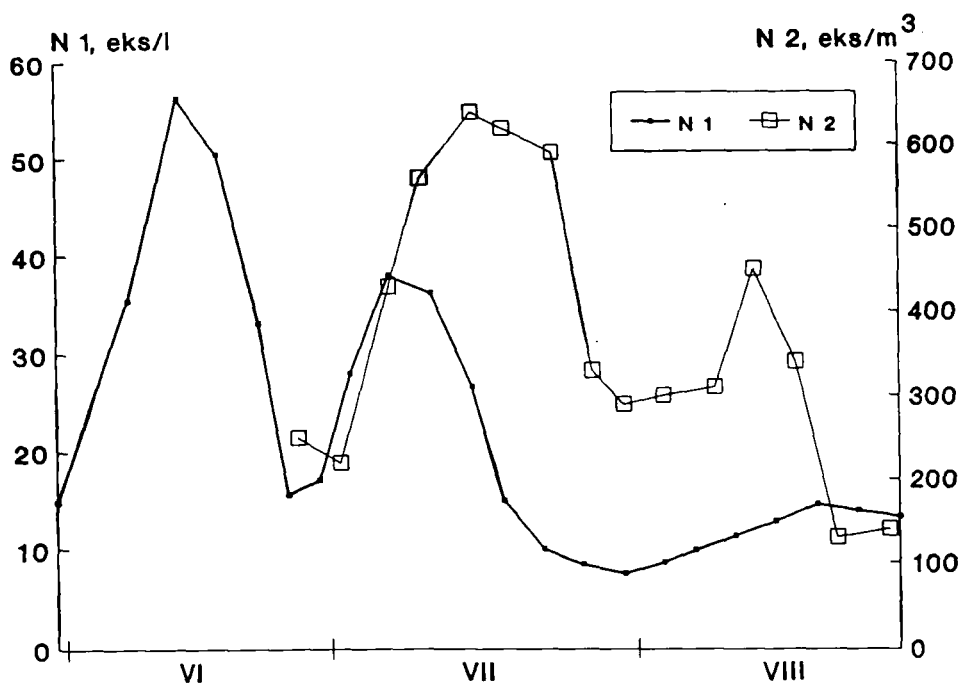
Pārliecinošus datus par visai jūtamam leptodoru lomu pārējo zooplanktona organismu biomasas eliminācijā var atrast Z. Gliviča un līdzautoru darbā (Gliwicz et al., 1978). Šajā darbā autori salīdzina visu zooplanktona sugu summāro biomasas elimināciju eitrofā Mikolaiskas ezerā (Polija) ar, teorētiski noteiktiem visu planktofāgu potenciāliem racioniem. Autori noteica ne tikai

zivju, bet arī leptodoru, dažādu ciklopu, plēsīgo virpotāju (*Asplanchna* sp.) un *Chaoborus* (Diptera) kāpuru racionus. Rezultāts bija negaidīts - vislielākā loma zooplanktona eliminācijā ir leptodorām. Līdzīgu analīzi šie autori veica arī izmantojot datus, kas iegūti mezotrofā Taltovisko ezerā (atrodas netālu no Mikolaiskas ezera). Arī šajā ezerā vadošā loma zooplanktona eliminācijā bija leptodorām.

Jau pašos pirmajos darbos, kuros autori izmantoja populāciju analīzes metodi zooplanktona izpētē, tie atzīmē visai lielo plēsīgo bezmugurkaulnieku ietekmi uz neplēsīgo zooplanktonu. Kā viens no pirmajiem "vainīgajiem" šajos darbos tiek minēts *L. kindti*. Tā piemēram, pašlaik jau klasiskajā, D. Holla (Hall, 1964) darbā iet runa par to, ka *Daphnia galeata mendotae* populācijas īpatņu skaita samazināšanās nelielā ezerā Beiz-Lein (Mičigāna, ASV) notika uz šo vēzišu dzimstības maksimālo vērtību fona. Tas nozīmē, ka īpatņu skaita samazināšanās nav saistīta ar vairošanās procesu bremzēšanos, kas varētu notikt barības nepietiekamības gadījumā. Dafniju populācijas dzimstības paaugstināšanās laikā pilnīgi sakrita ar šo vēzišu mirstības pieaugumu un ar potenciālā patērētāja (plēsēja) - *Leptodora kindti* populācijas īpatņu skaita pieaugumu. Pamatojoties uz šo triju parametru analīzi D. Holls secina, ka leptodoru ietekme ir vienīgais faktors, kas ierobežo dafniju populācijas īpatņu skaitu dotajā ūdensbaseinā otrajā vasaras pusē. D. Raita darbā (Wright, 1965), kas bija publicēts nedaudz vēlāk, arī veikta līdzīga analīze. Salīdzinot pētāmās sugas mirstības sezonālo dinamiku ar iespējamā plēsēja populācijas īpatņu skaita izmaiņām, autors atzīmē leptodoru vadošo lomu *Daphnia schoedleri* populācijas augšanas ierobežošanā.

Salīdzinot *Daphnia galeata* populācijas īpatņu skaita sezonālo dinamiku Možaiskas ūdenskrātuvē 1985. gadā ar dzimumnobriedušo leptodoru (ķermeņa garums no 5 līdz 11 mm) skaitu šajā periodā, es novēroju, līdzīgi D. Holla un D. Raita darbiem, ka leptodoru skaita pieaugums sakrīt ar dafniju skaita samazināšanos un to (dafniju) mirstības paaugstināšanos (27. att.).

Savos aprēķinos es speciāli operēju tikai ar pieaugušo (dzimumbriedušo) leptodoru īpatņu skaitu, jo pēc maniem datiem (skat. nodaļu 3.2.2) tikai šo *L. kindti* populācijas īpatņu daļu droši var saukt par plēsējiem.



27.att. Leptodora kindti (N1) un Daphnia galeata (N2) populāciju īpatņu skaita sezonālā dinamika 1985. gadā.

Tomēr jāsaprot, ka D. Holla un D. Raita darbos parādīti visai zemi *L. kindti* populāciju maksimālie blīvumi, 0,13 eks/l pirmajā un 0,04 eks/l otrajā darbā. Piemēram V. Edmondsons un A. Lits (Edmondson and Litt, 1982) nekonstatēja daudz maz jūtamu *L. kindti* ietekmi uz dafniju populāciju Vašingtonas ezerā pat tad, kad leptodoru populācijas blīvums sasniedza 0,08 eks/l. Tajos gadījumos, kad iet runa par jūtamu *L. kindti* ietekmi uz citiem Cladocera kārtas vēzišiem plēsēju populācijas blīvums svārstās starp 0,49 un 4,20 eks/l, jeb vidēji ir ne mazāks par 1,5 eks/l (Матвеев, 1978; Cummins et al., 1969; De Bernardi, Guissani, 1975; Hillbricht-Ilkowska, Weglenska, 1970; Gliwicz et al., 1978).

Sakarā ar augstāk teikto vesela virkne autoru izsaka domu, ka leptodoru loma D. Holla un D. Raita darbos ir pārspīlēta (Prepas, Rigler, 1978; Herbert, 1978; Гиляров, 1987). A. Giljarovs, analizējot D. Holla darbu, aprēķināja leptodoru populācijas sum-

māro diennakts racionu, pieņemot viena vēziša racionu par 30% no tā mitrās masas. Dafniju populācijas summārā eliminācija D. Holla darbā bija 3,64 g uz 100 litriem ūdens diennaktī. Pēc A. Giļarova domām leptodoras spēja patērēt tikai nedaudz vairāk par pusi no dafniju diennakts eliminācijas. Šajā pat darbā (Гиляров, 1987) autors noteica plēsēju summāro racionu un upuru summāro elimināciju arī pēc D. Raita (Wright, 1965) datiem. Tāpat kā iepriekšējā gadījumā, leptodorām vidējais ķermeņa garums bija pieņemts par 7 mm, bet dafnijām - 0,8 mm, L. kindti diennakts racioni - 30% no to mitrās masas. Arī šoreiz izrādījās, ka periodā, kad dafniju mirstība bija maksimāla, leptodoras varēja patērēt ne vairāk par 77% no dafniju populācijas eliminētās biomasas.

