

На правах рукописи

НАУМОВА Елена Юрьевна

**ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И МОРФОЛОГИЯ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *EPISCHURA* FORBES, 1882
(COPEPODA: CALANOIDA)**

03.00.18 – гидробиология

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Иркутск – 2006

Работа выполнена в Лаборатории биологии рыб и водных млекопитающих
Лимнологического института СО РАН

Научные руководители: доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Алексеев Виктор Ростиславович

кандидат биологических наук
Мельник Наталья Григорьевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Чавтур Владимир Григорьевич

кандидат биологических наук,
доцент
Башарова Надежда Ивановна

Ведущая организация Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Защита состоится 13 октября 2006 г. в 10 часов на заседании
диссертационного совета Д 005.008.02 при Институте биологии моря им.
А.В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул.
Пальчевского, 17, факс (4232) 310900. Электронный адрес:
inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря
им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разослан «___» _____ 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
к.б.н.

 Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Одна из главных задач экологии – выявление и прогнозирование реакций видов на воздействия окружающей среды. Для решения этой задачи в мировой науке существуют самые разнообразные подходы и методы, как полевые, так и экспериментальные. Для выявления экологических свойств вида представляется результативным его сравнение с близкородственными видами, занимающими разные биологические ниши. Изучение разнообразия биологических характеристик таких видов полезно, помимо экологических задач, для решения спорных таксономических вопросов и филогенетических построений.

Представители рода *Epischura* являются хорошей моделью для изучения экологических различий близкородственных видов, поскольку обитают в различных условиях, и это должно соответствующим образом отражаться на их жизненных циклах и других биологических особенностях. В большинстве водоемов виды рода *Epischura* являются доминирующими или субдоминирующими формами, ценным кормовым ресурсом рыб, потребителями водорослей и бактерий; есть среди них и хищные формы.

Цель и задачи исследования. Цель работы – исследовать жизненные циклы и морфологию представителей рода *Epischura* и на этой основе подойти к более глубокому пониманию эволюции и экологической роли *Epischura baicalensis* Sars - центрального вида планктонного сообщества озера Байкал.

Задачи исследования сформулированы следующим образом:

1. Исследовать строение поверхности тела и ротового аппарата у четырех представителей рода *Epischura* как морфологических признаков, имеющих экологическое и таксономическое значение;
2. Исследовать межвидовые различия размерного спектра пищевых объектов у видов рода *Epischura*, с учетом онтогенетических изменений;
3. Изучить сезонную динамику *E. baicalensis* в годы с различным уровнем развития пелагического альгоценоза, обосновать более дискретный характер жизненного цикла этого вида и наличие покоящихся стадий, как у других видов рода.

Научная новизна. Впервые детально изучены и сопоставлены экологические и морфологические особенности видов рода *Epischura* Forbes, определены сходства и различия их жизненных стратегий. Для решения

задач работы разработан и применен новый метод исследования органов интегумента. Впервые выявлены морфологические особенности интегумента и ротовых конечностей четырех представителей рода *Epischura*. Выяснено адаптивное значение потребления байкальской эпишурой автотрофного пикопланктона при ограниченности ее пищевых ресурсов в пелагиали, складывающихся в связи со своеобразной сезонной и межгодовой динамикой планктонных водорослей. Впервые получены данные о наличии у байкальской эпишеры двух морфологических типов яиц, что позволило поставить вопрос о существовании у этого вида банка покоящихся яиц. Предложена новая модель более дискретного жизненного цикла *Epischura baicalensis*.

Практическая значимость. Знание о положении видов в трофической цепи и закономерности динамики их численности можно использовать в учебных пособиях по байкаловедению, экологии, гидробиологии. Новые знания о жизненных стратегиях и пищевых взаимоотношений ракообразных Байкала можно применять для мониторинга и прогнозирования поведения видов при изменениях в естественной среде обитания, для выявления путей переноса и накопления ксенобиотиков по пищевым сетям в экосистеме озера, для уточнения положения в трофической сети и потоков протекающей энергии в пелагиали Байкала.

Апробация работы. Основные результаты работы были представлены на Третьей (2000) и Четвертой (2005) Верещагинской Байкальской конференции (Иркутск), на Третьем Международном Симпозиуме «Ancient lakes: speciation, development in time and space, natural history» (Иркутск, 2002), International Conference «Aquatic Biodiversity: Past, Present, Future» (Antwerpen, 2003), на международной конференции «Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами» (Улан-Удэ, 2004), на Международной научной конференции «Фундаментальные научные идеи лимнологии на заре 21 века» (Санкт-Петербург, 2005); на Рабочем совещании по исследованию диапаузы в практических целях (Санкт-Петербург, 2005); на совместном заседании Гидробиологического, Экологического и Ихтиологического семинаров (ИБМ ДВО РАН, г. Владивосток, 2006 г.); а также на заседаниях объединенного семинара Лимнологического института СО РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и списка литературы. Содержит 129 страниц, 35 рисунков, 10 таблиц. Список цитируемой литературы насчитывает 128 работ, из них 56 на иностранных языках.

Благодарности. Автор искренне признателен д.б.н. Виктору Ростиславовичу Алексееву (ЗИН РАН) за вывод работы на качественно новый уровень. Особую благодарность автор выражает за ценные советы и за предоставленную возможность использовать полученные комплексные материалы Н.Г. Мельник, Э.Л. Афанасьевой, Е.И. Барабанщикову, Н.А. Бондаренко, О.И. Белых, А.А. Жданову, Е.В. Дзюба и всем помогавшим мне друзьям и коллегам.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ВИДЫ РОДА *EPISCHURA*: РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ИЗУЧЕННОСТЬ БИОЛОГИИ

В современной литературе род обозначен как спорный. В главе дается систематическое положение и видовой состав рода. Обозначены нерешенные вопросы таксономии и биологии видов. Приводятся современные литературные данные об ареалах и биотопическом распространении видов, их жизненных циклах и питании видов рода.

Глава 2. ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе приводятся физико-географическая характеристика и данные о трофическом статусе, физических и химических параметрах воды, составе фитопланктона и зоопланктона озер, в которых обитают виды рода: Крош (Croche) (провинция Квебек, Канада), Байкал и Ханка.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1. Структура материалов

Для исследования морфологии поверхности интегумента и мандибул использовали половозрелых особей *Epischura lacustris* Forbes, 1882 из озера Marois провинция Квебек, Канада, коллекция В.Р. Алексеева; *Epischura chankensis* Rylov, 1928 из озера Ханка, типовая серия, коллекция ЗИН; *Epischura nevadensis* из озера Тахо, США, коллекция ЛИН СО РАН; *Epischura baicalensis* из южной котловины озера Байкал.

