

**ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ**  
**имени А.О. КОВАЛЕВСКОГО**

---

**АГАНЕСОВА**  
Лариса Олеговна

УДК 639.5

**ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КОПЕПОД**  
***CALANIPEDA AQUAEDULCIS* И *ARCTODIARTOMUS SALINUS***  
**В УСЛОВИЯХ ИСКУССТВЕННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ**

03.02.10 – Гидробиология

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

**Научный руководитель:**  
Ханайченко Антонина Николаевна  
кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник

Севастополь — 2014

## СОДЕРЖАНИЕ

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ .....	5
ВВЕДЕНИЕ .....	6
РАЗДЕЛ 1. БИОЛОГИЯ И ПРОДУКЦИЯ КОПЕПОД: СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ВОПРОСА (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ).....	11
1.1. Систематическое положение и ареалы исследуемых объектов.....	12
1.1.1. <i>Calanipeda aquaedulcis</i> (Kriczagin (Kritchagin), 1873).....	12
1.1.2. <i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday, 1885) .....	14
1.2. Особенности размножения и развития <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> .....	16
1.3. Влияние основных абиотических и биотических факторов на продукционные характеристики копепод .....	20
1.4. Общие представления о продукционных характеристиках копепод .....	24
1.5. Роль копепод в естественном и искусственном воспроизводстве рыб .....	26
РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ .....	33
2.1. Микроводоросли, использованные в качестве пищевых объектов в экспериментальных исследованиях копепод.....	33
2.2. Методы культивирования копепод .....	36
2.3. Условия проведения экспериментов и методы измерений .....	37
РАЗДЕЛ 3. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА НА ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КОПЕПОД <i>CALANIPEDA AQUAEDULCIS</i> и <i>ARCTODIAPTOMUS SALINUS</i> .....	48
3.1. Определение размерных характеристик <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> при двух температурных режимах .....	49

3.2. Продолжительность постэмбрионального развития и выживаемость <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> в зависимости от температуры культивирования .....	55
3.3. Репродуктивные характеристики самок <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> в зависимости от температуры культивирования..	66
РАЗДЕЛ 4. ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КОПЕПОД <i>CALANIPEDA AQUAEDULCIS</i> и <i>ARCTODIAPTOMUS SALINUS</i> .....	72
4.1. Рацион <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> при питании микроводорослями разных таксономических групп .....	73
4.2. Продолжительность постэмбрионального развития и выживаемость <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> в зависимости от питания микроводорослями разных таксономических групп .....	77
4.3. Репродуктивные характеристики самок <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> в зависимости от питания микроводорослями разных таксономических групп .....	87
4.4. Плодовитость <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> ..	94
4.4.1. Средняя плодовитость самок <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> в течение всего жизненного цикла .....	95
4.4.2. Среднесуточная плодовитость самок <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> при разной концентрации микроводорослей.....	97
РАЗДЕЛ 5. ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ <i>CALANIPEDA AQUAEDULCIS</i> и <i>ARCTODIAPTOMUS SALINUS</i> .....	101
5.1. Получение массовой продукции <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> в накопительной культуре .....	101
5.1.1. Определение оптимального температурного режима при выращивании массовых культур <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> .....	101

5.1.2. Рост культур <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> в больших объемах.....	103
5.2. Средняя удельная скорость роста <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> в зависимости от температурного и трофического факторов.....	106
5.3. Элементы энергетического баланса самок <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> в зависимости от трофических условий .....	112
5.4. Продукция <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> при массовом культивировании.....	114
5.5. Основные рекомендации по массовому выращиванию <i>Calanipeda aquaedulcis</i> и <i>Arctodiaptomus salinus</i> .....	117
5.5.1. Получение возрастных когорт <i>Calanipeda aquaedulcis</i> ...	118
5.5.2. Получение возрастных когорт <i>Arctodiaptomus salinus</i> ....	120
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	124
ВЫВОДЫ .....	126
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ .....	128
ПРИЛОЖЕНИЕ А .....	150

## ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ДГК – докозагексаеновая кислота (22:6n3);

кл. – клетки;

ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты;

экз. – экземпляр;

ЭПК –эйкозапентаеновая кислота (20:5n3);

C – концентрация микроводорослей, кл·мл<sup>-1</sup> и мкг·мл<sup>-1</sup>;

1 / D – скорость развития копепод;

B<sub>2</sub> и B<sub>1</sub> – биомасса в конце и начале рассматриваемого периода, мг;

B<sub>e</sub> – убыль биомассы, мг;

C1-C6 – копеподитные стадии развития копепод;

C<sub>w</sub> – средняя удельная скорость роста копепод, сут<sup>-1</sup>;

d<sub>pr</sub> – ширина просомы копепод, мм;

EP – продукция яиц самки копепод, яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>;

F – самки копепод;

L – общая длина копепод, мм;

L<sub>abd</sub> – длина абдомена копепод, мм;

L<sub>pr</sub> – длина просомы копепод, мм;

M – самцы копепод;

n – число измерений;

N1 - N6 – науплиальные стадии развития копепод;

P/B – коэффициент среднесуточной удельной продукции копепод;

Pt – среднесуточная продукция, мг·сут<sup>-1</sup>·л<sup>-1</sup>;

Q – дыхание, мг O<sub>2</sub>·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>;

R – суточный рацион копепод, в мг сухой массы (сух.м.)·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>;

S – плотность копепод, экз·мл<sup>-1</sup>

t<sub>2</sub> и t<sub>1</sub> – моменты времени рассматриваемого периода, сут;

w – сухая масса копепод в начале (w<sub>1</sub>) и в конце (w<sub>2</sub>) рассматриваемого периода, мг.

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы.** В естественных условиях основу питания личинок морских рыб составляют копеподы на всех стадиях их развития [168]. В условиях морской аквакультуры в качестве живых кормов используют солоноватоводных коловраток и науплиев артемий, в составе которых отсутствуют некоторые эссенциальные компоненты [152]. При питании рыб на ранних стадиях развития кормом, неадекватным их биохимическим потребностям, возникают проблемы, связанные с нарушениями метаболизма, что в итоге приводит к неправильному развитию систем организма, отклонениям в экспрессии генов [90], патологии развития [131, 152]. Поэтому для улучшения биохимического состава солоноватоводных коловраток и артемий их насыщают специализированными искусственными смесями, содержащими незаменимые для личинок рыб компоненты [148]. Тем не менее, в результате применения таких смесей могут возникать дополнительные проблемы, связанные с пищеварением личинок рыб [117] и микробиальными инфекциями [119]. Единственным подходом к искусственному выращиванию правильно развивающихся личинок морских рыб является кормление копеподами [182, 183], но до настоящего времени, несмотря на многочисленные экспериментальные разработки, не созданы промышленные методы их массового культивирования [181].

Убиквитные виды копепод *Calanipeda aquaedulcis* (Kritsch, 1873) и *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) являются важными компонентами пищевых цепей многочисленных пресных и солёных водоемов. Данные виды копепод пригодны для кормления личинок как морских, так и пресноводных видов рыб. Однако влияние питания и температуры на продукционные характеристики этих видов изучено недостаточно. Поэтому для получения максимальной продукции при массовом выращивании *C. aquaedulcis* и *A. salinus* необходимо определить оптимальные температурные и трофические условия их культивирования.

**Связь работы с научными программами, планами, темами.** Диссертационная работа выполнена в отделе аквакультуры и морской фармакологии

Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского (ИнБЮМ) в соответствии с научно-исследовательской тематикой и программами НАН и МОН Украины: «Изучение функционирования морских биотехнологических комплексов и их взаимодействия с окружающей средой» (№ ГР 0106U001586; 2006-2010); «Систематизированный анализ и комплексная оценка современного состояния изученности биологических ресурсов Азово-Черноморского бассейна и перспектив развития марикультуры, ресурсных био- и нанобиотехнологий» (№ ГР 0107U008034; 2007-2009); «Экологические взаимодействия в биотехнологических комплексах» (№ ГР 0111U00154; 2011-2015); «Проведение комплексных экологических, гидробиологических и биотехнологических исследований с целью решения фундаментальных и прикладных проблем постоянного использования ресурсного потенциала, восстановления и сохранения морского биоразнообразия и качества морской среды Азово-Черноморского региона» (№ ГР 0110U006203; 2010-2012). В перечисленных темах автор участвовала в период обучения в аспирантуре (2008 – 2011 гг.), а затем в качестве исполнителя (2011 – 2014 гг.).

**Цель и задачи исследований.** Цель работы – исследовать продукционные характеристики двух видов калянидных копепод *Calanipeda aquaedulcis* (Kritsch, 1873) и *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) в условиях искусственного выращивания.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие задачи:

- выявить влияние трофического и температурного факторов на выживаемость и длительность развития копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*;
- определить рационы исследуемых видов при их питании микроводорослями разных видов;
- оценить изменения размерно-весовых характеристик копепод на протяжении жизненного цикла в зависимости от температуры;
- определить зависимость продукционных характеристик (соматической и генеративной продукции) *C. aquaedulcis* и *A. salinus* от факторов среды;
- разработать методы выращивания двух видов копепод в накопительной культуре в пилотных условиях.

*Объект исследования* – копеподы *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*.

*Предмет исследования* – продукционные характеристики копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при разных условиях выращивания.

*Методы исследования.* В работе использованы методы культивирования гидробионтов, разработанные в отделе аквакультуры и морской фармакологии ИнБЮМ; накопительный (периодический) и индивидуальный методы культивирования копепод; методы определения размерных характеристик и сухой биомассы копепод; методы проточной цитометрии; световой микроскопии и микровидеосъёмки; статистические методы обработки результатов исследований. Для идентификации каротиноидов (в организме копепод) использован метод тонкослойной хроматографии.

**Научная новизна полученных результатов.** Впервые выявлены межвидовые различия влияния трофического и температурного факторов на продукционные индивидуальные и популяционные характеристики копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*, показана зависимость продолжительности онтогенеза, выживаемости и плодовитости *C. aquaedulcis* и *A. salinus* от хемотаксономических характеристик микроводорослей, которыми они питаются. Самые высокие продукционные показатели копепод обоих видов достигнуты при их питании *Prorocentrum cordatum* и *Isochrysis galbana*. Установлено, что рацион *A. salinus* значительно превышает таковой *C. aquaedulcis* и максимален для обоих видов копепод при питании *Isochrysis galbana*. Установлено, что у самок *C. aquaedulcis* среднесуточная плодовитость за жизненный цикл вдвое превышает плодовитость *A. salinus*. Максимальная среднесуточная продукция (Pt) у *C. aquaedulcis* достигается при  $25 \pm 1,5$ , а у *A. salinus* – при  $21 \pm 1,5$ °C. Предложены оптимальные условия для массового культивирования *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в накопительных культурах.

**Практическое значение полученных результатов.** Экспериментально разработанные методы накопительного культивирования *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* рекомендовано использовать как для массового получения



качественных живых кормов, по размерным, этологическим и биохимическим характеристикам адекватных потребностям личинок морских рыб, так и для физиологических исследований копепод. Результаты изучения зависимости структурных и функциональных характеристик двух убиквитных видов копепод от факторов среды могут быть использованы при исследованиях их естественных популяций.

**Личный вклад соискателя.** Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием. В диссертации использованы материалы, полученные в экспериментальных исследованиях, проведенных в течение 2008 – 2013 гг. Диссертант принимал непосредственное участие в сборе, обработке и анализе материалов. Разработка задач и выбор методов исследований, основной комплекс экспериментальных работ (постановка экспериментов, определение продукционных характеристик копепод, статистическая обработка экспериментальных данных), обобщение, анализ и интерпретация полученных результатов выполнены автором самостоятельно. Цитометрические исследования динамики численности микроводорослей в экспериментах по определению рационов копепод автор проводил совместно с сотрудниками ИнБЮМ: к.б.н. Мухановым В.С. и к.б.н. Ханайченко А.Н., определение скоростей энергетического метаболизма копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* – с к.б.н. Светличным Л.С., к.б.н. Губаревой Е.С. и к.б.н. Ханайченко А.Н., исследования по разработке метода определения живых и мертвых организмов в культуре копепод – с к.б.н. Мухановым В.С. и м.н.с. Литвинюк Д.А., исследования каротиноидного состава копепод методом тонкослойной хроматографии – с к.б.н. Поспеловой Н.В., к.б.н. Ханайченко А.Н. и м.н.с. Рауэн Т.В. Полученные результаты исследований интерпретированы автором самостоятельно.

**Апробация результатов исследований.** Основные положения работы доложены на международных научных конференциях и семинарах: Международных научно-технических семинарах «Системы контроля окружающей среды» (Севастополь, 2010, 2011); конференциях молодых ученых Pontus Euxinus VI, VII,

VIII (Севастополь, 2009, 2011, 2013); на семинарах отдела аквакультуры и морской фармакологии ИнБЮМ (2009 – 2013 гг.)

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 10 научных работ (6 – без соавторов), из числа которых: 5 статей в специализированных научных изданиях, рекомендованных ВАК, 1 статья в журнале, включенном в международную наукометрическую базу “SCOPUS”, 3 работы в сборниках статей, материалах и тезисах национальных и международных конференций. По теме диссертации получен патент на изобретение по методу культивирования копепод. В работах, опубликованных в соавторстве, вклад соискателя состоял в постановке экспериментов, получении и обработке экспериментальных данных и их математической обработке, подборе литературы, написании текста статей. Права соавторов публикаций не нарушены.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 5 разделов, заключения, выводов, списка использованной литературы, включающего 207 источников (в том числе 127 иностранных) и приложения. Работа изложена на 157 страницах машинописного текста, иллюстрирована 28 таблицами и 16 рисунками.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность и признательность сотрудникам ИнБЮМ: научному руководителю к.б.н. А.Н. Ханайченко – за помощь в разработке теоретических основ диссертации, руководство и разработку стратегии исследований и неоценимую помощь в выполнении работы; к.б.н. В.Е. Гиригосову – за ценные замечания по диссертационной работе; к.б.н. Л.С. Светличному за плодотворное сотрудничество, консультации и помощь в обсуждении полученных совместно данных; к.б.н. Н.В.Поспеловой – за методическую помощь и совместную работу; м.н.с Т.В. Рауен – за помощь в культивировании микроводорослей, совместную экспериментальную работу и дружескую поддержку; д.б.н. А.В. Гаевской и д.б.н. А.А. Солдатову – за ценные советы и рекомендации по написанию и оформлению работы.

## РАЗДЕЛ 1. БИОЛОГИЯ И ПРОДУКЦИЯ КОПЕПОД: СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ВОПРОСА (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Копеподы, или веслоногие ракообразные (лат. *Copepoda* от греч. – нога, имеющая форму весла [49]) – подкласс ракообразных из класса *Maxillopoda* (челюстеногие ракообразные) – являются одними из самых многочисленных многоклеточных организмов на земле. По разным источникам [38, 49] число их видов составляет от 10000 до 20000, что, по-видимому, объясняется, высоким уровнем репродуктивности и относительно коротким временем развития особей [49, 129]. Копеподы являются одними из важнейших компонентов функционирования планктонных сообществ, связующим звеном между первичными продуцентами (фотосинтезирующими микроводорослями) и консументами (рыбами, ракообразными и пр.).

Каляноидные копеподы (*Calanoida*) – в основном, морские организмы. Из почти около 1,5 тысячи видов водных каланид лишь 420 видов живут во внутренних опресненных или гиперсоленых водоемах. К наиболее многочисленным солоноватоводным каляноидным копеподам относятся виды рода диаптомус (*Arctodiaptomus*) [38, 51]. Доминирующие по численности среди других водных организмов как пресноводных, так и морских водоемов, каляноидные копеподы являются эффективными кормовыми организмами при избирательном питании личинок рыб [89]. В естественных условиях рацион личинок рыб может включать в себя многочисленные зоопланктонные организмы и, в меньшей степени, фитопланктон, кладоцеры, коловратки, но основным кормом для личинок рыб служат разные стадии копеподы [58].

Преимущество использования *Calanoida* при кормлении личинок рыб в искусственных условиях заключается в следующем:

- поведенческие аспекты – все жизненные стадии *Calanoida* проходят в толще воды, где питаются личинки рыб;
- биохимические характеристики – копеподы *Calanoida* более соответствуют пищевым требованиям морских личинок рыб (по жирнокислотному и

аминокислотному составу, а также содержанию йода, селена и других элементов) в отличие от коловраток, артемий и других копепод (например, Harpacticoida) [59, 76, 89, 168];

– размерные характеристики всех стадий развития копепод Calanoida оптимальны для большинства личинок морских рыб;

– особенности развития и питания – в отличие от большинства видов копепод Cyclopoidea, весь жизненный цикл копепод Calanoida может проходить при питании только микроводорослями [168].

В качестве модельных видов копепод для данной экспериментальной работы выбраны два представителя Calanoida: *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*. Одним из главных преимуществ использования данных видов копепод в качестве питания в аквакультуре – возможность использования их для кормления как морских, так и для пресноводных личинок ценных видов рыб, так как оба вида копепод способны выдерживать широкий спектр солености – от 0 до 50 – 60 ‰ [11]. Среди других технологических преимуществ можно выделить то, что, в отличие от морских Calanoida (например, р. *Acartia* [93]), у этих видов отсутствует каннибализм (собственные яйца и ранние науплиальные стадии не выедаются взрослыми копеподами), вследствие чего науплиальные, копепоподитные и взрослые стадии можно выращивать совместно.

## **1.1. Систематическое положение и ареалы исследуемых объектов**

### **1.1.1. *Calanipeda aquaedulcis* (Kriczagin (Kritchagin), 1873)**

*Calanipeda aquaedulcis* (рис. 1.1) – единственный вид рода *Calanipeda*, относится к солоноватоводному комплексу, согласно [118], имеет морское происхождение и является промежуточной формой адаптации к пресным водам. Его местообитанием являются прибрежные лагуны, солончаковые болота и соленые заболоченные территории (в основном переходные зоны, эстуарии) Атлантического побережья Марокко [158] и Испании [115], в Средиземном море (о. Мальта) [38],

вдоль Средиземноморского побережья Европы [111], Северной Африки [158], Северо-Западной Азии [194]. В массовых количествах встречается в водных массах на небольших глубинах Черного и Азовского морей [23, 149], Каспийского [6] и Аральского морей [81], а также в прибрежных районах и лиманах (например, Одесской области и Кубанского региона). Его нахождение в пелагиали в районе Карадага (против мыса Меганом) над большими глубинами может быть объяснено заносом юго-восточными ветрами из Азовского моря через Керченский пролив [38]. В Крымском регионе Черного моря *C. aquaedulcis* встречался в Севастопольской бухте до вселения хищного гребневика *Mnemiopsis leyidii* [105], а также в прибрежных солноватоводных водоемах Керченского полуострова.



Рис. 1.1. Внешний вид самца (слева) и самки (справа) *Calanipeda aquaedulcis* (фото автора)

Массовое распространение *C. aquaedulcis* ограничено преимущественно диапазоном солености 0,1 – 18 ‰, но в Средиземноморье его встречают до 35 ‰ [111], а в Аральском море до 57 ‰ [162]. *C. aquaedulcis* может проникать из распресненных участков морей во внутренние пресные водоемы, например, в

Волгоградское водохранилище [4], в низовья рек (в Днепре до Киева) [162]. В минерализованных водах, например, Средиземноморского бассейна [177], он конкурирует с эвригалинным палеоарктическим видом копепод *A. salinus*.

Согласно одной из современных систематических классификаций WORMS (<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=349522>) [42] – таксономический статус *Calanipeda aquaedulcis* отражает следующая схема:

Царство (Kingdom): *Animalia*

Тип (Phylum): *Arthropoda*

Надкласс (Subphylum / Superclass): *Crustacea*

Класс (Class): *Maxillopoda*

Подкласс (Subclass): *Copepoda*

Отряд (Order): *Calanoida*

Семейство (Family): *Pseudodiaptomidae*

Род (Genus): *Calanipeda* (Kriczagin, 1873)

Вид (Species): *Calanipeda aquaedulcis* (Kriczagin, 1873)

Синонимы (Synonym): *Poppella quernei* (I. Richard, 1888)

### **1.1.2. *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885)**

*Arctodiaptomus salinus* (рис. 1.2) – широко распространенный в Европе, Азии и Северной Африке пресноводный и солоноватоводный вид, галобионт, обитающий в солоноватоводных и соленых континентальных водоемах, населяющий в основном стоячие воды, от малых горных бассейнов до больших солёных озер [191].



Рис. 1.2. Внешний вид самца (слева) и самки (справа) *Arctodiaptomus salinus* (фото автора)

Высокая толерантность вида к большому диапазону солености и температуры, а также наличие в биологическом цикле покоящихся стадий – диапаузирующих яиц – позволяет ему обитать как во временных водоемах (пересыхающих озерцах), небольших минерализованных карстовых водоемах [107], так и в крупных озерах, например, в сибирских минерализованных озерах [81, 112], от слабо- до гиперсоленых водоемов. Этот вид часто находят в водоемах, характеризующихся низким видовым разнообразием планктона и короткими трофическими цепями [180].

В Черноморском регионе *A. salinus* присутствует в изобилии в постоянных и пересыхающих соленых прибрежных озерах Восточного Крыма, на Керченском полуострове [78].

Согласно одной из современных систематических классификаций WORMS (<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=348950>) [42] – таксономический статус *Arctodiaptomus salinus* отражает следующая схема:

Царство (Kingdom): *Animalia*

Тип (Phylum): *Arthropoda*

Надкласс (Subphylum / Superclass): *Crustacea*

Класс (Class): *Maxillopoda*

Подкласс (Subclass): *Copepoda*

Отряд (Order): *Calanoida*

Семейство (Family): *Diaptomidae*

Род (Genus): *Diaptomus* (Westwood, 1836)

Вид (Species): *Arctodiaptomus salinus* (Westwood, 1836), (Daday 1885)

## **1.2. Особенности размножения и развития *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus***

Планктонные ракообразные *C. aquaedulcis* и *A. salinus* относятся к свободноживущим пелагическим копеподам, главной особенностью развития которых являются сложные жизненные циклы с длительным метаморфозом: постэмбриональное развитие занимает в общей сложности 12 стадий: 6 науплиальных и 6 копеподитных (6-я – взрослая стадия). Развитие организма зависит от условий существования и эколого-физиологических особенностей и может завершиться как в довольно короткий срок (от нескольких суток до 1 – 1,5 месяцев), так длиться более года с продолжительными периодами покоя [51, 54, 55, 56, 99, 166].

Размножение копепод происходит половым путем. Спаривание копепод у видов подотряда *Calanoida*, в основном, довольно быстротечный процесс: общая продолжительность копуляции занимает несколько минут. Сперматофор со сперматозоидами переносится самцом на генитальный сегмент самки во время спаривания. Один самец способен оплодотворить несколько самок, что говорит о высоких репродукционных возможностях самцов, несмотря на то, что продолжительность их жизни меньше, чем самок [51, 54, 55, 56, 99].



В отличие от копепод (р. *Calanus* и р. *Acartia*), у которых размножение происходит путем выметывания яиц непосредственно в воду, где происходит их эмбриональное развитие [38], представители копепод р. *Arctodiaptomus* и р. *Calanipeda* откладывают яйца в яйцевые мешки, в которых эмбрионы (в случае субитанных яиц) остаются до выклева из них науплиев (N1).

Общее число яиц, откладываемое самкой копепод, зависит от ряда внешних и внутренних факторов, но, прежде всего, обусловлено строением половой системы [56]. Яйцо одевается внешней плотной кутикулярной и внутренней легко растяжимой хитиновой оболочками сразу же после выхода из генитального отверстия. Благодаря прочной оболочке яйца могут сохранять способность к дальнейшему развитию даже после прохождения через кишечник личинок рыб. У копепод, свободно откладывающих яйца в воду, сразу после вымета они постепенно опускаются в нижележащие слои моря [53], и их эмбриогенез довольно быстрый процесс. Напротив, развитие яиц у видов копепод, вынашивающих яйца в яйцевых мешках, более длительно и продолжается до нескольких суток [52, 56].

У солоноватоводных каляноидных копепод, к которым относится *Arctodiaptomus*, как и у многих других планктонных ракообразных, обнаружена способность переносить неблагоприятные условия в состоянии диапаузы, в течение которой организм может находиться в состоянии длительного покоя на различных стадиях развития. Но, если диапауза морских арктических и бореальных видов копепод обычно наступает на четвертой-пятой копеподитной стадии развития [7, 79], то у солоноватоводных каляноидных копепод, к которым относится *Arctodiaptomus*, диапауза преимущественно приходится на эмбриональный период. При наступлении неблагоприятных условий эти виды образуют латентные (покоящиеся, или диапаузирующие) яйца, в то время как в благоприятных условиях они вынашивают летние (субитанные) яйца. Поэтому копеподы *C. aquaedulcis*, способные к продуцированию только субитанных яиц, населяют только постоянные водоемы в отличие от *A. salinus*, способных продуцировать как субитанные, так и покоящиеся яйца, и, таким образом, колонизировать и постоянные и временные водоемы [167]. Субитанные яйца начинают быстро

развиваться сразу после вымета, а покоящиеся яйца развиваются до стадии бластулы или гастролы, после чего развитие прекращается до наступления благоприятных условий, и эмбрионы могут длительное время переносить неблагоприятные условия благодаря двум плотным оболочкам яйца, обладающими высокими резистентными свойствами. Известно, что самки диаптомусов (в частности, *Diaptomus leptopus*) вынашивают кладки суббитанных яиц дольше, чем кладки покоящихся яиц [202]. Диапаузирующие яйца диаптомид имеют толстую (варьирующую у разных видов в пределах 0,6 – 4,8 мкм), двухслойную оболочку с орнаментом на поверхностном слое [177]. До настоящего времени окончательно не выяснен вопрос, какой комплекс факторов стимулирует копепод к откладке диапаузирующих яиц, очевидно, что световой фактор является первичным регулятором откладки яиц, однако температура может менять эффект его воздействия [97]. Благодаря совместному влиянию этих двух факторов жизненный цикл копепод тесно связан с сезонными изменениями условий среды, и покоящиеся яйца вносят важнейший вклад в сохранение и пополнение популяции диаптомид.

Процесс вылупления науплиусов начинается с изменения цвета яйца; как правило, к началу вылупления эмбрион светлеет, и в яйцах просматривается сформированный науплиус, периодически совершающий круговое вращение внутри яйца. Перед выклевом объем внутренней оболочки значительно увеличивается по сравнению с первоначальным объемом. Под действием внутреннего давления в плотной наружной оболочке образуется трещина, через которую постепенно или внезапно появляется науплиус, заключенный в тонкую внутреннюю оболочку. Общая продолжительность вылупления зависит как от экологии вида, так и от температуры [53].

Появлению каждой последующей стадии постэмбрионального развития копепод (от первой науплиальной до шестой, взрослой) предшествует линька предыдущей. Линька является сложным, но очень быстрым (несколько секунд) процессом, начинающимся с разрыва шкурки в затылочной части тела, и заканчивающимся активным освобождением животного от старой шкурки. Задержка линьки, которая может быть связана с неблагоприятными условиями,

приводит к гибели рачка. Увеличение длины, а, следовательно, и объема рачка происходит в момент линьки и в ближайшие два часа до полного затвердевания хитина. Поэтому рост копепод происходит ступенчато в кратковременные периоды линьки, прерываемые длительными периодами прекращения роста [52, 56].

Шесть науплиальных стадий копепод объединяют в две основные группы – ортонауплиальные и метанауплиальные. Первые две науплиальные стадии (ортонауплиусы) характеризуются сплошным овальным телом, закрытым цефалоторакальным щитом и тремя придатками: одноветвистыми первыми антеннами (антеннулами), двуветвистыми или одноветвистыми вторыми антеннами (антеннами) и мандибулами. Последующие четыре науплиальные стадии (метанауплиусы) имеют более удлиненное тело с выступающим из-под цефалоторакального щита брюшком (абдоменом). Число конечностей и их зачатков увеличивается до восьми пар [53, 150].

Переход от шестой науплиальной стадии к первой копеподитной у каляноидных копепод считается наиболее критический, так как сопровождается сложным метаморфозом – приобретением формы, аналогичной взрослому организму. Половой диморфизм у копепод становится заметным с IV копеподитной стадии, будущие самки, как правило, крупнее, с большим числом торакальных и абдоминальных сегментов, развитой формой плавательных ног [56]. Соотношение самцов и самок копепод при достижении половозрелости варьирует, что может быть обусловлено как влиянием температуры, так и воздействием трофических условий [141, 201]. Продолжительность жизни самцов обычно значительно меньше, чем самок, и их более ранняя смертность вызывает изменения соотношения в сторону преобладания самок [52, 55].

На развитие и размножение особей копепод оказывают влияние многочисленные абиотические и биотические факторы, основными из которых являются световой фактор, температура, количественные и качественные характеристики питания.

### **1.3. Влияние основных абиотических и биотических факторов на продукционные характеристики копепод**

Температура является одним из важнейших факторов, определяющих скорость биологических процессов [37]. Влияние температуры на продукционные характеристики ракообразных проявляется через изменение таких величин, как длительность развития яиц, скорости роста, продолжительность жизни особей, срок наступления половозрелости и число яиц в кладке [33, 37]. Однако сложность выявления влияния температуры на рост и развитие копепод может заключаться в том, что в отдельные периоды онтогенеза животные проявляют неодинаковую чувствительность к температуре [7].

Воздействие температурного фактора на плодовитость осуществляется и через его влияние на размеры тела, так как плодовитость животных непосредственно связана с размерами самок, продуцирующих яйца. При одних и тех же условиях более крупные самки, содержащие больше липидов, как правило, имеют большее число яиц в кладке, т.е. обладают более высоким репродуктивным потенциалом по сравнению с более мелкими особями [7, 127]. Данная закономерность является общей для многих видов планктонных копепод, например, у *Acartia tonsa* и *Calanus finmarchicus*, для которых была выявлена зависимость плодовитости от размеров тела [110, 139, 153, 171, 176]. С другой стороны, период репродукции обычно более продолжителен у мелких видов морских копепод. Тем самым мелкие рачки увеличивают общее число производимых потомков и распределяют риски во времени [171, 176].

Для каланоидных копепод размер животного является обратной функцией средней температуры их места обитания. Кривые Мак-Ларена, связи размера кладки и длины тела копепод и последней величины с температурой характеризуют зависимость плодовитости копепод от температуры, которую считают одной из главных факторов, влияющим на плодовитость [7, 37, 147].

Влияние температуры на продукционные характеристики копепод проявляется также через изменение продолжительности эмбрионального развития,

причем температура, при которой происходило эмбриональное развитие, влияет и на продолжительность постэмбрионального развития. Если эмбриональное развитие протекало при более низкой температуре, чем постэмбриональное, то сроки последнего удлиняются, а если при более высокой, то укорачиваются [7, 16, 204]. Повышение температуры также способствует увеличению числа яиц в кладке, продуцируемых самкой, но только до определенного уровня, за пределами которого дальнейшее повышение температуры может привести к снижению числа продуцируемых яиц [128, 129].

Температурные условия оказывают существенное влияние на изменчивость длины тела копепод в период их развития: особи из состава генераций, развивающихся при низкой температуре воды, характеризуются большими средними размерами тела по сравнению с особями, развивающимися при более высокой температуре [7]. В зависимости от температуры может существенно меняться и время развития каждой отдельной стадии копепод [196]. Ускорение развития при повышении температуры в границах толерантности, свойственных данному виду, связано со строгой зависимостью интенсивности метаболизма от температуры [19, 33].

Таким образом, температура влияет на такие характеристики, обуславливающие скорость роста популяции, как продолжительность эмбрионального и пост-эмбрионального развития, скорость роста копепод, продолжительность их жизни, выживаемость особей, величину кладки. Однако влияние температуры не ограничивается ее непосредственным воздействием на живые организмы, но сказывается и косвенно, через другие факторы (например, через изменение реакции копепод на трофические условия).

По типу питания ракообразных можно разделить на четыре основные группы: фильтраторы, потребители крупных разлагающихся органических остатков, хищники и паразиты [45]. Большинство веслоногих рачков условно можно отнести к фильтраторам [44], которые добывают себе пищу, пропускавая воду, содержащую микроскопические одноклеточные водоросли, через фильтрационный аппарат

(сильно опушенные ротовые придатки) и *C. aquaedulcis* является типичным представителем данной группы животных [111].

Основными количественными характеристиками процесса потребления пищи фильтраторами является скорость фильтрации и скорость питания (скорость потребления пищи, или рацион). Под скоростью фильтрации, являющейся условной величиной, понимается объем воды, из которого животное собрало пищу в единицу времени при данных условиях, а под скоростью питания – количество пищи, потребленное животным в единицу времени в расчете на единицу веса тела животных [44, 62]. Наиболее существенное влияние на скорость фильтрации и рацион ракообразных оказывает концентрация пищи. Установлено, что максимальная скорость питания наблюдается при низкой концентрации микроводорослей в среде [37], а возрастание рациона происходит с увеличением концентрации пищи до некоторой определенной критической величины [18], после достижения которой рацион остается постоянным. Считается, что постоянство рациона в условиях выше критической концентрации у веслоногих ракообразных достигается благодаря не постоянной, а периодической фильтрации воды, находящейся в соответствии с их пищевыми потребностями [37].

В составе пищи у питающихся фитопланктоном морских планктонных ракообразных насчитывают более ста видов фитопланктона, среди которых доминируют диатомовые и панцирные жгутиковые водорослей [25], и размерный диапазон пищевых частиц, которыми питаются разные виды планктонных ракообразных достаточно велик [7, 25, 124]. Нижние пределы размеров пищи у всех видов копепод – 1 – 4 мкм, верхние пределы зависят от размеров ракообразных, и могут достигать 1 мм благодаря возможности потребления пищевых частиц в широком размерном спектре [84, 111], поэтому некоторые виды копепод, в их числе *C. aquaedulcis*, включают в спектр питания разноразмерные и разнообразные пищевые объекты от пикопланктона до микропланктона [111], и благодаря этому могут доминировать в зоопланктонном сообществе в течение весенне-летнего периода даже при низкой концентрации пищевых частиц. Наряду с водорослями в питание некоторых планктонных ракообразных входят различные виды бактерий,

которых они могут потреблять в состоянии агрегатов, формирующихся вокруг детритных частиц [83], но так как для эффективного питания бактериопланктоном необходима очень высокая его концентрация, он считается неадекватным для питания всех стадий копепод [7]. Например, считается, что *C. aquaedulcis* ни на одной стадии развития не питается бактериопланктоном [111]. Другой исследуемый нами вид – *A. salinus* считают обычно типичным представителем "копепод-фильтраторов" [64], но его взрослые особи способны потреблять мелкие виды зоопланктона (например, коловраток) [180; собств. данные], следовательно, для *A. salinus* характерен смешанный тип питания, как "фильтратора", так и хищника, в отличие от *C. aquaedulcis*, которого относят к облигатным фильтраторам.

Известно, что трофический фактор наиболее эффективно регулирует рост и размножение копепод [126, 177]. С размером особей также связаны и стратегии питания, размножения и защиты от хищников, т.е. с увеличением размера потребителя растет максимальный размер доступных ему жертв [73]. Известно, что в рационе крупных копепод увеличивается доля крупной добычи, хотя сохраняется способность потреблять и мелкие частицы, поэтому размерный диапазон пищевых частиц у крупных рачков шире. Но концентрация пищи, при которой происходит насыщение, для них обычно выше, чем для мелких рачков [155], поэтому при низких концентрациях пищи мелкие рачки получают преимущество.

Обилие фитопланктона вызывает интенсивную яйцекладку у растительноядных копепод, и отдельные виды водорослей могут значительно стимулировать размножение; с увеличением концентрации корма происходит и увеличение плодовитости копепод [7, 92], но даже в оптимальных трофических условиях плодовитость и частота продуцирования яиц меняются в течение жизни особи. Нарушение положительной зависимости величины кладки с размером тела самок разных видов каланид, по мнению некоторых авторов, может свидетельствовать об ухудшении трофических условий [52, 56, 197].

Уровень обеспеченности пищей влияет непосредственно на темп продуцирования ракообразными кладок и на число яиц в одной кладке [52, 56]. Зависимость плодовитости от концентрации пищи обычно асимптотическая, так как

при некоторой минимальной концентрации пищи откладка яиц не происходит, а при максимальной концентрации даже может произойти понижение плодовитости.

Таким образом, и температура, и трофические условия играют существенную роль при размножении и развитии копепод. Изучение в едином комплексе питания, развития, выживаемости, плодовитости и других характеристик исследуемых нами видов копепод позволит дать объективную картину влияния трофических и температурных условий на их продукционные характеристики.

#### 1.4. Общие представления о продукционных характеристиках копепод

Современное понимание термина «продукция» берет свое начало от классических работ Тинеманн, 1931, Броцкой и Зенкевич, 1936, Ивлева, 1945, Винберга, 1968 [37]. По [37] «Продукция видовой популяции складывается из индивидуальных приростов особей, входящих в состав популяции, включая прирост половых продуктов и других органических образований, которые за рассматриваемое время отделились от тела особи. Поэтому для определения величин продукции нужны количественные данные по росту, продолжительности развития отдельных стадий, плодовитости, а также сведения о зависимости этих величин от условий среды». Следовательно, «продукция популяции складывается из продукции всех составляющих ее особей.

Продукция особи ( $P$ ) равна

$$P = P_s + P_g + P_m + P_{ex}, \quad (1.1)$$

где  $P_s$  – продукция за счет увеличения массы тела,  $P_g$  – за счет генеративного роста,  $P_{ex}$  – за счет экзувиев и  $P_m$  – отчуждаемых метаболитов (в расчетах этой величиной можно пренебречь)» [37].

Генеративная продукция зависит от таких характеристик, как величина кладки, интервалы вымета яиц, длительность репродуктивной активности самки и скорости размножения, Соматическая продукция рассчитывается по скорости



индивидуального роста организмов, изменения его линейных размеров, длительности развития, массы копепод, и размерно-возрастной структуры популяции [17, 56].

Современные методы определения продукции являются модификацией и усовершенствованием метода расчета продукции, впервые предложенным Бойсен-Иенсеном [88], для популяций без постоянного пополнения, то есть когда размножение водных животных происходит в относительно краткие периоды и затем наступает период индивидуального роста, во время которого не появляется новое поколение и численность данного поколения снижается. Продукция ( $P$ ) оценивается как сумма прироста биомассы с какого-то определенного момента ( $B_1 - B_0$ ) и биомассы элиминированных за это время особей ( $B_c$ ) [14, 15, 33]:

$$P = (B_1 - B_0) + B_c. \quad (1.2)$$

Подобный подход применим только к популяциям с четко выраженными генерациями, появляющимися в сжатые, по сравнению с длительностью своего существования сроки [80]. При таком подходе не учитываются особи, родившиеся до момента достижения популяции максимальной численности [8]. Этот способ определения продукции трудоемок и недостаточно точен. Поэтому для расчета продукции используют методы, позволяющие оценивать продукцию на основании данных кратковременных экспериментов [8, 9]. Одним из наиболее точных является метод, основанный на выделении отдельных размерных групп, например копепод, с последующим культивированием их в естественной среде. Помимо экспериментальных способов определения продукции веслоногих ракообразных достаточно широко применяются расчетные методы ее оценки [16]. Удельная продукция – продукция за единицу времени в пересчете на единицу средней биомассы продуцирующей биосистемы [14, 15].

На удельную продукцию оказывают значительное влияние плотность культуры (популяции), температура, количество и качество пищи, размеры животных, а также возрастная структура популяции [33, 37]. Продукцию оценивают

с разных позиций: кинетики биомассы популяций; теории индивидуального роста организмов; эколого-физиологического баланса; кинетики численности популяций [14, 15]. Исследования по определению вторичной продукции у планктонных организмов с непрерывным или длительным периодом размножения и сложной структурой популяции (*A. clausi*, *Centropages kroyeri*, *Oithona minuta*, *Calanus helgolandicus*) проводят с 40-х годов XX века [46, 54, 55, 74].

Различия между подходами по определению продукции, основанными на динамике численности и индивидуальном росте массы, заключаются в следующем. В первом случае не рассматривается рост, а продукционный процесс сводится к увеличению численности условно одинаковых особей, во втором – за основу берется рост, а размножение считается продолжением роста особи [205]. Оценка продукции на основе анализа роста массы копепод имеет преимущество в связи с тем, что изучение и возрастной структуры и роста массы популяции требует меньшей затраты сил и времени, дает обычно более надежные исходные данные для продукционных расчетов, чем оценка их на основе скорости увеличения популяции.

### **1.5. Роль копепод в естественном и искусственном воспроизводстве рыб**

Копеподы являются основными кормовыми организмами для личинок и планктоноядных взрослых рыб в море [168] и перспективными объектами культивирования с целью их использования как наиболее оптимальных по качеству живых кормовых организмов для личинок ценных морских рыб, выращиваемых в марикультурных хозяйствах [36, 57, 146, 188].