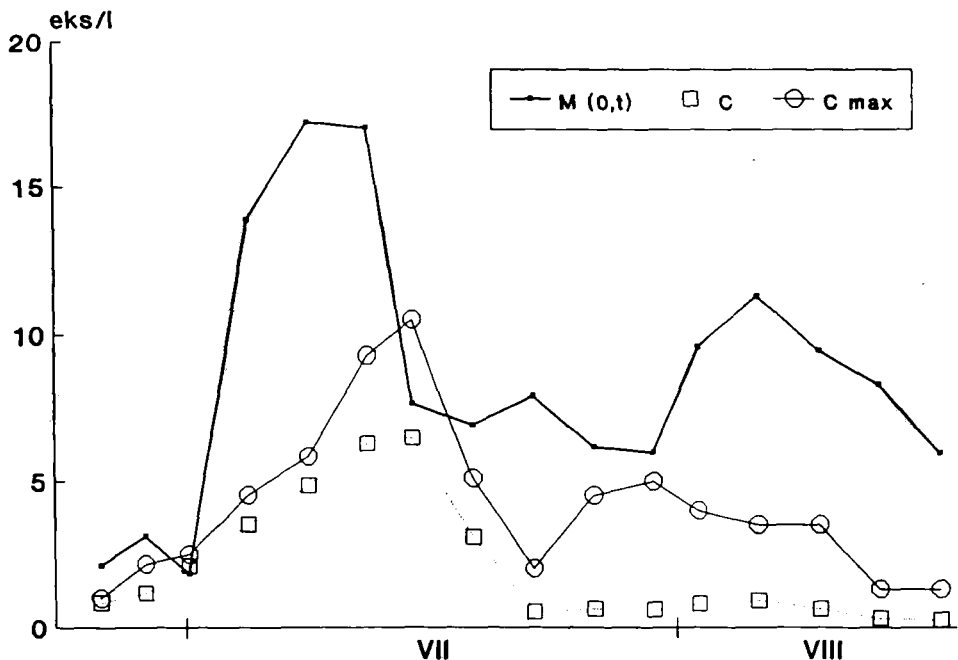
Tādejādi A. Giļarova veiktā D. Holla un D. Raita darbu analīze neapstiprināja šo autoru domas par to, ka leptodorām ir svarīga loma dafniju populāciju īpatņu skaita regulācijā. Šī analīze spīdoši parādīja, ka ticamu rezultātu iegūšanai ir nepieciešami kvantitatīvi dati par to, ar kādu ātrumu vieni planktona organismi patērē otru.

Diemžēl kvantitatīvi dati par leptodoru barošanu literatūrā nav sastopami pārāk bieži. Pie kam, jāsaprot, ka daži no tiem man liekas nepielietojami ūdensbaseina reālas situācijas analīzei tajos pielauto metodisko kļūdu dēļ. Tā tas bija, piemēram, E. Morduhai-Boltovskajas (Мордухай-Болтовская, 1958, 1960) daros (skat. nodaļu 3.2.1.).

Labus kvantitatīvus datus par leptodoru barošanu atrodam A. Karabina darbā (Karabin, 1974), kurā eksperimenti bija veikti apstākļos, kas maksimāli tuvināti dabā sastopamajiem. Šajā darbā autors izmantoja Z. Gliviča (Gliwicz, 1969) ieteikto metodiku, kuru tas pielietoja eksperimentos ar planktona filtratoru barošanās izpēti. Pietiekoši liela izmēra konteineros (3 l) autors pētīja L. kindti iedarbību uz pārējiem zooplanktona organismiem, kuru koncentrācija eksperimentos bija tuva dabiskajai. Upuru koncentrācija visās eksperimentu sērijās bija nemainīga, bet plēsēju daudzums variēja. Tādejādi iegūtais L. kindti racioni Mikolaiskas ezerā (Polija) bija 30% no to mitrās masas, bet Taltovisko ezerā - 40%. Tie ir visai interesanti un ticami rezultāti, bet tie diemžēl nesniedz mums atbildi uz jautājumu par to, cik lielā mērā leptodoru racioni ir atkarīgi no barības objektu koncentrācijas. Šāda informācija, pēc manām domām, ir absolūti

nepieciešama, jo vairumā gadījumu plēsēju raciona ir nepatstāvīgs lielums, kas nepārtraukti mainās atkarībā no upuru sastopamības biežuma.

Tā piemēram, Z. Brendla un C. Fernando darbā (Brandl, Fernando, 1978) ir parādīts, ka Cyclops vicinus raciona sezonālās izmaiņas vienā no Čehoslovākijs diķiem ir pilnā mērā atkarīgas no šo plēsēju galvenā upura - Bosmina longirostris populācijas sezonālās dinamikas.



28.att. Daphnia galeata populācijas mirstības - $M(0,t)$ un Leptodora kindti populācijas raciona (C un C max) sezonālā dinamika 1985. gadā.

Dotajā darbā es pamēģināju kvantitatīvi novērtēt leptodoru ietekmi uz D. galeata populāciju Možaiskas ūdenskrātuvē, aprēķinot L. kindti racionu (C) pēc vienādojuma, kas to saista ar dafniju koncentrāciju (q) (skat. nodaļu 3.2.1.) un salīdzinot tādā veidā iegūto racionu ar dafniju mirstību $M_{(0,t)}$.

28. attēlā ir parādītas D. galeata populācijas mirstības $M_{(0,t)}$ un L. kindti populācijas raciona $C_{(0,t)}$ sezonālās svārstī-

bas. Kā redzam, leptodoru racioni ir tikai neliela daļa no summārās dafniju eliminācijas. Tikai vienreiz jūnija beigās leptodoru racioni pārsniedza dafniju mirstību, bet vidēji novērojumu veikšanas laikā tas nav lielāks par 25% no summārās *D. galeata* populācijas eliminācijas.

Interesantus datus var atrast C. Viljamsona un M. Stokela darbā (Williamson, Stoeckel, 1990). Pamatojoties uz pavisam vienkāršu modeli autori izsaka domu, ka plēsonības risku (predation risk) var noteikt reizinot upuru pieejamību ar "blīvuma risku" (density risk). Pēdējais lielums savukārt ir atkarīgs ne tikai no upura un plēsēja populāciju blīvuma, bet arī no šo populāciju telpiskās pārklāšanās. Autori pētīja plēsīga Copepoda kārtas vēziša *Mesocyclops edox* populācijas ietekmi uz citiem zooplanktona organismiem nelielā ezeriņā Pensilvānijā (ASV). Zinātnieki secina, ka pieņēmums par plēsēja un upuru populāciju vienmērīgu telpisko izvietojumu bieži vien noved pie plēsonības riska nepietiekama novērtējuma. Šī kļūda var būt īpaši liela, ja upuru populācija ir planktona vēžveidīgie.