При изучении размерных характеристик пищевого спектра материал включал пробы зоопланктона из озера Байкал; пробы из оз. Ханка, любезно предоставленные Е.И. Барабанщиковым (ТИНРО) и из оз. Крош (провинция Квебек, Канада), предоставленные В.Р. Алексеевым.

Использованные в работе данные получены на комплексных гидробиологических станциях в 1998-2005 гг. при непосредственном и личном участии автора. Для исследования жизненных циклов пробы отбирали на двух станциях, расположенных в открытых водах Южного Байкала в 5 км от м. Березовый и в 3,5 км от м. Ивановский над глубинами более 1400 м. Материалы по распределению яиц байкальской эпишуры за 60-70-е гг. любезно предоставлены Э.Л. Афанасьевой.

Материалы для изучения жизненного цикла *Epischura chankensis* озера Ханка получены из фондовой коллекции ЗИН рег. № 96-03-16 (сборы экспедиций 1936 и 1937 гг.).

При отборах зоопланктона на озере Байкал использовалась сеть Джеди с диаметром входного отверстия 35,7 см, площадью входного отверстия 0,1 м² и ситом с ячейей 88 мкм по горизонтам или тотально. На озере Ханка - сеть Джеди и сеть Апштейна (газ № 16). В озерах Квебека использовалась закрывающаяся сеть с ячейей 53 мкм. После сбора организмы наркотизировались карбонизированной водой и фиксировались 4%-ным раствором формальдегида.

3.2. Методы обработки

Количественный подсчет проб. Видовой состав и численность анализировались под микроскопом по стандартной методике обработки (Кожова, Мельник, 1978). Для исследования питания проанализировано 18 проб зоопланктона. Из каждой пробы вскрывалось по 30 штук взрослых рачков и по 50 науплиусов. Для определения размерного состава пищевых комков было проанализировано 72 препарата (столика) для СЭМ содержимого желудков. Промерено 7723 объектов.

Метод прижизненного окрашивания. Применяемый нами краситель – проционовый ярко-красный Н-ЕЗВ (“reactive red 120”) окрашивает ткани нарушенного хитинового покрова. Отобранную пробу зоопланктона помещали в специальный стакан-цилиндр с основаниями, закрытыми

планктонным ситом (80 мкм). Цилиндр помещали в приготовленный раствор красителя (1,25 г/л) на 20 мин (выбор концентрации произведен в ранее проведенных опытах). После окрашивания проба отмывалась от красителя и фиксировалась 4%-ным формалином. Мертвыми организмами считались особи с полностью или частично окрашенным хитиновым покровом и разрушенной внутренней структурой тела.

Методы изучения органов интегумента. При изучении структур интегумента использовался микроскоп Zeiss, оборудованный рисовальной камерой и видеокамерой Phillips. В разделении копепод на отделы тела использована современная терминология, наиболее широко принятой в современной науке (Huys & Boxshell, 1991).

В настоящей работе используется новый ускоренный метод просветления и окраски хитинового экзоскелета копепод и упрощенный анализ структуры интегумента с использованием координатного картирования сегментов тела, разработанные В.Р. Алексеевым (Алексеев, Наумова, 2005).

Все обнаруженные секреторирующие и сенсорные структуры сведены в таблицы. Положение макропор и групп зубчиков, а также микроструктур уросомы приведено в описании. Все эти структуры, как правило, симметричны относительно оси тела, и равно представлены в правой и левой частях экзоскелета. Это придает определенную закономерность их расположению и позволяет сравнивать различных особей одного вида или вести межвидовой анализ. Исключение представляют структуры в центральных сегментах, где нередко находятся непарные органы интегумента. Они представляют особый интерес и полезны для нахождения осевой линии тела у препаратов, придавленных покровным стеклом со смещением.

Исследование спектра питания и внешней морфологии с использованием сканирующей и эпифлуоресцентной микроскопии. Свечение фотосинтезирующих пигментов в выделенных кишечниках эпишуры наблюдали в свежefиксированном материале под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BH-2 (лампа HBO 100W/2, увеличение x800-1250). Образцы помещали на предметное стекло, наносили каплю нелюминесцирующего иммерсионного масла и накрывали покровным стеклом. Использовали два набора фильтров: голубой (DM-500+0-515, BF-0-

530, IF-490) для выявления эукариотических водорослей и зеленых (DM-580+0-590, BF-0-610, G(IF-545+BG-36)) для фикоэритрин-доминантных пикопланктонных организмов.

В лабораторных условиях для данных исследований рачки сортировались по возрасту и полу, отмывались в дистиллированной воде и просматривались под эпифлуоресцентным микроскопом. Далее у них выделялся пищеварительный тракт. Капля с содержимым кишечника 10-25 взрослых рачков или 20-50 промытых и раздавленных науплиусов помещалась на поликарбонатные фильтры (диаметр пор 0,2 мкм). Фильтры с объектами отмывались от фиксатора в 0,2М какодилатном буфере, затем выполнялась их проводка через спирты возрастающей концентрации (от 40 до 100%). После проводки фильтры высушивали в установке сушки критической точки и напыляли золотом. Просмотр объектов проводили в электронном сканирующем микроскопе PHILIPS SEM 525 M (СЭМ).

Измерения объектов на фотографиях, полученных с помощью СЭМ, производилось с помощью программы Image Pro, версия 4. Микрофотографии обрабатывались с помощью программы Photoshop версия 5.

Для статистического анализа были использованы как собственные, так и многолетние материалы других исследований, опубликованные в научной печати к моменту исследования (Мельник, 1978; Lake Baikal..., 1998; Евстафьев, Бондаренко, 2002). Учитывая характер распределения данных, в работе были использованы непараметрические методы оценки корреляций из пакета статистических программ «Статистика-7».

Глава 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *EPISCHURA* И ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУР ИНТЕГУМЕНТА

4.1. Исследование органов интегумента

Проведено исследование четырех видов: *E. lacustris*, *E. nevadensis*, *E. chankensis* и *E. baicalensis*. Полученные результаты представлены в рисунках и описаниях. Для удобства сравнительного анализа количественные данные о числе и характере органов интегумента были сведены в таблицу (Табл. 1).