Воспроизводство морских рыб в значительной степени зависит от выживаемости их потомства, то есть от условий выживания личинок на ранних стадиях развития после начала экзогенного питания. В естественных условиях основными кормовыми организмами личинок является морской микро- и мезозоопланктон. В состав естественных кормов личинок морских рыб входят различные виды фитопланктона (диатомовые, перидиниевые и др.), но преимущественно зоопланктонные организмы (копеподы, кладоцеры, коловратки,

инфузории), которые находятся в изобилии в естественном планктоне. Разнообразие кормовых организмов, различных по размеру и составу, обеспечивает оптимальное питание личинок рыб в естественных условиях [40, 185]. Но основным кормом пелагических личинок морских рыб в естественных условиях обитания являются копеподы, которые могут составлять более 80 % биомассы зоопланктона [76].

Характерной чертой большинства видов морских рыб и, в особенности, камбалообразных, является облигатное на ранних стадиях развития личинок рыб питание зоопланктоном [145]. По ряду причин биологического характера (малый размер рта, слабо выраженный охотничий инстинкт и др.) личинки многих видов морских рыб, перспективных для марикультуры, таких как кефали, камбаловые, серрановые не могут употреблять инертные (искусственные) корма, а питаются только живыми организмами. Трудность культивирования личинок этих рыб обусловлена непременно введением в их рацион живых (а не инертных) кормов определенного биохимического состава, соответствующего экологическим и этологическим параметрам личинок на различных стадиях развития, а также их длительным метаморфозом с соответствующими изменениями пищевых потребностей и требований к условиям среды [3, 75]. Выбор живых кормовых организмов для промышленного культивирования морских рыб определяется многочисленными критериями. Непременно должны учитываться оптимальные размерные характеристики, биохимический состав, плавательная активность и ответная реакция жертвы на захват хищника [104]. Размер жертвы (длина и ширина) является одним из самых значимых факторов, влияющих на успех поимки жертвы, и находится в строгой зависимости от размера рта личинки рыбы. Пищевое поведение хищника и жертвы может также оказывать влияние на способность личинки захватывать жертву специфического размера [95]. Типичное зигзагообразное движение науплиев копепод, сопровождаемое короткой скользящей стадией, является важным визуальным стимулом начала пищевой активности личинок рыб [168], которые могут предпочитать копепод другим видам кормовых организмов [198].

Комплекс зоопланктонных морских организмов (отдельные виды крупных морских микроводорослей, инфузорий, коловратки, кладоцеры и копеподы) адекватен пищевым потребностям и этологическим особенностям личинок морских рыб. Однако кормление диким планктоном, собранным из моря, в условиях марикультуры, ненадежно и нерентабельно, так как этот процесс зависит от неконтролируемых метеорологических и гидрологических условий, приводя к нерегулярности поимки планктона, и непрактичен, так как его сбор трудоемок и является неоправданно энергозатратным. Помимо этого, использование планктонных организмов, выловленных из естественных водоемов, может вызвать инфицирование рыб патогенами и эпизоотию, вызванную передачей паразитов от копепод как промежуточных хозяев [22].

В морском рыбоводстве в настоящее время существуют два основных метода выращивания личинок морских рыб: интенсивный и экстенсивный, которые различаются плотностями посадки личинок, технологией кормления, типами используемых кормовых организмов, способами их выращивания: в специальных установках, бассейнах, прудах или непосредственно в танках, где содержат личинок [145]. По интенсивной технологии личинок выращивают в танках с высокой начальной плотностью ( $10 - 60 \text{ экз} \cdot \text{л}^{-1}$ ) при контролируемых условиях среды и кормлении личинок последовательно двумя видами наиболее технологичных кормовых организмов – солноватоводными коловратками и науплиями и метанауплиями артемий, получаемых из цист, заготавливаемых из гиперсоленых озер. Преимущество интенсивных систем выращивания состоит в их высокой технологичности, возможности одновременного получения большого количества одноразмерных кормовых организмов. Недостатки интенсивных технологий заключаются в высоком потенциальном риске развития патогенной микрофлоры у личинок рыб из-за высокой нагрузки метаболитами личинок и кормовых организмов в системах выращивания и неадекватности химического состава кормовых организмов неморского происхождения – пищевым потребностям личинок, в особенности, камбалообразных [145]. В результате могут происходить необратимые процессы, приводящие к неправильному или неполному метаморфозу у

камбалообразных, получению уродливых мальков и к снижению выживаемости на более поздних стадиях развития.

Экстенсивное выращивание проводят в больших объемах воды, в прудах, отгороженных фиордах, или так называемых мезокосмах – резервуарах объемом 10 – 100 м<sup>3</sup> с низкой начальной плотностью личинок 0,2 – 1,5 экз·л<sup>-1</sup> при естественных условиях температуры и освещенности и питании природным разнообразным морским зоопланктоном, состоящим преимущественно из ракообразных – каляноидных и гарпактикоидных копепод. Основными недостатками этого типа выращивания являются слабая контролируемость процессов и невозможность получения большого количества мальков в небольших объемах выращивания. Преимущество экстенсивных систем выращивания состоит в получении мальков выращиваемых рыб, сходным по своим характеристикам природным особям, с высокой выживаемостью на более поздних стадиях развития.

С практической точки зрения оптимальный корм для культивирования личинок рыб должен быть не только доступен, рентабелен, прост и универсален в использовании (как, например, коловратки *Brachionus plicatilis* или науплии *Artemia* sp.), высококалорийным (как, например, науплии артемий) [145], но и непременно соответствовать пищевым потребностям и особенностям развития ферментативной системы личинок данного вида морских рыб. Солоноватоводные коловратки и артемии, хотя они и не являются естественным кормом морских рыб и неадекватны по некоторым биохимическим характеристикам потребностям личинок [151], широко используются в аквакультуре для кормления личинок морских рыб, но для этого они должны быть насыщены эссенциальными компонентами [148].

Копеподы, напротив, характеризуются более высокой пищевой ценностью для личинок рыб и лучше соответствуют пищевым потребностям личинок, чем артемии, что обусловлено их более высоким содержанием белка (38 – 57 %) и более разнообразным аминокислотным составом; умеренным содержанием (20 – 30 %) липидов и высоким содержанием в них полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) [86], несмотря на значительные вариации их жирнокислотного состава в зависимости от трофических условий. В состав копепод также входит значительное

количество каротиноидов, которые отсутствуют в составе артемий и коловраток, используемых в качестве живых кормов в интенсивной ларвикультуре, например, астаксантина [144]. Такие незаменимые компоненты, как ПНЖК и каротиноиды, которые не могут быть синтезированы личинками рыб, а получены только по пищевой цепи, играют многофункциональную роль в процессе развития рыб, как на клеточном, так и на молекулярном уровнях [70]. У личинок морских рыб, особенно камбалообразных, на ранних стадиях развития отсутствует хорошо развитая пищеварительная система [3, 170]. При питании личинок рыб копеподами вносится большое количество экзоэнзимов [151], которые оказывают положительное влияние на пищеварение личинок, и копеподы перевариваются полноценнее, чем артемии [136].

Различные стадии культивируемых копепод представляют оптимальные по размеру кормовые объекты для личинок рыб. При введении их в рацион культивируемой камбалы калкан и других камбалообразных выживаемость личинок улучшается, предположительно благодаря их биохимическому составу, адекватному пищевым потребностям личинок. Личинки калкана могут питаться науплиусами копепод уже на начальных стадиях своего развития, переходя на питание копеподами в начале метаморфоза [66], и питание копеподами приводит к формированию правильной пигментации и скелета личинок [70]. Таким образом, поведенческие аспекты и биохимические характеристики науплиусов и копеподитов копепод, находящихся в размерном ранге питания большинства личинок рыб на протяжении критического этапа развития последних, оказывают благоприятное воздействие на выживаемость и правильное развитие личинок рыб.

Одними из главных недостатков культивирования копепод являются их относительно медленный рост и низкая плотность культуры по сравнению с промышленно культивируемыми видами кормовых организмов, например коловратками [145]. Именно из-за технологичности их культивирования, использование солоноватоводных коловраток и артемий остается предпочтительным в аквакультуре несмотря на то, что питание копеподами позитивно влияет на выживаемость и правильное развитие личинок морских рыб.

Однако изучение особенностей биологии копепод экспериментальными методами привело к разработкам различных методов массового выращивания копепод в качестве если не основного, то дополнительного живого корма для личинок ценных морских рыб. Включение даже небольшого количества копепод в рацион личинок морских рыб оказывает позитивное влияние на их развитие, рост, выживаемость и прохождение метаморфоза [135, 156, 188].

Попытки разработок культивирования копепод для марикультуры осуществлялись неоднократно. Наиболее полно были разработаны методики культивирования морских копепод рода *Acartia* (*A. clausi* и *A. tonsa*) [67, 188]. Морская аквакультурная ферма для коммерческого выращивания личинок морских рыб Maximus A/S (Норвегия) разработала полуавтоматическую систему культивирования морских копепод, которых использовали для выращивания ежегодно около 1 млн. качественных мальков атлантического тюрбо [135, 145]. Копепод успешно использовали для искусственного выращивания личинок морских рыб – тюрбо, палтуса, тропических рыб [136, 173, 188, 198].

Несмотря на то, что существует необходимость разработки методов культивирования копепод для получения в искусственных условиях большого количества однородных организмов определенного размера и биохимического состава, соответствующего потребностям личинок рыб на определенной стадии развития, методики массового интенсивного культивирования копепод в строго контролируемых температурных и трофических условиях, основанные на знаниях биологических особенностей данных видов, до сих пор находятся на стадиях разработки. Поэтому в настоящее время в ведущих европейских институтах, занимающихся марикультурной биотехнологией, продолжают интенсивные хорошо финансируемые исследования для разработки методов культивирования копепод, особенно направленных на разработку методов их интенсивного культивирования [181].

Известно, что личинки камбалообразных в естественных условиях могут избирательно питаться как *Calanipeda aquaedulcis*, так и *Arctodiaptomus salinus* [34]. Оба вида копепод, выбранных нами для исследования их продукционных

характеристик, ранее отлавливали из естественных водоемов [57], или культивировали экстенсивно в неконтролируемых условиях мезокосмов в смешанной с другими видами зоопланктона поликультуре и применяли для кормления личинок различных видов кефалей и калкана [36], или для исследований по избирательности питания черноморского калкана [136].

Широкий диапазон солёностной толерантности каланоидных копепод *Calanipeda aquaedulcis* *Arctodiaptomus salinus* [162] предполагает возможность их использования в качестве ценных живых кормов для личинок многих видов рыб, включая камбалообразных, имеющих различные оптимумы солёности – от эстуарных до океанических. Для разработки метода их массового культивирования была проведена экспериментальная работа по определению их продукционных характеристик в зависимости от температурного и трофического факторов.



## РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Микроводоросли, использованные в качестве пищевых объектов в экспериментальных исследованиях копепод

Питание исследуемых нами видов копепод в природе складывается из многих компонентов [191], но при разработке методов культивирования в искусственных контролируемых условиях наиболее часто используются виды микроводорослей, культивирование которых в искусственных условиях хорошо разработано и технологично. В нашей экспериментальной работе по исследованию влияния трофического фактора – питания копепод микроводорослями – на продукционные характеристики *C. aquaedulcis* и *A. salinus*, были использованы виды, относящиеся к разным классам: Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Dinophyceae, Prymnesiophyceae, широко распространенным в естественных условиях, но легко культивируемым в искусственных условиях на стандартной среде Уолна [101], находящихся в размерном диапазоне частиц, подходящих для питания копепод на разных стадиях развития.

В качестве пищевых объектов в экспериментальных исследованиях копепод были использованы следующие микроводоросли [41]:

- Bacillariophyceae: *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897), размеры клеток 2 – 4 мкм; *Thalassiosira weissflogii* ((Grunow) Frixel et Hasle, 1977), 5 – 7 мкм;
- Chlorophyceae: *Dunaliella salina* ((Dunal) Teodoresco, 1905), 10 – 20 мкм;
- Trebouxiophyceae: *Chlorella vulgaris* (Beyerinck (Beijerinck), 1890), 1 – 2 мкм;
- Dinophyceae: *Prorocentrum cordatum* ((Ostenfeld) J.D. Dodge, 1975), ранее именовавшийся *Exuviaella cordata* [199], 12 – 14 мкм; *Prorocentrum micans* (Ehrenberg, 1834), 28 – 42 мкм; *Glenodinium foliaceum* (F. Stein, 1883), синоним *Peridinium foliaceum* (Biecheler, 1952), 21 – 26 мкм;
- Prymnesiophyceae: *Isochrysis galbana* (Parke, 1949), 3 – 6 мкм.

Источником моновидовых накопительных культур этих микроводорослей служили линии микроводорослей, полученные из музея-коллекции живых культур морских микроводорослей ИнБЮМ [60].

Дополнительно к видам микроводорослей, применяемых в промышленной аквакультуре и в марикультурных исследованиях (*I. galbana*, *D. salina*, *Ch. vulgaris*, *Ph. tricornutum* и *Th. weissflogii*), для экспериментов по исследованию питания копепод были использованы *P. micans* и *P. cordatum*, ранее уже применявшихся при исследованиях плодовитости и выживаемости разных видов каляноидных копепод [67, 68, 71, 169].

В настоящее время ряд исследователей считает, что *P. cordatum* – отдельный от *Prorocentrum minimum* вид [50]. Другие [102, 199] на основании исследований с помощью электронной микроскопии приходят к выводу, что *P. minimum* является синонимом *P. cordatum*, и, по-видимому, разногласия в конспецифичности этих видов связаны с локальными систематическими системами, применяемыми в разных региональных школах.

Таксономисты относят ряд видов динофитовых к токсичным микроводорослям. Считается, что потребление динофлагеллят губительно для моллюсков, и некоторые штаммы динофлагеллят токсичны для артемий [134, 130]. Безусловно, при массовом цветении и разложении органической массы отдельных видов динофитовых, они могут оказывать негативное токсическое влияние на ряд морских организмов непосредственно или опосредованно. Существуют разноречивые данные относительно потенциальной токсичности *P. minimum* или *E. cordata*. Этот вид относят к условно токсичным, и связывают смертность морских организмов с обилием в фитопланктоне данных микроводорослей [50], так как считается, что при массовом цветении и разложении органической массы, динофитовые могут оказывать негативное токсическое влияние на ряд морских организмов. Тем не менее, неизвестны факты, доказывающие непосредственную токсичность используемых нами в экспериментах динофлагеллят, по крайней мере, при их концентрации в среде до  $10^4$  кл · мл<sup>-1</sup>, для питающихся ими морских копепод. Напротив, многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что

копеподы не только питаются этими микроводорослями [45], но и о том, что питание самок *P. minimum* (*E. cordata*) способствует эффективному размножению и повышает выживаемость науплиев многих видов копепод на выклевыве [127, 128, 129, 169]. В списках микроводорослей, входящих в состав пищи (определенных на основании исследований содержимого кишечника) некоторых морских копепод, например, *Pseudocalanus*, в естественных условиях, приводится вид *E. cordata*, который в отдельные сезоны может составлять более 30 % пищевого комка [25].

Использованные в экспериментах микроводоросли выращивали в накопительном режиме на основе стерилизованной черноморской воды обогащенной средой Уолна [101], при температуре  $24 \pm 1.5$  °С. Круглосуточное освещение интенсивностью 5 тыс. лк осуществляли с помощью люминесцентных ламп LD – 40. При кормлении копепод использовали только микроводорослей из культур, находящихся в стадии экспоненциального роста, которые считаются более качественным кормом и могут избирательно потребляться зоопланктоном [44]. Адаптацию копепод к питанию микроводорослями определенного вида проводили в течение минимум 2 – 3 недель.

Концентрацию микроводорослей в экспериментальных сосудах при проведении экспериментальных исследований по влиянию хемотаксономических характеристик микроводорослей разных видов на продукционные характеристики *C. aquaedulcis* и *A. salinus* поддерживали *ad libitum*, в диапазоне концентраций, [табл. 2.1], определенных в предварительных экспериментах эмпирическим путем, за исключением отдельных экспериментов, в частности по влиянию концентрации пищи на ее потребление копеподами, и которых будут приведены ниже.

Таблица 2.1.

Концентрация микроводорослей, сухая масса клеток [по 2, 25, 44, 206] и концентрация сухой массы микроводорослей, использованная при экспериментальных исследованиях (если в опыте не указано конкретное значение):

Микроводоросли	кл · мл <sup>-1</sup>	мг сух массы клетки	мг сух массы · мл <sup>-1</sup>
<i>I. galbana</i>	$0,7 \cdot 10^6 - 2,4 \cdot 10^6$	$0,31 \cdot 10^{-7}$	0,02 – 0,08
<i>P. cordatum</i>	$13,3 \cdot 10^3 - 46,2 \cdot 10^3$	$4 \cdot 10^{-7}$	0,005 – 0,01
<i>P. micans</i>	$25 \cdot 10^3 - 40 \cdot 10^3$	$63 \cdot 10^{-7}$	0,15 – 0,25
<i>G. foliaceum</i>	$12 \cdot 10^3 - 19 \cdot 10^3$	$30 \cdot 10^{-7}$	0,07 – 0,12
<i>Ph. tricornutum</i>	$0,09 \cdot 10^6 - 0,16 \cdot 10^6$	$0,19 \cdot 10^{-7}$	0,001 – 0,003
<i>Th. weissflogii</i>	$5 \cdot 10^3 - 18 \cdot 10^3$	$0,16 \cdot 10^{-7}$	0,002 – 0,004
<i>D. salina</i>	$68 \cdot 10^3 - 160 \cdot 10^3$	$1,53 \cdot 10^{-7}$	0,01 – 0,03
<i>Ch. vulgaris</i>	$0,02 \cdot 10^6 - 0,03 \cdot 10^6$	$0,04 \cdot 10^{-7}$	0,0002 – 0,0006

## 2.2. Методы культивирования копепоид

В экспериментальной работе был использован накопительный (периодический) метод культивирования копепоид. Классический метод периодического культивирования беспозвоночных широко используется для изучения их биологии, влияния различных факторов на рост в индивидуальной и массовой культуре и т.д., а также с целью выращивания живых кормов для личинок рыб [69, 100, 159, 183].

В отдельных экспериментах был применен полунепрерывный метод культивирования, часть среды с микроводорослями удаляется и заменяется свежей питательной средой, поддерживающей культуру в одном и том же сосуде продолжительное время. Этот метод является переходным от периодического к непрерывному методу культивирования беспозвоночных [26].

При индивидуальном периодическом культивировании отдельных особей копепод помещали в сосуды со средой и кормом, через определенные промежутки времени их перемещали в свежую среду с кормом, учитывая происходящие с особями изменения в развитии. Метод индивидуального периодического культивирования применялся для изучения продолжительности жизни, влияния различных факторов (корма, температуры) на выживаемость, длительность развития и плодовитость отдельных особей копепод [67, 69].

Накопительное культивирование копепод в культиваторах 1, 40 и 600 л, в которых осуществляли смену среды и корма через определенные промежутки времени, позволил получить большое количество биомассы для проведения биохимических исследований, а также исследовать влияние отдельных факторов на рост массовых культур копепод.

### **2.3. Условия проведения экспериментов и методы измерений**

Экспериментальные работы были выполнены в отделе аквакультуры и морской фармакологии ИнБИОМ НАНУ. В ходе выполнения диссертационной работы (2008 – 2013 гг.) было проведено 36 экспериментов различной длительности.

Эксперименты проводили на лабораторных культурах копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*. Во всех экспериментах в качестве культуральной среды для копепод использовали черноморскую воду ( $17,8 \pm 0.2$  ‰), прошедшую грубую очистку, отстаивную, затем механически очищенную последовательной фильтрацией через картриджные фильтры (с размером пор 10, 5 и 1 мкм) и стерилизованную с помощью ультрафиолета. Для измерения солёности использовали кондуктометр “Senslon 5” фирмы Hach [162]. Полную замену культуральной среды (суспензии микроводорослей в стерилизованной морской воде) в экспериментальных сосудах производили каждые три дня. Экспериментальные сосуды находились в условиях круглосуточного освещения 2000 лк.

**Экспериментальные серии №1. Влияние температурного фактора на продукционные характеристики копепоид *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*.**

В качестве температурных режимов, поддерживаемых с помощью термостата и кондиционера, были выбраны:  $17 \pm 1,5$ ,  $21 \pm 1,5$  и  $25 \pm 1,5$  °С (в дальнейшем 17, 21 и 25 °С). Адаптацию культур копепоид к каждому температурному режиму проводили в течение месяца. Для кормления копепоид использовали микроводоросль Prymnesiophyceae: *I. galbana*, концентрацию которой поддерживали в пределах  $0,02 - 0,08$  мг сух. м. мл<sup>-1</sup>.

Серия экспериментов 1.1: определение размерных характеристик копепоид *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при двух температурных режимах.

Экспериментальные выборки из культур копепоид содержали в экспериментальных сосудах цилиндрической формы, объемом 4 л (в двух повторностях). Была проведена видео- и фотосъемка живых и умерщвленных тепловым шоком (60 °С в течение 10 мин) копепоид *C. aquaedulcis* и *A. salinus* из разных температурных режимов с помощью микроскопа Nikon Eclipse TS100F, оборудованного видеокамерой mi ICD-848P. Морфологические характеристики особей копепоид *C. aquaedulcis* и *A. salinus* ( $L_{pr}$ ,  $L_{abd}$ ,  $d_{pr}$ ) для каждой стадии развития были исследованы по цифровым фотографиям, измерения особей были произведены при помощи стандартных компьютерных программ (ImageJ 1.42q, Microsoft Excel).

Сухую биомассу копепоид рассчитывали, учитывая линейные размеры разных стадий развития особей, полученные отдельно для каждого температурного режима.

Для копепоидитных и взрослых стадий *A. salinus* использовали формулу, выведенную из [162]:

$$w = 0,13 (L_{pr} \cdot d_{pr}^2)^{1.013}, \quad (2.1)$$

где  $L_{pr}$  – длина просомы (мм);  $d_{pr}$  – ширина просомы (мм);  $w$  – сухая масса тела (мг).

Сырую биомассу науплиусов находили, приравнивая их форму к соответствующей геометрической фигуре – овалу, принимая плотность тела равной

плотности воды [52, 56], а затем пересчитывали на сухую. Соотношение сухого веса к сырому для науплиусов принималось равным 0,1 согласно [91, 106].

Серия экспериментов 1.2: определение продолжительности развития и выживаемости *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в зависимости от температуры культивирования.

Из лабораторных культур копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в экспериментальные сосуды цилиндрической формы, объемом 50 мл, отсаживали по 15 науплиусов N1 (3 повторности) каждого вида копепод. Эксперименты проводили при плотности копепод в сосудах  $0,3 \text{ экз} \cdot \text{мл}^{-1}$ .

Наблюдения за развитием и выживаемостью копепод проводили от первой науплиальной (N1) до достижения шестой копеподитной, половозрелой (С6) стадии. Идентификацию стадий развития копепод проводили прижизненно в камере Богорова под биноклем при увеличении  $2 \times 8$  и  $4 \times 8$ . Выживаемость копепод оценивали как процент особей, выживших при прохождении всех стадий от N1 до С6. Продолжительность развития копепод определяли как средний временной интервал развития особей от N1 до достижения взрослой стадии – С6. Длительность жизненного цикла копепод определяли при индивидуальном культивировании в оптимальных условиях, определенных в работе для каждого вида.

Серия экспериментов 1.3: определение репродуктивных характеристик копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в зависимости от температуры культивирования.

Из лабораторных культур копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в экспериментальные сосуды цилиндрической формы, объемом 50 мл, отсаживали по 1 самке с яйцами ( $n = 15 - 20$ ) каждого вида копепод.

С помощью бинокля при увеличении  $2 \times 8$  и  $4 \times 8$  определяли прижизненно размерные характеристики самок (длины просомы и абдомена), диаметра яиц, осуществляли подсчет количества яиц в кладке (абсолютная плодовитость) и выклюнувшихся жизнеспособных науплиев (% выклева).

**Экспериментальные серии №2. Влияние трофических условий на продукционные характеристики копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*.**

Эксперименты проводили на лабораторных культурах копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при температуре  $21 \pm 1,5$  °С (технические условия не позволили провести эксперименты серии №2 при температуре  $25 \pm 1,5$  °С). В качестве корма для копепод использовали микроводоросли: Bacillariophyceae: *Ph. tricornutum*, *Th. weissflogii*; Chlorophyceae: *Ch. vulgaris*, *D. salina*; Dinophyceae: *P. cordatum*, *P. micans*; *G. foliaceum*; Prymnesiophyceae: *I. galbana*; концентрацию пищи поддерживали *ad libitum* (табл. 2.1). Адаптацию копепод к питанию микроводорослями определенного вида проводили в течение минимум 2 – 3 недель.

Серия экспериментов 2.1: определение рациона копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при питании микроводорослями разных таксономических групп.

В экспериментах по определению рациона копепод использовали микроводоросли: Bacillariophyceae: *P. tricornutum*; Dinophyceae: *P. cordatum*, *P. micans*; Prymnesiophyceae: *I. galbana*; Chlorophyceae: *D. salina*.

Из лабораторных культур копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в экспериментальные сосуды цилиндрической формы, объемом 45 мл, отсаживали по 25 взрослых особей (17 самок и 8 самцов) *C. aquaedulcis* и по 12 взрослых особей (8 самок и 4 самца) *A. salinus* (по 2 повторности). Соотношение самцов и самок приблизительно было равно 1:2. Плотность особей *C. aquaedulcis* и *A. salinus* составляла  $0,6 \text{ экз} \cdot \text{мл}^{-1}$  и  $0,3 \text{ экз} \cdot \text{мл}^{-1}$ , соответственно.

Опыты с каждым видом корма (*P. cordatum*, *I. galbana*) проводили при четырех разных концентрациях в двукратной повторности. Для определения рационов копепод при питании микроводорослями разных видов были проведены предварительные эксперименты по определению влияния экспозиции на скорость потребления клеток. Продолжительность предварительных экспериментов по определению рационов копепод составляла 3 ч, затем она была увеличена до 24 ч в связи с избыточным питанием копепод в первые часы после голодания. Перед



началом опытов в течение двух часов особей копепоид выдерживали в чистой профильтрованной морской воде без добавления пищи с целью освобождения их кишечника.

Расчёты потребления микроводорослей копеподами проводили по разнице между конечной численностью микроводорослей в экспериментальных (с копеподами) и контрольных (без копепоид) с учетом контроля, в котором определяли темп размножения и отмирания микроводорослей без выедания. Использовали по две повторности экспериментальных и контрольных сосудов. Исходная концентрация микроводорослей во всех сосудах была одинаковой.

Скорость потребления клеток микроводорослей копеподами определяли как методом прямого счета в камере Горяева под микроскопом, так и методом проточной цитометрии с помощью проточного цитометра Cytomics<sup>TM</sup> FC 500 [48]. Расчет скоростей размножения и отмирания, а также скорости потребления микроводорослей копеподами и определение общего количества потребленной пищи осуществляли согласно [116].

Серия экспериментов 2.2: определение продолжительности развития и выживаемости *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в зависимости от питания микроводорослями разных таксономических групп.

В экспериментах по определению продолжительности развития и выживаемости *C. aquaedulcis* использовали монокультуры микроводорослей *Ph. tricorutum*, *Th. weissflogii*; *Ch. vulgaris* и *D. salina*; *P. cordatum* и *I. galbana*. Определение продолжительности развития и выживаемости *A. salinus* проводили при кормлении копепоид монокультурами микроводорослей *Th. weissflogii*; *D. salina*; *P. cordatum*, *P. micans*; *G. foliaceum*; *I. galbana*.

Для определения продолжительности развития и выживаемости *C. aquaedulcis* и *A. salinus* от первой науплиальной (N1) до шестой копепоидитной (С6) стадии при условии питания микроводорослями определенного вида, из лабораторных культур копепоид *C. aquaedulcis* и *A. salinus*, адаптированных к питанию микроводорослями определенного вида, отсаживали по 15 науплиусов N1 (3 повторности) каждого вида

копепод в 50 мл сосуды, в которых поддерживали в течение всего развития концентрацию микроводорослей одного вида, соответствующей питанию копепод *ad libitum* (табл.2). Эксперименты проводили при плотности копепод в сосудах  $0,3 \text{ экз} \cdot \text{мл}^{-1}$ . Наблюдения за развитием и выживаемостью копепод проводили от первой науплиальной (N1) до достижения шестой копеподитной, половозрелой (С6) стадии. Идентификацию стадий развития копепод проводили прижизненно в камере Богорова под бинокляром при увеличении  $2\times 8$  и  $4\times 8$ . Выживаемость копепод оценивали как процент особей, выживших при прохождении всех стадий от N1 до С6. Продолжительность развития копепод определяли как средний временной интервал развития особей от N1 до достижения взрослой стадии – С6.

Серия экспериментов 2.3: определение репродуктивных характеристик копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в зависимости от питания микроводорослями разных таксономических групп.

В экспериментах по определению репродуктивных характеристик копепод в зависимости от питания микроводорослями разных таксономических групп для копепод *C. aquaedulcis* использовали монокультуры микроводорослей: *Ph. tricornutum*, *Th. weissflogii*; *D. salina*; *P. cordatum*; *I. galbana*, а для копепод *A. salinus* использовали монокультуры микроводорослей: *Th. weissflogii*; *D. salina*; *P. cordatum*, *P. micans*; *G. foliaceum*; *I. galbana*.

Из лабораторных культур копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*, адаптированных к питанию микроводорослями определенного вида, в экспериментальные сосуды цилиндрической формы, объемом 50 мл, отсаживали по 1 самке с яйцами ( $n = 10 - 20$ ) каждого вида копепод. Концентрацию микроводорослей определенного вида поддерживали *ad libitum* [табл. 2.1]. Прижизненные наблюдения за копеподами проводили с помощью бинокляра при увеличении  $2\times 8$  и  $4\times 8$ . Определяли размерные характеристики самок (длины просомы и абдомена), диаметр яиц, осуществляли подсчет количества яиц и выклюнувшихся жизнеспособных науплиев.

**Экспериментальные серии №3. Определение плодовитости копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от ряда факторов.**

Эксперименты проводили на лабораторных культурах копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при температуре  $21 \pm 1,5$  °С (технические условия не позволили провести эксперименты серии №3 при температуре  $25 \pm 1,5$  °С). В качестве корма для копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* использовали микроводоросли: Prymnesiophyceae: *I. galbana*; Dinophyceae: *P. cordatum*. Адаптацию культур копепод к питанию микроводорослями определенного выбранного вида проводили в течение 2 – 3 недель.

Серия экспериментов 3.1: определение плодовитости копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* за жизненный цикл.

Из лабораторных культур копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в экспериментальные сосуды цилиндрической формы, объемом 50 мл, отсаживали по 2 самки и 1 самцу, достигших половозрелости, ( $n = 10 - 20$ ) каждого вида копепод. Соотношение самцов и самок составляло 1/2. С помощью бинокля при увеличении  $2 \times 8$  и  $4 \times 8$  определяли прижизненно интервал вымета яиц самками, эмбриональное развитие яиц, длительность репродуктивного периода, среднесуточную продукцию яиц за репродуктивный период и за жизненный цикл.

Серия экспериментов 3.2: Определение плодовитости копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при разной концентрации пищи

Для определения плодовитости копепод использовали микроводоросли Prymnesiophyceae: *I. galbana* в диапазоне концентраций клеток: от  $0,2 \cdot 10^6$  кл·мл<sup>-1</sup> до  $7,6 \cdot 10^6$  кл·мл<sup>-1</sup>; Dinophyceae: *P. cordatum* в диапазоне концентраций клеток: от  $3 \cdot 10^3$  кл·мл<sup>-1</sup> до  $129 \cdot 10^3$  кл·мл<sup>-1</sup>.

Из лабораторных культур копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в экспериментальные сосуды цилиндрической формы, объемом 45 мл, отсаживали по 12 взрослых особей (8 самок и 4 самца) копепод обоих видов (по 2 повторности). Соотношение самцов и самок приблизительно составляло 1/2. Плотность особей

*C. aquaedulcis* и *A. salinus* составляла  $0,3 \text{ экз} \cdot \text{мл}^{-1}$ . Опыты с каждым видом корма проводили при четырех разных концентрациях в двукратной повторности. Эксперименты проводили в течение десяти дней. Три раза в неделю в каждом экспериментальном варианте производили подсчет численности взрослых особей, науплиусов и яиц. Для этого сначала взрослых особей отделяли пипеткой от науплиусов и яиц, а затем проводили подсчет численности науплиусов и яиц в камере Богорова под биноклем при увеличении  $2 \times 8$  и  $4 \times 8$ . При обработке результатов эксперимента учитывали смертность взрослых особей, которая составляла 1 – 2 %.

#### ***Экспериментальные серии №4. Получение массовой продукции копепоид *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в накопительной культуре.***

Серия экспериментов 4.1: определение оптимального температурного режима при выращивании массовых культур копепоид *C. aquaedulcis* и *A. salinus*.

Культивирование *C. aquaedulcis* и *A. salinus* осуществляли в 1 л при трех температурных режимах.:  $17 \pm 1.5 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $21 \pm 1.5 \text{ }^\circ\text{C}$  и  $25 \pm 1.5 \text{ }^\circ\text{C}$  (в дальнейшем 17, 21 и  $25 \text{ }^\circ\text{C}$ ). В качестве корма использовали микроводоросль Prymnesiophyceae: *I. galbana*, концентрацию которой поддерживали  $0,02 - 0,08 \text{ мг сух массы} \cdot \text{мл}^{-1}$ .

В экспериментальные сосуды цилиндрической формы, объемом 500 мл, отсаживали по 35 взрослых особей (25 самок и 10 самцов) копепоид *C. aquaedulcis* и *A. salinus* (в трех повторностях). Соотношение самцов и самок приблизительно составляло 1/2. Плотность особей *C. aquaedulcis* и *A. salinus* составляла  $0,1 \text{ экз} \cdot \text{мл}^{-1}$ .

Серия экспериментов 4.2: Рост массовых культур копепоид *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в больших объемах.

В экспериментах по выращиванию массовых культур копепоид культивирование *C. aquaedulcis* и *A. salinus* были использованы экспериментальные сосуды цилиндрической формы, объемом 40 л, и широкие бассейны, объемом 600 л, которые находились в условиях естественного и круглосуточного искусственного

освещения. В объемах 40 л осуществляли моновидовое культивирование копепод, в 600 л проводили эксперименты по выращиванию смешанной культуры двух видов – *C. aquaedulcis* и *A. salinus*. Эксперименты проводили при температуре  $21 \pm 1.5$  °C (в дальнейшем 21 °C). В качестве корма использовали смесь микроводорослей: *I. galbana*, *P. cordatum* (*C. aquaedulcis*), *I. galbana*, *P. cordatum*, *P. micans* (*A. salinus*), с добавлением *Ch. vulgaris*, концентрацию пищи поддерживали *ad libitum* [табл. 2.1].

Изменение численности копепод определяли 2 – 3 раза в неделю. Из каждого экспериментального сосуда после тщательного перемешивания отбирали пробы объемом 100 мл каждая в 2–3 повторностях. Затем проводили подсчет численности копепод в пробе в камере Богорова под бинокляром при увеличении  $2 \times 8$  и  $4 \times 8$ .

В сериях экспериментов 4.1 – 4.2 каждые два-три дня проводили подсчет численности и динамики изменений стадий копепод в массовых культурах. Для этого после тщательного перемешивания культуры из каждого экспериментального сосуда отбирали аликвоту 100 мл (в двух-трех повторностях). При определении биомассы в массовой культуре учитывали изменения как возрастной, так и размерной структуры копепод, разделяя их на науплиусов, копеподитов, самцов и самок и оценивая долю живых и мертвых организмов согласно методу [31]. Изначально живые пробы окрашивали витальным красителем нейтральным красным, затем фиксировали формалином. Внутренние структуры и поверхность тела изначально живых копепод ярко окрашивались в красный цвет, что позволяло легко отличить их от изначально мертвых особей – неокрашенных и полупрозрачных, и в дальнейшем учитывать их при расчетах продукции копепод в массовых культурах.

Определение содержания суммарных коротиноидов и фракционного состава *C. aquaedulcis* и *A. salinus* осуществляли методом тонкослойной хроматографии [20].

***Экспериментальные серии №5. Определение средней удельной скорости роста копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от температуры культивирования и трофических факторов***

Расчет средней удельной скорости роста ( $C_w$ ) копепод за период  $\Delta t$  осуществляли по формуле [37]:

$$Cw = (\ln w_2 - \ln w_1) / (t_2 - t_1), \quad (2.2),$$

где  $w_2$  и  $w_1$  – сухая масса, мг, в начале и в конце рассматриваемого периода, т.е. в моменты времени  $t_2$  и  $t_1$ , сут<sup>-1</sup>.

Расчет величины  $Cw$  производился на основании данных, полученных в отдельных экспериментах по влиянию температурного и трофического фактора на продукционные характеристики копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*.

***Экспериментальные серии №6. Определение эффективности усвоения пищи копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от трофического фактора***

Определение энергетического баланса для взрослых особей *C. aquaedulcis* и *A. salinus* осуществляли на основании данных, полученных в отдельных экспериментах по определению плодовитости копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при разной концентрации микроводорослей.

Эффективность усвоения пищи рассчитывали по формуле [137]:

$$(EP + Q) / R \quad (2.3),$$

где  $EP$  – продукция яиц, мг С·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>;  $Q$  – дыхание, мг С·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>;  $R$  – рацион, мг С·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>.

Значения  $Q$  для каждого вида копепод использовали из экспериментальных данных [162]. Сухую массу яиц рассчитывали по формуле [162];

$$W_{egg} = 0,167 \cdot k \cdot \pi \cdot d_{egg}^3 \quad (2.4),$$

где  $k$  – 0,000476 для суббитанных яиц. Пересчет сухой массы яиц по углероду осуществляли согласно [137]. Значения сухой массы микроводорослей по углероду для *I. galbana* использовали из [85], *P. cordatum* – [102].

Валовую эффективность роста вычисляли по формуле [137]:

$$EP / R \quad (2.5).$$

**Экспериментальные серии №7. Определение продукции копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при культивировании на трех температурных режимах**

Определение продукции копепод осуществлялось с позиций кинетики биомассы популяций по уравнению П. Бойсен-Иенсен [14, 15, 35]:

$$Pt = B_2 - B_1 + Be, \quad (2.6),$$

где  $B_2$  и  $B_1$  – биомасса в конце и начале рассматриваемого периода,  $Be$  – убыль биомассы.

Расчет продукции копепод производился на основании данных, полученных в отдельных экспериментах по росту массовых культур *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при трех температурных режимах:  $17 \pm 1.5^\circ\text{C}$ ,  $21 \pm 1.5^\circ\text{C}$  и  $25 \pm 1.5^\circ\text{C}$  в 1 л, а также в объемах 40 и 600 л при  $21 \pm 1.5^\circ\text{C}$ .

Статистические методы обработки результатов исследований

Для всех полученных данных были рассчитаны средние арифметические ( $M$ ), доверительный интервал ( $C.I.$ , 95 %), ошибки средней ( $m$ ), стандартные отклонения, достоверность ( $p$ ) различий выборочных средних с помощью  $t$ -критерия Стьюдента. Статистическая обработка данных выполнялась стандартными программными пакетами (Microsoft Excel) для персонального компьютера. На представленных в работе рисунках, в некоторых случаях, во избежание загромождения рисунков, статистические показатели, характеризующие вариабельность исследуемых признаков, опускали.

### РАЗДЕЛ 3. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА НА ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КОПЕПОД *CALANIPEDA AQUAEDULCIS* и *ARCTODIAPTOMUS SALINUS*

Температура является одним из наиболее важных факторов, определяющих скорость биологических процессов и оказывает значительное влияние на скорость роста копепод через изменение метаболической активности животных, а также изменение скорости потребления и эффективности конверсии потребленной пищи, т.е. использования пищи на роста [63, 96]. Колебания температуры вызывают изменения как скорости роста, так и продолжительности жизни ракообразных [61]. Влияние температуры на репродуктивные характеристики копепод проявляется не только через длительность развития яиц и продолжительность жизни особей, но и через изменение таких величин, как, число яиц в кладке и срока наступления половозрелости [5, 7]. Рост гонад копепод и скорость созревания ооцитов в гонадах зависит, помимо трофического фактора, еще и от температуры.