Ņemot vērā augstāk teikto, un to ka *D. galeata* vertikālais izvietojums varēja būt ne visai vienmērīgs, L. kindti populācija varēja sasniegt sava raciona maksimālās vērtības, barojoties ūdens slāņos ar dafniju koncentrāciju, kas bija augstāka par to vidējo *D. galeata* populācijas blīvumu, kuru es izmantoju savos aprēķinos. Lai pārbaudītu šādu varbūtību es noteicu arī leptodoru populācijas maksimālo racionu C_{max} , kas pēc maniem datiem bija 10,7 dafnijas uz vienu plēsēju diennakti (skat. nodaļu 3.2.1.). Salīdzinot leptodoru maksimālo racionu C_{max} ar summāro *D. galeata* populācijas elimināciju $M_{(0,t)}$, nav grūti pamanīt to, ka tikai atsevišķos datumos plēsēju racioni pārsniedz vai arī ir ļoti tuvs upuru populācijas mirstībai (28. att). Vidēji novērojumu sezonas laikā ne vairāk kā 60% no *D. galeata* populācijas eliminētās biomasas var "norakstīt" uz leptodoru rēķina.

Tādejādi, dafniju populācijas īpatņu skaita samazināšanās dotajā ūdenstilpē nez vai ir izskaidrojama ar leptodoru ietekmi. Visdrīzāk īstais "vainīgais" ir augstāka trofiskā līmeņa plēsējs - zivis. Tā piemēram, A. Giļarovs (Гиляров, 1982) savā darbā konstatē, ka gandrīz pilnīgs pelagisko vēžveidīgo iztrūkums Glubokoje ezera litorālē (Krievija) vasaras mēnešos ir saistīts ar visai augstu (vairāki desmiti eks/m³) zivju mazuļu koncentrāciju

ūdenī. To, ka zivju mazuļi, migrējot ūdenstilpes pelagiālē vasaras otrajā pusē, var diezgan nopietni ietekmēt zooplanktona dinamiku atzīmē arī citi autori (Gliwicz et al., 1981).

Šī nodaļa, par plēsēju un upuru savstarpējām attiecībām, būtu nepabeigta, ja es nedaudz nepakavētos pie to netiešās iedarbības efektiem ekosistēmā. Ir zināms, ka šos "netiešos efektus" var iedalīt trijās lielās grupās: trofiskās kaskādes efekti (suga A ietekmē sugu C, izmainot sugas B īpatņu skaitu), uzvedības (suga A ietekmē sugu C, izmainot sugas B uzvedību) un ķīmiskie efekti, kad starp divām sugām pastāv dažādu ķīmisku vielu izraisīta mijiedarbība. Trofiskās kaskādes efektu pētījumiem ir veltīti daudzi ASV zinātnieku darbi, kuru apkopojumu var atrast grāmatā "Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities". Trofiskās kaskādes efekti ir biomanipulāciju teorētiskais pamats. Biomanipulāciju vienkāršota shēma varētu izskatīties sekojoši: plēsīgo zivju skaita palielināšana → planktofāgu zivju populāciju blīvuma samazināšanās → zooplanktona filtratoru skaita palielināšanās → fitoplanktona biomassas samazināšanās, kas paaugstina ūdens dzidrību un tā kvalitāti. Paralēli trofiskās kaskādes efektiem, kas izpaužas dažādu trofisko līmeņu konsumentu un producentu biomassas svārstībās, šajā gadījumā notiek arī hidrobiontu koakciju (konkurence, mutuālisms, u.c.) izmaiņas. Tā piemēram, planktofāgu zivju ietekmi visvairāk "izjūt" planktona plēsīgie bezmugurkaulnieki un izmēros lielākie Cladocera kārtas vēziši. Tas parasti izraisa sīko vēžveidīgo un virpotāju masveida attīstību. Šāds efekts literatūrā ir ieguvis nosaukumu - netiešā stimulēšana.

Interesantu netiešās stimulēšanas piemēru atrodam C. Lanta un C. Leka darbā (Lunte, Luecke, 1990). Autori izmantoja imitācijas modeli, kas ietvēra sevī informāciju par planktofāgu zivju (*Coregonus arteolli* un *Perca flavescens*) biomasu un racionu, kā arī galvenās zooplanktona un fitoplanktona grupas raksturojošus datus (biomasa, populācijas struktūra, u.c.). Modelis rāda, ka *Daphnia galeata mendotae* populācijas mirstību jūlijā Mendotas ezerā (Viskonsīna, ASV) var izskaidrot ar *Leptodora kindti* ietekmi. Turpretī vasaras sākumā, kad *L. kindti* populācijas īpatņu skaits vēl ir neliels, šie vēziši nespēj "kontrolēt" dafniju populāciju. Dotais modelis labi ilustrē situāciju, kad planktofāgu zivju skaita samazināšanās izsauc *L. kindti* populācijas

strauju pieaugumu un *D. galeata* mirstības palielināšanos. Tas ir savdabīgs netiešās stimulēšanas (indirect facilitation) efekts.

Nobeigumā gribu atgriezties pie personiskajiem datiem un atzīmēt sekojošo: tajos periodos, kad *L. kindti* populācijas blīvums sasniedz 500-600 eks/m³ un racionis ir C_{max} , šie vēziši pilnībā spēj "kontrolēt" savu upuru populāciju (*D. galeata*). Arī citi autori norāda uz "jūtamam" leptodoru ietekmi uz zooplanktona organismiem tikai tad, kad plēsēju koncentrācija ūdenī nav mazāka par 0,5 eks/l (Ghilarov, 1981; Matveev, 1983).

N O B E I G U M S

Dotā darba rezultāti dod iespēju tuvināties saldūdens zooplanktona organismu daudzuma prognozēšanas uzdevumu atrisinājumam, kas ir absolūti nepieciešams zivju barības bāzes pareizai noteikšanai.

Kā zināms, pieaugušas leptodoras ir spējīgas aktīvi izvairīties no tādiem zvejas rīkiem kā Džedi tīkls (Кузичкин, 1974; Karabin, 1971). Tas neizbēgami noved pie populācijas blīvuma nepareiza vērtējuma. Efektīvāku zvejas rīku (batometrs, planktonsmēlējs u.c.) izmantošanu apgrūtina tas, ka daudzās ūdenstilpēs (piemēram Možaiskas ūdenskrātuvē) leptodoru populācijas vidējais sezonas blīvums nepārsniedz 0.3 ekz/l un reprezentatīvu paraugu iegūšanai nepieciešams izfiltrēt lielu ūdens daudzumu.

Dotajā darbā pirmo reizi leptodoru skaits tika noteikts pēc nakts paraugiem, tas ļāva noskaidrot populācijas sezonālās dinamikas reālo ainu. Datus par leptodoru populācijas telpisko izvietojumu un migrācijām var izmantot ekoloģiskos un hidrobioloģiskos pētījumos, kā arī veicot bioloģisko monitoringu.

Eksperimentos, kuros visi parametri bija maksimāli tuvināti dabiskiem apstākļiem, noteikti pieaugušo leptodoru un to juvenīlo stadiju barības spektri. Metodes, kas piedāvātas dotajā darbā, plēsīgā zooplanktona lomas novērtēšanai, un rezultātus, kas iegūti pamatojoties uz šīm metodēm var izmantot zivju barības bāzes noteikšanai arī citās ūdenstilpēs.

Sakarā ar to, ka neprecizitātes dzīvnieku augšanas ātruma noteikšanā ir viens no galvenajiem kļūdu avotiem dažādu dzīvnieku populāciju produktivitātes pētījumos, īpašu uzmanību pievērsu L. kindti augšanas eksperimentu metodikai. Ar netradicionālas metodikas palīdzību tika izpētīta leptodoru augšana un pamatojoties uz šiem datiem iegūti populācijas produktivitātes parametri. Īslaicīgos eksperimentos, kuros to norises apstākļi bija maksimāli tuvināti dabiskiem, izpētītas leptodoru lineārās augšanas īpatnības. Uz empīrisko datu pamata iegūta summārā augšanas likne un to aprakstošs vienādojums: $L_x = 11 \cdot 9e^{-0,0206 \cdot x}$, kurā L_x (mm) ir vecumu x (diennaktis) sasniegušu īpatņu ķermeņa garums.