У самцов всех исследованных видов структуры интегумента распределены равномерно между цефалосомой и метасомой. Для самок азиатских видов характерно большее количество чувствительных сенсилл на

метасоме, чем на цефалосоме. У самок американских представителей рода больше вооружена цефалосома, что, возможно, является следствием хищного образа жизни.

Таблица 1

Суммарное количество сенсорных и секреторирующих структур интегумента на поверхности тела у видов рода *Epischura*

Название вида	САМЦЫ				САМКИ			
	Цефало-сома	Мета-сома	Уро-сома	КВ	Цефало-сома	Мета-сома	Уро-сома	КВ
<i>Epischura lacustris</i>	Ш 17 П 20	Ш 6 П 32 МП 4	Ш 2 П 13	П 5	Ш 19 П 14 МП 2	Ш 12 П 48	Ш 9 П 6	П 5
<i>Epischura nevadensis</i>	Ш 32 П 20 МП 4	Ш 39 П 18 МП 2	Ш 11 П 3	Ш 1 П 7	Ш 28 П 45 МП 15	Ш 13 П 24	Ш 23 П 20	Ш 3 П 4
<i>Epischura chankensis</i>	Ш 20 П 27 МП 15	Ш 19 П 20	Ш 1 П 2	Ш 2 П 6	Ш 22 П 17 МП 17	Ш 33 П 23	Ш 17 П 7	Ш 1 П 3
<i>Epischura baicalensis</i>	Ш 36 П 23 МП 16	Ш 22 П 20 МП 2	Ш 10 П 3	П 2	Ш 7 П 42 МП 21	Ш 40 П 33 МП 9	Ш 12 П 9	П 6

Примечания: КВ – каудальная ветвь; МП – макропоры; Ш – суммарное количество шипиков, щетинок, волосков и зубчиков; П – поры.

Выявленные особенности структуры органов интегумента достаточно стабильны у обследованных особей и, по-видимому, имеют видовую специфику. Так, у *E. chankensis* слегка варьировало общее число макропор и их форма, но никогда не изменялось само их нахождение в том или ином секторе цефалосомы. У *E. lacustris* могла изменяться форма макропор и положение их на сегментах, но они никогда не перемещались с сегментов метасомы на цефалосому. Получены электронные фотографии цефалосомы самок *E. baicalensis* и по ним определено трехмерное строение чувствительных структур – макропор.

4.2. Исследование строения ротовых конечностей с применением СЭМ

В результате проведенных исследований отмечены следующие различия видов рода:

- мандибулы *E. chankensis* имеют примитивно устроенные центральные зубцы (узкие, одновершинные). Для остальных исследованных видов рода *Epischura* характерны двух- и трехвершинные зубцы разной степени заостренности, со временем у *E. baicalensis* они преобразуются в подобие жевательных поверхностей;
- мандибулы *E. lacustris*, *E. nevadensis* несут на первом вентральном зубце хорошо выраженные одновершинные коронки, которые не отмечены нами у *E. chankensis* и *E. baicalensis*;
- на зубцах мандибул рачков летней генерации *E. baicalensis* ранее отмечались рудиментарные коронки, которые у ряда особей полностью исчезают (Маркевич, Цельмович, 1981). По нашим данным у рачков зимне-весенней генерации коронки отсутствовали;
- волоски на мандибулах отмечены только у *E. lacustris* и *E. nevadensis*.

4.3. Размерные характеристики видов рода *Epischura*

Все представители рода *Epischura* разделяются по размерам взрослых особей на три группы. Длина самок *E. massachusettsensis* 3,27-3,55 мм - это самый крупный представитель рода. Размеры остальных американских видов колеблются от 1,64 до 2,50 мм. Интерес представляет наиболее широкий диапазон изменчивости длины тела у *E. nevadensis* - длина тела самки 1,30-2,50 мм. Третья группа – более мелкие азиатские виды (0,75-1,66 мм). Длина тела особей зимнего и летнего поколений *E. baicalensis* различаются, но в целом этот вид относится к мелким представителям рода (0,86-1,68 мм). Таким образом, байкальская эпишура принадлежит к группе мелких и мало изменчивых по дефинитивному размеру видов, причем не только среди видов рода *Epischura*, но и среди всего семейства Temoridae (Борущкий и др., 1991).

Глава 5. ПИТАНИЕ И ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС ВИДОВ РОДА

EPISCHURA

5.1. *Epischura baicalensis*

В период наших исследований (март 1999 г.) концентрация пикоцианобактерий в верхнем 50-метровом слое воды варьировала от 50 до

200 тыс.кл./мл, т.е. была достаточной для отфильтровывания их рачками. Следует отметить, что в марте 1999 г. количество пикоцианобактерий в этом слое было в 2-3 раза больше, чем в 1998 и 2000 гг.

Исследование с использованием эпифлуоресцентного микроскопа показало, что в содержимом кишечника эпишуры под зеленым светом четко различается три типа клеток с ярко-красно-оранжевой флуоресценцией, характерной для фикоэритрин-доминантных цианобактерий: *Synechocystis limnetica* и два представителя рода *Synechococcus* Nag. Кроме пикопланктона в кишечниках всех исследованных рачков (во все три срока наблюдений весной 1999 г.) практически не были отмечены другие формы водорослей. Для всего 1999 г. характерно полное отсутствие диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* в желудках эпишуры. Осенью рачками копеподитных стадий кроме пикопланктона потреблялись пеннатные диатомовые *Stephanodiscus* sp., *Synedra* sp.

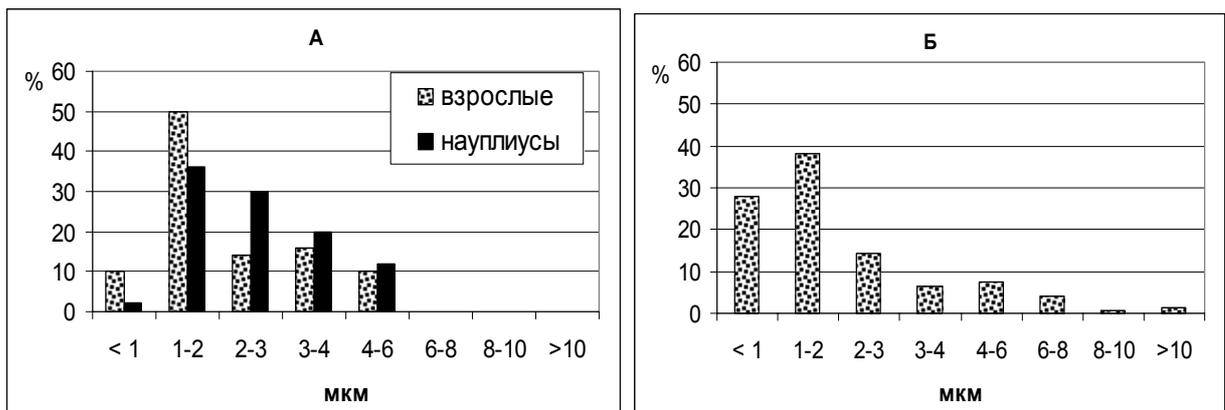


Рис. 1. Размерные характеристики компонентов пищевого комка науплиусов и взрослых особей *E. baicalensis* весной (А) и осенью (Б) 1999 г.