Из двух рассматриваемых нами видов копепод, полный цикл развития с описанием как копеподитных, так и науплиальных стадий ранее был исследован (в отличающихся от наших экспериментальных условиях) только для *Calanipeda aquaedulcis* [6, 29]. Существуют немногочисленные данные по длительности эмбрионального развития и по характеристикам постэмбрионального развития *Arctodiaptomus salinus* под воздействием различных величин температуры и солености [175]: по влиянию температуры на длительность нескольких ранних стадий развития *A. salinus* [166], а также по толерантности данного вида по отношению к разным пестицидам, применяемым для интенсивного выращивания оливковых деревьев [161]. Изучены некоторые закономерности скорости роста *A. salinus* в отдельных экспериментах и естественных условиях соленых сибирских озер [73].



### 3.1. Определение размерных характеристик *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при двух температурных режимах

При изучении продукционных характеристик копепод большое внимание уделяется размерным характеристикам организмов [32, 179], так как скорость основных процессов жизнедеятельности ракообразных зависит от их размеров [33, 61]. При изучении процессов индивидуального роста копепод исследуют изменения веса или других пропорциональных ему величин, например, содержание азота в теле (весовой рост), либо изменения линейных размеров (линейный рост) [33, 87]. Размерная структура популяции зависит от стадии ее развития, от изменения соотношения разных стадий развития, и, соответственно, размерных характеристик тела рачков, которые возрастают в течение их жизненного цикла [32, 37, 77].

Цель серии экспериментов 1.1 заключалась в определении размерных характеристик копепод в зависимости от температурных условий.

В связи с тем, что размерно-весовые характеристики копепод увеличиваются непосредственно после прохождения линьки [120], оценку характеристик роста копепод производят между стадиями развития [205].

Размерные характеристики копепод, полученные при двух температурах культивирования приведены в приложении А (табл. 1 – 6). Средние значения длины тела *C. aquaedulcis* науплиальных стадий N1 – N6 при температуре 21 °С увеличивались от 0,123 до 0,355 мм; при температуре 25 °С – от 0,123 до 0,346 мм. Средние значения длины тела *A. salinus* науплиальных стадий N1 – N6 возрастали: при температуре 21 °С – от 0,225 до 0,450 мм; при температуре 25 °С – от 0,212 до 0,419 мм (рис. 3.1). Но достоверных отличий размерных характеристик обоих видов копепод в зависимости от температуры в диапазоне 21 – 25 °С не зарегистрировано.

Средние значения общей длины тела (L – длина просомы плюс длина абдомена) *C. aquaedulcis* копеподитных стадий C1 – C5 увеличивались при температуре 21 °С – от 0,461 до 0,947 мм; при температуре 25 °С – от 0,464 до 1,016 мм. Аналогично средние значения длин (L) были установлены для *A. salinus* копеподитных стадий C1 – C5: при температуре 21 °С – от 0,576 до 1,179 мм; при

температуре 25 °С – от 0,572 до 1,178 мм. Терминальные размеры средних значений общей длины тела (просома плюс абдомен) взрослых самцов и самок обоих видов копепод снижались при повышении температурного режима культивирования от 21 °С до 25 °С. Средние значения L взрослых особей *C. aquaedulcis* составляли: при температуре 21 °С – от 1,066 мм (самцы) до 1,201 мм (самки); при температуре 25 °С – от 1,052 мм (самцы) до 1,168 мм (самки). Средние значения L взрослых особей *A. salinus* получены: при температуре 21 °С – от 1,328 мм (самцы) до 1,386 мм (самки) мм; при температуре 25 °С – от 1,288 мм (самцы) до 1,366 мм (самки) мм [табл. 5 – 6 Приложения А] и (рис. 3.1.).

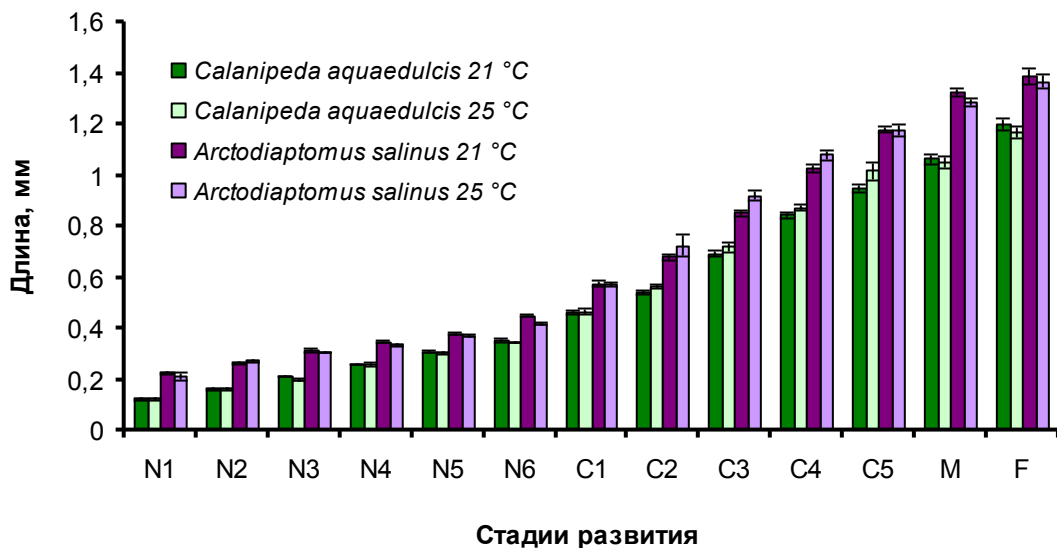


Рис. 3.1. Динамика изменений общей длины тела (мм) копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от стадии развития ( $p > 0,05$ )

Температурные условия, в которых происходит развитие популяций копепод., обычно оказывают значительное влияние на биомассу особей, по которой производится расчет их продуктивности. В связи с невозможностью непосредственного измерения веса для каждой стадии копепод путем взвешивания, нами был использован расчетный метод определения веса индивидуальных

организмов с учетом соотношения длины и веса особей при определении биомассы копепод [162].

В табл. 3.1 приведены значения сухой биомассы копепод *C. aquaedulcis*, из экспериментальных популяций, выращенных при температурах 21 °С и 25 °С, ( $p > 0.05$ ). Из расчетных данных (табл. 3.2) значений сухой биомассы копепод *A. salinus* при температурах 21 °С и 25 °С ( $p > 0.05$ ) следует, что происходит небольшое превышение биомассы копепод на науплиальном этапе развития при 21 °С, на копеподитном этапе развития C1 – C4 при 25 °С и C5 – C6 при 21 °С. То есть, анализ полученных в экспериментах данных значений сухой биомассы копепод выявил довольно сложную картину воздействия температурного фактора на биомассу копепод.

Для многих видов копепод установлено, что особи из состава генераций, развивающихся при низкой температуре воды, характеризуются более высокими средними размерами тела по сравнению с особями, развившимися при более высокой температуре [24]. Размерный диапазон установленных нами средних значений длины тела изученных видов копепод находится внутри размерных диапазонов средних значений длины тела *C. aquaedulcis* и *A. salinus*, полученных другими исследователями размерные характеристики которых были изучены по выборкам копепод, полученных преимущественно из естественных водоемов.

Так, средние размеры *C. aquaedulcis* из естественной среды обитания (средиземноморские соленые болота, Emporda wetlands, северо-восток Иберийского п-ова) колебались в пределах: науплиальные – 0,11 – 0,44 мм, копеподитные – 0,29 – 1,75 мм, половозрелые стадии – 0,90 – 1,90 мм [111]. Полученные нами средние размеры *C. aquaedulcis* из экспериментальных культур находились в более узком диапазоне: 0,12 – 0,36 мм (науплиальные стадии), 0,46 – 1,02 мм (копеподитные стадии), 1,05 – 1,20 мм (взрослые стадии).

Таблица 3.1.

Расчетные значения сухой биомассы ( $w$ , мкг) копепод *Calanipeda aquaedulcis* при двух температурных режимах

Стадии	Температурный режим	
	21 ± 1,5 °C	25 ± 1,5 °C
N1	0,013 ± 0,003	0,006 ± 0,002
N2	0,017 ± 0,003	0,018 ± 0,002
N3	0,028 ± 0,002	0,022 ± 0,003
N4	0,045 ± 0,002	0,045 ± 0,005
N5	0,067 ± 0,003	0,062 ± 0,005
N6	0,091 ± 0,006	0,090 ± 0,002
C1	0,664 ± 0,006	0,643 ± 0,01
C2	0,880 ± 0,003	0,966 ± 0,008
C3	1,722 ± 0,008	1,844 ± 0,01
C4	2,966 ± 0,005	2,984 ± 0,01
C5	3,456 ± 0,01	4,174 ± 0,01
M	4,160 ± 0,01	3,959 ± 0,01
F	6,010 ± 0,01	5,810 ± 0,01

По-видимому, это связано с более стабильными температурными и трофическими условиями в наших экспериментах по сравнению с условиями, в которых находились копеподы, полученные из естественных водоемов, в которых эти параметры подвержены значительным колебаниям. Известно, что размерные характеристики более взрослых стадий развития копепод могут зависеть от температуры, при которой проходили развитие более ранние стадии. Возможно также, что режим переменных температур, характерный для естественных водоемов, может также оказывать влияние на достижение копеподами максимальных размеров тела.

Таблица 3.2.

Расчетные значения биомассы ( $w$ , мкг) копепод *Arctodiaptomus salinus* при двух температурных режимах

Стадии	Температурный режим	
	21 ± 1,5 °С	25 ± 1,5 °С
N1	0,048 ± 0,005	0,039 ± 0,017
N2	0,062 ± 0,004	0,066 ± 0,005
N3	0,088 ± 0,005	0,081 ± 0,003
N4	0,105 ± 0,003	0,094 ± 0,002
N5	0,127 ± 0,004	0,111 ± 0,003
N6	0,184 ± 0,006	0,150 ± 0,007
C1	1,435 ± 0,006	1,525 ± 0,013
C2	2,244 ± 0,008	2,837 ± 0,025
C3	4,215 ± 0,006	5,363 ± 0,009
C4	6,948 ± 0,005	7,668 ± 0,007
C5	10,072 ± 0,008	9,956 ± 0,016
M	12,656 ± 0,011	11,477 ± 0,011
F	17,809 ± 0,025	16,789 ± 0,024

Средние размеры *A. salinus*, из различных естественных мест обитания, приведенные по данным других исследователей [1, 175] также имеют широкий диапазон изменчивости. В озере Шира [64] при колебании температуры 2 – 12,2 °С размеры науплиальных стадий варьировали в пределах 0,2 – 0,45 мм, а копеподитных – 0,5 – 1 мм. Полученные нами данные по средним размерам выращенного в лабораторных условиях *A. salinus* при температуре 21 – 25 °С практически совпадают с [64]: 0,212 – 0,45 мм (науплиальные стадии), 0,576 – 1,179 мм (копеподитные стадии). По данным [64] средний размер самок *A. salinus* составлял 1,1 – 1,4 мм, самцов – 1,0 – 1,3 мм (оз. Шира, 2 – 12,2 °С); более крупные размеры и больший разброс длины самок – 1,24 – 2,36 мм (оз. La Sebkazima в

широком диапазоне температур 12,3 – 28 °С) [175], более крупные размеры самок – 1,66 мм, и самцов самцы – 1,51 мм (оз. Шаган, 24 °С) [39]; Фолиян [82], напротив, описывает самые мелкие средние размеры взрослых стадий: самки – 1,00 мм, самцы – 0,77 мм, найденных в оз. Иссык-Куль при колебаниях температуры от 3 до 23 °С. Анализ литературных данных по размерным характеристикам *A. salinus* не выявил четкой зависимости размерных характеристик данного вида от температуры, что, вероятно, обуславливается различиями комплекса факторов, в частности, различий питания копепод в данных водоемах.

По данным [82] средние размеры длины взрослых стадий *A. salinus* в естественных условиях в температурном диапазоне 19,2 – 26 °С значительно колебались в зависимости от мест обитания. Средний размер самок данного вида, собранных в озере Sebkha El Ariana при 19,2 °С составлял 2,08 мм и самцов – 2,02 мм; в оз. Тамбукан, Кабардино-Балкария, 22 °С 1,24 и 1,15 мм, соответственно; в оз. Янышское при 24 °С – 1,62 и 1,45 мм, соответственно, и 1,44 и 1,44 мм, соответственно при 24,5 °С; в оз. Lago di Pergusa при 25,6 °С – 1,72 и 1,65 мм, соответственно, и в оз. Тобечик при 26 °С – 1,49 и 1,32 мм, соответственно. Такие значительные колебания размерных характеристик (самок от 1,24 до 2,08 мм и самцов от 1,15 до 2,02 мм) одного и того же вида вне зависимости от температуры вызывают предположения влияния многочисленных факторов, а не только температурного, действующих на протяжении пост-эмбрионального развития в разных водоемах. Именно комплексное влияние факторов на рост и развитие копепод усложняет изучение отдельно взятого фактора – температуры на их предельные размерные характеристики в природных условиях.

Полученные нами в лабораторных условиях при температурах 21 – 25 °С средние размеры длины взрослых стадий *A. salinus* находились в более узком диапазоне по сравнению с разбросом длин, полученных [82], но в пределах диапазона длин данного вида в сибирских озерах [64]: средний размер самок составлял 1,366 – 1,386 мм, самцов – 1,288 – 1,328 мм.

Размерные характеристики всех жизненных стадий копепод обоих изученных видов соответствуют размерному диапазону живых кормов личинок рыб, в частности, кефалевых и камбалообразных [36, 57, 66].

### **3.2. Продолжительность постэмбрионального развития и выживаемость *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от температуры культивирования**

Цель серии экспериментов 1.2 – определить продолжительность и скорость развития от первой науплиальной (N1) до шестой копеподитной (С6) стадий рачков *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при разном температурном режиме культивирования, установить оптимальный температурный режим при их выращивании в условиях аквакультуры.

Как следует из проведенных экспериментов, выживаемость копепод *C. aquaedulcis* на протяжении линек от стадии N1 до С6 составила  $78,9 \pm 10,6$  % при 21 °С;  $57,6 \pm 33,5$  % при 25 °С и  $48 \pm 25,3$  % при 17 °С (табл. 3.3). Максимальная выживаемость *A. salinus* на протяжении всех линек (от стадии N1 до С6) была при 21 °С и составляла  $93,3 \pm 13,3$  %; при 25 °С она была  $76,3 \pm 26,7$  % и минимальная –  $54,5 \pm 9,1$  % наблюдалась при 17 °С (табл. 3.3). Таким образом, максимальный процент выживаемости копепод при разных температурах получен для обоих видов при 21 °С.

Следует отметить, что у многих копепод невысокий уровень выживаемости особей наблюдается именно в нижней части диапазона толерантных температур [187]. Это подтверждают и результаты наших экспериментов, наиболее низкий уровень выживаемости на протяжении развития от первой науплиальной до взрослой стадии получен при температуре 17 °С (наиболее низкой в изученном нами диапазоне).

Таблица 3.3.

Выживаемость копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при разных температурных режимах культивирования

Температура, °С	Выживаемость, %				
	N1 – 3	N4 – 6	C1 – 3	C4 – 5	C6
<i>C. aquaedulcis</i>					
17 ± 1,5	100	71,2 ± 19,8	62,9 ± 11,2	56,6 ± 17,0	48 ± 25,3
21 ± 1,5	100	92,3 ± 15,4	88,1 ± 13,3	81,1 ± 11,9	78,9 ± 10,6
25 ± 1,5	100	75,7 ± 25,8	75,7 ± 25,8	62,1 ± 31,7	57,6 ± 33,5
<i>A. salinus</i>					
17 ± 1,5	100	74,2 ± 17,4	60,9 ± 13,2	57,9 ± 8,2	54,5 ± 9,1
21 ± 1,5	100	100	100	93,3 ± 13,3	93,3 ± 13,3
25 ± 1,5	100	94,9 ± 10,3	89,7 ± 20,5	89,7 ± 20,5	76,3 ± 26,7

Примечание: N1 (6) первая (шестая) науплиальная стадия и т.д., C1 (5) – первая (пятая) копеподитная стадия; C6 - взрослая стадия ( $p > 0,05$ )

По экспериментальным данным [167] выживаемость *A. salinus* оказалась ниже на ранних науплиальных и первых копеподитных стадиях. Авторы объясняют этот феномен нестабильной выживаемости и развития данного вида способностью этих копепод к выживанию и развитию в условиях с очень высокой соленостью, а также в изменчивых условиях обитания. Но низкая выживаемость *A. salinus* на ранних науплиальных стадиях в диапазоне толерантных температур не может быть объяснена только температурных эффектом, а скорее всего является следствием неадекватного температурным условиям биохимическим составом запасных веществ науплиев N1 – N2 (для которых характерно эндогенное питание за счет желтковых запасов, полученных из материнского организма), или неадекватностью пищи при переходе науплиев N3 на экзогенное питание [167].

Согласно [167], при кормлении смесью разных организмов (взвесью) из естественной среды обитания, обогащённой микроводорослями *Chlamydomonas reinhardtii*, выживаемость *A. salinus* в процессе развития (от стадии N1 до C6) при



повышении температуры снижалась от 87 % при 10 °С, до 70 % при 20 °С и до 25 % при 25 °С. Более низкая, по сравнению с полученной нами, выживаемость *A. salinus* полученная данными авторами [167] в диапазоне 20 – 25 °С, возможно, связана не с влиянием температуры, а с неоптимальным питанием копепод, не соответствующим их потребностям при данных температурах, или другими, неучтенными факторами.

В нашем эксперименте выживаемость обоих видов копепод на протяжении стадий N1 – N3 не зависела от температуры, отличалась достоверно от выживаемости на других стадиях, и составляла 100 % (табл. 3.3). Вероятно, выживаемость на ранних науплиальных стадиях определяется преимущественно желтковыми запасами науплиев, которые позволяют им развиваться до стадии N3, и не зависит от удачи перехода от исключительно эндогенного питания к полностью экзогенному. Для более поздних стадий развития обоих видов копепод выживаемость снижалась, но достоверных отличий ( $p > 0,05$ ), выживаемости копепод в зависимости от температуры обнаружено не было, и в целом за время развития от N1 до С6 процент выживаемости колебался для *C. aquaedulcis* от  $48 \pm 25,3$  % (при 17 °С) –  $78,9 \pm 10,6$  % (при 21 °С); а *A. salinus* от  $54,5 \pm 9,1$  % (при 17 °С) до  $93,3 \pm 13,3$  % (при 21 °С).

По нашим экспериментальным данным общий период развития *C. aquaedulcis* от N1 до С6 составляет 22 суток при 17 °С (табл. 3.4). При повышении температуры культивирования до 21 °С длительность развития *C. aquaedulcis* сокращается до 14 суток, а дальнейшее повышение температуры приводит к минимальному значению длительности развития этого вида – 9 суток. Очевидно, что с повышением температуры в температурном диапазоне 17 – 25 °С происходит закономерное сокращение продолжительности развития *C. aquaedulcis*, и оптимум скорости развития данного вида наблюдается при температуре 25 °С.

Таблица 3.4.

Длительности развития копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при разных температурах

Темпе- ратура, °С	Длительность развития копепод, сутки						
	N1-3	N4-6	C1-3	C4-5	N1-C6	N1-C6 (M)	N1-C6 (F)
<i>C. aquaedulcis</i>							
17 ± 1,5	3 ± 0,1	5 ± 0,1	7 ± 0,2	7 ± 0,4	22 ± 0,3	21,9 ± 0,2	22,1 ± 0,2
21 ± 1,5	3 ± 0,1	3 ± 0,1	4 ± 0,2	4 ± 0,4	14 ± 0,2	13,9 ± 0,1	14,1 ± 0,1
25 ± 1,5	2 ± 0,1	2 ± 0,1	2 ± 0,1	3 ± 0,4	9 ± 0,2	8,9 ± 0,1	9,1 ± 0,1
<i>A. salinus</i>							
17 ± 1,5	4 ± 0,1	6 ± 0,2	8 ± 0,1	11 ± 0,2	29 ± 0,2	28,9 ± 0,1	29,1 ± 0,1
21 ± 1,5	3 ± 0,1	4 ± 0,2	6 ± 0,2	7 ± 0,2	20 ± 0,6	19,7 ± 0,3	20,2 ± 0,4
25 ± 1,5	4 ± 0,1	6 ± 0,2	7 ± 0,4	8 ± 0,4	25 ± 0,4	24,8 ± 0,2	25,1 ± 0,3

Примечание: N1 (6) первая (шестая) науплиальная стадия и т.д., C1 (5) – первая (пятая) копеподитная стадия; C6 – взрослая стадия; M – самцы; F – самки (p < 0,05)

Иная картина наблюдается в экспериментах с *A. salinus*. Длительность развития *A. salinus* от N1 до C6 при температуре 17 °С составляет 29 суток, при 21 °С она сокращается до 20 суток, а при 25 °С, наоборот, увеличивается до 25 суток (табл. 3.4). Поэтому оптимальным температурным режимом для развития *A. salinus* является 21 °С. Отклонение от температуры 21 °С как в сторону повышения, так и снижения приводит к увеличению длительности развития данного вида копепод.

Как видно из таблицы 3.4 длительность отдельных стадий развития как *C. aquaedulcis*, так и *A. salinus* постепенно увеличивается по мере развития копепод. Самой короткой оказывается продолжительность ранних науплиальных стадий двух видов копепод при всех трёх температурных режимах. По-видимому, это может быть связано с так называемым материнским эффектом: поскольку яйца копепод богаты липидами, ранние науплии способны к более быстрому развитию, используя эти липиды в качестве единственного источника энергии, что также подтверждается в работе [167].

Общая длительность копеподитных стадий обоих видов копепод превышала общую длительность науплиальных при любом температурном режиме. Самыми продолжительными были стадии С4 – С5. Самцы обоих видов развивались несколько быстрее (но не достоверно  $p < 0,05$ ) самок при всех температурных режимах, что вероятно связано с половой дифференциацией копепод [165]. На протяжении пятой стадии у копепод происходит дифференциация полов, увеличение размеров гонад, и для этого процесса необходимо накопление липидных компонентов. Возможно именно процесс половой дифференциации и изменение биохимического обмена приводит удлинению стадий С4 – С5. При изучении длительности развития разных жизненных стадий *A. salinus* из гиперсоленого озера южной Испании [167] было также обнаружено, что самые продолжительные при 20 – 25 °С оказываются стадии С4 – С5, однако при 10 °С наиболее продолжительной оказалась стадия С3, что, вероятно, можно объяснить связанными с пониженной температурой изменениями в скорости обмена ранних стадий. Более быстрое развитие самцов по сравнению с самками в гиперсоленых озерах [167], было обнаружено только при 10 °С, в то время как при 20 °С и 25 °С различий между скоростью развития полов *A. salinus* отмечено не было.

Таким образом, наши результаты подтверждают основные закономерности развития каляноидных копепод в зависимости от температуры: длительность развития копепод удлиняется с понижением температуры [187], но сокращается с ее повышением [153], а С5 является критической стадией развития [205].

Анализ полученных нами экспериментальных данных (рис. 3.2) показал различия влияния температуры (в исследованном нами диапазоне) на длительность развития копепод двух разных видов.

Полный цикл развития более мелкого вида *C. aquaedulcis* закономерно проходит быстрее, чем более крупного вида *A. salinus*. Продолжительность развития *C. aquaedulcis* от первой науплиальной (N1) до взрослой стадии (С6) экспоненциально возрастает с повышением температуры от 17 до 25 °С, из чего следует, что оптимум скорости развития *C. aquaedulcis* находится в верхнем пределе диапазона температур 17 – 25 °С. Оптимум скорости развития *A. salinus*,

напротив, находится в середине данного температурного диапазона, т.е. приходится на 21 °С, а дальнейшее повышение температуры приводит к замедлению развития *A. salinus*.

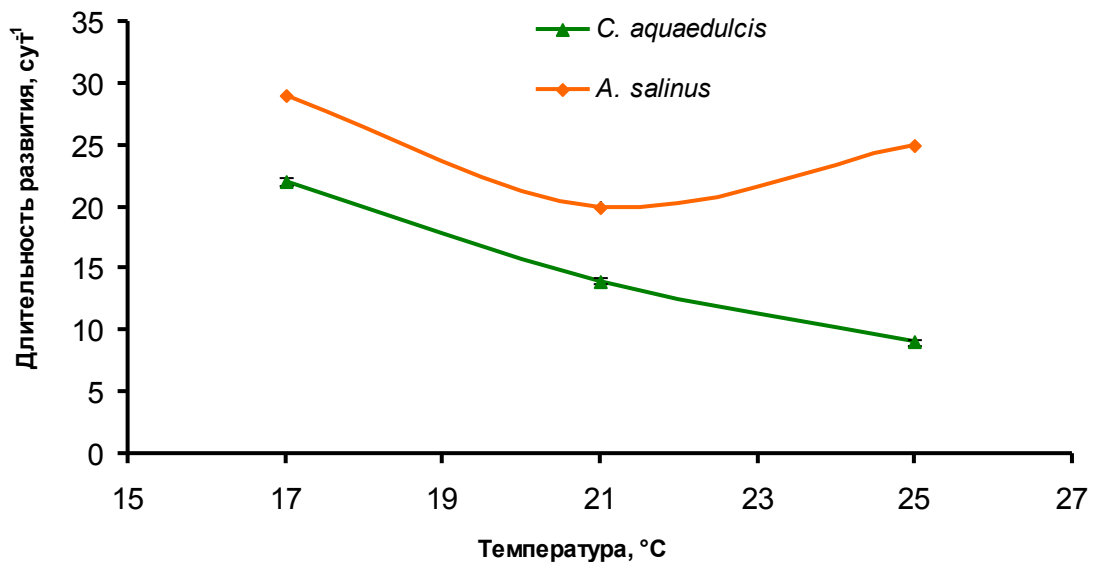


Рис. 3.2 Длительность развития копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* от первой науплиальной (N1) до взрослой стадии (С6) при разных температурах культивирования ( $p < 0,05$ )

Считается, что ускорение развития при повышении температуры в границах толерантности, свойственных данному виду, присуще всем пойкилотермным животным и связано, в свою очередь, со строгой зависимостью интенсивности метаболизма от температуры [7, 65], и полученные нами данные по развитию *C. aquaedulcis* подтверждают эту закономерность. Характер полученных нами закономерностей влияния температуры на продолжительность развития копепод *C. aquaedulcis*, в целом, соответствует также описанным [6]. Однако, по сравнению с литературными данными [6], нами выявлено более короткое время развития копепод. Так, по [6] длительность полного развития *C. aquaedulcis* в температурном диапазоне 8 – 18 °С – составляла 26 суток, а при температуре 25 °С – 14 – 17 суток.

Полученные нами данные показывают, что при 17 °С длительность развития *C. aquaedulcis* составляет 22 суток, и при повышении температуры до 25 °С сокращается до 9 суток. Вероятно, более длительное развитие *C. aquaedulcis* при 25 °С [6], по сравнению с полученным нами, связано с неадекватным потребностям копепод питанием.

В отличие от полученных нами длительности постэмбрионального развития *A. salinus* 20 и 25 сут при 21 и 25 °С, соответственно, по [167] продолжительность постэмбрионального развития данного вида составила в среднем 70 суток при 10 °С; 26 суток при 20 °С и 23 суток при 25 °С, то есть с повышением температуры в диапазоне 10 – 25 °С авторы наблюдали сокращение продолжительности развития *A. salinus*. Эти данные противоречат полученным нами данным, по которым оптимум развития *A. salinus* находится в середине температурного диапазона 17 – 25 °С и приходится на 21 °С, а дальнейшее повышение температуры приводит к замедлению развития данного вида. Возможно, такие различия между полученными нами и [167] по длительности развития *A. salinus* связаны с тем, что по [167] исследования пост-эмбрионального развития проводили в лабораторных условиях на организмах, отобранных из планктонных проб из естественных лагун, без проведения длительной адаптации, в то время как наши данные получены на культурах, адаптированных к температурным условиям на протяжении не менее одной генерации. Однако, хотя до недавнего времени считалось, что тепловой порог толерантности развития *A. salinus* находится приблизительно в диапазоне 25 – 29 °С [132, 167], более поздние результаты тех же авторов [133], полученные при изучении сезонных вариаций популяционного роста *A. salinus* в испанских соленых озерах, свидетельствуют о том, что при температурах выше 20 °С, прирост популяции *A. salinus* снижается, так как происходит задержка развития *A. salinus*. Таким образом, наши экспериментальные данные по характеру влияния температурного фактора на длительность развития *A. salinus* подтверждены натурными наблюдениями [133].

Как известно, скорость роста зоопланктона является важной функциональной характеристикой, с которой связана интенсивность процессов трансформации

вещества и энергии в планктонном сообществе. Определение скорости роста копепод необходимо для расчета их потенциальной продукции [64]. Однако при исследовании влияния различных факторов на развитие ракообразных целесообразно использовать скорость развития  $v = 1 / D$  (размерность единица времени в минус первой степени), которая означает, какая доля от общей продолжительности рассматриваемого периода развития приходится на единицу времени [33, 37].

При одинаковых температурах скорость развития ( $1 / D$ ) *C. aquaedulcis* оказывается достоверно выше ( $p < 0,05$ ), чем у *A. salinus* (рис. 3.3). Сравнивая скорость развития этих двух видов копепод в температурном диапазоне 17 – 25 °С, можно заметить, что скорость развития *C. aquaedulcis* постепенно повышается с увеличением температуры от 17 до 25 °С, в то время как скорость развития *A. salinus* повышается от 17 до 21 °С, но в дальнейшем при увеличении температуры от 21 до 25 °С происходит снижение скорости развития *A. salinus*.

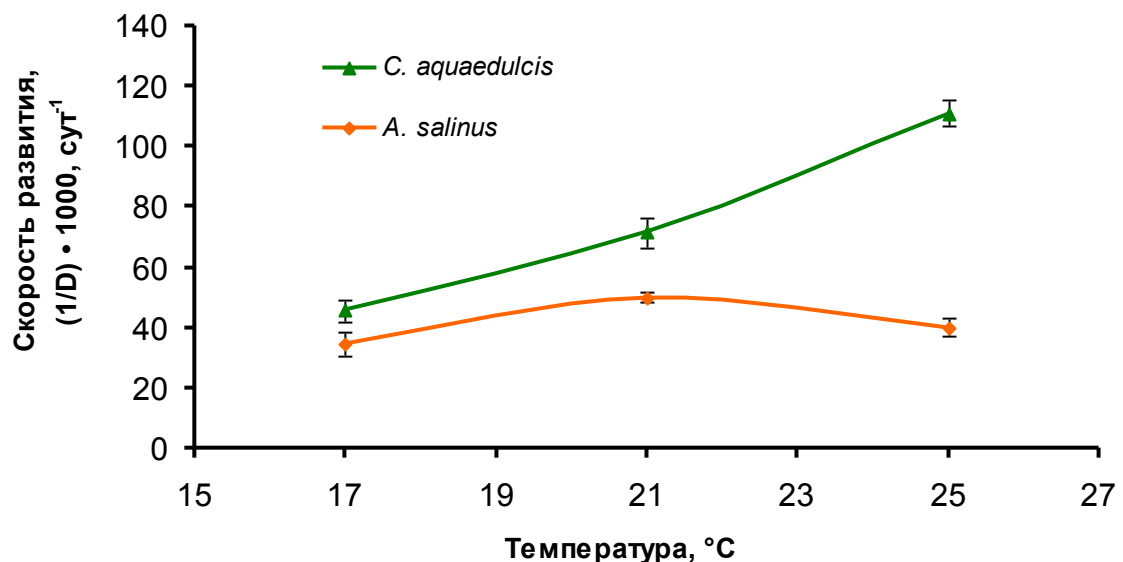


Рис. 3.3. Влияние температуры культивирования на скорость развития ( $1 / D$ ) копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* ( $p < 0,05$ )

Снижение скорости развития *A. salinus* при повышении температуры от 21 до 25 °С может быть связано, отчасти, с низкой выживаемостью копеподитных стадий

копепод (табл. 3.3) и преобладанием самок (длительность развития которых превышает таковую самцов) при 25 °С по сравнению с 21 °С. Известно, что изменчивость длительности стадий развития копепод может быть связана с неоптимальными условиями среды [94], и таковыми для *A. salinus* могут быть неоптимальные для развития популяции повышенные температура или солёность [133].

У каляноидных копепод отмечают увеличение изменчивости длительности копеподитных стадий, особенно C2 – C4, по сравнению с науплиальными, например, высокая индивидуальная изменчивость длительности развития, особенно на старших копеподитных стадиях, была обнаружена у *Boeckella triarticulata* Thompson [156]. Значительная индивидуальная изменчивость длительности развития третьей науплиальной стадии выявлена для *Calanus marshallae* на [163, 164]; для *Pseudocalanus newmani* обнаружены большие вариации длительности поздних науплиальных стадий (N4 – N6) [108].

Скорость развития не является постоянной на протяжении всего жизненного цикла, т.е. особь, которая быстрее развивалась на данном этапе, может медленнее развиваться на следующих стадиях и снова быстрее на последующих стадиях, и, возможно, такая индивидуальная изменчивость постэмбрионального развития может быть связана с совокупностью факторов окружающей среды [115].

Таким образом, исходя из результатов собственных экспериментов и на основании последних данных, обнаруженных другими авторами [133], можно заключить, что при культивировании *A. salinus* в экспериментальных условиях оптимальным температурным режимом для развития является 21 °С. Отклонения температуры от оптимума приводят к увеличению длительности развития копепод *A. salinus*.

Нашими экспериментами также показано, что, соотношение самцов и самок *C. aquaedulcis* и *A. salinus* к моменту достижения половозрелости также значительно варьировало в зависимости от температуры культивирования (табл. 3.5). У *C. aquaedulcis* наименьший процент самцов ( $18,8 \pm 10,3$  %) получен при 21 °С. При увеличении температуры до 25 °С или снижении – до 17 °С их доля возрастала до

26,9 ± 14,9 % и 26,1 ± 7,8 %, соответственно. Но у *A. salinus* наблюдалась обратная картина: наибольший процент самцов (54,2 ± 20,9 %) был получен при 21 °С, более низкий – при 25 °С (36,5 ± 6,4 %) и 17 °С (34,3 ± 14,4 %).

По данным [167] у *A. salinus* при трех температурных режимах (10, 20, 25 °С) наблюдалось преобладание самцов над самками, и соотношение самцы / самки составило 2,35, 2,8 и 1,55, соответственно. В естественной среде (Laguna Honda, Испания) у данного вида также наблюдали преобладание самцов, и оно снижалось обратно пропорционально температуре. В отличие от литературных данных в наших экспериментах преобладание самцов над самками *A. salinus* наблюдали только при 21 °С, и при данной температуре соотношение самцы / самки составило 1,2, а при температурах 17 и 25 °С это соотношение составляло 0,5 и 0,6, соответственно.

Таблица 3.5.

Соотношение самцов (М) и самок (F) у копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при разных температурных режимах культивирования

Температура, °С	<i>C. aquaedulcis</i>		<i>A. salinus</i>	
	М, %	F, %	М, %	F, %
17 ± 1,5	26,1 ± 7,8	73,9 ± 7,8	34,3 ± 14,4	65,7 ± 14,4
21 ± 1,5	18,8 ± 10,3	81,2 ± 10,3	54,2 ± 20,9	45,8 ± 20,9
25 ± 1,5	26,9 ± 14,9	73,1 ± 14,9	36,5 ± 6,4	63,5 ± 6,4

Примечание: (p > 0,05)

Влияние разных факторов на дифференциацию пола в процессе развития обнаруживали как в природных популяциях, так и в экспериментальных культурах как для разных видов копепод [121, 141, 201], так и для других ракообразных [207]. Предполагают [141, 201], что вариабельность соотношения полов может быть обусловлена как влиянием температуры, так и воздействием трофических условий.

Теоретически, поддержание соотношения полов 1:1 считается стабильной стратегией для популяций диплоидных организмов [114]. Однако в природных



популяциях соотношение полов часто бывает далеко от равновесия, и обнаруживается преобладание как самцов, так и самок, обусловленное сезонными и пространственными изменениями [178]. Так, в естественных условиях (Испания, Laguna Honda) самцы *A. salinus* преобладали над самками на протяжении пятой копепоидитной и взрослой стадий. [133].

Существует гипотеза «cheaper-sex», предложенная [178], которая предполагает, что под влиянием неблагоприятных условий окружающей среды самки производят потомство, которое требует меньших вложений и в связи с этим максимизирует число яиц. По этой гипотезе если размеры самцов в среднем больше размеров самок, то под воздействием неблагоприятных условий окружающей среды можно ожидать смещение соотношения полов в сторону преобладания самок, и в сторону самцов – когда условия благоприятны. По этой гипотезе, процент самцов в естественных популяциях возрастает, когда абиотические условия (температура и соленость) становятся менее стрессовыми. Однако, некоторые данные по природным и экспериментальным популяциям копепод, свидетельствует об обратном.

В случае с *C. aquaedulcis* и *A. salinus* самцы меньше самок, следовательно, если гипотеза [178], верна, то смещение соотношения полов в сторону самцов может свидетельствовать о неоптимальных условиях окружающей среды: экстремальные температуры и/или высокая соленость, или неадекватная обеспеченность пищей.

По нашим данным у *C. aquaedulcis* смещение соотношения полов в сторону самцов наблюдалось только при 25 и 17 °С, тогда как преобладание самок – при 21 °С, напротив, для *A. salinus* смещение соотношения полов в сторону самцов наблюдалось при 21 °С, а преобладание самок – при 17 и 25 °С. Исходя из литературных данных смещение соотношения полов в сторону преобладания самцов *A. salinus* обнаружено как в лабораторных при трех температурных режимах (10, 20, 25 °С), так и в естественных условиях (Испания, Laguna Honda) [167]. По-видимому, гипотезу [178] в отношении *A. salinus* применять некорректно, так как ранее температурный режим 21 °С нами был выявлен оптимальным для данного вида.

Вопрос о влиянии факторов на дифференциацию и соотношении полов в популяциях копепод все еще остается не вполне решенным. Не ясен и сам механизм явления дифференциации пола и факторы, влияющие на соотношение самцов и самок в популяции. Поэтому успешное объяснение этого вопроса требует дополнительных исследований.

Таким образом, наши экспериментальные исследования показали, что развитие копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в температурном диапазоне 17 – 25 °С свидетельствует о значительном сходстве развития видов, которое следует общим закономерностям развития каляноидных копепод при всех трёх температурных режимах, а именно: наиболее короткими стадиями являются ранние науплиальные стадии; общая длительность всех науплиальных стадий обоих видов короче совокупной длительности всех копеподитных; самые продолжительные стадии развития последние копеподитные стадии С4 – С5; самцы развиваются быстрее, чем самки. Однако нашими экспериментами обнаружены разные оптимумы скорости развития и, соответственно, продолжительности развития копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*. Развитие мелкоразмерного вида *C. aquaedulcis* проходит быстрее, чем у более крупного *A. salinus* при любой температуре в исследованном диапазоне. Температурный оптимум развития *A. salinus* обнаружен при более низкой температуре (21 °С), чем оптимум *C. aquaedulcis* (25 °С), что, по-видимому, связано с жизненными стратегиями видов и определяет их распространение. Поэтому, при отдельном, моновидовом культивировании данных видов необходимо использовать различные температурные оптимумы культивирования.

### **3.3. Репродуктивные характеристики самок *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от температуры культивирования**

Интенсивность размножения копепод, определяемая средним числом яиц в кладке и частотой их откладки, может быть выражена средним количеством яиц, отложенных одной самкой за единицу времени, тогда как абсолютную плодовитость животных определяют как среднее число яиц в кладке [33, 37, 56].

Цель серии экспериментов 1.3 заключалась в определении репродуктивных характеристик самок копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*.

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что средняя длина самок *C. aquaedulcis* с повышением температуры снижалась от 1,22 (при 21 °С) до 1,15 мм (при 25 °С), диаметр яиц не зависел от температурных условий, а абсолютная плодовитость самок уменьшалась в пределах от 18 (25 °С) до 23 (21 °С) яиц·самка<sup>-1</sup> (рис. 3.4).