Darbā ir iegūti interesanti rezultāti, salīdzinot Leptodora

kindti populācijas producēšanas ātrumu (relatīvo produkciju) ar to populācijas momentāno dzimstības ātrumu (relatīvo dzimstību). Katrā laika momentā realizējas viena no trim iespējām attiecībām starp relatīvo produkciju (Pr) un relatīvās dzimstības (b) un īpatņu vidējās masas izmaiņu relatīvā ātruma (q_w) summu. Attiecība starp eliminēto īpatņu vidējo masu un populāciju veidojošo īpatņu vidējo masu sniedz priekšstatu par mirstības raksturu dažādās vecuma grupās. Šādas netradicionālas metodes izmantošana paver jaunas iespējas hidrobiontu populāciju dinamikas prognozēšanā.

Pētījumu rezultāti tika apspriesti: PSRS ZA Zooloģijas institūta Saldūdens un eksperimentālās hidrobioloģijas laboratorijas semināros (Ļeņingrada, 1986, 1988), 1. Vissavienības konferencē par ihtioloģijas, dzeramā ūdens un rekreācijas ūdensbaseinu zivsaimnieciskās izmantošanas problēmām (Maskava, 1987), 18. Maskavas Valsts Universitātes Bioloģijas fakultātes jauno zinātnieku konferencē (Maskava, 1987). Latvijas ZA Bioloģijas institūta Hidrobioloģijas laboratorijas seminārā (Salaspils, 1993).

SECINĀJUMI

1. Izpētīta Leptodora kindti populācijas skaita, relatīvās dzimstības un mirstības dinamika Možaiskas ūdenskrātuvē un izanalizēti to ietekmējoši faktori.

2. Izpētīta L. kindti populācijas dzimuma un vecumstruktūras dinamika divu veģetācijas sezonu laikā. Vidēji sezonas laikā ap 60% no populācijas īpatņu kopējā skaita un ap 30% no to biomasas ir juvenīlie īpatņi (ķermeņa garums 1,8-5,5 mm).

3. Noskaidrots leptodoru vertikālais izvietojums un diennakts vertikālās migrācijas ūdenskrātuvē. Leptodoru juvenīlie īpatņi galvenokārt migrē ūdens virsējos slāņos (dziļums 0-4 m). To maksimumu pie ūdens virsas var novērot dienas vidū. Pieaugušiem īpatņiem ir raksturīgs apgriezts migrāciju ritms ar maksimumu virspusē nakts un agrās rīta stundās. Dienā pieaugušas leptodoras uzturās 4-6 m dziļumā.

4. Atzīmētas būtiskas leptodoru skaita atšķirības dienā un naktī ievāktajos paraugos. Naktī pieaugušo leptodoru skaits paraugos ir 5-6 reizes lielāks. Sakarā ar to tiek ieteikts paraugus ievākt diennakts tumšākajā laikā.

5. Eksperimentos, kuros visi parametri bija maksimāli tuvināti dabiskiem apstākļiem, noteikts pieaugušo leptodoru un to juvenīlo stadiju barības spektri. Dzimumbriedumu sasniegušie vēziši galvenokārt pārtiek no Daphnia galeata agrajām stadijām (ķermeņa garums 0,70-1,15 mm). Juvenīlie īpatņi pārtiek no virpotājiem (0,1-0,2 mm).

6. Noskaidrota pieaugušo leptodoru raciona lieluma (C, ekz/diennaktī uz vienu leptodoru) atkarība no barības objektu koncentrācijas (q, ekz/l). Pamatojoties uz empīriski iegūtajiem datiem iegūts vienādojums, kas apraksta šo divu lielumu attiecības: $C=10,7 \cdot (1-10^{-0,0189 \cdot q})$.

7. Īslaicīgos eksperimentos, kuros to norises apstākļi bija maksimāli tuvināti dabiskiem, izpētītas leptodoru lineārās augšanas īpatnības. Uz empīrisko datu pamata iegūta summārā augšanas līkne un to aprakstošs vienādojums: $L_x=11-9e^{-0,0206 \cdot x}$, kurā L_x (mm) ir vecumu x (diennaktis) sasniegušu īpatņu ķermeņa garums.

8. Analizējot leptodoru populācijas ietekmi uz citiem plan-

ktona organismiem, ir parādīts, ka vidēji sezonas laikā leptodoras patērē tikai 23% no dafniju populācijas kopējā eliminēto īpatņu skaita. Periodos, kad leptodoru populācijas blīvums ir 500-600 ekz/m³ to racionš sasniedz 100% no eliminēto *D. galeata* skaita.

**BIOLOGY OF LEPTODORA KINDTI (FOCKE)
(CRUSTACEA; CLADOCERA)
AND HIS ROLE IN FRESHWATER ECOSYSTEMS**

SUMMARY

Plankton invertebrate predators, specifically *Leptodora kindti* (Focke), are one of the least studied groups in freshwater plancton community from the ecological point of view. On the one hand, leptodoras are the rivals of fish as they feed on "peaceful" zooplankton. On the other hand, leptodora expands the fodder supply for fish, being itself the food for not only fish - planktonphages but also for benton - eating and predatory fish at the early stages of their development. In this connection the evaluation of the role of predatory zooplankton in the processes of energy and substance transformation in the ecosystem of a reservoir is an important task of hydrobiology, its solution being essential for understanding the laces of functioning of the whole community.

The scientific novelty of this work lies in the study of the invertebrate predator *L. kindti*, the biology of which hasn't been sufficiently described in scientific literature. In this work for the first time the quantity of leptodoras was defined on the basis of the data of night catchings that made it possible to establish the real picture of seasonal dynamics of this quantity. The work contains the appropriate recommendations as to taking the samples. The vertical distribution and the course of daily vertical migrations of leptodoras in the reservoir were studied. It is shown that the young leptodoras migrate near the surface of the water, the maximum at the surface being observed in the middle of the day. For puberal leptodoras the opposite

rhythm of migrations was observed, the maximum at the surface occurring during the night and early morning hours.

On the basis of the results of the experiments, the conditions of which were as close to natural as possible, there were defined the nutrition spectra of grown-up leptodoras and their juvenile stages. It was established that the puberal leptodoras feed mainly on young *Daphnia galeata* (body length 0.70 - 1.15 mm), and the juvenile specimens feed on *Rotatoria* (0.1 - 0.2 mm).

Under the conditions close to natural the relationship between the ration of grown - up leptodoras (C , specimens/day per one leptodora) and the contrecation of fodder objects (q , specimens/l.) has studied. On the basis of the empiric data an equation was made, describing this relationship:

$$C = 10,7 \cdot (1 - 10^{-0,0189 \cdot q}).$$

In short - term experiments the linear growth of *L. kindti* was studied with the help of original techniques. On the basis of the results obtained, the production characteristics of leptodora population were calculated. For the first time there was obtained a curve of growth that can be described by the equation: $L_x = 11,9e^{-0,0206 \cdot x}$, where L_x (mm) is the length of the specimens of the age x (days).

In the study of the leptodoras' pressure on "peaceful" zooplankton it was shown that on the average during the season only 23% of the total death - rate of *Daphnia* can be ascribed to leptodoras. In the periods when the number of leptodoras reaches 500-600 specimens/m³ they may be responsible for 100% of the total elimination of *D. galeata*.