В 2000 г. на протяжении всего года в желудках копеподитных стадий и взрослой эпишуры присутствовали диатомовые водоросли. Весной - это только *Aulacoseira*, а осенью добавляются *Stephanodiscus* sp., *Synedra* sp., *Cyclotella minuta* и *Dictiosphaerium pulchellum* (Chlorophyta). Это отразилось и на размерах частиц в пищевом комке. В потребляемой пище 24,9% частиц в марте были крупнее 4 мкм. Более мелкие частицы были представлены пикофитопланктоном.

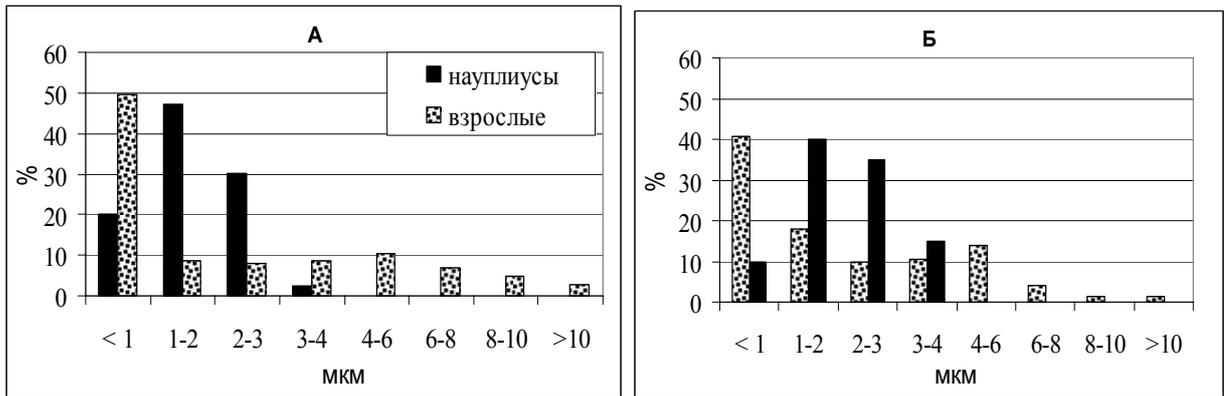


Рис. 2. Возрастные отличия размерного спектра частиц в пищевом комке байкальской эпишуры в апреле (А) и октябре (Б) 2000 г. в Южном Байкале.

В 2004 г. с апреля по ноябрь в пищевом спектре взрослой эпишуры в пробах, взятых в 20 км от берега у мыса Березовый (южная котловина), преобладала *Cyclotella minuta*, а с июля добавляется *Dictiosphaerium pulchellum*. Доля частиц крупнее 4 мкм в пищевом комке в апреле была 11,0%. Численная доля пикофитопланктона 69,4%. Доля частиц крупнее 8 мкм составляла 3,1%. В целом картина повторяла закономерности, полученные для 1999 года.

Максимальный размер частиц, обнаруженных нами в желудках взрослых рачков *E. baicalensis*, 50 мкм. В массе встречаются частицы менее 10 мкм – именно до такого размера копеподитные стадии эпишуры измельчают колонии диатомовых. Одиночные клетки *Cyclotella minuta* до 40 мкм заглатываются рачками целиком. Для науплиусов *E. baicalensis* максимальный размер потребляемых частиц – 4 мкм. По нашим данным минимальный размер зарегистрированных в кишечниках форм – 0,3 мкм у науплиусов и 0,4 мкм у взрослых рачков. У взрослых рачков 4-микронные и крупнее частички составляют значительную часть (до 17,3%) от числа пищевых частиц в желудках в разные сезоны. Сильные изменения в спектре питания в течение года, характерные для копеподитных стадий и взрослых рачков байкальской эпишуры, происходят как за счет смены мелких объектов, так и за счет включения в рацион крупных колониальных водорослей. Перестройки в пищевом спектре в течение года у рачков науплиальных стадий происходят в пределах размерного диапазона от 0,3 до 4 мкм. Причем эти вариации определяются именно сменой пищевых объектов, а не степенью обработки пищи. По-видимому, науплиусы вообще

не способны измельчать крупные пищевые частицы и не могут питаться диатомовыми водорослями. Доминирование последних в фитопланктоне пелагиали может значительно ухудшать условия питания и роста молоди эпишуры.

5.2. Другие виды рода

***Epischura chankensis*.** В литературе специальных исследований по питанию *E. chankensis* автору не удалось обнаружить. Высокое содержание взвеси и бактериопланктона в воде озера Ханка позволяет предположить, что кроме растительного планктона рачки потребляют детрит и бактерий. Обнаруженные нами частицы представляли в основном детрит. Доля диатомовых водорослей была незначительна. Минимальный размер потребляемых частиц 0,3 мкм, максимальный – 10 мкм. Этот диапазон практически не менялся в зависимости от сезона.

***Epischura lacustris*.** На протяжении всей жизни *E. lacustris* питается фитопланктоном и, начиная с третьей копеподитной стадии, потребляет зоопланктон. В результате наших исследований установлено, что минимальный размер частиц, потребляемых взрослой *E. lacustris* - 0,4 мкм, максимальный – 24,8 мкм. При этом у самок и самцов эти пределы практически совпадают, но количество частиц в каждом размерном классе отличается. Пищевые комки состояли из нанопланктона (предположительно Chlorophyta) и небольшого количества отдельных клеток диатомовых.