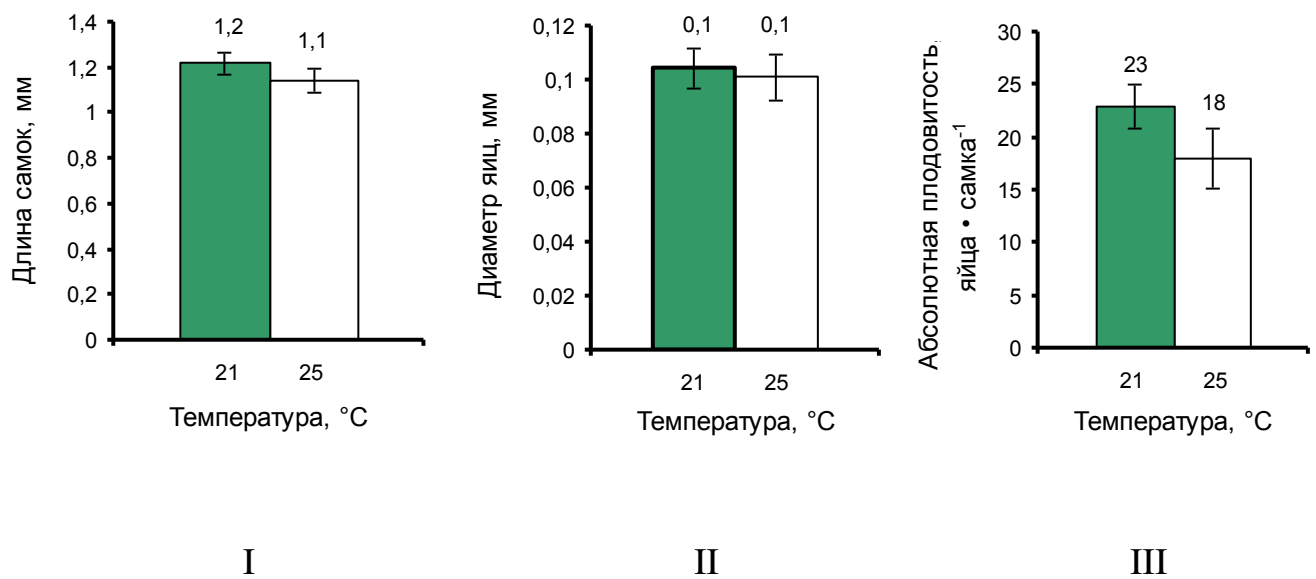


Рис. 3.4. Длина самок (I), диаметр яиц (II) и абсолютная плодовитость (III) *Calanipeda aquaedulcis* в зависимости от температуры культивирования

Аналогичная картина наблюдается и для другого исследуемого вида копепод (рис. 3.5).

Средняя длина самок *A. salinus* с повышением температуры снижалась от 1,46 мм (при 21 °С) до 1,44 мм (при 25 °С), диаметр яиц также как и у *C. aquaedulcis*, не зависел от температурных условий. Абсолютная плодовитость варьировала в пределах от 7,2 (25 °С) до 9 яиц · самка<sup>-1</sup> (21 °С). Очевидно, что повышение температуры от 21 °С до 25 °С приводит к незначительному снижению абсолютной плодовитости у копепод обоих видов.

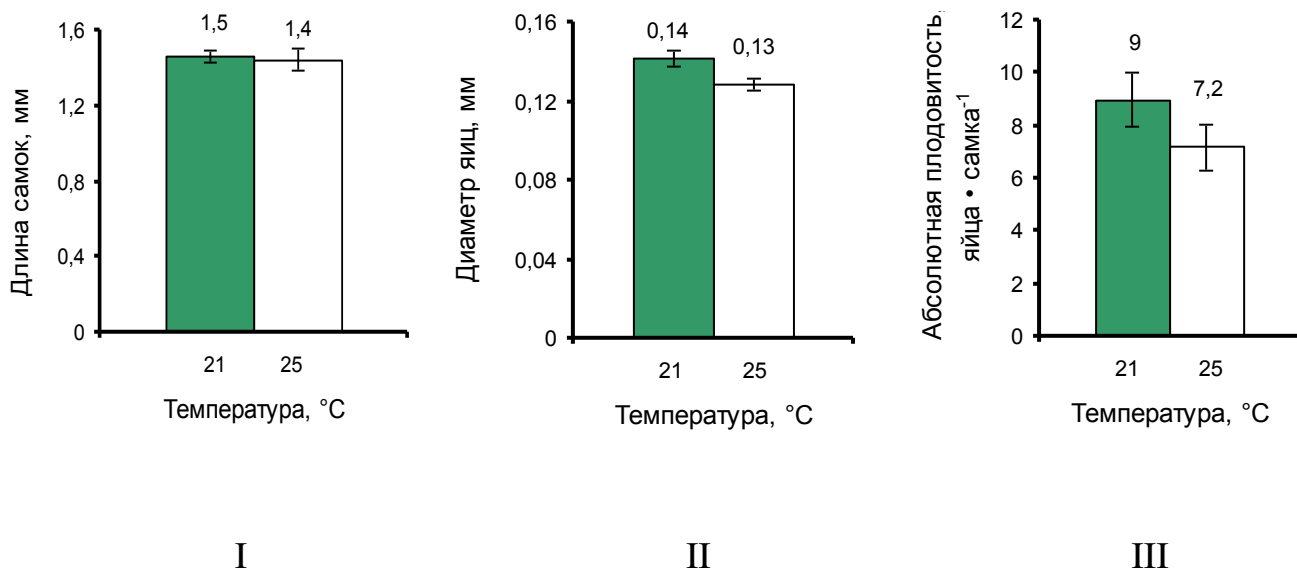


Рис. 3.5. Длина самок (I), диаметр яиц (II) и абсолютная плодовитость (III) *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от температуры культивирования

Таким образом, можно сделать следующий вывод, что из всех рассматриваемых критериев температура оказывает наибольшее влияние на абсолютную плодовитость копепод.

Основными факторами, влияющими на выживаемость и длительность развития копепод, являются температура, количественные и качественные характеристики питания [153, 203]. Ранее было показано на копеподах, включая *A. salinus*, что длительность развития увеличивается, когда животные находятся в лимитирующих условиях, таких, как неоптимальная температура и соленость [167].

Peterson [164, 165] обобщил основные модели развития, описанные для разных видов копепод:

- 1) время развития солоноватоводных копепод более пролонгировано по сравнению со временем развития морских копепод;
- 2) ранние науплиальные стадии копепод развиваются быстрее;
- 3) первые питающиеся стадии (ранние N2 или N3) наиболее длительные;
- 4) N5 стадия проходит быстрее у некоторых видов;

- 5) наиболее длительное развитие – на последних копепоидных стадиях (C5 или C4-C5);
- б) самцы развиваются быстрее, чем самки.

Объяснение первого пункта предложенной Peterson модели развития дал Hart [108, 113, 142] предположив, что солоноватоводные копепоиды расходуют больше энергии на осморегуляцию, тогда как морские копепоиды – нет. Замедленное развитие видов копепоид, наблюдаемое во временных водоемах, по сравнению с постоянными водоемами, может служить адаптивной стратегией к непредвиденным условиям среды и может являться отражением стресса, вызванного жизнью в нестабильных условиях обитания.

Длительность развития копепоид *C. aquaedulcis* и *A. salinus*, полученная в наших экспериментах, сопоставима с длительностью развития морских копепоид, близких по размеру изученным нами видов. Так, длительность развития *Pseudocalanus newmani* [108] составила 23 сут при 15 °С. Длительность развития *C. aquaedulcis* в оптимальных условиях по нашим экспериментальным данным сопоставима с длительностью развития морских каланоидных копепоид *Acartia tonsa* [184], являющихся в настоящее время основным кандидатом для промышленного культивирования копепоид. Однако, несмотря на то, что исследуемые копепоиды относятся к солоноватым видам, длительность их развития отказывается короче таковой некоторых морских видов копепоид (*Calanus marshallae*, *C. finmarchicus*, *C. helgolandicus*) [153, 160, 164]. Длительность развития *A. salinus* близка к длительности развития морских планктонных копепоид, вынашивающих яйцевые мешки, и следует общеизвестной закономерности более низкой скорости роста яйцевынашивающих планктонных каланоид по сравнению с копепоидами, откладывающими яйца непосредственно в воду [138].

Устоявшееся положение о том, что ранние науплиальные стадии копепоид развиваются быстрее, чем более поздние [7] согласуется с нашими данными только при одинаковом виде корма, однако при различных трофических условиях могут наблюдаться другие тенденции (См. Раздел 4). Наши исследования также показали, что развитие последних копепоидных стадий (C4 – C5) происходит наиболее

медленно, что соответствует приведенному выше положению. Длительность стадий С4 – С5 может варьировать в зависимости от комбинации температурных и трофических условий (см. Раздел 4), однако она всегда превышает длительность более ранних периодов развития (N1 – N3 и N4 – N6, С1 – 3 в данном исследовании).

В настоящее время установлено, что под влиянием различных факторов среды дифференциация пола, и, следовательно, соотношение полов в популяции водных животных может изменяться. Так, известно, что со снижением температуры культивирования от 20 °С до 10 °С соотношение самцов к самкам *A. salinus* возрастает с 1,08 до 1,54, соответственно [167]. Наши данные показали, что на процесс дифференциации пола, и, следовательно, соотношение полов в популяции копепод *A. salinus* и *C. aquaedulcis* может влиять, по-видимому, и состав пищи (микроводорослей).

Оба вида – *C. aquaedulcis* и *A. salinus* – эвритермные, и могут встречаться в естественных планктонных сообществах круглый год. Так, *A. salinus* в планктонных пробах естественных водоемов Крыма находили при колебаниях температуры от 0 до 30 °С [57], в сибирских водоемах – при температурах 2 – 12,2 °С (озеро Шира) [64]. По данным [36], полученным при изучении чередования развития видов копепод в зоопланктонных поликультурах в выростных прудах восточного Крыма с естественным ходом температур, оптимальный температурный диапазон популяции *C. aquaedulcis*, определенный по доле его в естественном зоопланктонном сообществе, находится в пределах 20 – 25 °С, для популяций *A. salinus* – 18 – 25 °С, а предельные значения температуры для существования обоих видов 4 – 35 °С. Однако, по данным [167], предел верхних толерантных температур *A. salinus* из разных водоемов 25 – 29 °С. По нашим экспериментальным данным (неопубл.), температура 32 °С оказывалась летальной для копепод обоих видов.

Таким образом, температурный диапазон существования вышеуказанных видов, полученный в наших экспериментальных исследованиях, согласуется с данными [36, 133] только отчасти, и нами были выделены более узкие оптимальные

температурные режимы культивирования копепод (*C. aquaedulcis* – 25 °С, *A. salinus* – 21 °С), при которых значительно сокращается продолжительность развития и при которых получена наиболее высокая плодовитость и выживаемость особей.

#### РАЗДЕЛ 4. ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КОПЕПОД *CALANIPEDA AQUAEDULCIS* и *ARCTODIAPTOMUS SALINUS*

Ранее некоторые экологические аспекты развития и питания *C. aquaedulcis* были изучены в их естественной среде обитания в Каспийском и Аральском морях [6, 27, 28], внутренних водах Сицилии [107], в Азовском море [12], исследованы особенности питания разных стадий развития *C. aquaedulcis* естественной смесью бактерио-, фито- и микрозоопланктона из Средиземноморских соленых озер [111]. Изучено пищевое поведение *A. salinus* в прибрежных водоемах Испании [180] и вариабельность количественного и качественного состава пищи *A. salinus* в разных водоемах Южной Сибири, характеризующихся различными физико-химическими условиями [112, 191]. Но, несмотря на то, что оба вида копепод могут потреблять большое разнообразие пищевых объектов и их рацион может изменяться в зависимости от концентрации микроводорослей в среде, можно предположить значительные различия их адекватности по биохимическим характеристикам, удовлетворяющим правильное прохождение биологических процессов на всем протяжении жизни.

До настоящего времени неизвестно, какие виды микроводорослей можно считать оптимальными объектами питания на разных жизненных стадиях копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*. Отсутствуют данные о влиянии таксономического статуса и, соответственно, хемотаксономических характеристик микроводорослей, входящих в состав диеты копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*, на их репродуктивные характеристики. Основными критериями пищевой ценности микроводорослей для копепод являются: длительность развития при питании одним и тем же видом; выживаемость на протяжении эмбрионального развития (процент выклева); успешность линек при переходе от одной жизненной стадии к другой, успешность метаморфоза при переходе от последней науплиальной к первой копеподитной; время достижения половозрелости; плодовитость самок (скорость продуцирования



им яиц); выживаемость до первой питающейся науплиальной стадии и успешный переход науплия на экзогенное питание.

#### **4.1. Рацион копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при питании микроводорослями разных таксономических групп**

Выживаемость копепод на разных стадиях развития в большой степени зависит от их питания, т.е. от вида, размера и концентрации пищевых частиц. В основном, размерный диапазон потребляемых копеподами микроводорослей возрастает с увеличением стадии их развития [10]. Например, взрослые особи *C. aquaedulcis* способны поглощать и избирать пищу большего размера (микро- и наннопланктон), науплиусы поглощают пищу меньшего размера (включая пикопланктон) [111]. *A. salinus* в природных водоемах питаются фитопланктоном, но взрослые особи способны поглощать и микрозоопланктон [180].

Пищевое поведение многих копепод изменяется в соответствии с изменением условий питания, им свойственна поведенческая адаптация [186]. Так, рачки, адаптированные к низкому качеству пищи, при предоставлении им качественного корма выбирали крупные частицы независимо от их пищевой ценности. После предварительной адаптации к качественной пище, копеподы не питались трудно перевариваемыми и мертвыми клетками водорослей [103], поэтому в наших экспериментах были использованы микроводоросли из культур на экспоненциальной стадии развития.

Цель серии экспериментов 2.1– исследовать характеристики питания копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* и определить суточные рационы при кормлении разными видами микроводорослей в оптимальных температурных условиях.

Все виды водорослей, использованные в экспериментах, несмотря на размерные и морфологические различия, оказались доступными для питания *C. aquaedulcis* и *A. salinus*. Первоначально скорость потребления пищи копеподами *C. aquaedulcis* и *A. salinus* определяли в экспериментах длительностью 3 ч. (табл. 7 Приложения А). Полученные данные показали, что после предварительного

голодания в течение двух часов в первые часы экспериментов питание копепод оказывается избыточным, и рационы, полученные в кратковременных экспериментах превышают рационы, полученные при суточной длительности эксперимента, практически на порядок. Поэтому, для дальнейших расчетов рационов копепод, результаты 3-часовых экспериментов не учитывали.

По результатам суточных экспериментов по питанию *C. aquaedulcis* и *A. salinus* на основании данных по скорости размножения и отмирания растительных клеток определены суточные рационы *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при температуре 21 °С (табл. 8 Приложения А). Полученные данные свидетельствуют о том, что при одинаковой исходной численности микроводорослей одного и того же вида суточный рацион (выраженные в кл·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> и в мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) у *A. salinus* были выше, чем *C. aquaedulcis* для всех предложенных видов и концентраций микроводорослей, что обусловлено большей массой *A. salinus*.

Наибольшие величины потребления клеток микроводорослей (выраженные в кл · экз<sup>-1</sup> · сут<sup>-1</sup>) копеподами *C. aquaedulcis* и *A. salinus* получены при кормлении мелкими водорослями *I. galbana*, а наименьшие – при питании крупными *P. cordatum*, т.е. суточные рационы возрастают по мере уменьшения размеров водорослей.

Дальнейшей целью наших экспериментов было изучение рациона копепод при разных концентрациях микроводорослей, наиболее оптимальных для развития и роста копепод, *I. galbana* и *P. cordatum* (табл. 8 Приложения А).

С увеличением концентрации *I. galbana* от 0,005 до 0,07 мг·мл<sup>-1</sup> суточный рацион у *C. aquaedulcis* возрастает от 0,004 до 0,023 мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> и у *A. salinus* от 0,008 до 0,046 мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>. Максимальные рационы *A. salinus* при питании *I. galbana* близки к расчетным рационам данного вида, пересчитанных по сухой массе микроводорослей по данным [64] 0,015 мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>. Дальнейшее повышение концентрации клеток *I. galbana* до 0,2 мг·мл<sup>-1</sup> сопровождается снижением рациона *C. aquaedulcis* до 0,009 мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> и *A. salinus* – 0,014 мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> (рис. 4.1).

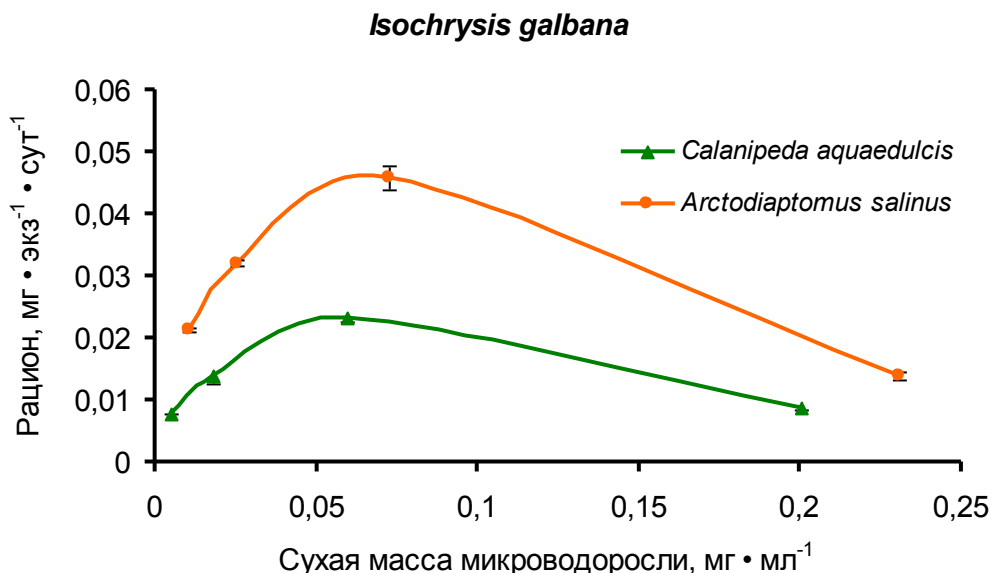


Рис. 4.1. Рацион копепод ( $R$ , мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от концентрации *Isochrysis galbana* в среде ( $p < 0,05$ )

При кормлении рачков более крупными микроводорослями *P. cordatum* получены более низкие количественные характеристики питания (рационов как в клетках, так и по сухому весу). Установлено, что с повышением концентрации *P. cordatum* от 0,001 до 0,03 мг·мл<sup>-1</sup> суточный рацион у *C. aquaedulcis* возрастал от 0,003 до 0,013 мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> и у *A. salinus* – от 0,004 до 0,025 мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>. Дальнейшее повышение концентрации клеток *P. cordatum* приводило к снижению рациона (рис. 4.2).

Нами были выявлены общие тенденции питания *C. aquaedulcis* и *A. salinus* сходны с тенденциями питания видов морских копепод. Суточный рацион *Acartia clausi* при концентрации клеток *P. cordatum*  $7,5 \cdot 10^3$  кл·мл<sup>-1</sup> составлял  $50 \cdot 10^3$  кл·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> [25], при близкой концентрации клеток данной микроводоросли суточный рацион *C. aquaedulcis* и *A. salinus* составлял  $10 \cdot 10^3$  и  $30 \cdot 10^3$  кл·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>, соответственно. Суточный рацион *Calanus helgolandicus* при концентрации *P. cordatum*  $5 \cdot 10^3$  кл·мл<sup>-1</sup> составлял  $80 \cdot 10^3$  кл·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> [2].

Полученные нами закономерности питания двух видов копепод соответствуют классической зависимости между концентрацией пищи и скоростью ее потребления до критической концентрации, выше которой рацион уменьшается или

остается неизменным [61]. Полученные нами экспериментальные данные по количественным характеристикам питания копепод в целом соответствуют описанным ранее для других видов копепод, но максимальные рационы оказываются выше таковых, определенных для морских видов каляноидных копепод [2, 25, 30].

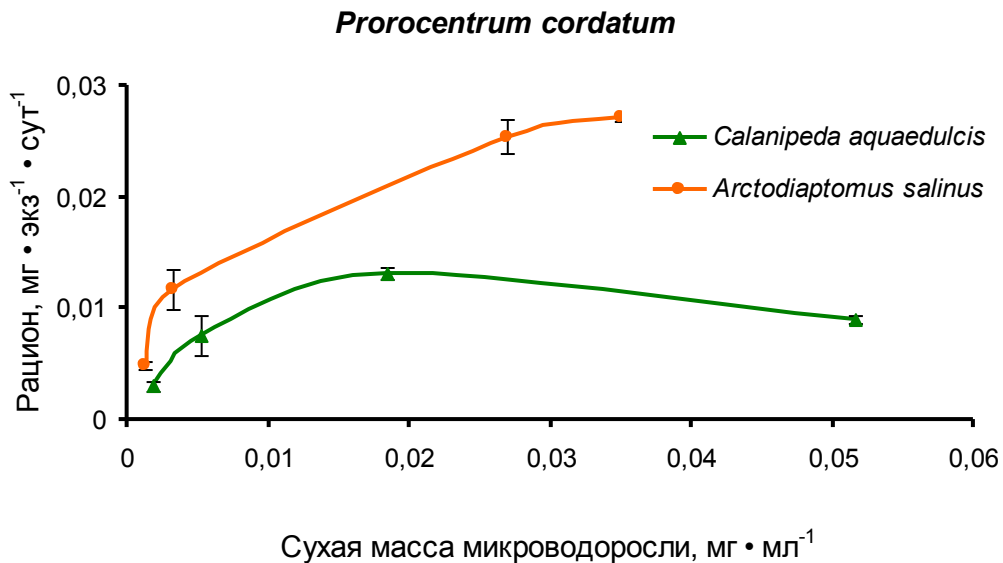


Рис. 4.2. Рацион копепод ( $R$ , мг·экз<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от концентрации *Prorocentrum cordatum* в среде ( $p < 0,05$ )

При питании *C. aquaedulcis* естественной смесью пико, нано- и микроплактона [111], копеподитные и взрослые стадии копепод потребляли преимущественно микро- и наннопланктон, науплиусы же – пикопланктон. Более высокий уровень критических концентраций как *I. galbana* (0,1 – 0,15 мг·мл<sup>-1</sup>), так и *P. cordatum* (0,03 – 0,04 мг·мл<sup>-1</sup>), наблюдаемый для *A. salinus*, по сравнению с *C. aquaedulcis*, (0,07 – 0,12 и 0,02 – 0,04 мг·мл<sup>-1</sup>, соответственно, для двух микроводорослей) по-видимому, связан с большей массой первого.

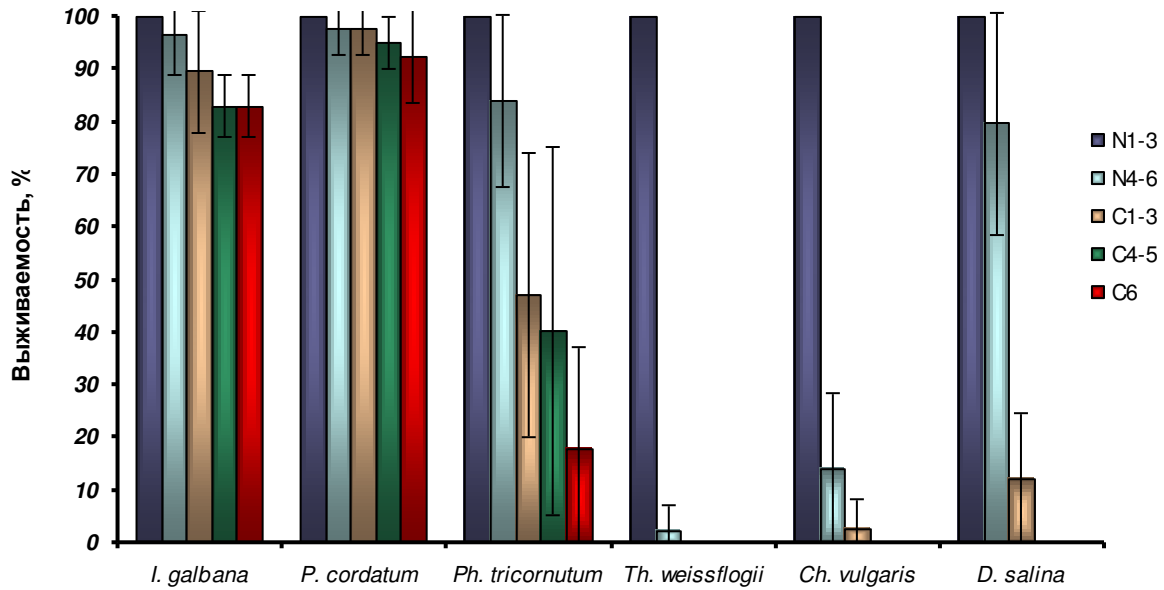
#### 4.2. Продолжительность постэмбрионального развития и выживаемость *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от питания микроводорослями разных таксономических групп

Известно, что основными факторами, влияющими на выживаемость и длительность развития копепод, являются температура, количественные и качественные характеристики питания [91, 203]. До настоящего времени отсутствуют данные относительно оптимальных кормовых объектов для разных жизненных стадий *C. aquaedulcis* и *A. salinus*. Известно только, что в средиземноморских соленых озерах *C. aquaedulcis* может потреблять пищевые частицы с размерными характеристиками от 2 до 49 мкм [111], а в спектр питания *A. salinus* из двух озер Шира и Шунет входят Chlorophyceae, Bacillariophyceae, Dynophyceae, Cryptophyceae и Cyanophyceae [112].

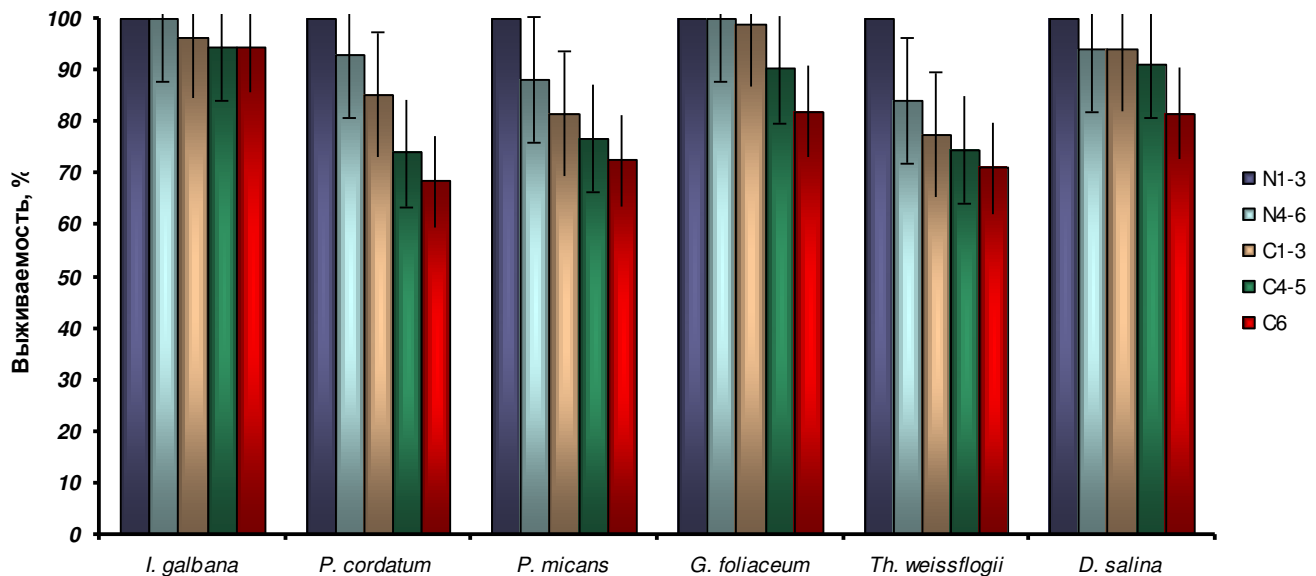
Цель серии экспериментов 2.2: определить продолжительность развития и выживаемость *C. aquaedulcis* и *A. salinus* от первой науплиальной (N1) до шестой копеподитной (С6) стадии при условии питания микроводорослями определенного вида *ad libitum*.

При питании микроводорослями *Ch. vulgaris*, *D. salina*, *Th. weissflogii* особи *C. aquaedulcis* не могли пройти все стадии жизненного цикла. При питании монокультурами микроводорослей *P. cordatum*, *I. galbana* и *Ph. tricornutum* копеподы проходили все науплиальные и копеподитные стадии развития до достижения половозрелости – стадии С6 (рис. 4.3).

Процент выживаемости копепод *C. aquaedulcis* на протяжении линек от стадии N1 до С6 находился в зависимости от вида микроводоросли, и составлял 92,5 % при питании *P. cordatum*; 83 % при питании *I. galbana* и 17,8 % при питании *Ph. tricornutum* (рис. 4.3).



I



II

Рис. 4.3. Выживаемость копепод *Calanipeda aquaedulcis* (I) и *Arctodiaptomus salinus* (II) в эксперименте в зависимости от питания микроводорослями различных видов

В отличие от копепод *C. aquaedulcis* копеподы *A. salinus* развивались от первой науплиальной стадии до достижения половозрелости при питании всеми предложенными видами микроводорослей. Выживаемость *A. salinus* варьировала в

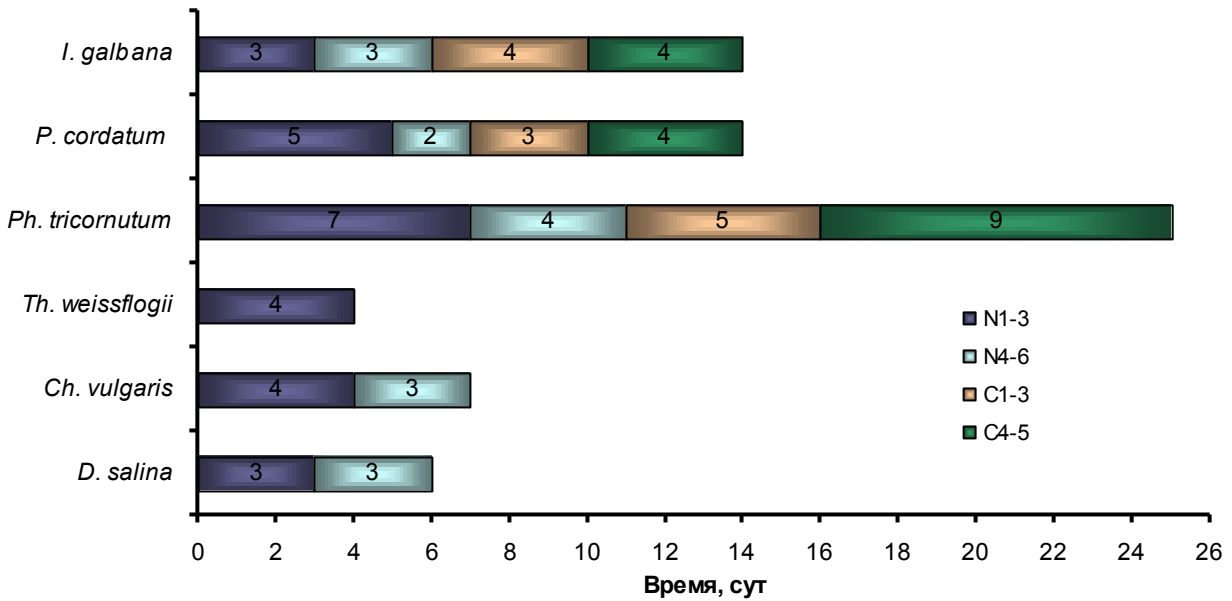
зависимости от вида микроводорослей, которыми они питаются. Минимальную выживаемость *A. salinus* на протяжении всех линек от стадии N1 до C6 (68,6 %) наблюдали при питании *P. cordatum*; максимальную – 94,5 % – при питании *I. galbana* (рис. 4.3).

Выявлено влияние вида микроводоросли на длительность развития стадий копепод (рис. 4.4). При питании микроводорослями *Ch. vulgaris* и *D. salina* развитие *C. aquaedulcis* проходило только до стадии C3 (т.е. линьки на стадию C4 не происходило). Питание копепод *Th. weissflogii* приводило к остановке развития на науплиальной стадии N6 (рис.4.4-I).

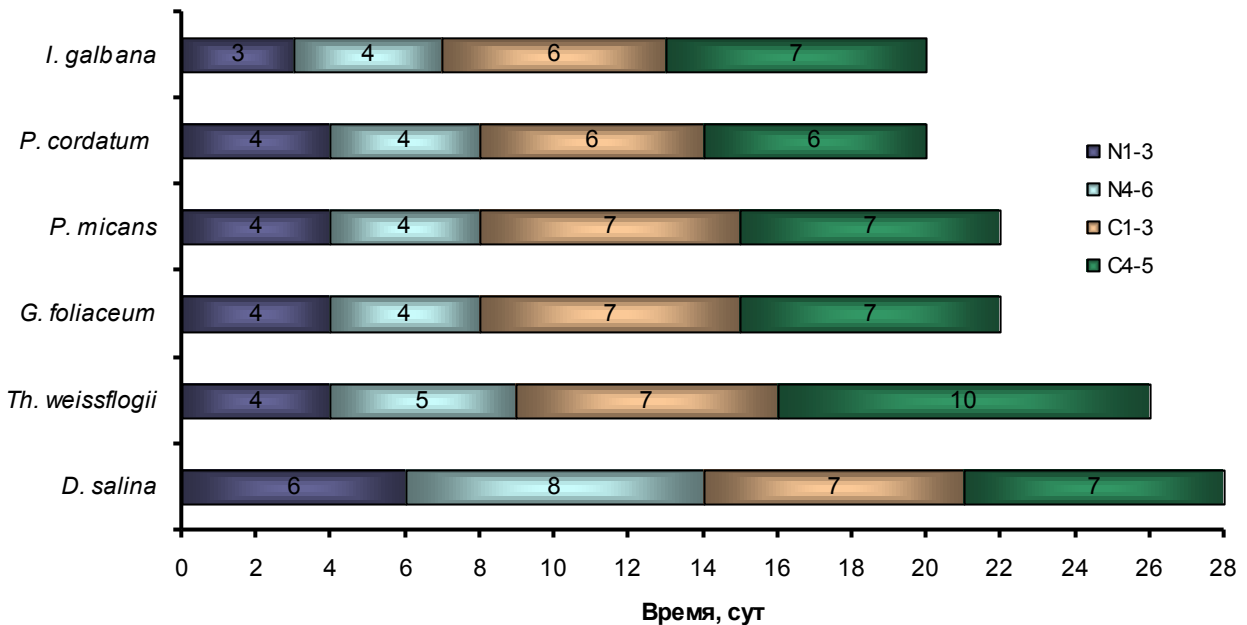
При питании микроводорослями *I. galbana* и *P. cordatum* продолжительность развития копепод *C. aquaedulcis* составила 14 сут, а при питании *Ph. tricornutum* – 25 сут. Наименьшая продолжительность науплиального периода развития копепод (6 сут) получена при питании *I. galbana*, а наибольшая (11 сут) – при питании *Ph. tricornutum*. Наименьшая продолжительность копеподитного периода развития *C. aquaedulcis* (C1 – C5) составляла 7 сут – при питании *P. cordatum* и наибольшая – 14 сут – при питании *Ph. tricornutum*.

Продолжительность развития от первого науплиуса до взрослой стадии копепод другого вида – *A. salinus* – оказалась значительно больше, чем продолжительность развития *C. aquaedulcis*, при питании всеми предложенными видами микроводорослей. Продолжительность развития *A. salinus* при кормлении микроводорослями как *I. galbana*, так и *P. cordatum* составила 20 сут. При кормлении *Th. weissflogii* и *D. salina* продолжительность их развития увеличивалась до 26 и 28 сут, соответственно.

Наименьшая продолжительность науплиального периода развития *A. salinus* составила 7 сут при питании *I. galbana* и наибольшая – 14 сут – при питании *D. salina*. Науплиальный период развития *A. salinus* при питании всеми видами динофлагеллят составил 8 сут. Наименьшая продолжительность копеподитного периода развития *A. salinus* (C1 – C5) составила 12 суток при питании *P. cordatum*, а наибольшая – 17 сут при питании *Th. weissflogii*.



## I



## II

Рис. 4.4. Продолжительность развития копепод *Calanipeda aquaedulcis* (I) и *Arctodiaptomus salinus* (II) от N1 до взрослой стадии (C6) в эксперименте в зависимости от питания микроводорослями различных видов ( $p < 0,05$ )

При сравнении значений выживаемости и продолжительности развития копепод обнаруживается сходство влияния некоторых видов микроводорослей на показатели копепод двух разных видов. Наиболее высокие значения выживаемости (свыше 83 %) на протяжении всего периода жизненного цикла как *C. aquaedulcis*,



так и *A. salinus* получены при питании их микроводорослями *I. galbana*. Наименьшая продолжительность науплиального периода развития обоих видов копепод была отмечена также при питании *I. galbana*, а копеподитного периода – при питании *P. cordatum*. Питание мелкоразмерными *I. galbana* оказалось оптимальным для развития науплиальных стадий копепод, но задерживало развитие копеподитных стадий по сравнению с крупноразмерными *Prorocentrum cordatum*. Сокращенная длительность развития в течение науплиального периода при питании *I. galbana* нивелируется сокращенной длительностью развития в течение копеподитного периода при питании *P. cordatum*. Таким образом, общая продолжительность развития (науплиальный плюс копеподитный периоды) оказалась наименьшей при питании их монокультурами микроводорослей *I. galbana* и *P. cordatum* – 14 и 20 сут для *C. aquaedulcis* и *A. salinus*, соответственно.

Химический состав микроводорослей, которыми питаются копеподы, безусловно, влияет на их развитие и выживаемость. Известно, что копеподы имеют ограниченные способности к синтезу незаменимых жирных кислот, а жирнокислотный состав у микроводорослей разных классов значительно варьирует [206], поэтому с разными микроводорослями в организм копепод поступает разное количество необходимых им для развития компонентов. Из изученных нами видов, наиболее высокое содержание незаменимых полиненасыщенных жирных кислот от общего содержания жирных кислот и в составе доминирует докозагексаеновая кислота, 22:6n-3, ДГК, которая составляет не менее 16% у *I. galbana*, [173] и 20% у *P. minimum* [143]. В составе *Ph. tricornutum* ДГК обычно не превышает 1%, в то время как доля эйкозапентаеновой жирной кислоты, 20:5n-3, ЭПК, составляет не менее 28% [206]. В составе зеленых микроводорослей (*Chlorella vulgaris* и *Dunaliella salina*) обе высоконенасыщенные жирные кислоты содержатся в следовых количествах. Поэтому, можно предположить, что, если размер микроводоросли может оказывать влияние на вероятность ее потребления разными стадиями копепод, то её хемотаксономический состав – на качество развития и, как следствие, на скорость развития и выживаемость копепод. Поэтому, можно предположить, что скорость развития копепод обоих видов связана с содержанием ДГК в составе

микроводорослей, резко снижающимся от *Prymnesiophyceae* и *Dinophyceae* к *Bacillariophyceae* и *Chlorophyceae*.

То, что в отличие от *C. aquaedulcis*, у *A. salinus* отмечен высокий процент выживаемости при питании любыми из экспериментальных микроводорослей, также дает возможность предполагать некоторые различия механизмов биохимической трансформации незаменимых компонентов пищи (полиненасыщенных жирных кислот) и/или потребности в них у копепод двух разных видов. Изучение нами каротиноидного состава *A. salinus* и *C. aquaedulcis* также показало, что они имеют видоспецифические различия в соотношении различных фракций [20]: суммарное содержание каротиноидов обычно выше у *A. salinus* и в составе его каротиноидов доминировал этерифицированный астаксантин (62,5%), а в составе *C. aquaedulcis* – его свободная форма (47,5%). По-видимому, характер трансформации и накопления специфических каротиноидов из пищи одинакового каротиноидного состава (одних и тех же видов микроводорослей) различается у изучаемых нами видов. Копеподы *C. aquaedulcis*, вероятно, имеют более низкие потребности в этерифицированных формах астаксантина и, возможно, обладают более слабым метаболическим механизмом модификации каротиноидов, поступающих с микроводорослями, до астаксантина и его этерифицированных форм по сравнению с *A. salinus*. Различия каротиноидного состава копепод предположительно связаны с особенностями биологии и стратегии размножения видов: *A. salinus* населяет как постоянные водоемы с большим градиентом солености и температуры, так и временные, и может переживать полное пересыхание водоемов, так как способен производить как субитанные, так и покоящиеся яйца [13, 167]; *C. aquaedulcis*, напротив, обитает только в постоянных водоемах и размножается только субитанными яйцами [107].

Процентное соотношение полов при достижении взрослой стадии копепод - *C. aquaedulcis* и *A. salinus* - также варьировало в зависимости от вида микроводорослей, которыми они питались (табл. 4.1). Для копепод *C. aquaedulcis* наименьший процент самцов ( $20,8 \pm 8,3$  %) получен при питании *I. galbana*; при питании *P. cordatum* их доля возрастала до  $42,7 \pm 6,3$  %; и равное соотношение с

самками ( $50 \pm 27 \%$ ) было получено при питании *Ph. tricornutum*. Для копепод *A. salinus* наибольший процент самцов ( $56,1 \pm 12,7 \%$ ) получен при питании *I. galbana*, а наименьший ( $39,4 \pm 23,9 \%$ ) – при питании *Th. weissflogii* и ( $39,4 \pm 14,4 \%$ ) – при питании *D. salina*.