Thus, the results of the present work allow to approach the solution of the problem of forecasting the quantity of frshwater zooplankton and, specifically, of fodder objects of fish. The data on the distribution and migration of leptodoras may be used in ecological and hydrobiological research work and in organizing biological monitoring. The suggested methods of evaluating the role of predatory zooplankton and the conclusions obtained on their basis may be used for defining the fodder supply of fish in other reserviors.

БИОЛОГИЯ LEPTODORA KINDTI (FOSKE)
(CRUSTACEA; CLADOCERA)
И ЕЕ РОЛЬ В ПРЭСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

РЕЗЮМЕ

Планктонные беспозвоночные хищники, в частности *Leptodora kindti* (Foske), остаются одной из наименее изученных с экологической точки зрения групп в пресноводном планктонном сообществе. С одной стороны, лептодоры являются конкурентами рыб, питаются "мирным" зоопланктоном. С другой стороны, лептодора, расширяет кормовую базу рыб, так как сама является объектом питания не только рыб - планктофагов, а также бентосоядных и хищных рыб на ранних стадиях их развития. В связи с этим оценка роли хищного зоопланктона в процессах трансформации энергии и вещества в экосистеме водоема является важной задачей гидробиологии, решение которой существенна для понимания законов функционирования всего сообщества.

Научная новизна данной работы состоит в изучении беспозвоночного хищника *L. kindti*, данные по биологии которого в литературе крайне немногочисленны. В представленной работе впервые численность лептодоры определена по данным ночных ловов, что позволило установить действительную картину сезонной динамики численности. Работа содержит соответствующие рекомендации по отбору проб. Изучено вертикальное распределение и ход суточных вертикальных миграций лептодор в водоеме. Показано, что молодь лептодор мигрирует в поверхностных слоях воды (глубина 0-4 м), при этом максимум у поверхности наблюдается в середине дня. Для половозрелых рачков отмечен обратный ритм миграций с максимумом у поверхности в ночные и предутренние часы.

По результатам опытов, условия которых были максимально приближены к естественным, определены спектры питания взрослых лептодор и их ювенильных стадий. Установлено, что половозрелые лептодоры питаются, в основном, молодь *Daphnia galeata* (длина тела 0,70-1,15 мм), а ювенильные особи питаются коловратками (0,1-0,2 мм).

В условиях, максимально приближенных к природным, изучена зависимость рациона взрослых лептодор (С, экз/сутки на одну леп-

тодору) от концентрации кормовых объектов (q , экз/л). На основании эмпирических данных выведено уравнение, описывающее эту зависимость: $C = 10,7 \cdot (1 - 10^{-0,0189 \cdot q})$.

В краткосрочных экспериментах, нетрадиционной методикой изучен линейный рост *L. kindti*. Основываясь на полученных результатах, были рассчитаны продукционные характеристики популяции лептодору. Впервые получена составная кривая роста, которую можно описать уравнением: $L_x = 11 - 9e^{-0,0206 \cdot x}$, где L_x (мм) - длина особей возраста x (сутки).

При изучении пресса лептодору на "мирный" зоопланктон показано, что в среднем за сезон только 23% от общей смертности дафний приходится на их потребление лептодорами. В периоды, когда численность лептодору достигает 500-600 экз/м³, на их долю может приходиться до 100% от общей элиминации *D. galeata*.

Таким образом, результаты настоящей работы позволяют приблизиться к решению вопроса о прогнозировании численности пресноводного зоопланктона и, в частности, кормовых объектов рыб. Данные по распределению и миграциям лептодору могут быть использованы при проведении экологических и гидробиологических исследований и при организации биологического мониторинга. Предложенные способы оценки роли хищного зоопланктона и полученные на их основе выводы могут быть применены для определения кормовой базы рыб в других водоемах.

IZMANTOTĀ LITERATŪRA

A manual for the assessment of secondary production in fresh waters. // IBP Handbook, N 17, 1971.

Agren G.I., Axelsson B. / Population respiration: A theoretical approach. // *Ecol. Modelling.* - 1980. Vol. 11. - P. 39-54.

Andronikova J.N., Drabkova V.G., Kuzmenko K.N., Michailova N.F., Stravinskaja E.A. / Biological productivity of the main communities of the Red Lake. // *Productivity problems of freshwaters.* Warszawa-Krakow. - 1972, P. 57-72.

Barthelmes D. / Die horizontale Zooplanktonverteilung im Grossen Muegel See. Einige Beobachtungen ueber die Verhaeltnisse im Epilimnion. // *Z. Fischerei N.F.* - 1960. Vol. 9, N 5-6. P. 333-352.

Bertalanffy L. von. / A quantitative theory of organic growth. // *Hum. Biol.* - 1938. Vol. 10., N 2, P. 181-213.

Bertalanffy L. von / Quantitative laws in metabolism and growth. // *Quart. Rev. Biol.* - 1957. Vol. 32. - P. 217-231.

Blanc H. / Le plankton nocturne du lac Lemane. // *Bull. Soc. sci. natur. Vaudoise.* - 1898. Vol. 34, N 128. P. 225-230.

Bosselman S. / Population dynamics of *Keratella cochlearis* in Lake Esrom. // *Arch. Hydrobiol.* - 1979. Vol. 87, N 2. P. 152-165.

Boysen-Jensen P. / Valuation of the Limfjord. I. Studies on the Fish-Food in the Limfjord 1909-1917. // *Rep. Danish Biol. St.*, - 1919. Vol. 26, - P. 1-44.

Brandl Z., Fernando C.H. / Prey selection by the cyclopoid copepods *Mesocyclops edax* and *Cyclops vicinus*. // *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.* - 1978. Vol. 20, N 4, P. 2505-2510.

Brooks J.L., Dodson S.L. / Predation, body size, and composition of plankton. // *Science.* - 1965. N 3692. - P. 28-35.

Coker R.E. / Influence of temperature on size in freshwater Copepods *Cyclops*. // *Intern. Rev. gesamt Hydrobiol. und Hydroorg.*, - 1933. Vol. 29, N 5/6, P. 406-436.

Cole J.J., Likens G.E., Hobbie J.E. / Decomposition of planktonic algae in an oligotrophic lake. // Oikos - 1984. Vol. 42, N 3. - P. 257-266.

Costa R., Cummins K.W. / Diurnal Vertical Migraton Patterns of *Leptodora kindti* (Focke) (Crustacea; Cladocera) in a Shallow Eutrophic Reservior. // Int. Revue ges. Hydrobiol. - 1969. Vol. 54, N 4. P. 533-541.

Cummins R.W., Costa R.R, Rowe R.R. et al. / Ecological energetics of a natural population of the predaceous zooplankter *Leptodora kindtii* Focke (Cladocera). // Oikos - 1969. Vol. 20, N 2. - P. 189-223.

Cushing L.H. / Grazing in Lake Erken. // Limnol. Oceanogr. - 1976. Vol. 21, N 3. - P. 349-356.

De Bernardi R., Giussani G. / Population dynamics of three Cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by planktonophagus fish. // Intern. Vesein. Limnol. Verhandl. - 1975. Vol. 19. - P. 2906-2912.

Deevey E.S. / Life tables for natural populations of animals. // Quart. Rev. Biol. - 1947. Vol. 22. - P. 283-314.

Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities

Deevey G.B. / Relative effects of the temperature and food on seasonal variations in length of marine Copepods in some Eastern American and Western European Water. // Bull. Bingham. Oceanogr. Collect. - 1960. Vol. 17, - P. 55-86.

Edmondson W.T. / Instantaneous birth rates of zooplankton. // Limnol. Oceanogr. - 1972. Vol. 17, N 5. - P. 792- 795.

Edmondson W.T., Litt A.H. / *Daphnia* in Lake Washington. // Limnol. Oceanogr. - 1982. Vol. 27, N 2. - P. 272-293.