Общий размерный спектр. Нами показано, что частицы размером до 2 мкм, представленные в основном синезелеными водорослями, составляют важную часть питания независимо от сезона и возраста *E. baicalensis*. Науплиусы не потребляют в значительных количествах пищевые частицы менее 1 мкм, что связано с особенностями строения и функционирования зачаточных (личиночных) пищевых органов. Можно считать, что для эпишуры доказана возможность потреблять пикоцианобактерий в качестве основной формы в пищевом спектре в периоды их массового развития. *E. baicalensis* – более тонкий фильтратор по сравнению с *E. chankensis* и *E. lacustris* (рис. 3).

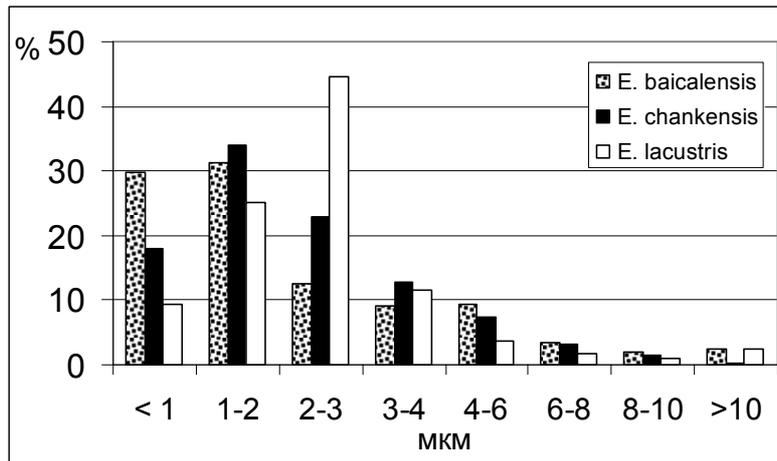


Рис. 3. Размеры потребляемых частиц в ряду видов рода *Epischura*.

Глава 6. СТРАТЕГИИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ВИДОВ РОДА *EPISCHURA*

6.1. *Epischura baicalensis* в озере Байкал

По нашему мнению, оставалось неясно, почему байкальская эпишура, как наиболее мелкий вид рода, развивается крайне медленно (даже с учетом низких температур), имея по оценкам предыдущих исследователей всего две генерации в течение года.

Для уточнения параметров жизненного цикла эпишуры нами были исследованы возрастные стадии с коротким периодом развития или жизни, прежде всего, орто- и метанауплиусы, а также самцы. При этом мы старались проследить в популяционной динамике движение «пику» численности и других стадий для того, чтобы установить продолжительность их развития *in vivo*. Отдельно проведено исследование стадии яйца.

Численность и вертикальное распределение яиц. По всем имеющимся данным, включая специально отобранные нами, распределение яиц в толще воды имеет следующий характер. Зафиксированная сетью Джеди численность яиц в слое воды 0-1400 м колеблется от 1 до 250 тыс.экз./м². При этом, на срединных станциях котловин озера во все сезоны численность яиц ниже, чем на более прибрежных. Большую часть года яйца концентрируются в слоях глубже 250 м. Общее увеличение численности яиц в толще воды наблюдается в феврале, мае-июне и августе. Осенью и в подледный период (март-май) возможны два максимума в вертикальном распределении – в поверхностном 100-метровом слое и в глубинном (300-600 м), между ними количество яиц в толще воды снижается. Глубже 800 м количество яиц резко уменьшается. В летний сезон (июль-сентябрь) поверхностный максимум

наблюдается значительно реже, глубинный – стабильно. Могут быть кратковременные периоды полного отсутствия яиц во всей толще воды.

Важным обстоятельством является практически постоянное наличие в течение года яиц в слоях 300-600 м. Мы предположили, что помимо вынашиваемых самкой яиц в толще воды могут быть яйца покоящиеся. Для проверки этого предположения яйца из глубинной зоны (500-600 м) и яйца из яйцевого мешка самки (март 2005 года) были изучены под СЭМ. В результате было установлено, что яйца, которые еще находятся в яйцевом мешке и единичные экземпляры яиц из глубинной пробы, имели гладкую поверхность; у свободноплавающих яиц обнаружена утолщенная и скульптурированная оболочка (рис. 4).

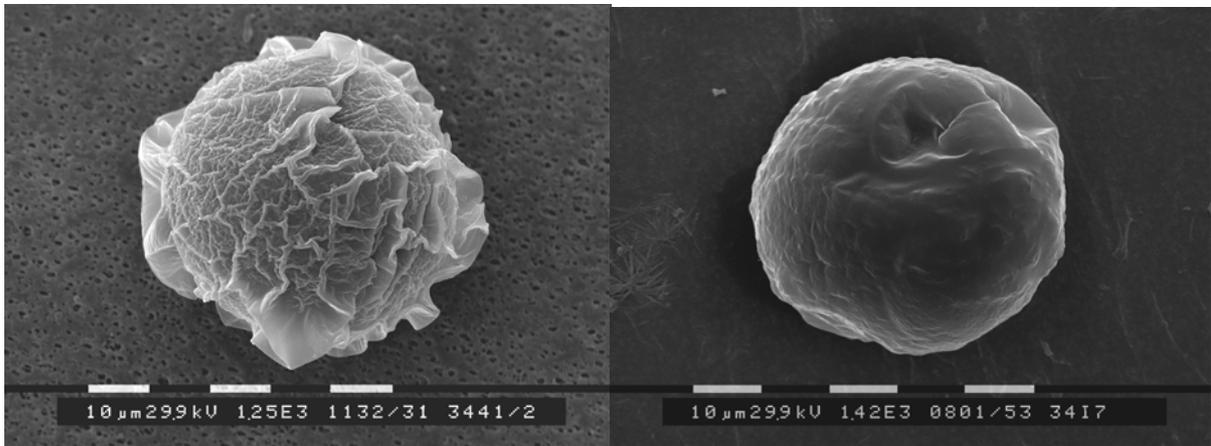


Рис. 4. Свободноплавающие яйца байкальской эпишуры (слой воды 500-600 м, март 2005 г.).

Численность и вертикальное распределение науплиусов 1 стадии.

Наши данные с применением более мелкоячеистой сети Джеди (1998, 2000, 2003, 2005 гг.) дают следующую новую информацию: численность науплиусов оказалась выше, чем указывалось ранее, и варьировала для слоя 0-250 м от 100 до 1500 тыс.экз./м². При использовании данных только для слоя 0-250 м недоучет науплиусов первой стадии в глубинных слоях может достигать 20-25% от общей их численности в слое 0-1400 м. В 2000 г. была обнаружена известная для эпишуры «депрессия численности» науплиусов, т.е. ее резкое снижение в период весеннего массового размножения эпишуры.