Таблица 4.1.

Процентное соотношение самцов (М) и самок (F) копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при питании различными микроводорослями

Микроводоросли	<i>C. aquaedulcis</i>		<i>A. salinus</i>	
	М	F	М	F
<i>Isochrysis galbana</i>	$20,8 \pm 8,3$	$79,2 \pm 8,3$	$56,1 \pm 12,7$	$43,9 \pm 12,7$
<i>Prorocentrum cordatum</i>	$42,7 \pm 6,3$	$57,3 \pm 6,3$	$47,7 \pm 10$	$52,3 \pm 10$
<i>Prorocentrum micans</i>	-	-	$45 \pm 2,3$	$55 \pm 2,3$
<i>Glenodinium foliaceum</i>	-	-	$45,6 \pm 12,3$	$54,4 \pm 12,3$
<i>Dunaliella salina</i>	-	-	$39,4 \pm 14,4$	$60,6 \pm 14,4$
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	$50 \pm 27$	$50 \pm 27$	-	-
<i>Thalassiosira weissflogii</i>	-	-	$39,4 \pm 23,9$	$60,6 \pm 23,9$

Примечание: ( $p > 0,05$ )

Известно, что у большинства каляноидных копепод самки всегда больше самцов, и более мелкие размеры самцов Calanoidea обычно связаны с их более быстрым развитием [100]. Несмотря на то, что различия в соотношении полов копепод в зависимости от вида микроводорослей статистически недостоверны, возможно, что изменения в соотношении полов, зависящие от дифференциации полов на поздних копеподитных стадиях, также связаны с химическим составом микроводорослей, а именно жирнокислотного состава микроводорослей, которыми питаются копеподы. Можно предположить, что у *C. aquaedulcis* процент особей, дифференцирующихся в самцов, возрастает при снижении ДГК / ЭПК и возрастании содержания ЭПК в микроводорослях (от *I. galbana* к *Ph. tricornutum*). У *A. salinus* наблюдается противоположная тенденция: процент особей, дифференцирующихся

в самцов, снижается при снижении ДГК в составе микроводорослей (от *Prymnesiophyceae* и *Dinophyceae* к *Bacillariophyceae* и *Chlorophyceae*) [206]. Возможно, это связано с разной стратегией выживания *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в условиях изменяющихся трофических условий путем снижения внутривидовой конкуренции за пищу. Но полученные данные по предполагаемому нами влиянию хемотаксономических характеристик микроводорослей на соотношение полов в экспериментальных популяциях копепод требуют дополнительных комплексных исследований их биологии, совмещенной с исследованиями биохимического состава микроводорослей и питающихся ими копепод.

Таким образом, наиболее высокие значения выживаемости и наименьшая средняя продолжительность развития копепод *C. aquaedulcis* от науплиальной до взрослой стадии развития были получены при питании копепод монокультурами микроводорослей *I. galbana* и *P. cordatum*. Полученные нами данные по длительности науплиального периода *C. aquaedulcis* сходны с [6], но по нашим данным в оптимальных трофических условиях длительность копеподитного периода *C. aquaedulcis* в два раза меньше установленной данными авторами, что, вероятно связано с субоптимальным питанием [6], не соответствующим потребностям развития копеподитных стадий этого вида копепод. Сходные с полученными нами результатами по влиянию вида микроводорослей на длительность развития и выживаемость копепод были обнаружены для *Bestiolina similis* [92]: максимальная выживаемость на копеподитных стадиях была обнаружена при питании *I. galbana*, минимальная – при питании диатомовыми и зелеными микроводорослями.

Для *A. salinus* были получены высокие показатели выживаемости на всех видах микроводорослей, варьирующие от 94,5 % при питании *I. galbana* до 68,6 % при питании *P. cordatum*, а наименьшая средняя продолжительность развития составляла 20 сут при питании *I. galbana* и *P. cordatum*. По немногочисленным литературным данным [167] выживаемость *A. salinus* (от N1 до C6) при питании в экспериментальных условиях фитопланктоном из естественной среды обитания с добавлением микроводорослей из культуры *Chlamydomonas reinhardtii* (при близких температурных условиях, 20 °C) составляла 70 %, а первые половозрелые особи

были отмечены только на 24 сутки развития. Согласно же [64] развитие рачков от яйца до взрослых особей длилось 26 сут при 20 °С в отсутствии пищевого лимитирования, но при кормлении, по нашему мнению, субоптимальной пищей (суспензией хлореллы при концентрации  $8 \cdot 10^5$  кл мл<sup>-1</sup>).

Полученные нами экспериментальные данные показали, что выживаемость копепод *A. salinus* может быть значительно выше (94 %), а продолжительность развития – короче (20 сут) по сравнению с литературными. Различия выживаемости и длительности развития обусловлены, вероятно, неадекватностью *C. reinhardtii* [167] и *Chlorella* sp. – [6] в связи с дефицитом эссенциальных компонентов, необходимых для нормального развития различных стадий *C. aquaedulcis* и *A. salinus*.

По мнению ряда исследователей [64, 125] продолжительность развития копепод от науплиальной до взрослой стадии в большей степени определяется температурными, нежели трофическими условиями. Наши данные показали, что длительность и выживаемость в течение развития может варьировать в зависимости от вида и класса, следовательно, от хемотаксономических характеристик микроводорослей, которыми питаются копеподы, при одинаковых температурных условиях и одинаковой обеспеченности кормом.

Известно, что характеристики питания копепод на разных стадиях развития зависят от размера и вида микроводорослей, и размер поглощаемой пищи возрастает с увеличением размеров копепод [10, 111]. Наши эксперименты охватывают весь размерный диапазон пищевых объектов *C. aquaedulcis*, ранее выявленный в экспериментах с естественным фитопланктонным сообществом [111].

Хемотаксономические характеристики микроводорослей разных классов и видов значимо различаются по жирнокислотному [206] и аминокислотному [154] составу. Поэтому, они могут оказывать разное воздействие на выживаемость и длительность развития питающихся ими копепод на разных стадиях развития, что, по-видимому, обусловлено также и изменением биохимических потребностей (в незаменимых жирных кислотах и аминокислотах) копепод в течение их жизненного цикла [73, 111, 157]. Косвенным подтверждением разных потребностей в

эссенциальных компонентах пищи на разных стадиях развития копепод может служить высокая вариабельность аминокислотного состава *C. aquaedulcis* в течение жизненного цикла [157]. Выживаемость копепод и продолжительность их развития при питании монокультурой микроводорослей могут служить показателями морфологического и размерного соответствия пищевых кормов, а также биохимической адекватности кормового объекта пищевым потребностям копепод. Микроводоросли Dinophyceae характеризуются высоким содержанием высоконенасыщенных жирных кислот (ВНЖК) с преобладанием докозагексаеновой (ДГК) над эйкозапентаеновой (ЭПК) [206], а Prymnesiophyceae – повышенным содержанием ДГК с низким содержанием ЭПК [173]. Напротив, состав микроводорослей Bacillariophyceae характеризуется повышенным содержанием ЭПК и низким – ДГК, а микроводоросли классов Chlorophyceae и Trebouxiophyceae характеризуются полным отсутствием в их составе ДГК и очень низким содержанием ЭПК [206]. Именно содержание и соотношение этих двух ненасыщенных жирных кислот в составе микроводорослей, предположительно, и является одним из основных факторов, оказывающих влияние на длительность развития и выживаемость каляноидных копепод [67]. Полученные нами данные позволяют сделать вывод, что выживаемость и длительность развития копепод зависит не только от соотношения размерных характеристик микроводорослей и копепод, но и от вида водорослей и вида копепод.

Различия в соотношении полов копепод при питании разными микроводорослями требует дополнительных исследований. Вероятно, биохимический состав пищи может оказывать влияние также и на дифференциацию пола развивающихся копепод, как это определено для других гидробионтов [207]. Известно, что на численное соотношение полов взрослых *Calanus spp.* влияет концентрация и качество пищи, и увеличение доли самок наблюдают с увеличением концентрации пищи в среде, в которой происходит развитие копепод [189]. Согласно гипотезе «cheaper-sex» [178], рассмотренной в предыдущем разделе, здесь она справедлива только для *C. aquaedulcis*, когда смещение соотношения полов в сторону самок происходит при раннее нами выявленных оптимальных трофических

условиях – при питании *I. galbana* и *P. cordatum*; для *A. salinus* эту гипотезу в данном случае применять не корректно.

Таким образом, монокультуры микроводорослей *P. cordatum* и *I. galbana* (из рассмотренных видов микроводорослей) были определены, как оптимальные кормовыми объектами для выживаемости и скорости развития копепод *C. aquaedulcis* на всем протяжении онтогенеза. Монокультуры микроводорослей классов Chlorophyceae и Bacillariophyceae, по-видимому, не удовлетворяют полностью потребностей по незаменимым компонентам пищи для роста и развития определенных стадий копепод *C. aquaedulcis* и поэтому оказываются не подходящими для использования в качестве пищевых объектов для их культивирования. Для роста и развития *A. salinus* могут использоваться все предложенные монокультуры микроводорослей, однако наиболее предпочтительными оказываются микроводоросли классов Dinophyceae и Prymnesiophyceae.

#### **4.3. Репродуктивные характеристики самок *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от питания микроводорослями разных таксономических групп**

Изучение репродуктивных характеристик копепод в экспериментальных условиях необходимо для разработки оптимальных температурных и трофических условий их выращивания. К некоторым основным показателям репродуктивных характеристик относят такие показатели как плодовитость самок и выживаемость их потомства (в частности, жизнеспособность науплиев при выклеве) [52, 56]. Известно, что трофические условия (помимо температуры и солености) могут значительно влиять на физиологическое состояние самок, снижая или повышая их плодовитость [7], и, соответственно, продуктивность популяции в целом. Продукция яиц находится в зависимости от двух факторов: размера кладки (абсолютная плодовитость) и частоты, с которой производятся новые кладки (интервал вымета).

Эмбриональное развитие копепод зависит от запасных веществ, находящихся в зародыше и характеризует процент выклева из яиц жизнеспособных науплиев.

Цель серия экспериментов 2.3 заключалась в определении репродуктивных характеристик самок копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в оптимальных температурных условиях в зависимости от питания *ad libitum* микроводорослями разных таксономических групп.

В экспериментальных условиях были установлены средняя длина самок копепод (общая длина просомы и абдомена), средний диаметр яиц, среднее число яиц, приходящееся на 1 самку (абсолютная плодовитость) и процент выклева в зависимости от питания микроводорослями разных таксономических групп (табл. 4.2).

У копепод *C. aquaedulcis* средние величины длины самок и диаметра яиц не зависели от вида пищи, а абсолютная плодовитость незначительно варьировала в пределах от  $19,8 \pm 3,6$  (*P. cordatum*) до  $24,2 \pm 1,8$  (*I. galbana*) яиц самку<sup>-1</sup>. Процент выклева варьировал от 100 % (*P. cordatum*, *I. galbana* и *Ph. tricornutum*) до 51 % (*Th. weissflogii*).

Литературные данные о средней абсолютной плодовитости *C. aquaedulcis* (18 – 20 яиц самку<sup>-1</sup>) [7] находятся в соответствии с данными, полученными нами, однако нами была выявлена высокая вариабельность абсолютной плодовитости *C. aquaedulcis* в зависимости от вида микроводорослей, которыми питались самки.

При питании копепод монокультурами микроводорослей в течение множественных генераций могут варьировать их морфологические характеристики. Нами были определены достоверные различия средней длины самок копепод *A. salinus* в зависимости от питания разными видами микроводорослей, которая варьировала от  $1,3 \pm 0,02$  мм (при питании *D. salina*) до  $1,5 \pm 0,01$  мм (*I. galbana*). Размеры яиц *A. salinus* также имели достоверные различия при питании разными монокультурами микроводорослей. Средний диаметр яиц находился в диапазоне от  $92 \pm 4$  до  $110 \pm 5$  мкм (при питании Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Dinophyceae) и возрастал до  $134 \pm 5$  мкм при питании *I. galbana* (Prymnesiophyceae). Достоверных различий по влиянию вида микроводорослей на абсолютную плодовитость *A. salinus*



не было выявлено: она варьировала от  $10,3 \pm 1,3$  (*I. galbana*) до  $12,7 \pm 2,3$  (*Th. weissflogii*) и достигала максимума  $16,4 \pm 2,4$  яиц самку<sup>-1</sup> только при питании *P. cordatum*.

Таблица 4.2.

Морфометрические характеристики, абсолютная плодовитость и процент выклева яиц в зависимости от микроводорослевой диеты у самок *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*

Микроводоросли	Средняя длина самок, мм	Средний диаметр яиц, мкм	Абсолютная плодовитость, яиц / самку	Процент выклева, %
<i>C. aquaedulcis</i>				
<i>Isochrysis galbana</i>	$1,24 \pm 0,02$	$88 \pm 8$	$24,2 \pm 1,8$	100
<i>Prorocentrum cordatum</i>	$1,22 \pm 0,03$	$84 \pm 8$	$19,8 \pm 3,6$	100
<i>Dunaliella salina</i>	$1,23 \pm 0,04$	$89 \pm 10$	$19,9 \pm 3,9$	$78,3 \pm 18,6$
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	$1,20 \pm 0,03$	$84 \pm 8$	$20,9 \pm 3,2$	100
<i>Thalassiosira weissflogii</i>	$1,26 \pm 0,02$	$88 \pm 5$	$19,1 \pm 2,2$	$51,1 \pm 15,2$
<i>A. salinus</i>				
<i>Isochrysis galbana</i>	$1,52 \pm 0,01$	$134 \pm 5$	$10,3 \pm 1,3$	$84,9 \pm 7,3$
<i>Prorocentrum cordatum</i>	$1,38 \pm 0,03$	$92 \pm 4$	$16,4 \pm 2,4$	$62,6 \pm 10,1$
<i>Prorocentrum micans</i>	$1,44 \pm 0,03$	$100 \pm 7$	$13,8 \pm 2,3$	$94,6 \pm 3,7$
<i>Glenodinium foliaceum</i>	$1,33 \pm 0,03$	$110 \pm 5$	$12 \pm 1,3$	$85,4 \pm 4,7$
<i>Dunaliella salina</i>	$1,27 \pm 0,02$	$101 \pm 10$	$10,8 \pm 0,7$	$1,7 \pm 2,2$
<i>Thalassiosira weissflogii</i>	$1,36 \pm 0,03$	$97 \pm 1$	$12,7 \pm 2,3$	$50,6 \pm 8$

Наиболее выраженное влияние трофические условия (хемотаксономические характеристики, связанные с видом и классом микроводорослей, которыми питались самки копепод) оказывали на эмбриональное развитие копепод *A. salinus*, норму которого характеризует процент выклева из яиц жизнеспособных науплиев. (На рис. 4.5 изображен жизнеспособный подвижный науплиус *A. salinus* за несколько секунд до выклева).

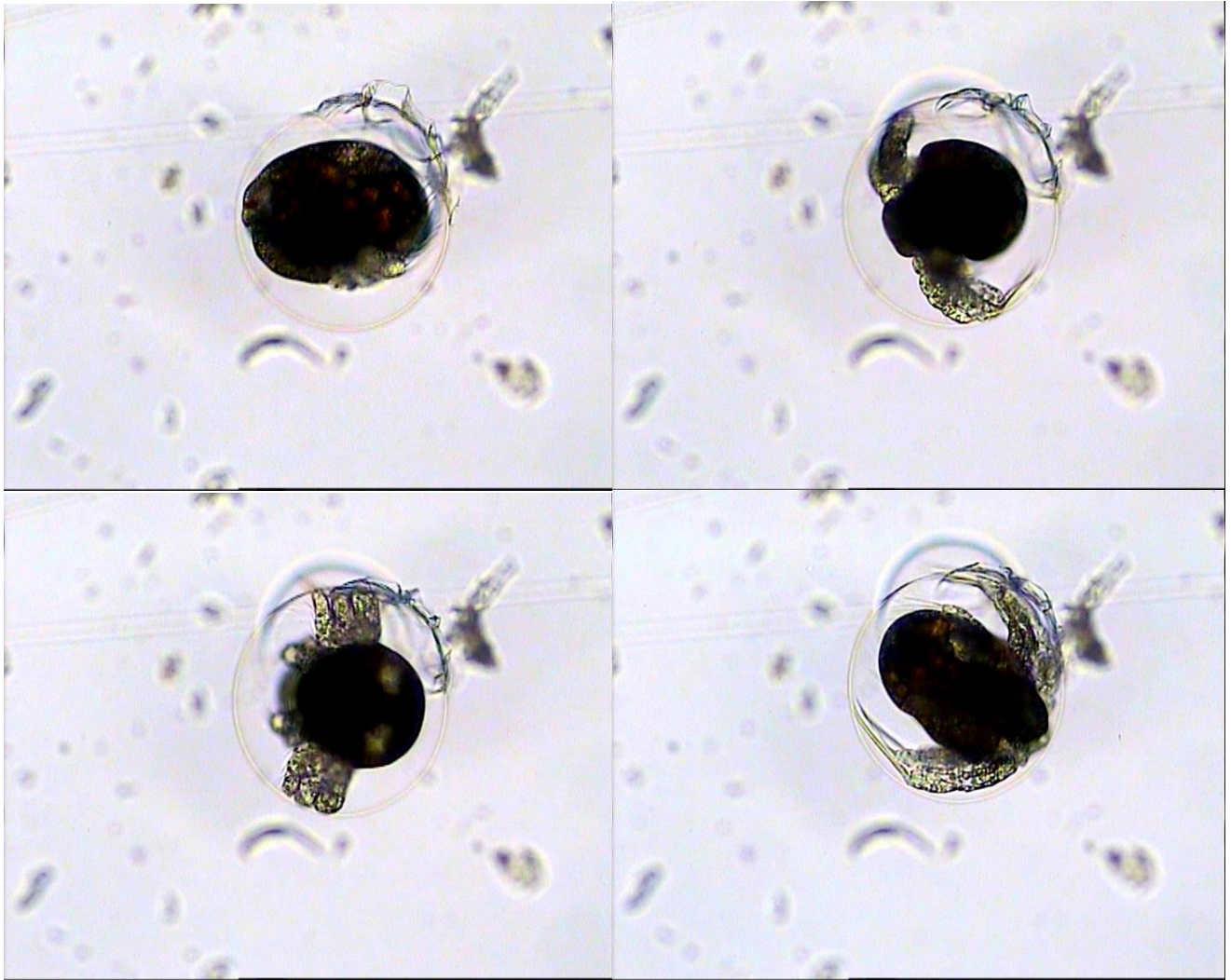


Рис. 4.5. Субитанное яйцо *Arctodiaptomus salinus* с подвижным эмбрионом перед выклевом науплия N1 (фото автора)

Процент выклева жизнеспособных науплиев из яиц достоверно возрастал от  $1,7 \pm 0,22$  % при питании самок *A. salinus* микроводорослями *D. salina*, до  $50,6 \pm 8$  % при их питании *Th.weisflogii*. При питании Prymnesiophyceae и Dinophyceae процент выклева науплиев варьировал (недостоверно) от  $62,6 \pm 10,1$  % до  $94,6 \pm 3,7$  %, достигая своего максимального значения при питании *P. micans*.

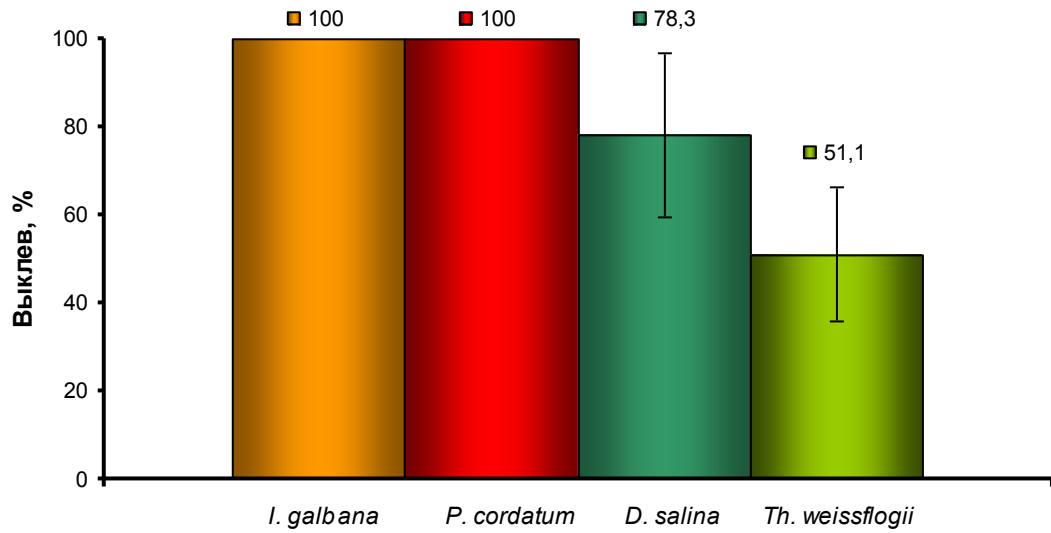
Нами были получены более высокие значения абсолютной плодовитости ( $10,3 - 16,4$  яиц самку<sup>-1</sup> при 21 °C) по сравнению с литературными данными о средней абсолютной плодовитости *A. salinus* ( $3,97 - 7,88$  яиц самку<sup>-1</sup> при низком и высоком уровне обеспеченности пищи при 20 °C) [132]. По-видимому, различия наших и

литературных данных по абсолютной плодовитости *A. salinus* могут быть связаны с различными трофическими условиями, в частности с неадекватными потребностям копепод хемотвксонимическим характеристикам микроводорослей, которыми питались самки *A. salinus* [132].

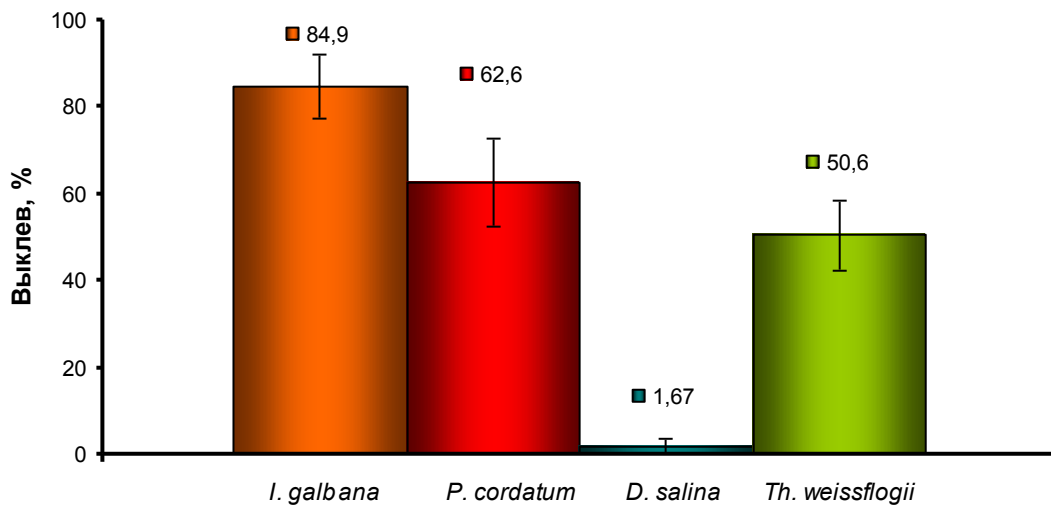
Общие закономерности и различия успешного эмбрионального развития яиц копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в зависимости от питания самок, продуцирующих яйца, микроводорослями разных таксономических групп представлены на (рис. 4.6).

Продуцирование жизнеспособных яиц копепод преимущественно зависит от вида пищи [154, 200]. При питании исключительно диатомовыми микроводорослями у многих каляноидных копепод даже при высокой продукции яиц, значительно снижается доля выклева жизнеспособных науплиев. Например, при питании самок *Ph. tricornutum* у *Temora stylifera* наблюдают низкое качество яиц с низким процентом выклева – 20 % от всех продуцируемых яиц [98, 128], а также разнообразные аномалии развития яиц *C. helgolandicus* [172]. Выявлен угнетающий эффект при питании диатомовыми водорослями (*Th. weissflogii*) на эмбриональное развитие *C. helgolandicus* и *C. finmarchicus* [169]. При питании ими самки откладывают аномальные яйца, из которых при выклеве появляются деформированные науплиусы или, при более длительном питании этими же водорослями, эмбриональное развитие останавливается на более ранних стадиях.

Напротив, при питании динофлагеллятами *P. minimum* многие виды копепод продуцируют нормальные яйца, из которых затем вылупляются здоровые науплиусы [67]. После смены питания самок копепод с диатомовых на питание динофлагеллятами, отмечено исчезновение угнетающего эффекта диатомовых водорослей [188]. При питании только динофитовыми водорослями или только *I. galbana* самки *C. helgolandicus* продуцируют качественные яйца, при развитии которых выклеваются жизнеспособные науплии [169, 190].



I



II

Рис. 4.6. Сравнительные диаграммы доли выклева жизнеспособных науплиев от общего количества яиц (выклев, %) у самок копепод *Calanipeda aquaedulcis* (I) и *Arctodiaptomus salinus* (II) в зависимости от питания микроводорослями: *Isochrysis galbana*, *Thalassiosira weissflogii*, *Prorocentrum cordatum* и *Dunaliella salina*

Таким образом, можно сделать вывод о том, что хемотаксономический состав микроводорослей, которыми питаются самки копепод, безусловно, оказывает влияние на их репродуктивные характеристики, и, особенно, на жизнеспособность

науплиусов копепод обоих видов при выклеве. В наших экспериментах максимальный процент выклева (100 и 85 %, соответственно) науплиусов наблюдали при питании *I. galbana* самок копепод как *C. aquaedulcis*, так и *A. salinus*, в то время как более низкий одинаковый процент выклева науплиев (около 50 %) был отмечен при питании самок обоих видов *Th. weissflogii*. Однако были обнаружены некоторые различия влияния вида микроводорослей на выживаемость науплиев при выклеве. Так, минимальный процент выклева науплиусов *A. salinus* был получен при питании *D. salina*, а *C. aquaedulcis* – при питании *Th. weissflogii*. При питании самок динофлагеллятами *P. cordatum* процент выклева науплиусов *C. aquaedulcis* достигал 100 %, тогда как процент выклева науплиусов *A. salinus* составлял 62,6 %. При питании *D. salina* процент выклева науплиусов из яиц *A. salinus* составил 1,7 %, а процент выклева науплиусов *C. aquaedulcis* достигал 78,3 %.

Известно, что основными запасными веществами *A. salinus* из естественных мест обитания являются триацилглицериды, в которых доминируют жирные кислоты 18:3n3, 20:5n3 и 22:6n3 при варьирующем соотношении ДГК и ЭПК (от 3,0 / 0,3 до 12,4 / 17,8) [191]. Считается, что каляноидные копеподы имеют ограниченную способность к синтезу высоконенасыщенных жирных кислот, таких как ДГК и ЭПК, и вариабельность их жирнокислотного состава, по-видимому, определяется вариациями в их питании разными группами микроводорослей, динофитовых, диатомовых, криптофитовых, доминирующих в разное время в фитопланктоне. Именно содержание и соотношение этих двух ненасыщенных жирных кислот в составе микроводорослей, предположительно, и является одним из основных факторов, оказывающих влияние на репродукционные характеристики каляноидных копепод [67].

Помимо жирнокислотного состава, на процент выклева яиц (жизнеспособность науплиев на выклеве) вероятно, влияет изменение аминокислотного состава эмбрионов копепод. Как известно на примере *Calanus helgolandicus*, аминокислотный состав яиц копепод также может значительно изменяться в зависимости от вида микроводоросли, которыми питаются самки,

производящие яйца [154]. Также как питание самок *A. salinus* микроводорослями *D. salina* в наших экспериментах, питание самок *C. helgolandicus* микроводорослями близкородственного вида *Dunaliella tertiolecta* приводило к снижению выклева яиц, сопровождавшегося аномальным повышением аминокислоты орнитина в составе эмбрионов [154], а при длительном питании этой микроводорослью к необратимой атрезии гонад самок.

Следовательно, таксономический статус и, соответственно, хемотаксономические характеристики микроводорослей, входящих в состав диеты, безусловно, влияют на репродуктивные характеристики самок копепоидных копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*. Питание самок микроводорослями Prymnesiophyceae и Dinophyceae обуславливает максимальный процент выклева науплиусов обоих видов копепод. Различия влияния видоспецифического состава микроводорослей на долю выклева науплиев разных видов копепод требует дополнительного изучения.

#### **4.4. Плодовитость копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus***

Одной из основных задач изучения продуктивности является способность организма воспроизводить потомство. Скорость размножения копепод можно анализировать по таким показателям, как величина кладки (абсолютная плодовитость, число яиц за один вымет), интервалы вымета, плодовитость (число яиц, выметанное самкой за сутки) и длительность репродуктивной активности самки, а также число размножающихся самок в популяции.

Изучение репродуктивных характеристик копепод в экспериментальных условиях необходимо для разработки оптимальных температурных и трофических условий их выращивания. Известно, что трофические условия и температура являются одними из главных факторов, влияющих на физиологическое состояние самок, снижая или повышая их плодовитость [7, 52, 56]. Трофические условия, в которых находятся копеподы, могут оказывать существенное влияние на плодовитость копепод [140]. Продукция яиц самок копепод зависит как от

концентрации пищи, так и от вида пищи [139, 154]. Но немаловажное значение на плодовитость самок оказывает плотность особей в культуре [21].

Методы измерения продукции яиц самок основываются на измерении трех параметров: плодовитости, биомассы самок и успешного процента выклева [192].

#### **4.4.1. Средняя плодовитость самок *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в течение всего жизненного цикла**

Цель серии экспериментов 3.1 заключалась в сравнении репродуктивных характеристик самок копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* на протяжении полного жизненного цикла в оптимальных пищевых условиях при одинаковой температуре (21 °C).

Продуцирование яиц самками *C. aquaedulcis* происходило в интервале с 15 сут возраста (с момента достижения половозрелости) до возраста 34 сут, у самок *A. salinus* с 21 сут (с момента достижения половозрелости) до 78 сут (табл. 4.3). Пик репродуктивного периода копепод *C. aquaedulcis* приходится на 22 – 28 сут, в то время как *A. salinus* – на 28 – 46 сут, после чего происходит плавное снижение репродуктивной активности. Интервал вымета яиц самками *C. aquaedulcis* составлял в среднем  $3,21 \pm 0,59$  сут, *A. salinus* –  $3,69 \pm 0,53$  сут. Эмбриональное развитие яиц *C. aquaedulcis* занимало меньше суток, *A. salinus* – около трех суток.

Среднесуточная ЕР за весь жизненный цикл у самки *C. aquaedulcis* была приблизительно в два раза больше ( $4,10$  яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>), чем у самки *A. salinus* ( $1,76$  яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>), однако период размножения *A. salinus* длился в два раза дольше, чем *C. aquaedulcis*, что объясняется более длительным жизненным циклом *A. salinus*.

Таблица 4.3.

Плодовитость самок *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* (EP, яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) в течение репродуктивного периода жизненного цикла (возраст, сут) по данным эксперимента с индивидуальной культурой (данные получены при индивидуальном культивировании)

<i>C. aquaedulcis</i>		<i>A. salinus</i>	
Период жизни, сут	EP, яиц·самка <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	Период жизни, сут	EP, яиц·самка <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>
15 – 21	7,48 ± 0,20	23 – 27	3,32 ± 0,07
22 – 28	9,12 ± 2,05	28 – 34	4,19 ± 1,67
29 – 34	5,84 ± 0,36	35 – 40	4,78 ± 0,19
35	0	41 – 46	4,26 ± 0,24
		47 – 50	3,37 ± 0,44
		51 – 57	2,26 ± 0,06
		58 – 64	1,26 ± 0,13
		65 – 71	0,74 ± 0,13
		72 – 78	0,21 ± 0,01
		79 – 82	0
Суммарная плодовитость самок за репродуктивный период	149,53 ± 2,1	Суммарная плодовитость самок за репродуктивный период	151,76 ± 3,7
Среднесуточная EP за репродуктивный период	7,48 ± 0,76	Среднесуточная EP за репродуктивный период	2,71 ± 0,12
Среднесуточная EP за жизненный цикл	4,10 ± 0,64	Среднесуточная EP за жизненный цикл	1,76 ± 0,10



Наши данные, полученные в условиях лабораторной культуры *C. aquaedulcis*, близки к данным Гарбер [6] и Куделиной [29], которые определили, что длительность жизни самок этого вида в естественных летних популяциях из Черного и Каспийского морей составляла 42 сут, и за половозрелый период жизни они производили в среднем 8 яйцевых кладок; соответственно нашим пересчетам, по их данным средний интервал между кладками за жизненный цикл самок составлял 3,5 сут. Интервал вымета яиц самками *A. salinus* из испанских соленых озер [132] составлял 3,70 – 4,85 сут, соответственно, при высоком и низком уровне обеспеченности пищи при сходных температурных условиях, а эмбриональное развитие яиц *A. salinus* происходило в течение 3,27 – 3,43 сут при 20 °С.

Таким образом, определенные нами по собственным экспериментальным данным оптимальные условия для достижения максимальной плодовитости и минимального интервала вымета яиц у *A. salinus* и *C. aquaedulcis* из культур, содержащихся в течение множественных генераций в лабораторных условиях, близки к данным, полученным для этих видов в естественных условиях обитания, определенных другими исследователями, как оптимальные.

#### **4.4.2. Среднесуточная плодовитость самок *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при разной концентрации микроводорослей**

Цель серии экспериментов 3.2 заключалась в определении репродуктивных характеристик самок копепоид *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в оптимальных температурных условиях при разной концентрации микроводорослей. Для определения плодовитости копепоид использовали микроводоросли *I. galbana* и *P. cordatum* на четырех уровнях концентрации клеток (табл. 4.4). Продукция яиц самок, содержащихся при низкой концентрации микроводорослей, обычно значительно ниже, чем продукция яиц самок, питающихся микроводорослями при их высокой концентрации [109]. По нашим данным, повышение концентрации *I. galbana* – от  $0,2 \cdot 10^6$  до  $0,8 \cdot 10^6$  кл·мл<sup>-1</sup> и *P. cordatum* – от  $3 \cdot 10^3$  до  $13 \cdot 10^3$

кл·мл<sup>-1</sup> приводит к повышению среднесуточной плодовитости копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* (табл. 4.5).

Таблица 4.4.

Плодовитость самок *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* (EP, яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) при разной концентрации пищи в среде

микро- водоросли	<i>C. aquaedulcis</i>		<i>A. salinus</i>	
	конц., кл·мл <sup>-1</sup>	EP самки, яйца·самка <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup> 1	конц., кл·мл <sup>-1</sup>	EP самки, яйца·самка <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>
<i>I. galbana</i>	6,6 · 10 <sup>6</sup>	1,54 ± 0,14	7,6 · 10 <sup>6</sup>	4,19 ± 0,59
	2 · 10 <sup>6</sup>	9,97 ± 0,16	2,4 · 10 <sup>6</sup>	3,17 ± 0,48
	0,6 · 10 <sup>6</sup>	10,97 ± 0,18	0,8 · 10 <sup>6</sup>	4,25 ± 0,62
	0,2 · 10 <sup>6</sup>	4,45 ± 0,38	0,3 · 10 <sup>6</sup>	4,40 ± 0,59
<i>P. cordatum</i>	129 · 10 <sup>3</sup>	9,25 ± 0,49	87 · 10 <sup>3</sup>	3,31 ± 0,18
	46 · 10 <sup>3</sup>	10,53 ± 0,85	26 · 10 <sup>3</sup>	2,07 ± 0,18
	13 · 10 <sup>3</sup>	10,69 ± 1,19	8 · 10 <sup>3</sup>	2,65 ± 0,21
	5 · 10 <sup>3</sup>	3,99 ± 0,51	3 · 10 <sup>3</sup>	1,65 ± 0,07

При повышении концентрации клеток *I. galbana* в среде от 0,2 · 10<sup>6</sup> до 0,6 · 10<sup>6</sup> кл·мл<sup>-1</sup> наблюдали повышение плодовитости (EP) самки *C. aquaedulcis* от 4,45 до 10,97 яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>. В условиях низких концентраций пищи большая часть энергии от потребленной самками пищи расходуется на обмен и двигательную активность, и только небольшая часть – на генеративную продукцию. Плодовитость самок *A. salinus* колебалась незначимо от 3,17 до 4,40 яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> в диапазоне концентраций *I. galbana* от 0,2 · 10<sup>6</sup> до 6,6 · 10<sup>6</sup> кл·мл<sup>-1</sup>. Т.е. плодовитость копепод *C. aquaedulcis* увеличивается с повышением концентрации пищи. Это явление, обнаруженное и для других видов копепод [174, 195] показывает положительную

корреляцию между плодовитостью и обеспеченностью пищей, повышающейся до максимального уровня, после которого производство яиц уменьшается или прекращается.

Предыстория питания самок копепод оказывает значительное влияние на показатели производства яиц. Так, для *C. helgolandicus* [68] ранее было показано, что после длительного суб-оптимального питания и последующего резкого повышения концентрации пищи, самки не сразу реагируют повышением количества откладываемых яиц; и возрастание количества яиц до максимума происходит постепенно и стабилизируется после третьей кладки.

Как известно, трофический фактор оказывает наибольшее влияние на длительность развития копеподитных стадий, тогда как длительность науплиальных менее подвержена зависимости от концентрации пищи [122, 123]. Так, Hart [122, 123] показал, что внутри отряда Calanoida наблюдается прямая зависимость постэмбрионального времени развития от температуры, и обратно пропорциональная зависимость от трофического фактора (концентрации пищи). Возможное объяснение этому явлению предложил Peterson [164, 165], предположив, что яйца копепод – богаты липидами, и вследствие этого ранние науплиусы способны быстро развиваться, используя эти липиды как единственный источник энергии. Также существует предположение, что физиологические характеристики географически-разделенных популяций могут являться причиной различной длительности развития разных видов [108, 142, 193].

Ранее уже указывалось, что виды динофлагеллят, использованные нами в экспериментальной работе, являются одними из наиболее оптимальных монодиет для некоторых видов каланоидных копепод [68, 85]. Наши исследования согласуются с данными, полученными для типично морских видов копепод, так как наименьшая длительность развития и наиболее высокие показатели выживаемости и плодовитости *C. aquaedulcis* и *A. salinus* были получены при питании копепод монокультурами микроводорослей Dinophyceae: *P. cordatum*, *P. micans*, также как и Prymnesiophyceae: *I. galbana*.

Наиболее высокие показатели ЕР в нашем исследовании для *C. aquaedulcis* при температуре 21 °С были получены при питании *I. galbana* – 10,97 яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> и при питании *P. cordatum* – 10,69 яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>. Наиболее высокие показатели ЕР для *A. salinus* при температуре 21 °С были получены при питании *I. galbana* – 4,4 яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> и при питании *P. cordatum* – 3,31 яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>. Наши данные по плодовитости *A. salinus* полученными в условиях накопительного культивирования, сходны с данными [191] по данному виду, полученному в условиях оптимального проточного культивирования (средн 2,71 яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> при 20°С).

Для сравнения средняя продукция яиц самками *A. tonsa* ЕР<sub>средн</sub> находилась в пределах от 20,1 до 28 яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>, а максимальная суточная продукция яиц *A. tonsa* ЕР<sub>мах</sub> возрастала от 14 яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> на *Monochrysis lutheri* до 70 яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> на смешанной диете (*E. cordata* и *P. micans*) [68]. Плодовитость *C. helgolandicus* из осенних стареющих естественных генераций при питании *Rhodomonas salina* (Cryptophyceae) и *Emiliania huxleyi* (Coccolithophorida) составила в среднем 11,8 яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>, а при питании *P. minimum* (Dinophyceae) возрастала с 2,5 до 11,4 яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> [68]; средняя ЕР *C. finmarchicus* составила 65 яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>, *C. helgolandicus* – 8,7 яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> [113]. Известно, что плодовитость морских копепод, вынашивающих яйцевые мешки в среднем ниже в 2 – 5 раз по сравнению с теми видами, которые откладывают яйца непосредственно в воду [138], и изученные нами виды копепод соответствуют этой закономерности.

Среднесуточная плодовитость солоноватоводных копепод ЕР *C. aquaedulcis* (4,27 яйца·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>) почти в 5 раз ниже, чем у откладывающих яйца в воду морских копепод, близких им по размерным характеристикам (*A. tonsa* (20 яиц·самка<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> [50]). По-видимому, низкая плодовитость изученных нами видов солоноватоводных копепод компенсируется более высокой выживаемостью науплиусов в связи с вынашиванием яиц самкой в яйцевых мешках, более высокой выживаемостью особей в течение более длительного жизненного цикла и отсутствием каннибализма.