Fedorenko A.Y. / Feeding characteristics and predation impact of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae) larve in a small lake. // Ibi. - 1975. Vol. 20, N 2. - P. 250-258.

France R. / Zur Biologie des Planktons. // Biol. Zbl. - 1894. N 14. - P. 33-38.

Ghilarov A.M. / Dynamics of cladoceran population in a mesotrophic lake and main factors of its control. // Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol. - 1981. Vol. 21, N 1. - P. 509-512.

Gliwicz Z.M. / Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. // *Ekol. Pol. A.* - 1968. Vol. 17, N 36. - P. 663-708.

Gliwicz Z.M., Prejs A. / Can planktivorous fish keep in check planktonic crustacean populations? A test of size-efficiency hypothesis in typical Polish lakes. // *Ekol. Pol.* - 1977. Vol. 25, N 4. - P. 567-591.

Gliwicz Z.M., Hillbricht-Ilkowska A., Weglenska T. / Contribution of fish and invertebrate predation to the elimination of zooplankton biomass in two Polish lakes. // *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.* - 1978. Vol. 20. - P. 1007-1011.

Gliwicz Z.M., Ghilarov A.M., Pijanovska J. / Food end predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cucullata* Sars. // *Hydrobiologia.* - 1981. Vol. 80, N 3. - P. 205-218.

Granberg K. / Seasonal fluctuations in numbers and biomass of plankton of lake Paajarvi southern Finland. // *Annal. Zool. fenici.* - 1970. N 7. - P. 1-24.

Green J. / Size and reproduction in *Daphnia magna* (Crustacea, Cladocera). // *Proc. of Zool. Soc. of London.* - 1954. Vol. 124, N 3, - P. 535-545.

Green J. / Growth, size and reproduction in *Daphnia* (Crustacea, Cladocera). // *Proc. of Zool. Soc. of London.* - 1965. Vol. 126, N 3, - P. 173-204.

Green J. / Population dynamics and production of the calanoid copepod *Calamoecia lucasi* in northern New Zealand lake. // *Arch. Hydrobiol.* - 1976. Vol. 50, N 4, - P. 313-400.

Grygierek E., Hillbricht-Ilkowska A., Spodnievska J. / The effect of fish on plankton community in ponds. // *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.* - 1967. Vol. 16, N 3. - P. 1359-1336.

Hall D.J. / An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. // *Ecology* - 1964. Vol. 45. - P. 94-112.

Herbert P.D.N. / The population biology of *Daphnia* (Crustacea, Daphnidae). // *Biol. Rev.* - 1978. Vol. 53, P. 387-426.

Hercig A., Aner B. / The feeding behavior of *Leptodora kindti* and its impact on the zooplankton community of Neusieder See (Austria). // *Hydrobiologia* - 1990. Vol. 198. - P. 107-117.

Hillbricht-Ilkowska H., Karabin A. / An attempt to Production of *Leptodora kindtii* (Focke) in field and laboratory experiments. // *Pol. Arch. Hydrobiol.* - 1970. Vol. 17, N 2. - P. 81-86.

Hillbricht-Ilkowska H., Weglenska T. / Some relations between production and zooplankton structure of two lakes of varying trophy. // *Pol. Arch. Hydrobiol.* - 1970. Vol. 17, N 2. - P. 233-240.

Holling C.S. / The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine saw-fly. // *Canad. Entomol.* - 1959. Vol. 91, N 4. - P. 293-320.

Hrbaček J. Hrbačkova-Esslöva M. / Fish stock as a protective agent in the occurrence of slow developing dwarf species and strains of the genus *Daphnia*. // *Intrn. Rev. gesamt. Hydrobiol.* - 1960. Vol. 45, N 3. - P. 355-358.

Hrbaček J. / Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. // *Rozpr. CSAV, MPV.* - 1962. Vol. 72, N 10. - 116 p.

Hutchinson G.E. / The vertical migration and horizontal distribution of the zooplankton. // *A treatise of Limnology.* - 1967. N 2. - P. 67-91.

Karabin A. / A comparison of Two Methods of Sampling the Plankton Predator *Leptodora kindti* (Focke) (Crustacea; Cladocera). // *Bull. Pol. Acad. Sciences.* - 1971. Vol. 19, N 3. - P. 197-200.

Karabin A. / Studies on the predatory role of the Cladoceran *Leptodora kindtii* (Focke) in secondary production of two lakes with different trophy. // *Ecol. Pol.* - 1974. Vol. 22, N 2. - P. 295-310.

Kerfoot W.C. / The divergence of adjacent populations. // *Ecology.* - 1975. Vol. 56, N 6. - P. 1298-1313.

Kerfoot W.C. / A question of taste: crisis and warning coloration in freshwater zooplankton communities. // *Ecology.* - 1982. Vol. 63, N 2. - P. 538-554.

Lilljeborg W. / *Leptodora hyalina* (Lillj.) en markling hit-
tile obckant Crustacea of ordingen Cladocera. // Forh. Skand.
naturf. off Mode Kjo benharn. - 1861. - 125 p.

Lotka A.J. / Elements of physical biology. // Williams and
Wilkins. - 1925. - 460 p.

Luecke C., O'Brien W.J. / The effects of Heterocope preda-
tion on zooplankton communities in arctic ponds. // Limnol. Ocea-
nogr. - 1983. Vol. 28, N 2. - P. 367-377.

Lunte C., Luecke C. / Trophic interactions of *Leptodora* in
Lake Mendota. // Limnol. Oceanogr. - 1990. Vol. 35, N 5. - P.
1091-1100.

Makarewics J.C., Likens G.E. / Structure and functions of
the zooplankton community of Mirror Lake, New Hampshire. // Ecol.
Monogr. - 1979. Vol. 49, N 1. - P. 109-127.

Matveev V. / Estimating competition in cladocerans using
data on dynamics of clutch size and population density. // Intrn.
Rev. gesamt. Hydrobiol. - 1983. Vol. 68, N 6. - P. 785-798.

McLaren I.A. / Effects of temperatures on growth of
zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. // J.
Fich. Res. Board Canada. - 1963. Vol. 20, N 3. - P. 685-727.

McLaren I.A. / Some relationships between temperature and
egg size, body size, development rate, and fecundity of the co-
pepod *Pseudocalanus*. // Limnol. and Oceanogr. - 1965. Vol. 10, N
4. P. 528-538.

McLaren I.A. / Generation lengths of some temperature mari-
ne copepods, estimation, prediction and implications. // J. Fish.
Res. Board. Can. - 1978. Vol. 35, N 10. P. 1330-1342.

Murugan N., Sivaramakrishnan K.G. / Laboratory studies on
the longevity instar duration, growth reproduction and embryonic
development in *Scapholebris kingi* Sars (1903) (Cladocera, Daph-
nidae). // Hydrobiologia. - 1976. Vol. 50, N 1. P. 75-80.

Nevaneethakrishnan P., Michael R.G. / Egg producton and
growth in *Daphnia carinata* King. // Proc. of the Ind. Acad. of
Sci., sec. B. - 1971. Vol. 73, N 3. P. 117-123.

Nilson N., Pejler B. / On the relation between fish fauna
and zooplankton composition in North Swedish lakes. // Inst.
Fresh. Res., Drottingholm. - 1973. N 53. - P. 51-77.

Polishchuk L.V., Ghilarov A.M. / Comparison of two approaches used to calculate zooplankton mortality. // *Limnol. and Oceanogr.* - 1981. Vol. 26, N 6. - P. 1162-1168.

Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. Ed. by W.C. Kerfoot, A. Sih. // University Press of New England, Hanover, London. - 1987. 386 P.