Облов 1400-метровой толщи вод 100-метровыми горизонтами показал, что науплиусы первой стадии регистрируются в основном в верхних 500 м, ниже их численность резко снижается (нижней границей их присутствия является предположительно 800 м). В летний период хорошо выражены два

максимума численности ортонауплиусов в поверхностной и глубинной водных массах (0-100 и 250-500 м); в осенне-зимний период эти максимумы четко не выражены. Эти данные не согласуются с выводом Э.Л. Афанасьевой (1977) о преимущественном вылуплении науплиусов в слое воды 250-1400 м.

Количество генераций байкальской эпишуры и ее взаимоотношения с диатомовыми водорослями. Проблема влияния на пелагическое сообщество озера Байкал высокопродуктивных лет с биомассой весенних водорослей более 1 г/м³, имеет давнюю историю. Такие годы получили название «мелозирных лет» (по доминирующему вкладу в численность и биомассу видов рода *Melosira*, в настоящее время отнесённых к роду *Aulacoseira*). Для байкальской эпишуры, как и для многих морских видов каланоид, характерны сложные взаимоотношения с водорослями. Межгодовая динамика численности байкальской эпишуры во многом связана с ритмами развития диатомовых водорослей рода *Aulacoseira*. В годы высокой численности диатомовых водорослей этого рода и в местах (слоях) их скопления численность эпишуры резко снижается (Атлас..., 1995). Возможной причиной этого (помимо прочего) может быть т.н. негативный материнский эффект, ранее отмечавшийся лишь для морских сообществ (Miralto et al., 1999; и др.).

По данным 1998 и 2000 гг. численность летнего комплекса водорослей практически не отличалась. Весенний комплекс различался резко как по составу, так и по численности. В 1998 г. максимум численности водорослей (с минимальным вкладом диатомовых рода *Aulacoseira*) приходился на май и достигал 300 тыс.кл./л; преобладали мелкие формы Cryptophyta и Chlorophyta, из диатомовых – *Synedra acus*. В 2000 г. нарастание численности диатомовых, в основном видов рода *Aulacoseira*, началось уже в марте и в течение периода интенсивной вегетации (март-май) их средняя численность превышала таковую в 1998 г. на 4 порядка (375,0 и 0,2 тыс.кл./л соответственно); максимальная численность диатомовых этого рода (470 тыс.кл./л) зарегистрирована в марте-апреле (Naumova et al., 2006).

В 2000 г., как и в другие «мелозирные» годы, нами были отмечены два отчетливых пика численности ортонауплиусов эпишуры весной и осенью (рис.5). Другие возрастные стадии в целом также образовывали два подъема численности. В то же время в «немелозирном» 1998 г. отчетливо просматривается четыре пика численности ортонауплиусов, поскольку к

весеннему (подледному) и осеннему (перед ледоставом) прибавились еще два максимума размножения (июнь и сентябрь). Четыре пика численности ортонауплиусов в течение года вполне определено указывают на, по меньшей мере, вдвое более короткий срок развития этого вида, в сравнении с известным из литературы.

Анализ жизненного цикла эпишуры по максимумам массового появления ортонауплиусов и наличие покоящихся яиц позволяет предположить следующие сроки развития популяции. **Подледный** максимум размножения (начинается, по-видимому, в январе, но по имеющимся пробам выявляется с февраля). Низкая численность перезимовавших самок позволяет предположить, что этот выход науплиусов, возможно, происходит из покоящихся яиц, отложенных еще в ноябре-декабре. **Весенний пик** наблюдается через три месяца после подледного и приходится на май или июнь. Следует отметить, что температура воды в слое обитания науплиусов подледного и весеннего пиков (0-200 м) практически одинакова - $3,63^{\circ}\text{C}$. **Летний пик** размножения ясно выражен в 1998 г. и проявляется также через три месяца после предыдущего. Последний **осенний пик** размножения в «немелозирном» 1998 г. был отмечен два месяца спустя после летнего. Ускорение развития эпишуры могло быть связано с более высоким прогревом зоны обитания молоди (средняя температура воды в слое 25 -150 м была $4,99^{\circ}\text{C}$), и, возможно, с эффектом уменьшения длины дня.

Отсутствие самцов в декабре-феврале служит дополнительным доводом в пользу пост-диапаузной природы подледного максимума молоди в структуре популяции. Пики развития других возрастных стадий позволяют считать, что длительность развития одной генерации эпишуры ближе к трем нежели к шести месяцам. При сроках метаморфоза три месяца, байкальский вид вполне укладывается в рамки известные для пресноводных ракообразных в целом, и наиболее близок к холодноводным видам копепод (Иванова, 1978).

Несмотря на невысокую численность самцов, в июне 2000 г. численность самок с уже прикрепленными сперматофорами была выше чем в 1998 г., и можно было бы, как обычно, ожидать массового появления ортонауплиусов. Однако в июне-августе 2000 г. «волна численности» ортонауплиусов не проявляется вообще (данные за сентябрь, к сожалению, отсутствуют), уровень их численности на порядок ниже, чем в 1998 г.; это же

касается метанауплиусов, а затем и копеподитов. Тем не менее, к октябрю 2000 г. численность половозрелых рачков «депрессирующей» летне-осенней генерации оказывается не намного ниже таковых в 1998 г., и эти рачки обеспечивают хорошо выраженную осеннюю волну численности ортонауплиусов. Ранее отмечалось, что это происходит, вероятно, за счет увеличения плодовитости эпишуры (Мельник, 1979).