## РАЗДЕЛ 5. ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ *CALANIPEDA AQUAEDULCIS* И *ARCTODIAPTOMUS SALINUS*

Продукционные процессы в популяциях ракообразных складываются из соматической продукции и генеративной продукции. В основе соматической продукции лежит увеличение массы тела отдельных организмов (индивидуальный рост организмов, изменение линейных размеров, длительность развития, масса копепод, размерно-возрастная структура популяции). Под генеративной продукцией понимают увеличение массы за счет образования яиц (величина кладки, интервалы вымета, длительность репродуктивной активности, скорость размножения) [14, 15, 56, 72].

Особи разного возраста разных видов копепод обладают различной скоростью роста [53, 54]. Соматический рост ракообразных происходит с увеличением размеров тела и происходит ступенчато, при наступлении очередной линьки, а рост их массы в процессе развития происходит непрерывно. Определение скорости соматического роста, времени развития возрастных стадий и продукции яиц важны для понимания динамики популяций, формирования вторичной продукции и функционирования трофических сетей в целом.

### 5.1. Получение массовой продукции *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в накопительной культуре

#### 5.1.1. Определение оптимального температурного режима при выращивании массовых культур *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*

Цель серии экспериментов 4.1 заключалась в определении оптимального температурного режима при выращивании массовых культур копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus*.

Экспериментальные данные, полученные при массовом культивировании *C. aquaedulcis* и *A. salinus* (рис. 5.1) подтверждают данные, полученные при индивидуальном выращивании копепод от науплиальной до взрослой стадии.

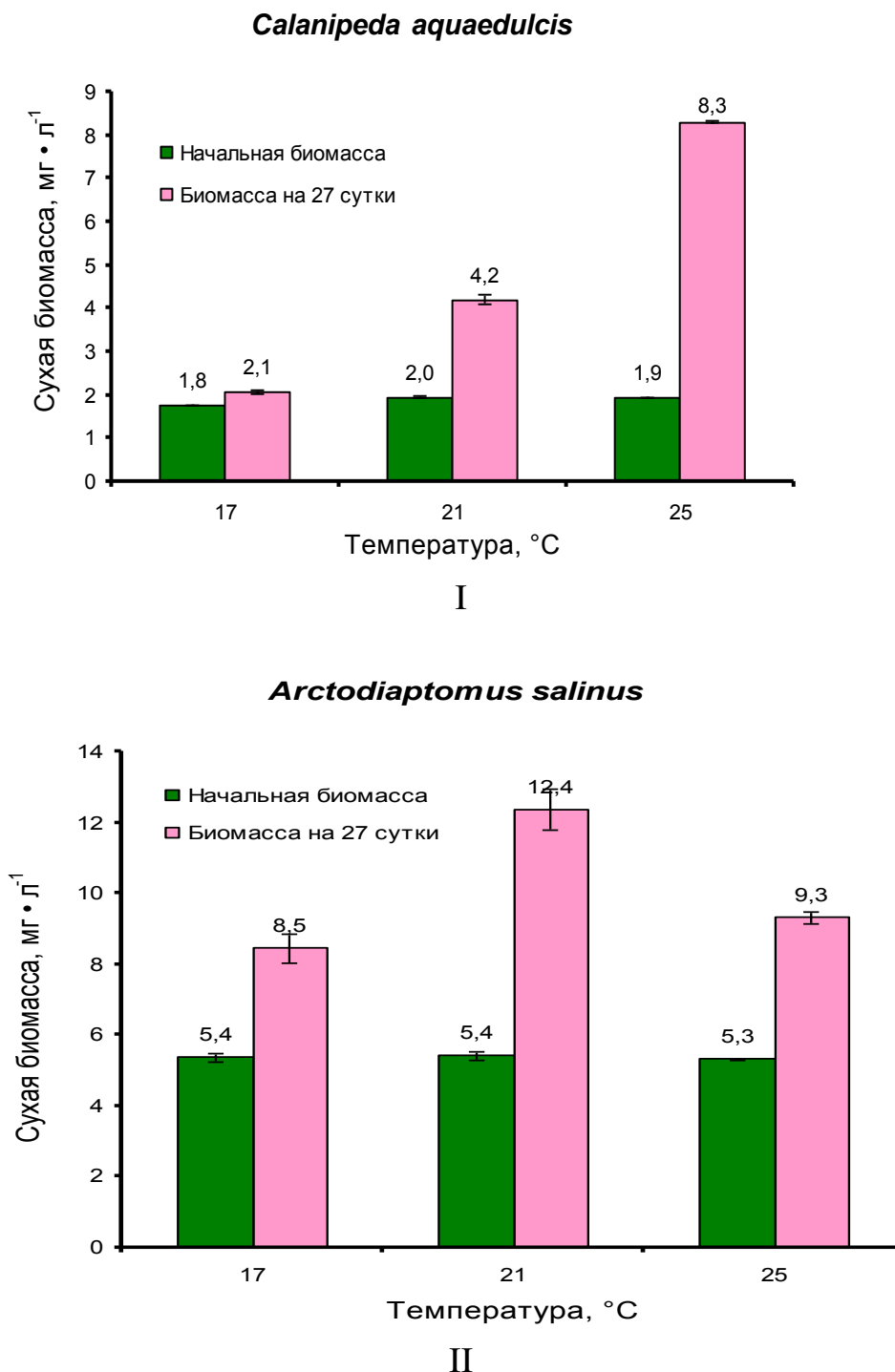


Рис. 5.1. Динамика роста сухой биомассы копепод *Calanipeda aquaedulcis* (I) и *Arctodiaptomus salinus* (II) при разных температурных режимах культивирования ( $p < 0,05$ )

Наиболее высокий достоверный общий прирост биомассы массовой культуры *C. aquaedulcis* получен при температуре 25 °С; в условиях температурного режима 21 °С он снижался, в то время как при 17 °С был отмечен минимальный прирост биомассы. В то же время наиболее высокий достоверный прирост биомассы *A. salinus* в условиях массового культивирования отмечен при температуре 21 °С, при 25 С – снижался, и при 17 °С отмечен самый низкий рост массовой культуры (рис. 5.1).

Следовательно, по нашим экспериментальным данным оптимальный температурный режим для роста массовой культуры *C. aquaedulcis* приходится на более высокую температуру, чем у *A. salinus*. Результаты выращивания массовых культур обоих видов копепоид в условиях трёх температурных режимов являются подтверждением наших экспериментальных данных по скоростям их развития.

Безусловно, различия в температурных оптимумах прироста биомассы у двух видов копепоид можно объяснить различным влиянием температуры на продолжительность их развития. К примеру, повышение температуры до 25 °С приводит к сокращению продолжительности развития *C. aquaedulcis*, тогда как для *A. salinus* повышение температуры более 21 °С, напротив, замедляет их развитие.

Таким образом, имеются все основания полагать, что оптимальным температурным режимом как для роста массовой культуры копепоид *C. aquaedulcis*, так и для продолжительности их развития является 25 °С, а для *A. salinus* оптимальный температурный режим – 21 °С.

### **5.1.2. Рост культур *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в больших объемах**

Как известно, трудность культивирования гидробионтов в массовом количестве заключена в переходе от многочисленных лабораторных экспериментов к промышленному разведению [36]. На данный момент в литературе не встречается описание способов массового культивирования *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в больших объемах. Для разработки методов массового выращивания с целью получения

массовой продукции копепод для дальнейшего использования их для кормления личинок рыб было проведено изучение роста экспериментальных популяций *C. aquaedulcis* и *A. salinus* и определение суточных приростов их биомассы в объемах 40 и 600 л.

В течение 15 сут суточный прирост сухой биомассы копепод *C. aquaedulcis* в объеме 40 л составил  $0,32 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ , в то время как *A. salinus* –  $0,39 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  (рис. 5.2). На протяжении 18 сут происходит рост биомассы *C. aquaedulcis* от 1,36 до  $6,53 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ , конечная биомасса копепод в пять раз превышает начальную. Биомасса *A. salinus* за тот же период времени возрастает только втрое: от 2,43 до  $8,34 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ .

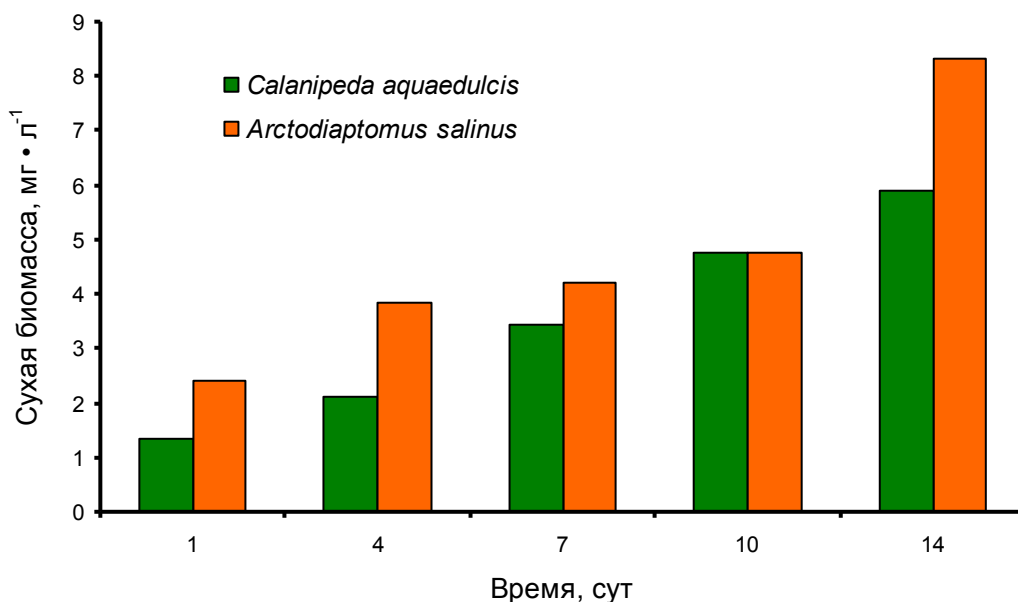


Рис. 5.2. Динамика роста сухой биомассы ( $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$ ) копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при питании смесью микроводорослей в объеме 40 л ( $p < 0,05$ )

Таким образом, прирост биомассы более мелких копепод *C. aquaedulcis* в монокультуре происходит почти вдвое быстрее, чем прирост более крупных *A. salinus* (в сходных трофических и температурных условиях).

Для определения конкурентоспособности двух видов в одинаковых трофических и температурных условиях был поставлен эксперимент по совместному росту популяций *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в мезокосме. В смешанной



пилотной культуре двух видов (в объеме 600 л при 21 °С) от исходного соотношения равной плотности копепоид *A. salinus* и *C. aquaedulcis* (154 и 152 экз·л<sup>-1</sup>, соответственно), но вдвое большей сухой биомассы первого вида (0,47 и 0,21 мг·л<sup>-1</sup>, соответственно), через 27 сут получена одинаковая биомасса обоих видов (1,36 и 1,33 мг·л<sup>-1</sup>, соответственно) (рис. 5.3). За счет более высокой скорости развития и более высокой скорости продуцирования яиц численность более мелкого вида копепоид начинала преобладать над более крупным: конечная плотность *C. aquaedulcis* составила 930 экз·л<sup>-1</sup>, а *A. salinus* – 250 экз·л<sup>-1</sup>, а среднесуточный прирост биомассы *C. aquaedulcis* превышал таковой *A. salinus* (0,043 и 0,034 мг·л<sup>-1</sup>, соответственно), тогда как суточный прирост общей биомассы двух видов составил 0,08 мг·л<sup>-1</sup>.

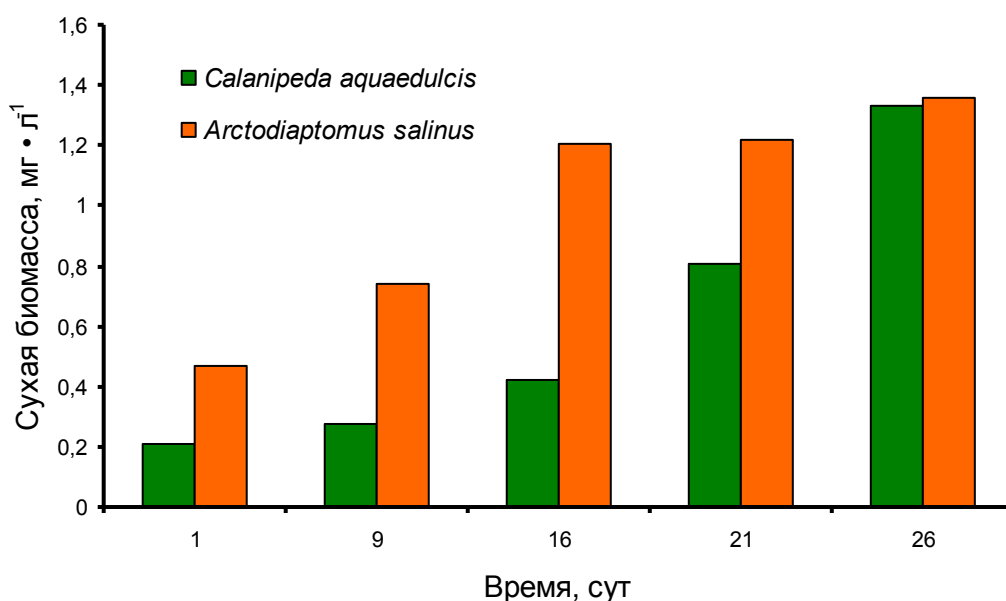


Рис. 5.3. Рост сухой биомассы (мг·л<sup>-1</sup>) копепоид *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* (по компонентам) в смешанной культуре копепоид при питании смесью микроводорослей в объеме 600 л ( $p < 0,05$ )

Таким образом, суточный прирост биомассы копепоид зависит от ряда факторов, таких как температура культивирования, количество и качество питания, скорость развития и продуцирования яиц. При оптимизации всех перечисленных

факторов можно достичь максимального суточного прироста биомассы *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в короткие сроки.

## **5.2. Средняя удельная скорость роста *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от температурного и трофического факторов**

Скорость роста зоопланктонных организмов является важной функциональной характеристикой, с которой связана интенсивность процессов трансформации вещества и энергии в планктонном сообществе. Роль зоопланктонного организма в исследуемой экосистеме можно оценить по оценке реализации потенциальных темпов его роста. Определение зависимости скорости необходимо для расчета потенциальной продукции [37]. Как правило, удельная скорость снижается по мере роста организма, т.к. она зависит от отношения конечной массы (или длины) к начальному значению и находится в обратной зависимости от времени развития [14, 15].

Самая низкая удельная скорость роста за весь период жизненного цикла *C. aquaedulcis* ( $0,27 \text{ сут}^{-1}$ ) получена при температуре  $17 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , а самая высокая ( $0,75 \text{ сут}^{-1}$ ) – при  $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$  (табл. 5.1). Наиболее высокая удельная скорость роста среди всех жизненных стадий *C. aquaedulcis* определена на отрезке старших науплиальных стадий N4 – 6 ( $1,32 \text{ сут}^{-1}$ ), а наиболее низкая – на отрезке старших копеподитных стадий во всем диапазоне температур  $17 - 25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ .

На отрезке раннего науплиального развития N1 – 3 *C. aquaedulcis* самая высокая  $C_w$  ( $1,03 \text{ сут}^{-1}$ ) – получена при температуре  $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . При температурах  $17 \text{ }^{\circ}\text{C}$  и  $21 \text{ }^{\circ}\text{C}$  удельная скорость роста снижается до  $0,42 \text{ сут}^{-1}$ .

Самая низкая удельная скорость роста *C. aquaedulcis* в течение как всего науплиального периода (N1 – 6), так и всего копеподитного периода (C1 – 6) определена при температуре  $17 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . Начиная с периода N4 – 6 – наиболее высокая скорость удельного роста –  $1,32 \text{ сут}^{-1}$  – среди всех жизненных стадий – получена при температуре  $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . На протяжении копеподитных стадий C1 – 3 и C4 – 5 вплоть до

достижения половозрелости С6 наиболее высокий показатель удельной скорости роста достигается *C. aquaedulcis* при температуре 25 °С.

Таблица 5.1.

Значения средней удельной скорости роста ( $C_w$ , сут<sup>-1</sup>) копепод *Calanipeda aquaedulcis* на разных стадиях развития в зависимости от температуры культивирования при питании *Isochrysis galbana*

$C_w$ стадий	17 ± 1,5 °С	21 ± 1,5 °С	25 ± 1,5 °С
$C_w$ N1 – 3	0,42	0,42	1,03
$C_w$ N4 – 6	0,54	0,90	1,32
$C_w$ C1 – 3	0,21	0,37	0,77
$C_w$ C4 – 5	0,08	0,13	0,16
$C_w$ N1 – C5	0,27	0,43	0,75

Удельная скорость роста копепод *A. salinus* возрастает от 17 °С (на всех этапах жизненного цикла) и 25 °С (для стадий C1 – 3, C4 – 5), тогда как наиболее высокую удельную скорость роста наблюдали при 21 °С (для стадий N1 – 3, C1 – 3, C4 – 5), за исключением периода N4 – 6 (табл. 5.2).

Также как и у *C. aquaedulcis* наиболее высокая удельная скорость роста (0,7 сут<sup>-1</sup>) среди всех жизненных стадий *A. salinus* наблюдается на протяжении старших науплиальных стадий N4 – 6, также во всем диапазоне экспериментальных температур культивирования получена для совокупности.

Таблица 5.2.

Значения средней удельной скорости роста ( $C_w$  сут<sup>-1</sup>) копепод *Arctodiaptomus salinus* на разных стадиях развития в зависимости от температуры культивирования при питании *Isochrysis galbana*

$C_w$ стадий	17 ± 1,5 °C	21 ± 1,5 °C	25 ± 1,5 °C
$C_w$ N1 – 3	0,19	0,26	0,22
$C_w$ N4 – 6	0,44	0,65	0,70
$C_w$ C1 – 3	0,20	0,26	0,20
$C_w$ C4 – 5	0,07	0,11	0,07
$C_w$ N1 – C5	0,20	0,29	0,25

На отрезке раннего науплиального развития N1 – 3 самая высокая  $C_w$  (0,26 сут<sup>-1</sup>) – получена при температуре 21 °C, а при температуре 25 °C наблюдается ее снижение до 0,22 сут<sup>-1</sup>.

Самая низкая удельная скорость роста *A. salinus* в течение всего науплиального периода (N1 – 6) определена при температуре 17 °C, но в течение копепоидитного периода (C1 – 6) при температуре 17 °C и 25 °C наблюдаются одинаковые значения  $C_w$ . Начиная с N4 – 6 – наиболее высокая скорость удельного роста – 0,70 сут<sup>-1</sup> – среди всех жизненных стадий – получена при температуре 25 °C. На протяжении копепоидитных стадий C1 – 3, C4 – 5 вплоть до достижения половозрелости C6 наиболее высокий показатель удельной скорости роста достигается *A. salinus* при температуре 21 °C.

В работе нами была получена более высокая скорость роста копепод *A. salinus* при температуре 21 °C – 0,29 сут<sup>-1</sup>, в то время как по данным [64] скорость роста в экспериментальных условиях при температуре 20 °C составила 0,124 сут<sup>-1</sup>, и отмечена, по-видимому, максимальной для данной температуры.

Наиболее низкую удельную скорость роста на всех стадиях жизненного цикла копепод *C. aquaedulcis* наблюдали при питании *Ph. tricornutum*, тогда как самую высокую – при питании *I. galbana* (на стадиях N1 – 3, C4 – 5) и *P. cordatum* (на стадиях N4 – 6, C1 – 3, C4 – 5) (табл. 5.3).

Таблица 5.3.

Значения средней удельной скорости роста ( $C_w$ , сут<sup>-1</sup>) копепод *Calanipeda aquaedulcis* на разных стадиях развития в зависимости от трофических условий при температуре  $21 \pm 1,5$  °C (прочерками обозначены стадии развития копепод, на которых особи не развиваются при питании данными видами водорослей)

$C_w$ стадий	$C_w$ N1 – 3	$C_w$ N4 – 6	$C_w$ C1 – 3	$C_w$ C4 – 5	$C_w$ N1 – C5
<i>Isochrysis galbana</i>	0,42	0,90	0,37	0,13	0,43
<i>Prorocentrum cordatum</i>	0,25	1,35	0,50	0,13	0,43
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	0,18	0,67	0,30	0,06	0,24
<i>Thalassiosira weissflogii</i>	0,32	-	-	-	-
<i>Dunaliella salina</i>	0,42	0,90	-	-	-
<i>Chlorella vulgaris</i>	0,32	0,90	-	-	-

Разные стадии развития *C. aquaedulcis* имеют разную длительность независимо от вида питания, и длительность стадий не обязательно находится в зависимости от размерных характеристик стадии. Наиболее высокая удельная скорость роста среди всех жизненных стадий *C. aquaedulcis* получена для старших науплиальных стадий N4 – 6 при питании любой из рассмотренных микроводорослевых диет.

Влияние вида микроводорослей на удельную скорость роста находится в зависимости как от качественных характеристик микроводоросли, так и от периода

развития копепод. На отрезке раннего науплиального развития N1 – 3 самая высокая  $C_w$  (0,42) – получена при питании *I. galbana* и *D. salina*. При питании *Th. weissflogii* или *Ch. vulgaris* удельная скорость роста *C. aquaedulcis* снижается до 0,32.

Самая низкая удельная скорость роста *C. aquaedulcis* в течение как всего науплиального периода (N1 – 6), так и всего копеподитного периода (C1 – 6) определена при питании *Ph. tricornutum* (табл.5.3). Начиная с N4 – 6 – наиболее высокая скорость удельного роста – 1,35 – среди всех жизненных стадий – получена при питании *P. cordatum*. На протяжении стадий C1 – 3 – самые высокие показатели удельного роста *C. aquaedulcis* – 0,50 – при питании *P. cordatum*. На протяжении копеподитных стадий C4 – 5 вплоть до достижения половозрелости C6 наиболее высокий показатель удельной скорости роста достигается *C. aquaedulcis* при питании *P. cordatum* и *I. galbana*.

Самая низкая удельная скорость роста копепод *A. salinus* получена при питании *D. salina* (N1 – 3, N4 – 6, C1 – 3), *Th. weissflogii* (C1 – 3, C4 – 5), *G. foliaceum* (C1 – 3) и *P. micans* (C1 – 3), тогда как самая высокая – при питании *I. galbana* (N1 – 3, N4 – 6, C1 – 3), *P. cordatum* (N4 – 6, C1 – 3, C4 – 5), *P. micans* (N4 – 6) и *G. foliaceum* (N4 – 6) (табл. 5.4).

Развитие *A. salinus*, независимо от вида питания, следует определенным закономерностям. При питании *A. salinus* на любой из рассмотренных микроводорослевых диет – наиболее высокая удельная скорость роста среди всех жизненных стадий получена на отрезке старших науплиальных стадий N4 – 6.

Влияние таксона микроводорослей на удельную скорость роста находится в зависимости как от таксона микроводоросли, так и от периода развития. На отрезке раннего науплиального развития N1 – 3 самая высокая  $C_w$  (0,26 сут<sup>-1</sup>) – получена при питании *I. galbana*. При питании *Th. weissflogii*, *P. micans*, *P. cordatum*, *G. foliaceum* удельная скорость роста снижается до 0,19 сут<sup>-1</sup>.

Таблица 5.4.

Значения средней удельной скорости роста ( $C_w$  сут<sup>-1</sup>) копепод *Arctodiaptomus salinus* на разных стадиях развития в зависимости от трофических условий при температуре  $21 \pm 1,5$  °C

$C_w$ стадий	$C_w$ N1 – 3	$C_w$ N4 – 6	$C_w$ C1 – 3	$C_w$ C4 – 5	$C_w$ N1 – C5
<i>Isochrysis galbana</i>	0,26	0,65	0,26	0,11	0,29
<i>Prorocentrum cordatum</i>	0,19	0,65	0,26	0,12	0,29
<i>Prorocentrum micans</i>	0,19	0,65	0,23	0,11	0,26
<i>Glenodinium foliaceum</i>	0,19	0,65	0,23	0,11	0,20
<i>Dunaliella salina</i>	0,13	0,33	0,23	0,11	0,20
<i>Thalassiosira weissflogii</i>	0,19	0,52	0,23	0,07	0,22

Самая низкая удельная скорость роста *A. salinus* в течение всего науплиального периода (N1 – 6) определена при питании *D. salina*, но в течение копеподитного периода (C1 – 6) при питании этим видом микроводоросли наблюдаются одинаковые с *G. foliaceum* и *P. micans* значения  $C_w$ .

Начиная с N4 – 6 – наиболее высокая скорость удельного роста – 0,65 – среди всех жизненных стадий – получена при питании монокультурами трех видов (*I. galbana*, *P. cordatum*, *P. micans*). На протяжении стадий C1 – 3 – самые высокие показатели удельного роста *A. salinus* – 0,26 – при питании *I. galbana* и *P. cordatum*. На протяжении копеподитных стадий C4 – 5 вплоть до достижения половозрелости C6 наиболее высокий показатель удельной скорости роста достигается *A. salinus* при питании *P. cordatum*.

Удельная скорость роста может служить хорошим показателем сравнения скорости роста у копепод разных экологических групп. Анализ литературных данных для черноморских видов копепод показал, что имеется значительное

повышение удельной скорости роста в начале науплиального и копеподитного этапов [54, 55]. К концу каждого из этапов наблюдается снижение прироста

Отчасти, данное утверждение имеет место и в наших исследованиях (только для копеподитных стадий). Действительно, при всех температурных и трофических режимах культивирования наблюдается повышение удельной скорости роста на ранних копеподитных стадиях C1 – 3 и затем постепенное снижение до последней копеподитной стадии. Для науплиальных стадий не удалось проследить это явление лишь по двум группам (N1 – 3 и N 4 – 6), возможно, это явление имеет место, если рассматривать каждую стадию науплиального периода отдельно.

Исходя из полученных нами данных, при всех экспериментальных температурных и трофических режимах культивирования *C. aquaedulcis* и *A. salinus* наиболее высокая удельная скорость роста среди всех жизненных стадий получена на отрезке старших науплиальных стадий N4 – 6.

Таким образом, на всех этапах жизненного цикла копепод *C. aquaedulcis* самая высокая удельная скорость роста достигается при температуре 25 °С, и при питании *I. galbana* (на стадиях N1 – 3, C4 – 5) и *P. cordatum* (на стадиях N4 – 6, C1 – 3, C4 – 5). В отличие от *C. aquaedulcis* наиболее высокую удельную скорость роста *A. salinus* наблюдали при 21 °С (для стадий N1 – 3, C1 – 3, C4 – 5) и при 25 °С (для стадий N4 – 6), а также при питании *I. galbana* (N1 – 3, N4 – 6, C1 – 3), *P. cordatum* (N4 – 6, C1 – 3, C4 – 5), *P. micans* (N4 – 6) и *G. foliaceum* (N4 – 6).

### **5.3. Элементы энергетического баланса самок *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от трофических условий**

Интенсивность обмена копепод тесно связана со скоростью их роста и развития и определяется как скорость обмена, отнесенная к единице массы тела. Наиболее распространенной мерой скорости обмена служит скорость потребления кислорода, т.е. количество кислорода, потребляемое одной особью за единицу времени. Скорость обмена часто сопоставляют со скоростями роста и питания [33, 37], а также используют для расчетов биологической продуктивности [35].



На основании полученных данных из экспериментов по определению плодовитости самок копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при температуре 21 °С при разных трофических условиях были рассчитаны основные характеристики энергетического баланса копепод (табл. 5.5).

Таблица 5.5.

Элементы энергетического баланса самок  
*Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*

Концентрация пищи С, мг С мл <sup>-1</sup>	Рацион R, мг·С экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	Продукция яиц, EP, мг·С экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	Эффектив- ность усвоения пищи (EP + Q) / R	Эффективность суммарного роста генеративной продукции EP / R
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>				
0,051 ( <i>I. galbana</i> )	0,020	0,0028	0,200	0,142
0,015 ( <i>I. galbana</i> )	0,012	0,0031	0,359	0,263
0,038 ( <i>P. cordatum</i> )	0,007	0,0026	0,566	0,394
0,014 ( <i>P. cordatum</i> )	0,010	0,0030	0,424	0,307
<i>Arctodiaptomus salinus</i>				
0,062 ( <i>I. galbana</i> )	0,039	0,0023	0,115	0,059
0,021 ( <i>I. galbana</i> )	0,027	0,0031	0,193	0,114
0,026 ( <i>P. cordatum</i> )	0,020	0,0024	0,230	0,122
0,019 ( <i>P. cordatum</i> )	0,019	0,0015	0,197	0,081

Примечание: дыхание копепод Q, мг · экз<sup>-1</sup> · сут<sup>-1</sup>, приведено по [162]

Максимальная эффективность усвоения пищи и максимальная эффективность суммарного роста генеративной продукции *C. aquaedulcis* была установлена при питании самок *P. cordatum* при концентрации 0,038 мг С мл<sup>-1</sup> – 0,566 и 0,394, соответственно (табл. 5.5). Максимальную эффективность усвоения пищи и максимальная эффективность суммарного роста генеративной продукции *A. salinus* была получена при питании самок *P. cordatum* при концентрации 0,026 мг С мл<sup>-1</sup>–

0,230 и 0,122, соответственно. То есть, с повышением концентрации *P. cordatum* (в отличие от *I. galbana*) происходит увеличение эффективности усвоения пищи и эффективности суммарного роста генеративной продукции *C. aquaedulcis* и *A. salinus*. С другой стороны, максимальная эффективность усвоения пищи и максимальная эффективность суммарного роста генеративной продукции *C. aquaedulcis* была вдвое выше, чем у *A. salinus* при питании как *P. cordatum*, так и *I. galbana*. Максимальная эффективность усвоения пищи и эффективности суммарного роста генеративной продукции морских копепод *A. tonsa* при питании *Rhodomonas baltica* была вдвое выше, чем наблюдаемая нами для *C. aquaedulcis*, и составила 0,81 и 0,49, соответственно (при более высокой концентрации микроводорослей 0,092 мг С мл<sup>-1</sup>), и при этом также наблюдается тенденция их снижения с увеличением концентрации микроводорослей выше 0,092 мг С мл<sup>-1</sup> в среде [137].

Различия в характеристиках энергетического баланса взрослых самок копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* могут быть связаны с экологией сравниваемых видов. Местообитанием *C. aquaedulcis* преимущественно являются прибрежные лагуны, эстуарии, поэтому для его выживания в естественных условиях важна скорость соматического роста, быстрое взросление особей. Напротив, *A. salinus* обитает, в основном, как в крупных озерах, так и во временных, небольших, пересыхающих водоемах благодаря своей толерантности к большому диапазону солености и температуры, а также наличием в биологическом цикле покоящихся стадий – диапаузирующих яиц. И, следовательно, для его выживания в естественных условиях чрезвычайно важна качественная продукция яиц.

#### **5.4. Продукция *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при массовом культивировании**

В нашем исследовании мы сочли целесообразным определение продукции с позиций кинетики биомассы популяций [14, 15]. Это связано с необходимостью разработки метода получения определенного количества биомассы с целью

дальнейшего использования в качестве кормового объекта для личинок рыб. Для получения максимального количества биомассы в наименьшие сроки необходимо подобрать оптимальный режим культивирования ракообразных, и с этой целью необходимо оценить такие популяционные характеристики, как скорость роста копепод, продолжительность их жизни, продолжительность эмбрионального развития, выживаемость особей, величину кладки и др. При данном подходе оценки продукции популяций помимо задачи увеличения роста биомассы, необходимо свести к минимуму убыль биомассы, т.е. повысить выживаемость особей.

На основании экспериментов по определению оптимального температурного режима при выращивании массовых культур копепод и экспериментов по росту массовых культур в больших объемах рассчитаны значения среднесуточной продукции и среднесуточной удельной продукции *C. aquaedulcis* и *A. salinus*. Максимальная суточная продукция (Pt) при питании *I. galbana* (в объеме 1 л) *C. aquaedulcis* составила  $0,24 \text{ мг} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$  при  $25 \text{ }^\circ\text{C}$ , а минимальная –  $0,01 \text{ мг} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$  при  $17 \text{ }^\circ\text{C}$ , а для *A. salinus* наиболее высокие значения продукции получены при  $21 \text{ }^\circ\text{C}$  ( $0,26 \text{ мг} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$ ), и самые низкие  $0,11 \text{ мг} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$  – при  $17 \text{ }^\circ\text{C}$ . (табл. 5.6).

Таблица 5.6.

Значения среднесуточной продукции (Pt,  $\text{мг} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$ ) и среднесуточной удельной продукции (коэффициент P/B) копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в зависимости от температуры культивирования ( $p < 0,05$ )

Температура культивирования	Pt, $\text{мг} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$	P/B	Pt, $\text{мг} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$	P/B
	<i>C. aquaedulcis</i>		<i>A. salinus</i>	
$17 \pm 1,5 \text{ }^\circ\text{C}$	$0,010 \pm 0,004$	0,006	$0,110 \pm 0,041$	0,016
$21 \pm 1,5 \text{ }^\circ\text{C}$	$0,087 \pm 0,01$	0,028	$0,257 \pm 0,058$	0,029
$25 \pm 1,5 \text{ }^\circ\text{C}$	$0,236 \pm 0,003$	0,046	$0,148 \pm 0,017$	0,020

Наиболее высокие значения среднесуточного коэффициента P/B при питании копепод смесью микроводорослей (в объеме 40 л) составили 0,073 – для

монокультур *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при 21 °С (табл. 5.7). По-видимому, питание копепод смесью микроводорослей *I. galbana*, *P. cordatum* (*C. aquaedulcis*), *I. galbana*, *P. cordatum*, *P. micans* (*A. salinus*) по сравнению с питанием монокультурой *I. galbana* (как для *C. aquaedulcis*, так и для *A. salinus*) при одинаковой сухой массе корма повышает значения среднесуточной продукции приблизительно в два раза.

Таблица 5.7.

Значения среднесуточной продукции (Pt, мг·сут<sup>-1</sup>·л<sup>-1</sup>) и среднесуточной удельной продукции (коэффициент P/B) копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при разном объеме культивирования при 21 ± 1,5 °С (p < 0,05)

Объем культивирования	Pt, мг·сут <sup>-1</sup> ·л <sup>-1</sup>	P/B	Pt, мг·сут <sup>-1</sup> ·л <sup>-1</sup>	P/B
	<i>C. aquaedulcis</i>		<i>A. salinus</i>	
1 л	0,087 ± 0,01	0,028	0,257 ± 0,058	0,029
40 л	0,287 ± 0,02	0,073	0,394 ± 0,01	0,073
600 л	0,290 ± 0,02	0,07	-	-

При смешанном культивировании отмечается более высокое значение среднесуточной продукции у *C. aquaedulcis* (0,043 мг·сут<sup>-1</sup>·л<sup>-1</sup>), чем у *A. salinus* (0,034 мг·сут<sup>-1</sup>·л<sup>-1</sup>) (табл. 5.8).

Таблица 5.8.

Значения среднесуточной продукции (Pt, мг·сут<sup>-1</sup>·л<sup>-1</sup>) и среднесуточной удельной продукции (коэффициент P/B) копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при смешанном культивировании (p < 0,05)

	Pt, мг·сут <sup>-1</sup> ·л <sup>-1</sup>	P/B
<i>C. aquaedulcis</i>	0,043 ± 0,02	0,056
<i>A. salinus</i>	0,034 ± 0,02	0,037
Общая	0,077 ± 0,02	0,046

Ранее среднесуточный популяционный коэффициент P/B был определен для *C. helgolandicus* – 0,22 [45], *Paracalanus parvus* – 0,22 [52, 56], *A. clausi* – 0,15 [9], в целом у Copepoda – 0,07 – 0,2 [14, 15] и 0,05 – 0,2 [52, 56]. Среднегодовой P/B для *Calanus glacialis* – 6,5, *Pseudocalanus minutus* – 10,2, *Acartia longiremis* – 10,8 (среднесуточный P/B в пересчете – 0,018; 0,028; 0,030 соответственно) [47].

По полученным нами экспериментальным данным, максимальная суточная продукция (Pt, мг·сут<sup>-1</sup>·л<sup>-1</sup>) исследуемых видов копепод в зависимости от температуры культивирования при питании *I. galbana* составила для *C. aquaedulcis* 0,24 мг·сут<sup>-1</sup>·л<sup>-1</sup> при 25 °С, тогда как для *A. salinus* 0,26 мг·сут<sup>-1</sup>·л<sup>-1</sup> при 21 °С. Наиболее высокие значения среднесуточного коэффициента P/B по нашим экспериментальным данным при питании копепод смесью микроводорослей составили 0,073 – для *C. aquaedulcis* и *A. salinus* при 21 °С в объеме 40 л.

### **5.5. Основные рекомендации по массовому выращиванию *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus***

Каляноидные копеподы являются одним из самых эффективных видов живых кормов, как для личиночных, так и для взрослых стадий морских рыб. Одним из главных преимуществ применения *C. aquaedulcis* и *A. salinus* в качестве питания в аквакультуре – использование как для морских, так и для пресноводных личинок рыб, так как *A. salinus* способен выдерживать широкий спектр солености (от 0 до 40 ‰). Среди других преимуществ *C. aquaedulcis* и *A. salinus* можно выделить следующие: они способны выдерживать сравнительно высокие (для копепод) плотности посадки и у них отсутствует каннибализм – т.е. науплиальные стадии не выедаются взрослыми копеподами, вследствие чего науплиальные, копепоподитные и взрослые стадии можно выращивать совместно; в их состав входит повышенное содержание липидов с высоким содержанием высоконенасыщенных (n-3) жирных кислот, высокое содержание незаменимых аминокислот; размеры разных жизненных стадий соответствуют размерным характеристикам живых кормов разных стадий личинок рыб; оптимальные температурные условия их

культивирования соответствуют оптимальным температурным режимам личинок рыб; в совокупности эти характеристики обуславливают их преимущество как кормового организма для личинок морских рыб ценных пород.

В основу разработанного нами способа культивирования каляноидных копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* поставлена задача разработки технологии получения массовой популяции ракообразных, состоящей из особей однородного возрастного, размерного и биохимического состава за определенный срок. Особенность этого способа заключается в подборе оптимальных для получения максимальной продукции (максимальной реализации генетического потенциала) данного вида копепод абиотических и биотических условий, которые были подобраны автором экспериментально.

#### **5.5.1. Получение возрастных когорт *Calanipeda aquaedulcis*.**

Из общей массы науплиев отбирали необходимую для проведения экспериментов партию науплиев, которых переводили на подращивание до необходимой стадии развития (размерной группы). Для сокращения времени развития использовали следующий оптимальный температурный режим:  $25 \pm 1,5$  °С.

На протяжении 3 – 4 сут после выклева из яиц происходило 5 последовательных науплиальных линек, приводящих к получению последней шестой науплиальной стадии N6. Спустя 4 – 5 сут после выклева происходил массовый переход от науплиальных к копеподитным стадиям *C. aquaedulcis*, и достижение взрослой стадии (С6) копеподы достигали на 9 сутки выращивания *C. aquaedulcis* от яйца при оптимальном температурном режиме 25 °С.

В результате получили следующие временные когорты *C. aquaedulcis* (табл. 5.9). Размерный состав культивируемых когорт *C. aquaedulcis*, изменялся от  $123 \pm 2$  до  $1052 \pm 23$  (самец) и  $1168 \pm 21$  (самка) мкм соответственно стадиям развития (от N1 до С6) в усредненные сроки (возраст) получения их (от яйца) (от 1 до 9 сут) при приведенных трофических условиях при температуре культивирования 25 °С.

Размер (в микронах) соответствует для яйца – его диаметру; для возрастных стадий копепод – его общей длине.

Таблица 5.9.

Средние размерные и возрастные характеристики *Calanipeda aquaedulcis* на стадиях развития при  $25 \pm 1,5$  °С при питании *Isochrysis galbana*

Стадия	Длина (μм)	Длительность стадии (сут)
науплий N1	123 ± 2	2 ± 0,1
науплий N2	161 ± 2	
науплий N3	198 ± 3	
науплий N4	260 ± 5	2 ± 0,1
науплий N5	303 ± 5	
науплий N6	346 ± 2	
копеподит C1	464 ± 11	2 ± 0,1
копеподит C2	564 ± 9	
копеподит C3	719 ± 20	
копеподит C4	872 ± 13	3 ± 0,4
копеподит C5	1016 ± 33	
N1 – C6 (M)		8,9 ± 0,1
N1 – C6 (F)		9,1 ± 0,1
C6 (M)	1052 ± 23	27 ± 3,2
C6 (F)	1168 ± 21	36,5 ± 1,6

Минимальное время генерации (достижения стадии C6 от выклева из яйца) при оптимальном питании (*I. galbana*) составило 9 сут (при среднесуточной температуре 25 °С), максимальное – 22 сут (при среднесуточной температуре 17 °С). Максимальная выживаемость от стадии яйца до взрослого *C. aquaedulcis* при

применении данного метода культивирования – 83 %. Максимальный возраст *C. aquaedulcis* от выклева из яйца до естественной смерти (в лабораторных условиях) – 48 сут.