Prepas E., Rigler F.H. / The enigma of Daphnia death rates. // *Limnol. Oceanogr.* - 1978. Vol. 23, N 5. - P. 970-988.

Putter A. Pfluges. // *Arch. gesamt. Physiol.* - 1920. Vol. 180. P. 9-36.

Poppe S.A. / Notizen zur Fauna der Süßwasserbecken des nordwestlichen Deutschlands mit besonderer Berücksichtigung der Crustaceen. // *Abh. Naturw. Ver., Bremen.* - 1889. N 10. - P. 517-551.

Schindler D.W., Nowen B. / Vertical distribution and seasonal abundance of zooplankton in two shallow lakes of the experimental lakes area northwestern Ontario. // *F. Res. Board Canada.* - 1971. Vol. 28, - P. 245-256.

Sebestien O. / Contribution to the biology and morphology of *L. kindtii* (Focke), (Crustacea, Cladocera). // *Arb. Ung. Biol. Forsch. Inst.* - 1931. Vol. 6. - P. 38-44.

Sebestien O. / On the life method of the larva of the *Leptodora kindtii* (Focke), (Crustacea, Cladocera). // *Hung. Acta. Biol.* - 1949. Vol. 1, N 3. - P. 119-128.

Sebestien O. / On the food niche of *Leptodora kindtii* (Focke) (Crustacea, Cladocera) in open water communities of the Lake Balaton. // *Inst. Rev. Hydrobiol.* - 1960 a. Vol. 45. - P. 277-282.

Sebestien O. / Quantitative plankton studies of Lake Balaton. Notes on the distribution of *Leptodora kindtii* (Focke). // *Annal. Biol. Tihany.* - 1960 b. Vol. 27. - P. 131-138.

Spitze K. / Functional response of an ambush predator: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. // *Ecology.* - 1985. Vol. 66, N 3. - P. 938-949.

Taylor C.C. / Growth equations with metabolic parameters. // *J. Cons. perm. intern. explor. mer.* - 1962. Vol. 27, N 3. P. 270-286.

Thienemann A. / Produktionsbegriff in der Biologie. // Arch. Hydrobiol. - 1931. Bd. 22, H. 4. P. 616-621.

Volterra V. / Variations and fluctuatoons of the numbers of individuals in animal species living together. // - 1926. (Reprinted in 1931. In: R.N.Chapmann, Animal Ecology, McGraw-Hil, New York).

Weismann A. / Uber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*. // Zeit. Wiss. Zool. - 1874. N 24. - P. 1-78.

Williamson C., Stoeckel M.E. / Estimating predation risk in zooplankton communities: the importance of vertical overlap. // Hydrobiologia. - 1990. Vol. 198. - P. 125-131.

Wright D.I. / The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry Reservior, Montana. // Limnol. Oceanogr. - 1965. Vol. 10. - P. 583-590.

* * *

Алимов А.Ф. / Функциональная экология пресноводных двухстворчатых моллюсков. // Л: Наука. - 1981. 248 с.

Алимов А.Ф., Бульон В.В., Гутельмахер Б.Л., Иванова М.Б. / Методы изучения участия гидробионтов в процессах самоочищения водоемов. // В кн.: Роль гидробионтов в очистке сточных вод. Фрунзе: 1977, С. 3-42.

Белова И.В., Вьюшкова В.П. / Суточные вертикальные миграции зоопланктона в водной толще Волгоградского водохранилища. // Сб.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: 1976, С. 112-118.

Балушкина Е., Винберг Г. / Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, - 1979. - С. 169-172

Башарова Н.И. / Продуктивность планктонных ракообразных Братского водохранилища. // Автореф. канд. дис. Владивосток. - 1977. 19 с.

Витюков Э.П. / К вопросу о вертикальном распределении зоопланктона в Новосибирском водохранилище. // Тр. Биологического института. Материалы по изучению Новосибирского водохранилища. - 1961. Т. 7. - С. 103-107.

Боруцкий Е. В. / Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера. // Тр. Лимнол. ст. в Косине. - 1949. Т. 32. - С. 156-195.

Буторина Л. Г. / Весовая характеристика, особенности роста, и определение продукции *Polypheumus pediculus* (L.) (Cladocera). // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. - 1974. Вып. 25. С. 62-106.

Вардалетян С. Н. / Трофические связи хищных ракообразных в озерном зоопланктоне. // Экология. - 1972. N 3. - С. 38-44.

Вехов Н. В. / Суточное вертикальное распределение зоопланктона в некоторых озерах восточной части большеземельной тундры. // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. - 1975. N 12. - С. 29-36.

Виленкин Б. Я., Виленкина М. Н. / Рост беспозвоночных. // В кн.: Рост животных. М.: ВИРИТИ, - 1973. С. 9-67.

Винберг Г. Г. // Интенсивность обмена и пищевые потребности у рыб. Минск. Изд-во Белорус. ун-та, - 1956. 253 с.

Винберг Г. Г. / Скорость роста и интенсивность обмена у животных. // Успехи совр. биол. - 1966. Т. 61, N 2. С. 174-193.

Винберг Г. Г. / Зависимость скорости развития от температуры. // В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск. - 1968. С. 59-72.

Винберг Г. Г. / Особенности экосистем пресноводных водоемов (из итогов советских исследований по Международной Биологической Программе). // Изв. АН СССР, сер. биол. - 1975. N 1, С. 83-93.

Винберг Г. Г. / Гидробиология как экологическая наука. // Гидробиол. журн. - 1977. Т. 13, N 5. С. 5-15.

Винберг Г. Г. / Формирование представлений о продукции. // В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: 1979. С. 114-119.

Галковская Г. А., Сущеня Л. М. / Рост водных животных при переменных температурах. // Минск - 1978. 141 с.

Гиляров А. М. / Вертикальное распределение планктонных колонок (*Rotatoria*) в озере Большое Еремевское (о. Великий, Канда-лажский залив Белого моря). // Зоол. журнал. - 1965. Т. 44, N 5. - С. 5-12.

Гиляров А. М. / Факторы регуляции численности пресноводных планктонных ракообразных. // Гидробиол. журн. - 1982. Т. 18, N 5. - С. 26-40.

Гиляров А. М. / Динамика численности планктонных ракообразных в пресных водах. // Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: Изд-во МГУ. - 1984. - 44 с.

Гиляров А. М. / Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. // М.: Наука, - 1987. 188 с.

Гутельмахер Б. Л. / Питание пресноводных планктонных ракообразных. // Усп. соврем. биол. - 1974. Т. 78, N 2 (5). - С. 294-312.

Гутельмахер Б. Л. // Метаболизм планктона как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Л.: Наука, - 1986. 155 с.

Жданова Г. А. / Сравнительная характеристика жизненного цикла и продуктивности *Bosmina longirostris* (O. F. Muller) и *B. coregoni* Baird в Киевском водохранилище. // Гидробиол. журн. - 1969. Т. 5, N 1. С. 11-19.

Жданова Г. А., Цееб Я. Я. / Биология и продуктивность массовых видов *Cladocera* Киевского водохранилища. // Гидробиол. журн. - 1970. Т. 6, N 1 С. 43-49.

Заика В. Е. // Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наук. думка, - 1972. 147 с.

Заика В. Е. // Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Наук. думка, - 1983. 206 с.

Иванова М. Б. / Соотношение трофических уровней в планктоне пресных вод. // Журн. общей биол. - 1981. Т. 42, N 2. - С. 199-209.

Иванова М. Б. // Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Наука, - 1985. 271 с.

Иванова М. Б., Умнов А. А. / Способы определения продукции популяций водных животных. // В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. - 1979. С. 119-132.

Ивлев В. С. // Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, - 1955. 272 с.