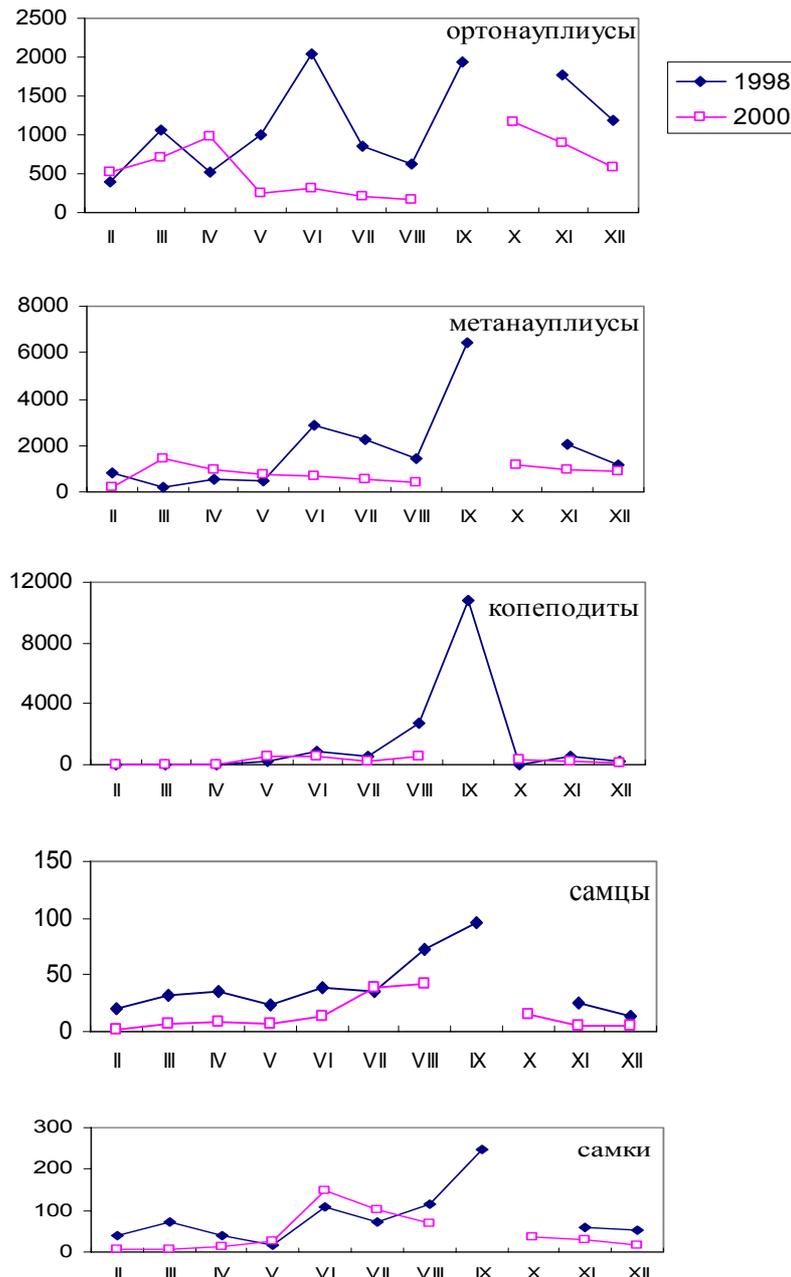


Рис. 5. Динамика *E. baicalensis* в 1998 и 2000 гг.

По оси Y – численность, тыс.экз./ м², в слое 0-250 м. По оси X - месяцы.

Детальный анализ возрастной структуры рачка показывает, что и в «мелозирные» годы, в летнее время на фоне общей низкой численности

популяции отмечается появление самцов, что указывает на завершение предыдущего цикла.

Данные о соотношении живых и мертвых рачков показывают следующее. В 2000 г. в течение периода активной вегетации водорослей р. *Aulacoseira* (март-май) в слое ее максимальной концентрации 0-50 м происходит их массовая гибель, особенно науплиусов (до 80%). Наличие мертвых рачков в водной толще – явление обычное, однако ситуация 2000 г. имеет экстремальный характер. Так, в марте-июне 2001 г., когда средняя за период вегетации численность водорослей р. *Aulacoseira* в слое 0-50 м не превышала 30 тыс.кл./л, доля мертвых рачков была намного меньше (до 20%).

Интересным является факт различия числа циклов эпишуры в «мелозирные» и «немелозирные» годы (Рис.6). Статистический анализ имеющихся данных между числом клеток рода *Aulacoseira* в литре и числом пиков молодёи эпишуры в году по Спирмэну установил достоверную отрицательную связь числа пиков развития эпишуры с обилием этих водорослей ($Z = -0,545$).

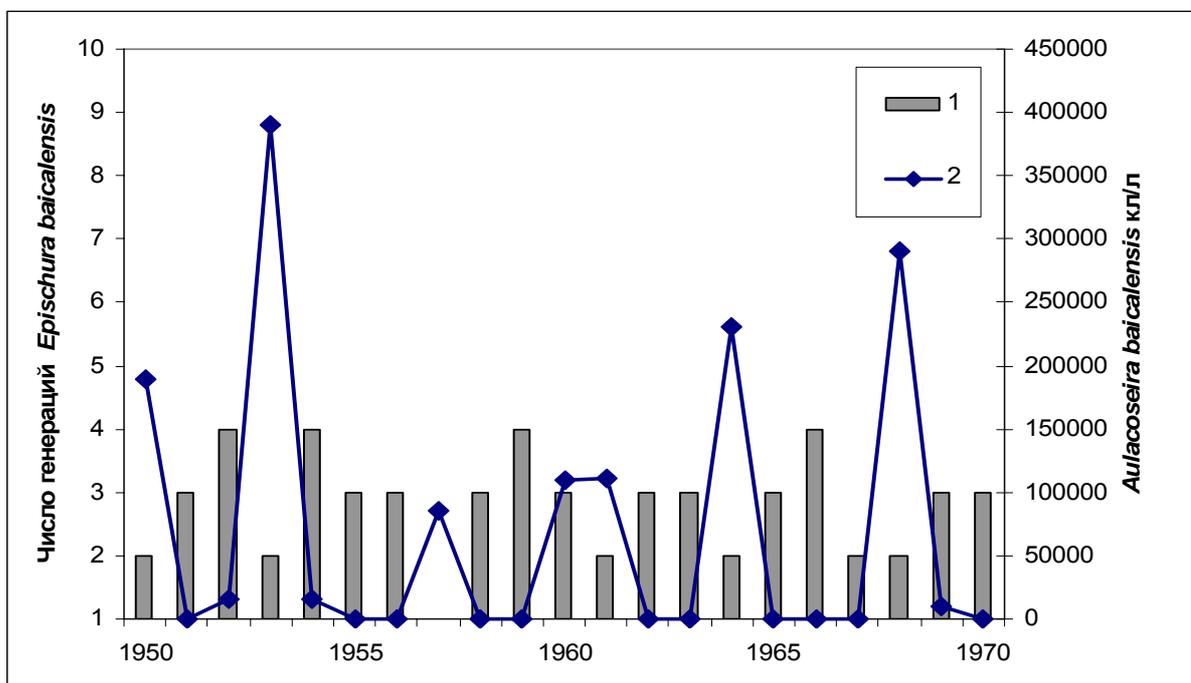


Рис.6. Межгодовая динамика развития *E.baicalensis* (1) и *A.baicalensis* (2).