Максимальная длительность эксплуатации когорты взрослых самок *C. aquaedulcis* для получения яиц и молоди копепод составляет 38 сут, так как максимальный возраст *C. aquaedulcis* от выклева из яйца до естественной смерти (в лабораторных условиях) составил 48 сут.

Преимущество *C. aquaedulcis* при использовании их в ларвикультуре рыб состоит в том, что при когортном культивировании копепод, можно получать массовую продукцию определенных стадий развития с заданными размерными (и биохимическими характеристиками) и использовать их для кормления личинок, на примере, калкана: в соответствии с их размерными и этологическими характеристиками в возрасте от 3 – 4 сут до 8 – 9 сут – науплиальные стадии, в возрасте 10 – 16 сут – ранние копеподитные стадии, и с возраста 17 сут – поздние копеподитные и взрослые стадии.

### **5.5.2. Получение возрастных когорт *Arctodiaptomus salinus*.**

Из общей массы науплиев отбирали необходимую для проведения экспериментов партию науплиев, которых переводили на подращивание до необходимой стадии развития (размерной группы). В качестве оптимального температурного режима был выбран следующий:  $21 \pm 1,5$  °С.

На протяжении 5 – 6 сут после выклева из яиц происходило 5 последовательных науплиальных линек, приводящих к получению последней шестой науплиальной стадии N6.

Спустя 7 – 8 сут после выклева происходил массовый переход от науплиальных к копеподитным стадиям *A. salinus*, и достижение взрослой стадии (С6) копеподы достигали на 20 сутки выращивания *A. salinus* от яйца при оптимальном температурном режиме 21 °С.



В результате получили следующие временные когорты *A. salinus* (табл. 5.10). Размерный состав культивируемых когорт *A. salinus*, изменялся от  $225 \pm 5$  мкм (науплий N1) до  $1328 \pm 16$  мкм (самец) и  $1386 \pm 32$  мкм (самка) соответственно стадиям развития (N1 до C6) в усредненные сроки (возраст) получения их (от яйца) (от 1 до 22 сут) при приведенных трофических условиях при температуре культивирования  $21^\circ\text{C}$ .

Минимальное время достижения стадии C6 от выклева из яйца при оптимальном питании (*I. galbana*) при среднесуточной температуре  $21^\circ\text{C}$  составило 23 сут по сравнению с 27 сут при среднесуточной температуре  $25^\circ\text{C}$  и 31 сут при среднесуточной температуре  $17^\circ\text{C}$ .

При средней выживаемости 80 %, максимально возможная выживаемость от стадии яйца до взрослого *A. salinus* при применении данного метода культивирования – 95 %.

При средней длительности эксплуатации взрослых самок для получения яиц – 60 сут при средней продолжительности жизни самок 82 сут. Максимальная длительность эксплуатации когорты взрослых самок *A. salinus* для получения яиц и молоди копепод при применении данного метода культивирования составляет 74 сут при максимальном возрасте *A. salinus* от выклева из яйца до естественной смерти (в лабораторных условиях) 98 сут.

В соответствии с размерными и этологическими характеристиками *A. salinus* для кормления личинок рыб, на примере калкана (в соответствии с размерами его рта и этологическими характеристиками [66]), можно использовать следующие стадии копепод, полученные при когортном культивировании: в возрасте личинок от 4 до 7 сут – науплиальные стадии N1 – N3, в возрасте от 8 до 14 сут – стадии N4 – C1, в возрасте 15 – 20 сут – стадии C2 – C4, в возрасте калкана 21 – 30 сут – стадии C5 – C6.

Таблица 5.10.

Средние размерные и возрастные характеристики *Arctodiaptomus. salinus* на стадиях развития при  $21 \pm 1,5$  °С при питании *Isochrysis galbana*

Стадия	Длина (μм)	Длительность стадии (сут)
науплий N1	$225 \pm 5$	$3 \pm 0,1$
науплий N2	$265 \pm 4$	
науплий N3	$314 \pm 5$	
науплий N4	$348 \pm 3$	$7 \pm 0,2$
науплий N5	$379 \pm 4$	
науплий N6	$450 \pm 5$	
Копеподит C1	$576 \pm 10$	$13 \pm 0,2$
Копеподит C2	$681 \pm 11$	
Копеподит C3	$851 \pm 13$	
Копеподит C4	$1028 \pm 13$	$20 \pm 0,2$
Копеподит C5	$1179 \pm 14$	
N1 – C6 (M)		$19.7 \pm 0,3$
N1 – C6 (F)		$20.2 \pm 0,4$
C6 (M)	$1328 \pm 16$	$64.9 \pm 13,1$
C6 (F)	$1386 \pm 32$	$86.4 \pm 11,5$

Таким образом, предложенные способы культивирования каляноидных копепод *C. aquaedulcis* и *A. salinus* обладают рядом преимуществ:

- впервые предложены оптимальные температурные и трофические условия для стандартизации процессов продуцирования яиц самками *C. aquaedulcis* и *A. salinus*, развития и выклева яиц *C. aquaedulcis* и *A. salinus*, развития и роста молоди *C. aquaedulcis* и *A. salinus* до достижения последней жизненной стадии;

- применение данной технологии позволяет обеспечить запланированное количество ценных для личинок культивируемых морских рыб кормовых организмов с определенными размерными и биохимическими характеристиками в требуемые временные интервалы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами в экспериментальных условиях данные по влиянию температурного и трофического факторов на продукционные характеристики двух убиквитных видов копепоид *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* включают новые сведения и могут быть использованы для понимания жизненных стратегий и ареалов обитания этих видов из двух таксономически и экологически близких семейств. Выявлено как сходство, так и межвидовые различия закономерностей роста и продуцирования этих копепоид в зависимости от температуры и питания и видоспецифичное влияние микроводорослей на развитие обоих видов копепоид.

Развитие *C. aquaedulcis* при любой температуре в температурном диапазоне 17 – 25 °С проходит быстрее, чем *A. salinus*, и максимальная скорость развития *A. salinus* приходится на более низкие температуры (21 °С), чем *C. aquaedulcis* (25 °С). Иными словами, температурный оптимум развития *A. salinus* сдвинут в сторону умеренных температур, а *C. aquaedulcis* – в сторону высоких.

Хемотаксономические характеристики микроводорослей, которыми питаются копепоиды, оказывают значимое влияние на жизнеспособность эмбрионов, длительность развития и выживаемость науплиальных и копепоидитных стадий обоих видов копепоид. В отличие от *A. salinus*, развитие которого от первой науплиальной стадии до половозрелости происходило при питании любыми видами микроводорослей из классов Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Tribouxiophyceae, Dinophyceae и Prymnesiophyceae, полное постэмбриональное развитие *C. aquaedulcis* отмечено только при их питании *P. cordatum*, *Isochrysis galbana* и *Ph. tricorutum*.

На примере *C. aquaedulcis* и *A. salinus* была подтверждена закономерность, выявленная ранее для других видов морских каляноидных копепоид, а именно то, что наиболее оптимальными микроводорослями для выживаемости эмбриональных стадий и постэмбрионального развития являются микроводоросли *I. galbana* и *P. cordatum*. В отличие от *C. aquaedulcis*, жизнеспособность науплиев на выклеве *A. salinus*, по-видимому, в большей степени зависит от содержания эссенциальных

жирных кислот ДГК и ЭПК в микроводорослях, которыми питаются самки. Различия каротиноидного состава у копепод (доминирование этерифицированного астаксантина в составе каротиноидов *A. salinus* и свободного астаксантина – в составе *C. aquaedulcis*), предполагают более низкие потребности *C. aquaedulcis* в этерифицированных формах астаксантина и, предположительно, связаны с особенностями биологии и стратегии размножения видов: *A. salinus* населяет как постоянные водоемы с большим градиентом температур и солёности, так и временные, и может переживать периоды засухи и полное пересыхание водоемов, так как способен производить как субитанные, так и покоящиеся яйца [133]; *C. aquaedulcis*, напротив, обитает только в постоянных водоемах и размножается только субитанными яйцами [107].

Очевидно, *A. salinus* и *C. aquaedulcis*, различаются механизмом биохимической трансформации незаменимых компонентов пищи и потребностями в них, и видоспецифические особенности влияния состава микроводорослей связаны с различиями в репродуктивной стратегии видов. Для *C. aquaedulcis*, размножающихся только субитанными яйцами, населяющих постоянные водоемы и обитающих на небольших, легко прогреваемых, глубинах, важна быстрота популяционного роста, реализуемая быстрым развитием и скоростью продуцирования яиц, развивающихся в большое количество науплиев при питании самок любыми микроводорослями. Для *A. salinus*, населяющих, как постоянные минерализованные озера с большими глубинами и с низкими температурным режимом, так и временные пересыхающие солёные водоемы с большим колебанием температур и солёности, важна способность к высокому выживанию в процессе жизненного цикла вне зависимости от источника пищи, то есть более высокая пищевая лабильность в процессе развития. Напротив, жизнеспособность эмбрионов *A. salinus*, особенно в диапаузирующих яйцах, должна быть обеспечена высоким и стабильным содержанием эссенциальными компонентами, которые позволят пережить потомству неблагоприятные условия и возобновить популяцию вида при наступлении благоприятств.

## ВЫВОДЫ

На основании результатов исследования трофического и температурного факторов на продукционные характеристики копепод двух видов *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* установлены оптимальные условия для наиболее эффективного получения их продукции копепод.

1. Выживаемость копепод обоих видов на протяжении онтогенеза зависит от вида микроводорослей, которыми они питаются. Максимальная выживаемость копепод на протяжении развития от N1 до C6 для *Calanipeda aquaedulcis* обеспечивается при питании *Prorocentrum cordatum* ( $92,5 \pm 8,9 \%$ ) и *Isochrysis galbana* ( $82,9 \pm 5,9 \%$ ), для *Arctodiaptomus salinus* – *Isochrysis galbana* ( $94,5 \pm 6,1 \%$ ).

2. Минимальная длительность развития от N1 до C6 составляет для *Calanipeda aquaedulcis* – 9 сут при  $25 \pm 1,5 \text{ }^\circ\text{C}$ , для *Arctodiaptomus salinus* – 20 сут при  $21 \pm 1,5 \text{ }^\circ\text{C}$  при питании копепод микроводорослями *Isochrysis galbana* и *Prorocentrum cordatum*.

3. Суточный рацион *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* увеличивается до максимального,  $0,023$  и  $0,046 \text{ мг}\cdot\text{экз}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$ , соответственно, при достижении концентрации *Isochrysis galbana*  $0,07 \text{ мг}\cdot\text{мл}^{-1}$ . Повышение концентрации *I. galbana* до  $0,2 \text{ мг}\cdot\text{мл}^{-1}$  сопровождается снижением интенсивности питания *C. aquaedulcis* до  $0,009$ , а *A. salinus* – до  $0,014 \text{ мг}\cdot\text{экз}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$ .

4. Суммарная плодовитость самок копепод за репродуктивный период при оптимальных трофических условиях и температуре  $21 \pm 1,5 \text{ }^\circ\text{C}$  составляет  $149,53 \pm 2,1$  яиц·самку<sup>-1</sup> *Calanipeda aquaedulcis*, а у *Arctodiaptomus salinus* –  $151,76 \pm 3,7$  яиц·самку<sup>-1</sup>. Среднесуточная плодовитость самок копепод за жизненный цикл, составляет при оптимальных трофических условиях и температуре  $21 \pm 1,5 \text{ }^\circ\text{C}$ :  $4,10 \pm 0,64$  для *C. aquaedulcis* и  $1,76 \pm 0,10$  яиц·самку<sup>-1</sup> для *A. salinus*.

5. На жизнеспособность яиц *Arctodiaptomus salinus*, в отличие от *Calanipeda aquaedulcis*, вид микроводоросли, которыми питаются самки, оказывает значительное влияние. Питание самок *Isochrysis galbana* и *Prorocentrum cordatum* обеспечивает максимальный процент выклева яиц: *C. aquaedulcis* –  $100 \%$ , *A. salinus*

– 85 и 63 %, соответственно. Питание самок *Dunaliella salina* приводит у *A. salinus* к нежизнеспособности 98 % яиц, но у *C. aquaedulcis* снижает их выклев только до 50 %.

6. Максимальная среднесуточная продукция (Pt) копепод достигается для *Calanipeda aquaedulcis* при  $25 \pm 1,5$  °C и составляет  $0,24 \text{ мг} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$ , для *Arctodiaptomus salinus* при  $21 \pm 1,5$  °C –  $0,26 \text{ мг} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$ .

8. Разработанная методика накопительного культивирования копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* в оптимальных трофических и температурных условиях может быть рекомендована для внедрения биотехнологию культивирования ракообразных с целью получения за определенный срок массового количества кормового планктона однородного возрастного, размерного и биохимического состава.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Ануфриева, Т.Н. Зоопланктон некоторых пресных и соленых озер Сибири : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Т.Н. Ануфриева. – Красноярск, 2010. – 18 с.
2. Арашкевич, Е.Г. Экспериментальное исследование питания копепод *Calanus helgholandicus* и *Calanus glacialis* при разных концентрациях корма / Е.Г. Арашкевич, А.В. Дриц // Океанография. – 1984. – Т. 24, вып. 2. – С. 316–322.
3. Битюкова, Ю.Е. Морфо-экологические особенности раннего онтогенеза черноморской камбалы калкана *Psetta taeotica* (Pallas) в условиях искусственного выращивания : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.10 / Ю.Е. Битюкова. – Москва, 1986. – 24 с.
4. Вьюшкова, В. П. Находка солоноватоводного рачка *Calanipeda aquadulcis* Kritsch (Copepoda, Calanoidae) в Волгоградском водохранилище / В.П. Вьюшкова, Т.В. Гурова // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, №. 11. – С. 1726–1727.
5. Галковская, Г.А. Рост водных животных при переменных температурах / Г.А. Галковская, Л.М. Сушня. – Минск : Наука и техника, 1978. – 143 с.
6. Гарбер, Б.И. Наблюдения за развитием и размножением *Calanipeda aquae dulcis* Kritsch (Copepoda: Calanoida) / Б.И. Гарбер // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1951. – Т. 2. – С. 3–55.
7. Гиляров, А.М. Динамика численности планктонных ракообразных / А.М. Гиляров. – Москва : Наука, 1987. – 192 с.
8. Грезе, В.Н. Вторичная продукция морей и океанов / В.Н. Грезе // Итоги науки и техники. Сер.: Общая экология, биоценология, гидробиология: Биологическая продуктивность водоемов / ВИНТИ. – Москва, 1973. – Т. 1. – С. 102–136.
9. Грезе, В.Н. Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kroyeri* Giesbr. в неритической зоне Черного моря / В.Н. Грезе, Э.П. Балдина // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1964. – Т. 17. – С. 240–261.



10. Грузов, Л.Н. О механизме, регулирующем потребление пищи у морских веслоногих рачков / Л.Н. Грузов, Г.В. Волошина // *Океанология*. – 1976. – Т.16, вып. 5. – С. 868–876.
11. Губарева, Е.С. Солёностная толерантность копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) / Е.С. Губарева, Л.С. Светличный // *Мор. экол. журн.* – 2011. – Т. 10, № 4. – С. 32–39.
12. Гунько, А.Ф. Материалы о питании *Calanipeda aquae-dulcis* (Crustacea, Calanoida) в Азовском море / А.Ф. Гунько, А.Я. Алдакимова // *Тр. АзНИИРХ*. – 1963. – Вып. 6. – С. 3–5.
13. Евдокимов, Н.А. Тактика и стратегия температурных адаптаций Calanoida (Crustacea, Copepoda) к условиям временных водоёмов / Н.А. Евдокимов // *Экология водных беспозвоночных : сб. материалов междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. Ф.Д. Мордухай-Болтовского / (Борок, 30 окт.–2 нояб. 2010 г.)*. – Ярославль, 2010. – С. 86–90.
14. Заика, В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов / В.Е. Заика. – Киев : Наук. думка, 1983. – 205 с.
15. Заика, В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных / В.Е. Заика. – Киев : Наук. думка, 1972. – 143 с.
16. Иванова, М.Б. Влияние температуры на длительность эмбрионального и постэмбрионального развития пресноводных планктонных Copepoda (Diaptomidae, Cyclopidae) / М.Б. Иванова // *Гидробиол. журн.* – 1975. – Т. 9, № 4. – С. 116–123.
17. Иванова, М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. / М.Б. Иванова. – Ленинград : Зоол. ин-т АН СССР, 1985. – 222 с.
18. Ивлев, В.С. Экспериментальная экология рыб / В.С. Ивлев. – Киев : Наукова думка, 1977. – 272 с.
19. Ивлева, И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных / И.В. Ивлева. – Киев : Наук. думка, 1981. – 232 с.
20. Каротиноидный состав каляноидных копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при питании *Dunaliella salina* / А.Н. Ханайченко,

- Н.В. Поспелова, Л.О. Аганесова, Т.В. Рауэн // Мор. экол. журн. – 2014. – Т. 13, № 1. – С. 82–87.
21. Карпевич, А.Ф. О целесообразности акклиматизации планктонной копеподы (*Calanipeda aquaedulcis* Krich) в Аральском море / А.Ф. Карпевич // Тр. ВНИРО. – 1964. – Т. 55. – С. 177–183.
  22. Кафанов, А.И. К эпизоотологии *Schistocephalus pungitii* (Ligulidae) на озере Маньч-Гудило / А.И. Кафанов, И.М. Языкова // Зоол. журн. – 1971. – Т. 19, вып. 10. – С. 1572–1574.
  23. Ковалев, А. В. Неритизация планктонной фауны открытых районов Средиземноморского бассейна / А.В. Ковалев // Гидробиологические исследования на Украине в XI пятилетке : тез. докл. V конф. Укр. фил. ВГБО. – Киев, 1987 – С. 42–44.
  24. Ковалев, А.В. Сезонные изменения размеров некоторых пелагических Copepoda Черного моря / А.В. Ковалев // Зоол. журн. – 1964. – Т. 43, вып. 1. – С. 133–136.
  25. Ковалева, Т.М. Влияние размеров и морфологических особенностей водорослей на потребление их копеподами / Т.М. Ковалева // Биология моря. – 1987. – Т. 42. – С. 28–33.
  26. Кокова, В.Е. Непрерывное культивирование беспозвоночных / В.Е. Кокова. – Новосибирск : Наука, 1982. – 168 с.
  27. Картунова, Т.А. Рачок калянипеда в Аральском море / Т.А. Картунова, Л.Ф. Буляева, О.К. Ярыгина // Рыб. хоз-во.– 1972. – № 7. – С. 32–34.
  28. Куделина, Е.Н. Влияние температуры на размножение, развитие и плодовитость *Calanipeda aquae-dulcis* Krich / Е.Н. Куделина // Тр. Касп. бассейн. фил. ВНИРО. – 1950. – Т. 11. – С. 265–286.
  29. Куделина, Е.Н. Наблюдение за размножением *Calanipeda aquae-dulcis* / Е.Н. Куделина // Тр. Касп. бассейн. фил. ВНИРО. – 1950.– Т. 9.
  30. Кукина, И.В. Экспериментальные исследования потребления морскими копеподами водорослей разных размеров / И.В. Кукина // Океанология. – 1975. – Т. 15, вып. 3. – С. 514–519.

31. Литвинюк, Д.А. Определение доли живых организмов в культуре копеподы *Calanipeda aquaedulcis* после их окраски нейтральным красным и диацетатом флуоресцеина / Д.А. Литвинюк, Л.О. Аганесова, В.С. Муханов // Экология моря. – 2009. – Вып. 78. – С. 65–69.
32. Макарова, Н.П. Закономерности линейного роста веслоногих ракообразных / Н.П. Макарова // Гидробиол. журн. – 1974. – Т.10, № 3. – С. 84–89.
33. Методы определения продукции водных животных / под ред. Г.Г. Винберга. – Минск : Высш. школа, 1968. – 248 с.
34. Михман, А.С. Питание личинок калкана *Scophtalmus maeoticus* и *Platichthys flecsus luscus* в Таганрогском заливе / А.С. Михман, М.И. Брызгунов // Вопр. ихтиол. – 1978. – Т 5, № 112. – С. 961–963.
35. Муравская, З.А. О потреблении кислорода и экскреции азота у *Calanus helgolandicus* (Claus) и *Pontella mediterranea* Claus / З.А. Муравская, Е.В. Павлова, Г.Е. Шульман // Экология моря. – 1980. – Вып. 2. – С.33–40.
36. Новоселова, Н.В. К методике массового культивирования живых кормов в условиях низкой температуры для молоди ценных морских видов рыб / Н.В. Новоселова, В.Н. Туркулова // Тр. ЮгНИРО. – 2008. – Т. 46. – С. 41–47.
37. Общие основы изучения водных экосистем / под ред. Г.Г. Винберга. – Ленинград : Наука, 1979. – 273 с.
38. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей в трех томах / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. – Киев : Наук. Думка, 1969. – 2535 с.
39. Особенности развития сообщества планктонных ракообразных водоемов зоны СИП в 2002 г. / Т.С. Стуге, М.А. Матмуратов, Е.Г. Крупа, Г.Ж. Акбердина // Вестник НЯЦ РК. – 2003. – Вып. 3. – С. 98–102.
40. Остроумова, И.Н. Биологические основы кормления рыб / И.Н. Остроумова. – Санкт-Петербург : ГосНИОРХ, 2001. – 372 с.
41. Официальный сайт Algaebase [Электронный ресурс]. – Режим доступа : <http://www.algaebase.org/>.
42. Официальный сайт WORMS [Электронный ресурс]. – Режим доступа : <http://www.marinespecies.org/>.

43. Пастернак, А.Ф. Эколого-физиологические основы формирования жизненных циклов планктонных копепод высоких широт : автореф. дисс. ... докт. биол. наук : 03.00.18 / А.Ф. Пастернак. – Москва, 2009. – 50 с.
44. Петипа, Т.С. Исследование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования / Т.С. Петипа, В.С. Тен // Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). – Киев, 1971. – С. 168–177.
45. Петипа, Т.С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах / Т.С. Петипа. – Киев : Наук. думка, 1981. – 245 с.
46. Потемкина, Д.А. Возрастные стадии некоторых *Copepoda* Черного моря / Д.А. Потемкина // Зоол. журн. – 1940. – Т.19, вып. 1. – С. 119–125.
47. Примаков, И.П. Продукция планктонных ракообразных в Белом море / И.П. Примаков, В.Я. Бергер // Биол. моря. – 2007. – Т. 33, № 5. – С. 356–360.
48. Рауэн, Т.В. Продукционные показатели коловраток *Brachionus plicatilis* при питании микроводорослями разных таксономических групп / Т.В. Рауэн, В.С. Муханов, А.Н. Ханайченко // Мор. экол. журн. – 2012. – Т. 11, № 3. – С. 89–97.
49. Романенко, В.Д. Основы гидроэкологии / В. Д. Романенко. – Киев : Генеза, 2004. – 682 с.
50. Рябушко, Л.И. Микроводоросли планктона и бентоса Азовского моря. (Чек-лист, синонимика, комментарий) / Л.И. Рябушко, А.В. Бондаренко. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – 211 с.
51. Садчиков, А.П. Планктология / А.П. Садчиков. – Москва : МАКС Пресс, 2007. – 224 с.
52. Сажина, Л.И. Изучение роста и размножения пелагических копепод Черного моря в ИНБЮМ НАН Украины / Л.И. Сажина // Экология моря. – 1996. – Вып. 45 – С. 31–38.
53. Сажина, Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепод в морских планктонных сообществах / Л.И. Сажина. – Киев : Наук. Думка, 1985. – 240 с.

54. Сажина, Л.И. Развитие черноморских Copepoda I. Науплиальные стадии *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kroyeri* Giesbr., *Oithona minuta* Kritez / Л.И. Сажина // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1960. – Вып. 13. – С. 49–67.
55. Сажина, Л.И. Развитие черноморских Copepoda II. Науплиальные стадии *Calanus helgolandicus* (Claus) / Л.И. Сажина // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1961. – Вып. 14. – С. 102–108.
56. Сажина, Л.И. Размножение, рост, продукция морских веслоногих ракообразных / Л.И. Сажина. – Киев : Наук. думка, 1987. – 156 с.
57. Семик, А.М. Веслоногий рачок-диаптомус (*Diaptomus salinus* E. Daday) — возможный объект массового культивирования / А.М. Семик // Живые корма для объектов марикультуры : сб. науч. тр./ ВНИРО. – Москва, 1988. – С. 98–102.
58. Состояние зоопланктона как кормовой базы личинок рыб в Чёрном море / А.В. Ковалев, Н.А. Островская, В.А. Скрябин, Ю.А. Загородняя // Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря : сб. науч. тр. / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь, 1995. – С. 131–152.
59. Спекторова, Л.В. Обзор зарубежного опыта разведения артемии для использования ее в аквакультуре / Л.В. Спекторова. – Москва : ВНИРО, ЦНИНТЭИРХ, 1984. – 63 с.
60. Стельмах, Л.В. Коллекция морских планктонных водорослей Института биологии южных морей НАН Украины / Л.В. Стельмах, О.А. Галатонова. – Севастополь, 2003. – 14 с. – (Препринт / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А.О. Ковалевского).
61. Сушня, Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных / Л.М. Сушня. – Минск : Наука и техника, 1975. – 207 с.
62. Сушня, Л.М. Потребление пищи как функция веса тела ракообразных / Л.М. Сушня, Н.Н. Хмелева // Докл. АН СССР. – 1967. – Т. 176, № 6. – С. 1428–1431.
63. Тарасова, Р.А. Влияние абиотических факторов на популяцию *Calanipeda aquaedulcis* / Р. А. Тарасова, С. В. Шипулин, Л. И. Тарасова // Вестн. АГГУ. – 2007. – Т. 3. – С. 29–33.

64. Толмеев, А.П. Экспериментальное определение кинетики роста и спектров питания некоторых видов зоопланктона : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.02 / А.П. Толмеев. – Красноярск, 2002. – 20 с.
65. Хайлов, К.М. Экологический метаболизм в море / К.М. Хайлов. – Киев : Наук. думка, 1971. – 252 с.
66. Ханайченко, А.Н. Избирательность питания личинок калкана и выбор стратегии их кормления / А.Н. Ханайченко, Ю.Е. Битюкова // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 63–67.
67. Ханайченко, А.Н. Влияние микроводорослевой диеты на характеристики воспроизводства копепод / А.Н. Ханайченко // Экология моря. – 1999. – Вып. 49 – С. 56–61.
68. Ханайченко, А.Н. Влияние питания самок *Calanus helgolandicus* микроводорослями *Emiliana huxleyi* и *Rhodomonas salina* на продукцию яиц и жизнеспособность науплиев / А.Н. Ханайченко, С.А. Пуле, Х.-К. Канг // Экология моря. – 2001. – Вып. 55. – С. 63–68.
69. Ханайченко, А.Н. Массовое культивирование копепод в полупроточных культурах / А.Н. Ханайченко // Вклад молодых ученых в решение современных вопросов океанологии и гидробиологии : материалы IV Всесоюз. конф. по науке и технологии. – Севастополь, 1989. – С. 66–67.
70. Ханайченко, А.Н. Особенности формирования хроматофорного комплекса камбалы калкан *Psetta maxima* var. *maeotica* в онтогенезе в зависимости от пищевой цепи / А.Н. Ханайченко, Ю.Е. Битюкова // Мор. экол. журн. – 2007. – Т. 3, № 6. – С. 66–83.
71. Ханайченко, А.Н. Репродуктивный потенциал *Calanus helgolandicus* из осенних популяций Ла Манша / А.Н. Ханайченко, С.А. Пуле // Экология моря . – 2002. – Вып. 62. – С. 67–72.
72. Хмелева, Н.Н. Продукция кормовых и промысловых ракообразных / Н.Н. Хмелева, А.П. Голубев. – Минск : Наука и техника, 1984. – 216 с.
73. Хочачка, П. Стратегия биохимической адаптации / П. Хочачка, Дж. Сомеро. – Москва : Мир, 1977. – 400 с.

74. Чайнова, Л.И. Размножение и развитие пелагических Copepoda Черного моря / Л.И. Чайнова // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1950. – Т. 10. – С. 78–105.
75. Чепурнов, А.В. Культивирование рыб Чёрного моря в замкнутых установках / А.В. Чепурнов. – Киев : Наук. думка, 1989. – 104 с.
76. Чёрное море : сб.– Ленинград : Гидрометеиздат, 1983. – 408 с.
77. Численко, Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела / Л.Л. Численко. – Ленинград : Наука, 1968. – 105 с.
78. Шадрин, Н.В. *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (Copepoda, Diaptomidae), редкий в северо-западной части Чёрного моря вид, обычен в прибрежных водах Крыма / Н.В. Шадрин, Е.А. Батогова, А.В. Копейка // Мор. экол. журн. – 2008. – Т. 7, № 2. – С. 86.
79. Юнева, Т.В. Сравнительная характеристика липидного состава и двигательной активности диапаузирующей экогруппы *Calanus euxinus* (Copepoda) / Т.В. Юнева, Л.С. Светличный, А.М. Щепкина // Гидробиол. журн. – 1998. – Т. 34, вып. 1. – С. 74–84.
80. Яблонская, Е.А. К вопросу о продуктивности Аральского моря. Интенсивность образования продукции зоопланктона / Е.А. Яблонская, Н.К. Луконина // Океанология. – 1962. – Т. 2, вып. 2. – С. 298–304.
81. Andreev, N.I. The fauna of the Aral Sea in 1989. 2. The zooplankton / N.I. Andreev, I.S. Plotnikov, N.V. Aladin // Int. J. Salt Lake Res. – 1992. – Vol. 1, iss. 1. – P. 111–116.
82. Anufriieva, E.V. Factors determining the average body size of geographically separated *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) populations / E.V. Anufriieva, N.V. Shadrin // Zool. Res. – 2014. – Vol. 35, iss. 2. – P. 132–141.
83. Attached microalgae contribute to planktonic food webs in bays with fish and pearl oyster farms / D. Hideyuki, K.-H. Chang, Y. Obayashi, M. Yoshihara, M. Shime, T. Yamamoto, Y. Nishibe, S. Nakano // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2008. – Vol. 353. – P. 107–113.

84. Bāmstedt, U. Utilization of small-sized food algae by *Calanus finmarchicus* (Copepoda: Calanoida) and the significance of feeding history / U. Bāmstedt, J.C. Nejtgaard, P.T. Solberg // Sarsia. – 1999. – Vol. 84, iss. 1. – P. 19–38.
85. Berggreen, U. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod during development: implications for determination of copepod production / U. Berggreen, B. Hansen, T. Kiørboe // Mar. Biol. – 1988. – Vol. 99, iss. 3. – P. 341–352.
86. Biochemical composition of copepods for evaluation of feed quality in production of juvenile marine fish / T. Van der Meeren, R. E. Olsen, K. Hamre, H. J. Fyhn // Aquaculture. – 2008. – Vol. 274, iss, 2. – P. 375–397.
87. Bottrell, H.H. Seasonal variations in length, dry weight, carbon and nitrogen of *Calanus helgolandicus* from the Celtic Sea / H.H. Bottrell, D.B. Robins // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1984. – Vol. 14. – P. 259–268.
88. Boysen-Jensen, P. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909 – 1917 / P. Boysen-Jensen // Rept. Dan. Biol. Stat. – 1919. – Vol. 26. – P. 1–44.
89. Buskey, E.J. Behavioral characteristics of copepods that affect their suitability as food for larval fishes / E.J. Buskey // Copepods in aquaculture / Eds.: C.-S. Lee, P.J. O’Byrne, N.H. Marcus. – Oxford, 2005. – P. 91–105.
90. Cahu, C. Nutritional components affecting skeletal development in fish larvae. / C. Cahu, J. Zambonino Infante, T. Takeuchi // Aquaculture. – 2003. – Vol. 227, iss, 1. – P. 245–258.
91. Callieri, C. Carbon partitioning in the food web of a high mountain lake: from bacteria to zooplankton / C. Callieri, A. Pugnetti, M. Manca // J. Limnol. – 1999. – Vol. 58, iss. 2. – P. 144–151
92. Camus T. Roles of microalgae on total egg production over female lifespan and egg incubation time, naupliar and copepodite survival, sex ratio and female life expectancy of the copepod *Bestiolina similis* / T. Camus, C. Zeng // Aquacult. Res. – 2010. – Vol. 41, iss. 11. – P. 1717–1726.
93. Can we use laboratory-reared copepods for experiments? A comparison of feeding behaviour and reproduction between a field and a laboratory population of *Acartia*



- tonsa* / P. Tiselius, B. Hansen, P. Jonsson, T. Kiørboe, T. G. Nielsen, S. Piontkovski, E. Saiz // ICES. J. Mar. Sci. – 1995. – Vol. 52, iss 3–4. – P. 369–376.
94. Carlotti, F. Individual variability of development in laboratory-reared *Temora stylifera* copepodites: consequences for the population dynamics and interpretation in the scope of growth and development rules / F. Carlotti, S. Nival // J. Plankton Res. – 1991. – Vol. 13, iss. 4. – P. 801–813.
95. Chesney, E.J. Copepods as live prey: a review of factors that influence the feeding success of marine fish larvae / E.J. Chesney // Copepods in aquaculture / Eds.: C. - S. Lee, P.J. O'Bryen, N.H. Marcus. – Oxford, 2005. – P. 133–150.
96. Conover, R.J. Food relations and nutrition of zooplankton / R.J. Conover // Symp. Exptl. Marine Ecol. Occasional Publ. – 1964. – Vol. 2. – P. 81–91.
97. Cooke, S.L. Positive effects of UV radiation on a calanoid copepod in a transparent lake: do competition, predation or food availability play a role? / S.L. Cooke, C.E. Williamson // J. Plankton Res. – 2006. – Vol. 2, iss. 2. – P. 171–179.
98. Copepod hatching success in marine ecosystems with high diatom concentrations / X. Irigoien, R. Harris, H.M. Verheye, P. Joly, J. Runge, M. Star, et al. // Nature. – 2002. – Vol. 419. – P. 387–389.
99. Copepod mating: chance or choice? / J. Titelman, O. Varpe, S. Eliassen, O. Fiksen // J. Plankton Res. – 2007. – Vol. 29, iss. 12. – P. 1023–1030.
100. Corkett, C.J. The rearing of the marine calanoid copepods *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *C. glacialis* Jaschnov and *C. hyperboreus* Kroyer with comment on the equiproportional rule / C.J. Corkett, I.A. McLaren, J.-M. Sevigby // Sillogeus. – 1986. – Vol. 58. – P. 539–546.
101. Coutteau, P. Micro-Algae. / P. Coutteau. // Manual on the Production and Use of Live Food for Aquaculture / Eds.: P. Lavens, P. Sorgeloos. – Rome, 1996. – 300 p. – (FAO Fisheries Technical Paper : no. 361).
102. Dam, H.G. *Prorocentrum minimum* (clone Exuv) is nutritionally insufficient, but not toxic to the copepod *Acartia tonsa* / H.G. Dam, S.P. Colin // Harmful Algae. – 2005. – Vol. 4. – P. 575–584.

103. DeMott, W.R. Food selection by calanoid copepods in response to between-lake variation in food abundance / W.R. DeMott // *Freshwater Biol.* – 1995. – Vol.33, iss. 2. – P. 171–180.
104. Development of feeding mechanics in marine fish larvae and the swimming behavior of zooplankton prey: implications for rearing marine fishes / R.G. Turingan, J.L. Beck, J.M. Krebs, J.D. Licamele // *Copepods in aquaculture* / Eds.: C.-S. Lee, P.J. O'Bryen, N.H. Marcus. – Oxford, 2005. – P. 119–132.
105. Dramatic change in the copepod community in Sevastopol Bay (Black Sea) during two decades (1976–1996) / A.D. Gubanova, I.Yu. Prusova, U. Niermann, N.V. Shadrin, I.G. Polikarpov // *Senckenbergiana Maritima.* – 2001. – Vol. 31, iss. 1. – P. 17–27.
106. Dumont, H.J. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters / H.J. Dumont, I. Van de Velde, S. Dumont // *Oecologia.* – 1975. – Vol. 19, iss. 1. – P. 75–97.
107. Ecology and distribution of calanoid copepods in Sicilian inland waters (Italy) / F. Marrone, G. Castelli, R. Barone, L. Naselli-Flores // *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie.* – 2006. – Vol. 29. – P. 2150–2156.
108. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition / H. W. Lee, S. Ban, T. Ikeda, T. Matsuishi // *J. Plankton Res.* – 2003. – Vol. 25, iss. 3 – P. 261–271.
109. Egg production rates of *Calanus helgolandicus* females reared in the laboratory: variability due to present and past feeding conditions / C. Rey-Rassat, X. Irigoien, R. Harris, R. Head, F. Carlotti // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2002. – Vol. 238. – P. 139–151.
110. Egg production and hatching success in the calanoid copepods *Calanus helgolandicus* and *Calanus finmarchicus* in the North Sea from March to September 2001 / S.H. Jonasdottir, N.H. Trung, F. Hansen, S. Gartner // *J. Plankton Res.* – 2005. – Vol. 27, iss. 12. – P. 1239–1259.

111. Feeding of nauplii, copepodites and adults of *Calanipeda aquaedulcis* (Calanoida) in Mediterranean salt marshes / S. Brucet, J. Compte, D. Boix, R. López-Flores, X.D. Quintana // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2008. – Vol. 355. – P. 183–191.
112. Feeding spectra of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) using fatty acid trophic markers in seston food in two salt lakes in South Siberia (Khakasia, Russia) / A.P. Tolomeev, N.N. Sushchik, R.D. Gulati, O.N. Makhutova, G.S. Kalacheva, T.A. Zotina // *Aquatic Ecol.* – 2010. – Vol. 44, iss. 3. – P. 513–530.
113. Feeding, growth, and reproduction in the genus *Calanus* / R.P. Harris, X. Irigoien, R.N. Head, C. Rey, B.H. Hygum, B.W. Hansen, B. Niehoff, B. Meyer-Harms, F. Carlotti // *ICES J. Mar. Sci.* – 2000. – Vol. 57, iss. 6. – P. 1708–1726.
114. Fisher, R.A. *The Genetical Theory of Natural Selection* / R.A. Fisher. – Oxford : Clarendon Press, 1930. – 365 p.
115. Frisch, D. Invasion of artificial ponds in Donana Natural Park, southwest Spain, by an exotic estuarine copepod / D. Frisch, H. Rodríguez-Pérez, A.J. Green // *Aquat. Conserv.* – 2006. – Vol. 16, iss. 5. – P. 483–492.
116. Frost, B.W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* / B.W. Frost // *Limnol. Oceanogr.* – 1972. – Vol. 18, no. 6. – P. 805–815.
117. Further description of the development of the digestive organs in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae, with notes on differential absorption of copepod and *Artemia* prey / F.S. Luizzi, B. Gara, R.J. Shields, N. R. Bromage // *Aquaculture.* – 1999. – Vol. 176, iss. 1. – P. 101–116.
118. Grindley, J.R. *The zoogeography of the Pseudodiaptomidae* / J.R. Grindley // *Crustaceana.* – 1984. – Suppl. 7. – P. 217–228.
119. Grisez, L. Mode of infection and spread of *Vibrio anguillarum* in turbot *Scophthalmus maximus* larvae after oral challenge through live feed / L. Grisez, P. Sorgeloos, F. Ollevier // *Dis. Aquat. Organ.* – 1996. – Vol. 26, iss. 3. – P. 181–187.
120. Growth and development of *Calanus helgolandicus* reared in the laboratory / C. Rey-Rassat, X. Irigoien, R. Harris, R. Head, F. Carlotti // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2002. – Vol. 238. – P. 125–138.