Ивлев В. С. / Методы обеспеченности рыб пищей. // Тр. совещаний Ихтиол. комиссии АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, - 1961. Т. 14. - С. 330-336.

Камлюк Л. В. , Ляхнович В. П. / Плодовитость некоторых прудовых ракообразных при разной интенсивности элиминации. // Журн. общей биол. - 1977. Т. 38, N 2. - С. 277-284.

Киселев У. А. / Планктон морей и континентальных водоемов. Том 1. Вводные и общие вопросы планктологии. // Л.: Наука. - 1969. - 657 с.

Константинова Н. С. / О темпе роста ветвистоусых рачков и определение их продукции. // Вопр. ихтиологии. - 1961. Т. 1, Вып. 2(19), С. 363-367.

Крылов П. У. , Гутельмахер Б. Л. , Иванова М. Б. / Экспериментальное изучение трофических связей планктонных ракообразных в Түпском заливе. // Гидробиологические исследования на реке Түп и в Түпском заливе озера Иссык-Куль. Л.: Наука, - 1977. - С. 78-86.

Крючкова Н. М. / Размерный состав, биомасса и продукция зоопланктона. // Экологическая система Нарочинских озер. Минск: Унив. и-во. - 1985. - С. 134-142.

Крючкова Н. М. , Рыбак В. Х. / Об измельчении колониальных водорослей озерного планктона в присутствии *Eudiaptomus graciloides* Lill. // Биол. науки. - 1980 а. N 7. - С. 66-70.

Крючкова Н. М. , Рыбак В. Х. / К вопросу о взаимоотношениях фито- и зоопланктона. // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, - 1980 в. - С. 19-29.

Кузичкин А. П. / Сезонная динамика численности и распределение популяции *Leptodora kindti* (Foscke) в Ивановском водохранилище. // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. - 1974. N 22. С. 26-29.

Кузичкин А. П. / О пищевом поведении и избирательности питания у *Leptodora kindtii* (Foscke). // Поведение водных беспозвоночных. Борок, - 1975. - С. 45-49.

Кузичкин А. П. / Влияние температуры на сезонную динамику численности и плодовитости *Leptodora kindti* (Foscke) (Cladocera) в районе вод Конаковской ГРЭС. // Гидробиол. журн. - 1975. Т. 11, N 2. С. 71-75.

Макрушин А. В. , Полищук Л. В. / О механизме снижения плодовитости при ухудшении условий питания у *Moina macroscopa* (Cladocera, Crustacea). // Зоол. журн. - 1979. Т. 58, Вып. 10. С. 1587-1589.

Мануйлова Е. Ф. // Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л., 1964. 326 с.

Матвеев В. Ф. / Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973-1974 гг. // Экология сообществ озера Глубокого. М: Наука, - 1978. - С. 9-28.

Методы определения продукции водных животных. Под ред. Г. Г. Винберга. // Минск: Высшая школа. - 1968. 245 с.

Мордухай-Болтовская Э. Д. / Некоторые данные по биологии *Leptodora kindtii* (Focke) и *Bythotrephes* (Leydig) Рыбинского водохранилища. // Докл. АН СССР. - 1956. Т. 110, N 4. - С. 688-691.

Мордухай-Болтовская Э. Д. / Предварительные данные по питанию хищных клadoцер *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes*. // Докл. АН СССР. - 1958. Т. 122, N 4. - С. 723-726.

Мордухай-Болтовская Э. Д. / О питании хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. // Бюл. ин-та биол. водохр. - 1960. N 6. - С. 21-22.

Мордухай-Болтовской Э. Д. / О значении исследований поведения водных беспозвоночных для решения гидробиологических задач. // Гидробиол. ж. - 1974. Т. 10, N 3. - С. 110-116.

Петипа Т. С. // Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах (Закономерности потребления и превращения вещества и энергии у особи). Киев: Наукова думка. - 1981. 242 с.

Плохинский Н. А. // Биометрия. Новосибирск, - 1961. 364 с.

Полищук Л. В. // Определение скорости рождаемости в природных популяциях планктонных организмов. // Журн. общ. биологии. - 1978. Т. 39, N 2. С. 189-193.

Полищук Л. В. / "Отрицательная смертность" планктонных животных и отбор проб. // Журн. общ. биологии. - 1982. Т. 43, N 3. - С. 411-418.

Полищук Л. В. // Динамические характеристики популяций планктонных животных. М: Наука, - 1986. 127 с.

Полищук Л. В., Романовский Ю. Э. / Теоретический подход к расчету продукции водных животных. // Журн. общ. биологии. - 1980. Т. 41, N 5. С. 645-654.

Приходько Т. И. / Влияние объема выборки, производимой для определения возрастного состава популяции, на точность расчета ее продукции. // В кн.: Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных. - Минск - 1975. С. 32-36.

Пуцаева Т.Я. / Биолого-продукционная характеристика зоопланктона озер юга Красноярского края. // Автореф. канд. дис., М. - 1977. 19с.

Ривьер У.К. / Материалы по размножению хищных Cladocera (Leptodora kindti и Bythotrephes longimanus) в Рыбинском водохранилище. // Инст. биол. внутр. вод: Информ. бюл. - 1971. N 22(25). С. 105-112.

Ривьер У.К. / Нарушения и особенности эмбриогенеза у некоторых Cladocera. // Инст. биол. внутр. вод: Информ. бюл. - 1974. N 22. С. 29-34.

Романенко В.И., Кузнецов С.И. // Экология микроорганизмов пресных вод: Лабораторное руководство. Л.: Наука, - 1974. 194 с.

Сахорова М.И. / Динамика популяции Daphnia galeata (Cladocera) в Можайском водохранилище. // Зоол. журн. - 1987. Т. 65, N 1. - С. 19-27.

Спиглазов П.П. / Бактериальные микроколонии как элементы планктонного микробного сообщества озера Байкал. // Микробиология. - 1983. Т. 52, N 4. - С. 671-673.

Степанова Л.А. / Рацион питания популяций Mesocyclops leuckarti (Claus) и Leptodora kindti (Focke) озера Ильмень. // Гидробиол. ж. - 1972. Т. 8, N 3. - С. 90-92.

Степанова Л.А. / Сравнительная оценка двух способов расчета продукции на примере зоопланктона озера Ильмень. // Экология. - 1973. N 6. - С. 18-25.

Суценья Л.М. // Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова думка. - 1972. 195 с.

Суценья Л.М. // Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника. - 1975. 208 с.

Унифицированные методы исследования качества вод. // Методы биологического анализа вод. Приложение 2. Атлас сапробных организмов. Москва. - 1977. 229 с.

Урбах В.Ю. / Биометрические методы: (Статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). // М.: Наука. - 1964. - 416 с.

Черемисова К.А. / Наблюдения по биологии Bythotrephes longimanus (Leydig) и Leptodora kindtii (Focke). // Тр. Белорус. НИИ рыб. х-ва. - 1960. Т. 3. - С. 131-136.

Шкуте А. О. / Питание *Leptodora kindti* (Crustacea, Cladocera) в Можайском водохранилище. // Биол. науки. - 1987 а. N 5. - С. 55-60.

Шкуте А. О. / Роль хищного зоопланктона в трофических связях пелагиали Можайского водохранилища. // 1 Всес. конф. по пробл. ихтиол., рыбхоз. использ. водоемов. Тез. докл. М: - 1987 в. - С. 100-102.

Шушкина Э. А., Печень Г. А. / Рационы питания и усвоения хищными циклопами и *Daphnia longispina*, определенные радиоуглеродным методом. // Биол. основы рыбн. х-ва на внутр. водоемах Прибалтики. Минск: Наука и техника. - 1964. - С. 312-322.