6.2. *Epischura chankensis*

Самый многочисленный вид в озере Ханка. В толще воды присутствует в течение всего года. В этом водоеме вид имеет в течение года один-два пика

численности и считается, что, также как и байкальский вид, имеет две генерации. Специального исследования жизненного цикла *E. chankensis*, а также учета численности отдельных возрастных стадий автору в литературе обнаружить не удалось.

Полученные нами данные подтверждают, что массовое размножение эпишуры происходит в феврале-марте, потом наблюдалось незначительное снижение численности науплиусов в апреле. В мае и июне количество личинок эпишуры возрастает. В остальные месяцы эпишура представлена в основном копеподитными стадиями. В августе вместе с взрослыми рачками в планктоне обнаруживалось некоторое количество яиц. Очевидно, что в 1936 г. не наблюдалось августовского пика размножения и, тем не менее, в феврале 1937 г. при невысоком количестве взрослых рачков в планктоне появились науплиусы в значительном количестве. Таким образом, можно предположить, что у *E. chankensis* количество успешных генераций в течение года также может меняться, как и у других близких видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение стратегий жизненных циклов позволяет реально понять адаптивные механизмы, отвечающие за успех вида в биотопе. Род *Epischura*, благодаря тому, что его представители заселили разнообразные водоемы, включая уникальное древнее озеро Байкал, является хорошим объектом для подобных исследований. Сильные морфологические различия у видов рода *Epischura*, то, что они фактически могут напрямую участвовать в микробиальной петле и, благодаря диапаузе, пластично изменять жизненный цикл, открывает новые стороны в биологии этих видов.

ВЫВОДЫ

1. У четырех видов рода *Epischura* азиатской (*E. baicalensis*, *E. chankensis*) и американской (*E. lacustris*, *E. nevadensis*) фаун обнаружен выраженный половой диморфизм в числе и характере структур интегумента. Выявленные особенности видоспецифичны и рекомендуются для использования в систематике, филогении и таксономии этого рода.

2. По строению ротовых конечностей (мандибул) виды рода *Epischura* делятся на две группы – американскую и азиатскую. У американских видов, в отличие от азиатских, есть кремниевая коронка и дополнительное вооружение мандибул в виде щетинок и шипиков. Эти значительные отличия указывают на длительный срок расхождения данных групп.

3. Исследованы пищевые спектры *E. baicalensis*, *E. lacustris* и *E. chankensis*. Взрослые особи всех видов способны потреблять в значительных количествах частицы менее 1 мкм и по степени убывания доли мелких частиц в рационе располагаются в следующем порядке: *E. baicalensis*, *E. chankensis*, *E. lacustris*. Обнаружена разная способность к питанию пикофитопланктоном у науплиусов и взрослых особей *E. baicalensis*: личиночными стадиями потребляются более крупные объекты.

4. Анализ максимумов численности ортонауплиусов, вертикального распределения рачков, многолетней популяционной динамики, а также сравнение с жизненными циклами других видов рода, указывают на возможность прохождения *E. baicalensis* в течение одного года до четырех последовательных генераций.

5. Находка двух морфологически отличных типов яиц и постоянное присутствие свободноплавающих яиц *E. baicalensis* на глубинах 300-600 м свидетельствуют о существовании резервного банка яиц, по-видимому, участвующих в поддержании численности и генофонда популяции байкальской эпишуры и, возможно, о наличии зимней эмбриональной диапаузы в жизненном цикле этого вида.

6. Выявлен статистически достоверный негативный эффект массового развития водорослей рода *Aulacoseira* на популяцию эпишуры. Причиной снижения численности - выпадения одной из генераций в «мелозирный» год, возможно, является негативный материнский эффект, обусловленный воздействием водорослей на репродуктивную систему эпишуры, подобный описанному ранее для некоторых Calanoida морских экосистем.

Работы, опубликованные по теме диссертации:

Наумова Е.Ю. Исследование зависимости характеристик питания *Epischura baicalensis* от физических условий среды обитания в оз. Байкал // Материалы Третьей Верещагинской Байкальской конференции. Иркутск, 2000. С.163.

Дзюба Е.В., Мельник Н.Г., Наумова Е.Ю. Спектры питания молоди длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Cottidae) в озере Байкал // Вопр. Ихтиологии, 2000. № 40(3). С. 21-24.

Naumova E.Yu., Podtyazhkina M.M. Research of Life Cycles Parameters of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calaniformes) in Lake Baikal // Third International Symposium «Ancient Lakes: Speciation, Development in Time and Space, Natural History». Irkutsk, 2002. P. 121.

Alekseev V.R., Khozizajkin A., Naumova E. Copepod biodiversity in continental Russia. // Intern. Conference «Aquatic Biodiversity - Past, Present, Future», Antwerpen, 2003. P.13.

Наумова Е.Ю., Таничев А.И., Тереза Е.П., Белых О.И., Мельник Н.Г. О питании *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) автотрофным пикопланктоном в озере Байкал // Исследование фауны водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 2001. С.166-173.

Наумова Е.Ю. *Epischura baicalensis* Sars - Уникальный представитель рода *Epischura* Forbes // Материалы международной конференции: «Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами». Улан-Удэ, 2004. Т.1. С.169-170.

Наумова Е.Ю. Морфологические особенности структур интегумента байкальского пелагического ракообразного *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda) // Сибирская зоологическая конференция., посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск, 2004. С. 62-63.

Дзюба Е.В., Наумова Е.Ю., Мельник Н.Г., Помазкова Г.И., Тереза Е.П., Лазарев М.И. Межгодовая и сезонная динамика спектров питания молоди голомянок озера Байкал // Сборник трудов ИГУ, 2004. С. 65-70.

Алексеев В.Р., Наумова Е.Ю. Применение экспресс-метода подготовки экзоскелета при исследовании строения органов интегумента у копепод // Зоол. журн.. 2005. № 2. С. 257-268.

Naumova E.Yu., Melnik N.G., Alekseev V.R., Bondarenko N.A. How many generations does *Epischura baicalensis* have in Lake Baikal and can diatom algae regulate their number via negative maternal effect? // Proceeding of 9th International Conference on Copepoda (ICOC), Hammamet, Tunisia, 2006. – P. 82-87.

Елена Юрьевна НАУМОВА

**ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И МОРФОЛОГИЯ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *EPISCHURA* FORBES, 1882**

Автореферат