121. Gusmao, L.F.M. Sex ratios, intersexuality and sex change in copepods / L.F.M. Gusmao, A.D. McKinnon // J. Plankton Res. – 2009. – Vol. 31, iss. 9 – P. 1101–1117.
122. Hart, R.C. Copepod post-embryonic durations: pattern, conformity, and predictability. The realities of isochronal and equiproportional development, and trends in the copepodid – naupliar duration ratio / R.C. Hart // Hydrobiologia. – 1990. – Vol. 206. – P. 175–206.
123. Hart, R.C. Food and suspended sediment influences on the naupliar and copepodid durations of freshwater copepods: comparative studies on *Tropodiptomus* and *Metadiptomus* / R.C. Hart // J. Plankton Res. – 1991. – Vol. 13, iss. 3. – P. 645–660.
124. Harvey, H.W. Note on the selective feeding by *Calanus* / H.W. Harvey // J. Mar. Biol. As. U.K. – 1937. – Vol. 22, iss. 1. – P. 97–100.
125. Herzig, A. The ecological significance of the relationship between temperature and duration of embryonic development in planktonic freshwater copepods / A. Herzig // Hydrobiologia. – 1983. – Vol. 100. – P. 65–91.
126. Hirche, H. J. Egg production of *Calanus finmarchicus*: effect of temperature, food and season / H. J. Hirche, U. Meyer, B. Niehoff // Mar. Biol. – 1997. – Vol. 127, iss. 4. – P. 609–620.
127. Hirche, H.-J. The cultivation of *Calanoides carinatus* Kroyer (Copepoda: Calanoida) under different temperatures and food conditions – with a description of eggs and nauplii / H.-J. Hirche // J. Mar. Biol. As. U.K. – 1980. – Vol. 60, iss. 1. – P. 115–125.
128. Ianora, A. A comparative study of the inhibitory effect of diatoms on the reproductive biology of the copepod *Temora stylifera* / A. Ianora, S.A. Poulet, A. Miralto // Mar. Biol. – 1995. – Vol. 121, iss. 3. – P. 533–539.
129. Ianora, A. Birth control effects of diatoms on copepod reproduction: implications for aquaculture studies / A. Ianora // Copepods in aquaculture / Eds.: C.-S. Lee, P.J. O’Byrne, N.H. Marcus. – Oxford, 2005. – P. 31–48.
130. IOC-UNESCO Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae [Electronic resource] / Eds : Ø. Moestrup, R. Akselman, G. Cronberg, M. Elbraechter, S. Fraga, Y. Halim, G. Hansen, M. Hoppenrath, J. Larsen, N. Lundholm, L. N. Nguyen,

- A. Zingone – 2010. – Mode of Access: <http://www.marinespecies.org/HAB>. – Accessed on 2010-10-15.
131. Isolipidic diets differing in their essential fatty acid profiles affect the deposition of unsaturated neutral lipids in the intestine, liver and vascular system of Senegalese sole larvae and early juveniles / A. Boglino, E. Gisbert, M.J. Darias, A. Estévez, K.B. Andree, C. Sarasquete, J.B. Ortiz-Delgado // *Comp. Biochem. Phys. A.* – 2012. – Vol. 162, iss. 1. – P. 59–70.
132. Jimenez-Melero, R. Effect of temperature, and individual variability on the embryonic development time and fecundity of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) from a shallow saline pond / R. Jimenez-Melero, G. Parra, F. Guerrero // *Hydrobiologia.* – 2012. – Vol. 686. – P. 241–256.
133. Jimenez-Melero, R. Seasonal variation in the population growth rate of a dominant zooplankton: what determines its population dynamics? / R. Jimenez-Melero, J.M. Ramirez, F. Guerrero // *Freshwater Biol.* – 2013. – Vol. 58, iss. 6. – P. 1221–1233.
134. Kat, M. *Dinophysis acuminata* blooms, the distinct cause of Dutch mussel poisoning / M. Kat // *Toxic Dinoflagellates.* – New York, 1985. – P. 73–77.
135. Khanaichenko A.N. Interactive Overview of Modern Aquaculture Aspects in frame of the project "Use of modern information technique and multimedia in aquacultural education in Ukraine" sponsored by Flemish Ministry of Education (University of Ghent, Belgium) [Electronic resource] / A.N. Khanaichenko, A. Zapevalin : Institute of Biology of the Southern Seas NASU. – Sevastopol, 1997. – (CD-based electronic version).
136. Khanaychenko, A.N. Experiences in rearing endemic Black Sea turbot larvae / A.N. Khanaychenko, Y.E. Bitukova, N.K. Tkachenko // *EAS Spec. Publ.* – 1994. – Vol. 22. – P. 349–358.
137. Kiørboe, T. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action / T. Kiørboe, F. Mohlenberg, K. Hamburger // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1985. – Vol. 26. – P. 85–97.

138. Kiørboe, T. Scaling of fecundity, growth and development in marine planktonic copepods. / T. Kiørboe, M. Sabatini // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – Vol. 120, iss. 1–3. – P. 285–298.
139. Kleppel, G.S. Egg production and the nutritional environment of *Acartia tonsa*: the role of food quality in copepod nutrition / G.S. Kleppel, C.A. Burhart // *ICES J. Mar. Sci.* – 1995. – Vol. 52, iss. 3–4. – P. 297–304.
140. Koski, M. Effect of food quality on rate of growth and development of the pelagic copepod *Pseudocalanus elongates* (Copepoda, Calanoida) / M. Koski, W.K. Breteler, N. Schogt // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1998. – Vol. 170. – P. 169–187.
141. Lang, K. Monographie der Harpacticiden : I-II / K. Lang. – Lund : H. Ohlssons Boktryckeri, 1948. – 1683 p.
142. Lee, C.E. Evolution of physiological tolerance and performance during freshwater invasions / C. E. Lee, J. L. Remfert, G. W. Gelembiuk // *Integr. Comp. Biol.* – 2003. – Vol. 43, iss. 3. – P. 439–449.
143. Lipid synthesized by micro-algae grown in laboratory and industrial scale bioreactors / A. Makri, S. Bellou , M. Birkou, K. Papatrehas, N. P. Dolapsakis, D. Bokas, G. Aggelis // *Eng. Life Sci.* – 2011. – Vol. 11, iss. 1. – P. 52–58.
144. Lotocka, M. Astaxanthin, canthaxanthin and astaxanthin esters in the copepod *Acartia bifilosa* (Copepoda, Calanoida) during ontogenetic development / M. Lotocka, E. Styczynska-Jurewicz // *Oceanologia.* – 2001. – Vol. 43, iss. 4. – P. 487 – 497.
145. Manual on the Production and Use of Live Food for Aquaculture / Eds.: P. Lavens, P. Sorgeloos. – Rome, 1996. – 300 p. – (FAO Fisheries Technical Paper ; no. 361).
146. Marcus, N.H. Calanoid copepods, resting eggs, and aquaculture / N.H. Marcus // *Copepods in aquaculture* / Eds.: C.-S. Lee, P.J. O'Bryen, N.H. Marcus. – Oxford, 2005. – P. 3–9.
147. McLaren, I.A. Assessing the equivalence of growth and egg production of copepods / I.A. McLaren, A. Leonard // *J. Mar. Science.* – 1995. – Vol. 52, iss. 3–4. – P. 397–408.

148. Merchie, G. Use of nauplii and meta-nauplii / G. Merchie // Manual on the production and use of live food for aquaculture / Eds.: P. Lavens, P. Sorgeloos. – Rome, 1996. – P. 171–203. – (FAO Fisheries Technical Paper ; no. 361).
149. Mesozooplankton communities in the Aegean and Black Sea: a comparative study / I. Siokou-Frangou, T. Shiganova, A.D. Gubanova, E. Christou, L. Kamurska, A. Konsulov, E. Musaeva, M.A. Pancucci-Papadopoulou, V. Skryabin // Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins : Intern. conf. (23–26 Feb., 1999, Athens, Greece). – Brussels, 2000. – P. 36–37.
150. Miller, C.B. Copepod growth in detail: pattern similarity to decapod larvae / C.B. Miller // ICES J. Mar. Science. – 2008. – Vol. 65, iss. 3. – P. 332–338.
151. Munilla-Moran, R. The role of exogenous enzymes in digestion in cultured turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.) / R. Munilla-Moran, J.R. Stark, A. Barbour // Aquaculture . – 1990. – Vol. 88, iss. 3–4. – P. 337–350.
152. Natural copepods are superior to enriched *Artemia* nauplii as feed for halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus*) in terms of survival, pigmentation and retinal morphology: relation to dietary essential fatty acids / R.J. Shields, J.G. Bell, F.S. Luizi, B. Gara, N.R. Bromage, J.R. Sargent // J. Nutrition. – 1999. – Vol. 129, iss.6. – P. 1186–1194
153. Naupliar development times and survival of the copepods *Calanus helgolandicus* and *Calanus finmarchicus* in relation to food and temperature / K.B. Cook, A. Bunker, S. Hay, A.G. Hirst, D.C. Speirs // J. Plankton Res. – 2007. – Vol. 29, iss. 9. – P. 757–767.
154. New evidence of the copepod maternal food effects on reproduction / A. Lacoste, S.A. Poulet, A. Cueff, G. Kattner, A. Ianora, M. Laabir // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2001. – Vol. 259, iss 1. – P. 85–107.
155. Nival, P. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): Effects on grazing / P. Nival, S. Nival // Limnol. Oceanogr. – 1976. – Vol. 21, iss. 1. – P. 24–38.

156. O'Bryen, P.J. Culture of copepods and applications to marine finfish larval rearing workshop discussion summary / P.J. O'Bryen, L. Cheng-Sheng // Copepods in aquaculture / Eds.: C.-S. Lee, P.J. O'Bryen, N.H. Marcus. – Oxford, 2005. – P. 245–253.
157. Ontogenic changes of amino acid composition in planktonic crustacean species / S. Brucet, D. Boix, R. Lopez-Flores, A. Badosa, X.D. Quintana // Mar. Biol. – 2005. – Vol. 148, iss. 1. – P. 131–139.
158. Open water zooplankton communities in North African wetland lakes: the CASSARINA Project / M. Ramdani, N. Elkhiaati, R.J. Flower, H.H. Birks, M.M. Kraïem, A.A. Fathi, S.T. Patrick // Aquatic Ecol. – 2001. – Vol. 35, iss. 3–4. – P. 319–333.
159. Paffenhofer, G.-A. Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions / G.-A. Paffenhofer // Helgolander wiss. Meeresunters. – 1970. – Vol. 20, iss 1–4. – P. 346–359.
160. Paffenhofer, G.-A. Feeding, growth, and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus* / G.-A. Paffenhofer // Limnol. Oceanogr. – 1976. – Vol. 1, no. 1. – P. 39–50.
161. Parra, G. Agricultural impacts on Mediterranean wetlands: the effect of pesticides on survival and hatching rates in copepods / G. Parra, R. Jimenes-Melero, F. Guerrero // Ann. Limnol.-Int. J. Lim. – 2005. – Vol. 41, iss. 3. – P. 161–167.
162. Partitioning of respiratory energy and environmental tolerance in the copepods *Calanipeda aquaedulcis* and *Arctodiaptomus salinus* / L. Svetlichny, A. Khanaychenko, E. Hubareva, L. Aganesova // Estuar. Coast. Shelf Sci. – 2012. – Vol. 114. – P. 199–207.
163. Peterson, W.T. Development, growth and survivorship of the copepod *Calanus marshallae* in the laboratory / W.T. Peterson // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1986. – Vol. 29. – P. 61–72.
164. Peterson, W.T. Developmental rates of the copepods *Calanus marshallae* in the laboratory, with discussion of methods used for calculation of development time /



- W.T. Peterson, S.J. Painting // *J. Plankton Res.* – 1990. – Vol. 12, iss. 2. – P. 283–293.
165. Peterson, W.T. Patterns in stage duration and development among marine and freshwater calanoid and cyclopoid copepods: a review of rules, physiological constraints, and evolutionary significance. / W.T. Peterson // *Hydrobiologia.* – 2001. – Vol. 453–454. – P. 91–105.
166. Post-embryonic development and reproduction of *Pseudodiaptomus annandalei* (Copepoda: Calanoida) // M.S.N. Golez, T. Takahashi, T. Ishimaru, A. Ohno // *Plankton Biol. Ecol.* – 2004. – Vol. 51, iss. 1. – P. 15–25.
167. Post-embryonic developmental plasticity of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) at different temperatures / R. Jimenez-Melero, G. Parra, S. Souissi, F. Guerrero // *J. Plankton Res.* – 2007. – Vol. 29, iss. 6. – P. 553–567.
168. Poulet, S.A. Characteristics and properties of copepods affecting the recruitment of fish larvae / S.A. Poulet, R. Williams // *Bull. Plankton Soc. Japan.* – 1991. – Special vol. – P. 271–290.
169. Poulet, S.A. Reproductive response of *Calanus helgolandicus*. I. Abnormal embryonic and naupliar development / S.A. Poulet, M. Laabir, A. Ianora // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – Vol. 129. – P. 85–95.
170. Rearing of viable juveniles of the Black Sea turbot in experimental conditions / Yu.Ye. Bityukova, N.K. Tkachenko, A.N. Khanaichenko, V.B. Vladimirtsev // *Hydrores (Trieste, Italy).* – 1990. – Vol. 7, iss. 8. – P. 78–81.
171. Reproductive patterns of *Calanus finmarchicus* at the Norwegian midshelf in 1997 / A. Pasternak, K.S. Tande, E. Arashkevich, W. Melle // *J. Plankton Res.* – 2004. – Vol. 26, iss. 8. – P. 839–849.
172. Reproductive response of *Calanus helgolandicus*. II. *In situ* inhibition of embryonic development / M. Laabir, S.A. Poulet, A. Ianora, A. Miralto, A. Cueff // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – Vol. 129. – P. 97–105.
173. Payne, M.F. Evaluation of diets for culture of the calanoid copepod *Gladioferens imparipes* / M.F. Payne, R.J. Rippengale // *Aquaculture.* – 2000. – Vol. 187, iss.1. – P. 85–96.

174. Rodriguez, V. Egg production of individual copepods of *Acartia grani* Sars from coastal waters: seasonal and diel variability / V. Rodriguez, F. Guerrero, B. Bautista // J. Plankton Res. – 1995. – Vol. 17, iss. 12. – P. 2233–2250.
175. Rokneddine, A. Influence de la salinité et de la température sur la reproduction d'*Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (Copepoda, Calanoida), du marais temporaire salé, "La Sebkhah Zima" (Maroc) / A. Rokneddine // Crustaceana. – 2004. – Vol. 77, no. 8. – P. 923–940.
176. Runge, J.A. Egg production rates of *Calanus finmarchicus* in the sea off Nova Scotia / J.A. Runge // Arch. Hydrobiol.–Beih. Ergebn. Limnol. – 1985. – Vol. 21. – P. 33–40.
177. Samchyshyna, L.V. Ecological characteristic of Calanoids (Copepoda, Calanoida) of the Inland Waters of Ukraine / L.V. Samchyshyna // Vestn. Zool. – 2008. – Vol. 42, iss. 2. – P. 32–37.
178. Sapir, Y. Sex ratio / Y. Sapir, S.J. Mazer, C. Holzapfel // Jorgensen Encyclopedia of Ecology. – 2008. – Vol. 4. – P. 3243–3248.
179. Schmidt-Nielsen, K. Scaling: Why is animal size so important? / K. Schmidt-Nielsen. – New York : Cambridge University Press, Cambridge, 1984. – 241 p.
180. Selective feeding of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) on co-occurring sibling rotifer species / S. Lapesa, T.W. Snell, D.M. Fields, M. Serra // Freshwater Biol. – 2004. – Vol. 49, iss. 8. – P. 1053–1061.
181. Status and recommendations on marine copepod cultivation for use as live feed / G. Drillet, S. Frouël, M.H. Sichlau, P.M. Jepsen, J. K. Højgaard, A.K. Joarder, B.W. Hansen // Aquaculture. – 2011. – Vol. 315, iss. 3. – P. 155–166.
182. Støttrup, J. G. The elusive copepods: their production and suitability in marine aquaculture / J. G. Støttrup // Aquacult. Res. – 2000. – Vol. 31, iss. 8–9. – P. 703–711.
183. Støttrup, J.G. Production and use of copepods in marine fish larviculture / J.G. Støttrup, N.H. Norsker // Aquaculture. – 1997. – Vol. 155, iss. 1–4. – P. 231–247.

184. Strain-specific vital rates in four *Acartia tonsa* cultures II: Life history traits and biochemical contents of eggs and adults / G. Drillet, P.M. Jepsen, J.K. Højgaard, N.O. Jørgensen, B.W. Hansen // *Aquaculture*. – 2008. – Vol. 279, iss. 1. – P. 47–54.
185. Survival and growth of turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.) reared on different food organisms with special regard to long chain PUFA / U. Witt, G. Quantz, D. Kuhlmann, G. Kattner // *Aquacult. Eng.* – 1984. – Vol. 3, iss. 3. – P. 177–190.
186. Swadling, K.M. Selectively in the natural diets of *Acartia tonsa* Dana (Copepoda, Calanoida): Comparison of juveniles and adults / K.M. Swadling, N.H. Marcus // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1994. – Vol. 181. – P. 91–103.
187. Temperature effects on *Calanus helgolandicus* (Copepoda: Calanoida) development time and egg production / D. Bonnet, R.P. Harris, L. Yebra, F. Guilhaumon, D.V.P. Conway, A.G. Hirst // *J. Plankton Res.* – 2009. – Vol. 31, iss. 1. – P. 31–44.
188. The cultivation of *Acartia tonsa* Dana for use as a live food source for marine fish larvae / J.G. Støttrup, K. Richardson, E. Kirkegaard, N.J. Pihl // *Aquaculture*. – 1986. – Vol. 52, iss. 2. – P. 87–96.
189. The effect of food on the determination of sex ratio in *Calanus spp.*: evidence from experimental studies and field data / X. Irigoien, B. Obermuller, R.N. Head, R.P. Harris, C. Rey, B.W. Hansen, B.H. Hygum, M.R. Heath, E.G. Durbin // *ICES J. Mar. Sci.* – 2000. – Vol. 57, iss. 6. – P. 1752–1763.
190. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction / A. Miralto, G. Barone, G. Romano, S.A. Poulet, A. Ianora, G.L. Russo, I. Buttino, G. Mazzarella, M. Laabir, M. Cabrini, M.G. Giacobbe // *Nature*. – 1999. – Vol. 402. – P. 173–176.
191. Tolomeyev, A.P. Phytoplankton diet of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) in Lake Shira (Khakasia) / A.P. Tolomeyev // *Aquatic Ecol.* – 2002. – Vol. 36, iss. 2. – P. 229–234.
192. Towards the measurement of secondary production and recruitment in copepods / S.A. Poulet, A. Ianora, M. Laabir, W.C.M.K. Breteler // *ICES J. Mar. Science*. – 1995. – Vol. 52, iss. 3–4. – P. 359–368.

193. Twombly, S. Inter- and intrapopulational variation in time to metamorphosis in a freshwater copepod / S. Twombly // *Freshwater Biol.* – 1993. – Vol. 30, iss. 1. – P. 105–118.
194. Ustaoglu, M.R. A check-list for zooplankton of Turkish Inland Waters / M.R. Ustaoglu // *E. U. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2004. – Vol. 21, iss. 3–4. – P. 191–199.
195. Uye, S. Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov: a simple empirical model of daily egg production / S. Uye // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1981. – Vol. 50, iss. 2–3. – P. 255–271.
196. Uye, S. Temperature-dependent development and growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory / S. Uye // *Hydrobiologia* . – 1988. – Vol. 167-168. – P. 285–293.
197. Uye, S.-I. Induction of reproductive failure in the planktonic copepod *Calanus pacificus* by diatoms / S.-I. Uye // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1996. – Vol. 133. – P. 89–97.
198. Van der Meeren, T. Selective feeding and prediction of food consumption in turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.) reared on the rotifer *Brachionus plicatilis* and natural zooplankton / T. Van der Meeren // *Aquaculture*. – 1991. – Vol. 93, iss. 1. – P. 35–55.
199. Velikova, V. The *Prorocentrum cordatum* l *Prorocentrum minimum* taxonomic problem / V. Velikova, J. Larsen // *Grana*. – 1999. – Vol. 38. – P. 108–112.
200. Vilela, M.H. Cultura de copépodes, um alimento vivo essencial em piscicultura marinha / M.H. Vilela, N.M. Bandarra. – Lisboa : Instituto de Investigação das Pescas e do Mar, 2002. – 4 p. – (IPIMAR Divulgação ; 25).
201. Voordouw, M. J. Paternal inheritance of the primary sex ratio in a copepod / M.J. Voordouw, H.E. Robinson, B.R. Anholt // *J. Evol. Biol.* – 2005. – Vol. 18, iss. 5. – P. 1304–1314.
202. Watras, C.J. Subitaneous and Resting Eggs of Copepods: Relative Rates of Clutch Production by *Diaptomus leptopus* / C.J. Watras // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1980. – Vol. 37, no. 10. – P.1579–1581.

203. Wiggert, J.D. A modelling study of developmental stage and environmental variability effects on copepod foraging / J.D. Wiggert, E.E. Hofmann, G-A. Paffenhofer // ICES J. Mar. Science. – 2008. – Vol. 65, iss. 3. – P. 379–398.
204. Williams, T.D. Effects of temperature and food quantity on postembryonic development of *Tisbe battagliai* (Copepoda: Harpacticoida). / T.D. Williams, M.B. Jones // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. . – 1994. – Vol. 183, iss. 2. – P. 283–298.
205. Yebra, L. Comparison of five methods for estimating growth of *Calanus helgolandicus* later developmental stages (CV–CVI) / L. Yebra, R.P. Harris, T. Smith // Mar. Biol. – 2005. – Vol. 147, iss. 6. – P. 1367–1375.
206. Zhukova, N.V. Fatty acid composition of 15 species of marine microalgae / N.V. Zhukova, N.A. Aizdaicher // Phytochemistry. – 1995. – Vol. 39, iss. 2. – P. 351–356.
207. Zupo, V. Influence of diet on sex differentiation of *Hippolyte inermis* Leach (Decapoda: Natantia) in the field / V. Zupo // Hydrobiologia. – 2001. – Vol. 449, iss. 1–3. – P. 131–140.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

## А

Таблица 1.

Размерные характеристики (мм) науплиальных стадий копепод *Calanipeda aquaedulcis* при двух температурных режимах  
(L – длина,  $d_{pr}$  – ширина просомы копепод, CV – коэффициент вариации)

	N1		N2		N3		N4		N5		N6	
	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$
$21 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$												
средн.	0,123	0,078	0,163	0,079	0,211	0,090	0,259	0,102	0,309	0,116	0,355	0,124
мин.	0,121	0,075	0,13	0,055	0,18	0,07	0,207	0,077	0,282	0,097	0,264	0,098
макс.	0,128	0,084	0,179	0,107	0,237	0,116	0,286	0,138	0,339	0,146	0,476	0,159
n	15	15	87	87	186	186	149	149	136	136	62	62
E95%	0,003	0,003	0,003	0,002	0,002	0,001	0,002	0,002	0,002	0,002	0,006	0,003
CV%	2,33	4,80	7,40	11,68	7,07	9,97	5,42	9,65	4,72	8,28	6,88	9,05
$25 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$												
средн.	0,123	0,053	0,161	0,082	0,198	0,082	0,260	0,102	0,303	0,110	0,346	0,125
мин.	0,122	0,052	0,138	0,061	0,175	0,065	0,233	0,079	0,284	0,09	0,339	0,102
макс.	0,124	0,054	0,178	0,77	0,233	0,102	0,282	0,118	0,332	0,126	0,354	0,159
n	12	12	100	100	115	115	38	38	30	30	34	34
E95%	0,002	0,002	0,002	0,014	0,003	0,001	0,005	0,003	0,005	0,003	0,002	0,004
CV%	1,15	2,67	5,62	85,44	7,94	9,62	6,33	9,31	4,83	7,12	1,31	10,10

Таблица 2.

Размерные характеристики (мм) науплиальных стадий копепод *Arctodiaptomus salinus* при двух температурных режимах  
(L – длина,  $d_{pr}$  – ширина просомы копепод, CV – коэффициент вариации)

	N1		N2		N3		N4		N5		N6	
	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$	L	$d_{pr}$
$21 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$												
средн.	0,225	0,114	0,265	0,119	0,314	0,130	0,348	0,135	0,379	0,142	0,450	0,156
мин.	0,185	0,08	0,245	0,078	0,29	0,111	0,335	0,119	0,36	0,125	0,4	0,129
макс.	0,243	0,131	0,289	0,137	0,333	0,156	0,357	0,161	0,398	0,176	0,529	0,192
n	33	33	41	41	26	26	30	30	42	42	145	145
E95%	0,005	0,004	0,004	0,004	0,005	0,005	0,003	0,003	0,004	0,003	0,005	0,002
CV%	6,47	9,75	5,20	10,12	4,15	8,92	1,99	5,97	3,26	7,85	7,34	7,45
$25 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$												
средн.	0,212	0,105	0,273	0,121	0,306	0,126	0,333	0,130	0,371	0,134	0,419	0,146
мин.	0,174	0,091	0,245	0,093	0,29	0,091	0,32	0,108	0,351	0,111	0,388	0,126
макс.	0,24	0,123	0,289	0,139	0,32	0,155	0,35	0,153	0,386	0,152	0,459	0,17
n	8	8	29	29	42	42	58	58	45	45	36	36
E95%	0,017	0,009	0,005	0,004	0,003	0,004	0,002	0,002	0,003	0,003	0,007	0,003
CV%	11,47	12,07	4,86	8,73	3,10	9,57	2,57	6,46	2,97	6,63	5,02	6,37

Таблица 3.

Размерные характеристики (мм) копеподитных стадий копепод *Calanipeda aquaedulcis* при двух температурных режимах ( $L_{pr}$  – длина просомы,  $L_{abd}$  – длина абдомена,  $L$  – общая длина,  $d_{pr}$  – ширина просомы копепод,  $CV$  – коэффициент вариации)

	C1				C2				C3				C4				C5			
	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$
$21 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$																				
средн	0,367	0,094	0,461	0,124	0,381	0,159	0,540	0,139	0,484	0,208	0,692	0,172	0,600	0,244	0,844	0,202	0,617	0,330	0,947	0,215
мин.	0,244	0,08	0,324	0,108	0,359	0,112	0,474	0,112	0,423	0,144	0,602	0,129	0,574	0,224	0,798	0,175	0,568	0,284	0,895	0,161
макс.	0,4	0,109	0,499	0,148	0,407	0,193	0,599	0,185	0,601	0,239	0,84	0,216	0,625	0,269	0,893	0,238	0,699	0,454	1,08	0,248
n	75	75	75	75	64	64	64	64	108	108	108	108	34	34	34	34	28	28	28	28
E95%	0,006	0,002	0,007	0,002	0,003	0,007	0,008	0,003	0,008	0,003	0,011	0,003	0,005	0,006	0,011	0,005	0,010	0,015	0,017	0,008
CV%	6,59	9,06	6,60	5,69	3,21	16,47	5,95	9,79	8,84	8,03	8,23	10,50	2,52	7,13	3,75	7,23	4,36	11,83	4,82	9,24
$25 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$																				
средн	0,356	0,108	0,464	0,124	0,394	0,169	0,564	0,144	0,499	0,220	0,719	0,176	0,589	0,283	0,872	0,205	0,630	0,386	1,016	0,234
мин.	0,297	0,066	0,373	0,099	0,325	0,14	0,524	0,121	0,422	0,178	0,6	0,133	0,511	0,234	0,828	0,171	0,55	0,312	0,9	0,185
макс.	0,4	0,136	0,494	0,148	0,443	0,276	0,605	0,185	0,601	0,331	0,84	0,212	0,625	0,365	0,935	0,238	0,729	0,514	1,203	0,271
n	31	31	31	31	32	32	32	32	47	47	47	47	23	23	23	23	29	29	29	29
E95%	0,011	0,007	0,011	0,004	0,008	0,008	0,009	0,005	0,015	0,010	0,020	0,006	0,015	0,016	0,013	0,006	0,015	0,022	0,033	0,008
CV%	8,37	18,26	6,64	8,08	6,03	13,87	4,58	10,16	10,01	15,34	9,64	11,07	5,95	13,89	3,45	7,27	6,57	15,60	8,70	9,71



Таблица 4.

Размерные характеристики (мм) копеподитных стадий копепод *Arctodiaptomus salinus* при двух температурных режимах ( $L_{pr}$  – длина просомы,  $L_{abd}$  – длина абдомена,  $L$  – общая длина,  $d_{pr}$  – ширина просомы копепод,  $CV$  – коэффициент вариации)

	C1				C2				C3				C4				C5			
	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$
$21 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$																				
средн	0,448	0,128	0,576	0,164	0,547	0,133	0,681	0,185	0,677	0,175	0,851	0,227	0,769	0,258	1,028	0,272	0,871	0,308	1,179	0,307
мин.	0,374	0,074	0,465	0,141	0,477	0,05	0,576	0,155	0,62	0,054	0,709	0,179	0,721	0,075	0,809	0,205	0,824	0,13	1,006	0,253
макс.	0,481	0,171	0,639	0,19	0,623	0,253	0,851	0,239	0,721	0,304	1,012	0,281	0,822	0,387	1,208	0,355	0,993	0,437	1,355	0,378
n	44	44	44	44	110	110	110	110	102	102	102	102	130	130	130	130	111	111	111	111
E95%	0,006	0,007	0,010	0,004	0,008	0,007	0,011	0,003	0,006	0,010	0,013	0,004	0,005	0,010	0,013	0,004	0,008	0,012	0,014	0,005
CV%	4,77	18,90	5,71	7,25	7,38	25,80	8,49	9,05	4,28	29,06	7,51	9,30	3,82	22,25	7,19	8,52	4,70	20,12	6,43	8,89
$25 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$																				
средн	0,442	0,131	0,572	0,170	0,547	0,178	0,725	0,207	0,679	0,242	0,921	0,255	0,771	0,308	1,079	0,285	0,860	0,318	1,178	0,307
мин.	0,403	0,104	0,54	0,146	0,461	0,104	0,61	0,178	0,628	0,153	0,788	0,208	0,724	0,184	0,933	0,226	0,822	0,242	1,085	0,257
макс.	0,484	0,156	0,611	0,193	0,618	0,269	0,853	0,262	0,72	0,319	1,033	0,292	0,821	0,393	1,214	0,323	0,964	0,371	1,324	0,35
n	15	15	15	15	13	13	13	13	36	36	36	36	58	58	58	58	27	27	27	27
E95%	0,013	0,009	0,011	0,006	0,025	0,031	0,045	0,016	0,009	0,014	0,020	0,007	0,007	0,012	0,017	0,006	0,016	0,013	0,023	0,009
CV%	5,83	12,83	3,59	6,54	8,27	31,25	11,14	13,90	3,99	16,80	6,61	8,07	3,27	15,24	6,05	7,88	4,79	10,74	5,18	7,30

Таблица 5.

Размерные характеристики (мм) взрослых особей копепод *Calanipeda aquaedulcis* при двух температурных режимах ( $L_{pr}$  – длина просомы,  $L_{abd}$  – длина абдомена,  $L$  – общая длина,  $d_{pr}$  – ширина просомы копепод,  $CV$  – коэффициент вариации)

	Самец				Самка без яйцевого мешка				Самка с яйцевым мешком				Самка (усредн.)				Диаметр яиц
	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	
$21 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$																	
средн	0,643	0,423	1,066	0,231	0,726	0,469	1,194	0,261	0,731	0,485	1,216	0,260	0,727	0,474	1,201	0,261	0,104
мин.	0,572	0,319	0,925	0,192	0,657	0,307	1,023	0,215	0,662	0,412	1,074	0,211	0,657	0,307	1,023	0,211	0,084
макс.	0,764	0,568	1,298	0,279	0,811	0,642	1,418	0,332	0,813	0,569	1,382	0,295	0,813	0,642	1,418	0,332	0,128
n	53	53	53	53	59	59	59	59	25	25	25	25	84	84	84	84	10
E95%	0,012	0,012	0,020	0,004	0,011	0,021	0,030	0,007	0,013	0,016	0,026	0,008	0,009	0,015	0,022	0,006	0,007
CV%	10,56	6,72	7,02	5,74	16,94	9,51	10,67	4,50	8,06	5,36	7,23	10,95	5,38	14,79	8,47	9,73	10,56
$25 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$																	
средн	0,629	0,423	1,052	0,228	0,711	0,468	1,179	0,263	0,669	0,472	1,141	0,258	0,698	0,469	1,168	0,261	0,101
мин.	0,518	0,328	0,892	0,196	0,625	0,308	0,933	0,229	0,599	0,4	1,042	0,227	0,599	0,308	0,933	0,227	0,08
макс.	0,752	0,488	1,193	0,278	0,783	0,558	1,339	0,296	0,77	0,552	1,288	0,291	0,783	0,558	1,339	0,296	0,121
n	48	48	48	48	36	36	36	36	15	15	15	15	51	51	51	51	10
E95%	0,014	0,012	0,023	0,005	0,012	0,016	0,023	0,006	0,029	0,018	0,040	0,011	0,013	0,013	0,021	0,005	0,008
CV%	7,77	9,71	7,62	7,16	5,22	10,55	5,91	6,85	8,46	7,57	6,79	8,63	6,77	9,69	6,29	7,37	13,06

Таблица 6.

Размерные характеристики (мм) взрослых особей копепод *Arctodiaptomus salinus* при двух температурных режимах. ( $L_{pr}$  – длина просомы,  $L_{abd}$  – длина абдомена,  $L$  – общая длина,  $d_{pr}$  – ширина просомы копепод,  $CV$  – коэффициент вариации)

	Самец				Самка без яйцевого мешка				Самка с яйцевым мешком				Самка (усредн)				Диаметр яиц
	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	$L_{pr}$	$L_{abd}$	$L$	$d_{pr}$	
$21 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$																	
средн	0,911	0,418	1,328	0,336	0,991	0,325	1,316	0,359	1,074	0,371	1,445	0,386	1,036	0,350	1,386	0,373	0,143
мин.	0,775	0,334	1,127	0,284	0,899	0,197	1,159	0,321	0,996	0,162	1,282	0,331	0,899	0,162	1,159	0,321	0,123
макс.	1,018	0,534	1,552	0,391	1,131	0,421	1,547	0,417	1,166	0,437	1,575	0,46	1,166	0,437	1,575	0,46	0,176
n	66	66	66	66	22	22	22	22	26	26	26	26	48	48	48	48	70
E95%	0,011	0,010	0,016	0,006	0,025	0,027	0,046	0,010	0,018	0,026	0,030	0,012	0,019	0,019	0,032	0,009	0,003
CV%	5,05	10,17	4,83	7,57	5,97	19,18	8,21	6,80	4,19	17,63	5,22	7,61	6,40	19,26	8,05	8,07	7,86
$25 \pm 1,5 \text{ } ^\circ\text{C}$																	
средн	0,873	0,415	1,288	0,327	0,987	0,363	1,350	0,368	1,047	0,392	1,439	0,377	0,998	0,368	1,366	0,369	0,129
мин.	0,821	0,348	1,171	0,279	0,833	0,273	1,173	0,297	0,937	0,348	1,286	0,314	0,833	0,273	1,173	0,297	0,109
макс.	0,961	0,498	1,406	0,376	1,164	0,449	1,569	0,441	1,152	0,486	1,638	0,416	1,164	0,486	1,638	0,441	0,154
n	48	48	48	48	54	54	54	54	12	12	12	12	66	66	66	66	63
E95%	0,010	0,010	0,017	0,005	0,024	0,010	0,029	0,009	0,033	0,023	0,049	0,018	0,021	0,010	0,026	0,008	0,002
CV%	4,16	8,19	4,46	4,80	8,89	10,40	7,85	9,44	5,51	10,27	5,91	8,26	8,61	10,75	7,88	9,22	7,36

Таблица 7.

Суточный рацион *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*

(продолжительность опытов 3 ч)

<i>Calanipeda aquaedulcis</i>					
Вид пищи	Нач. конц. жив. микровод.		Суточный рацион		
	кл·мл <sup>-1</sup>	мг сух. масс.·мл <sup>-1</sup>	10 <sup>6</sup> ·кл·экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	мг·экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	% массы тела
<i>I.galbana</i>	0,07 · 10 <sup>6</sup>	0,002	0,66 ± 0,001	0,02	396,31
	0,03 · 10 <sup>6</sup>	0,001	0,47 ± 0,001	0,01	282,88
<i>P.cordatum</i>	57,5 · 10 <sup>3</sup>	0,023	0,57 ± 0,014	0,23	4522,64
	30 · 10 <sup>3</sup>	0,012	0,26 ± 0,004	0,10	2038,29
<i>P. micans</i>	21,25 · 10 <sup>3</sup>	0,134	0,12 ± 0,053	0,76	14915,23
	7,5 · 10 <sup>3</sup>	0,047	0,09 ± 0,037	0,56	10997,86
<i>P.tricornutum</i>	0,12 · 10 <sup>6</sup>	0,002	0,98 ± 0,037	0,02	368,07
	0,09 · 10 <sup>6</sup>	0,001	0,80 ± 0,037	0,01	298,73
<i>D. salina</i>	152,5 · 10 <sup>3</sup>	0,023	0,13 ± 0,012	0,21	4125,05
	67,5 · 10 <sup>3</sup>	0,010	0,07 ± 0,006	0,10	2040,22
<i>Arctodiaptomus salinus</i>					
Вид пищи	Нач. конц. жив. микровод		Суточный рацион		
	кл·мл <sup>-1</sup>	мг сух. масс.·мл <sup>-1</sup>	10 <sup>6</sup> ·кл·экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	мг·экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	% массы тела
<i>I.galbana</i>	0,07 · 10 <sup>6</sup>	0,002	1,55 ± 0,001	0,05	310,67
	0,03 · 10 <sup>6</sup>	0,0010	0,74 ± 0,001	0,02	147,28
<i>P.cordatum</i>	57,5 · 10 <sup>3</sup>	0,023	1,11 ± 0,016	0,44	2918,90
	30 · 10 <sup>3</sup>	0,012	0,51 ± 0,007	0,20	1330,46
<i>P. micans</i>	21,25 · 10 <sup>3</sup>	0,134	0,25 ± 0,053	1,58	10372,88
	7,5 · 10 <sup>3</sup>	0,047	0,29 ± 0,052	1,79	11792,67
<i>P.tricornutum</i>	0,12 · 10 <sup>6</sup>	0,002	1,93 ± 0,002	0,04	240,62
	0,09 · 10 <sup>6</sup>	0,001	1,95 ± 0,001	0,04	243,29
<i>D. salina</i>	152,5 · 10 <sup>3</sup>	0,023	0,21 ± 0,023	0,33	2151,04
	67,5 · 10 <sup>3</sup>	0,010	0,13 ± 0,006	0,19	1266,38

Таблица 8.

Суточный рацион *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus*  
(продолжительность опытов 1 сут)

<i>Calanipeda aquae dulcis</i>					
Вид пищи	Нач. конц. жив. микровод.		Суточный рацион		
	кл·мл <sup>-1</sup>	мг сух. масс.·мл <sup>-1</sup>	10 <sup>6</sup> ·кл·экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	мг·экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	% массы тела
<i>I.galbana</i>	6,58 · 10 <sup>6</sup>	0,201	0,28 ± 0,001	0,009	170,92
	1,96 · 10 <sup>6</sup>	0,059	0,76 ± 0,001	0,023	456,50
	0,60 · 10 <sup>6</sup>	0,018	0,45 ± 0,001	0,014	271,68
	0,16 · 10 <sup>6</sup>	0,005	0,26 ± 0,001	0,008	152,96
<i>P.cordatum</i>	129,2 · 10 <sup>3</sup>	0,052	0,02 ± 0,001	0,009	176,86
	46,16 · 10 <sup>3</sup>	0,018	0,03 ± 0,001	0,013	258,91
	13,28 · 10 <sup>3</sup>	0,005	0,02 ± 0,001	0,008	147,94
	4,72 · 10 <sup>3</sup>	0,002	0,01 ± 0,001	0,003	59,50
<i>Arctodiaptomus salinus</i>					
Вид пищи	Нач. конц. жив. микровод		Суточный рацион		
	кл·мл <sup>-1</sup>	мг сух. масс.·мл <sup>-1</sup>	10 <sup>6</sup> ·кл·экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	мг·экз <sup>-1</sup> ·сут <sup>-1</sup>	% массы тела
<i>I.galbana</i>	7,56 · 10 <sup>6</sup>	0,230	0,45 ± 0,001	0,014	90,34
	2,39 · 10 <sup>6</sup>	0,073	1,50 ± 0,001	0,046	300,95
	0,84 · 10 <sup>6</sup>	0,026	1,05 ± 0,001	0,032	210,23
	0,34 · 10 <sup>6</sup>	0,011	0,70 ± 0,001	0,021	140,27
<i>P.cordatum</i>	87,46 · 10 <sup>3</sup>	0,035	0,68 ± 0,001	0,027	177,88
	67,5 · 10 <sup>3</sup>	0,027	0,63 ± 0,001	0,025	166,67
	8,08 · 10 <sup>3</sup>	0,003	0,29 ± 0,001	0,012	76,33
	3,11 · 10 <sup>3</sup>	0,001	0,12 ± 0,001	0,005	31,70