

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ДВУХ ВИДОВ КОПЕПОД (CRUSTACEA, COPEPODA, CALANOIDA) КАК ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ИЗМЕНЕНИЯ ИХ АРЕАЛОВ

© 2012 Вежновец В.В.¹, Зайдыков И.Ю.², Наумова Е.Ю.², Сысова Е.А.¹

¹ ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»,
Беларусь, Минск, 220072, yvv@biobel.bas-net.by

² Учреждение Российской Академии Наук Лимнологический институт СО РАН,
Россия, Иркутск 664033, lena@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 08.09.2011

Проведен сравнительный анализ особенностей обитания, состава пищевого комка и элементного состава режущего края мандибул двух видов веслоногих ракообразных (Copepoda, Calanoida), встречающихся в пресноводных водоемах Беларуси: инвазийного *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) и аборигенного реликтового вида *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887). Установлены различия в степени окремнения мандибул этих видов, что может отражать разные стратегии питания и выбора местообитаний. Статья содержит обобщенные сведения о современных ареалах данных видов и тенденциях их изменения.

Ключевые слова: *Eurytemora*, ареал, строение мандибул, пресные водоемы, Беларусь.

Введение

В настоящее время наблюдаются изменения ареалов некоторых видов водных животных, в том числе и копепод. Основной причиной этого является изменение условий обитания в основном за счет естественных и ускоренных антропогенными факторами процессов эвтрофирования и загрязнения местообитаний. В конечном итоге эти воздействия ведут к снижению качества воды, и водоем переходит в другой трофический статус. При этом наблюдаются перестройки и в составе зоопланктона: виды, имеющие узкие границы толерантности к факторам среды, вытесняются более эврибионтными видами.

Как правило, исчезающие из состава биоты виды являются аборигенными. В большей степени риску вымирания подвержены стенобионтные виды. Особо чувствительны к изменению среды обитания реликтовые

ракообразные, к ним относится *Eurytemora lacustris* [Maier, Speth, Arp et al., 2011], которые проникли и адаптировались к обитанию в пресных водах во время последнего оледенения [Сушня, Семенченко, Вежновец, 1984]. На основании тенденций к снижению плотности и исчезновению из фауны мезотрофных озер этот вид включен в Красную книгу Республики Беларусь [2004].

С другой стороны, некоторые виды Calanoida, относящиеся к эвригалинным формам и заселяющие устья рек, активно осваивают пресные водоемы и водотоки [Lee C., 1999; Lee C., Bell M., 1999; Pandourski I., Evtimova V., 2006]. Примером такой экспансии может служить *Eurytemora velox*, к настоящему времени широко представленный вид в пресных водах Европы [Gaviria, Forgo, 2000] и заселивший в Беларуси водоемы и водотоки южных районов в бассейнах рек Днепр и Буг [Вежновец, 2004].

К роду *Eurytemora* принадлежит около 20 видов, обитающих в основном в солоноватоводных водоемах (морские лагуны, устья рек, лиманы) и редко – в пресных водах. Для бывшего СССР описано 16 видов. Род считается голарктическим [Боруцкий, Степанова, Кос, 1991]. В пресноводной фауне Европы указывается 4 вида [Limnofauna Europea, 1978]. В гидрофауне Беларуси найдено два вида этого рода: *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) и *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887), существенно различающиеся по своим экологическим характеристикам и распределению в водоемах [Вежновец, 2004; 2005]. Основной ареал обоих видов расположен вне пределов Республики Беларусь.

Данные по биологии этих видов многочисленны, но разрозненны и не объясняют современные изменения их ареалов. В представленной работе сопоставлены условия обитания видов с питанием и строением мандибулярных пластинок для уточнения роли этих видов в экосистеме. Новые сведения по элементному составу дополняют известные ранее морфологические данные и могут прояснить некоторые особенности адаптации видов к трофическим условиям в пресных водах и тенденции изменения состояния их популяций. Такой подход может оказаться результативным и для установления происхождения конкретных популяций, путей проникновения в пресные воды и предсказания дальнейшего изменения их ареалов.

Материалы и методы

Пробы *E. velox* собраны из пойменного оз. Волотовское, 30.10.2007 г. Водоем расположен в черте города Гомеля, на правом берегу р. Сож, левого притока р. Днепр, координаты – 52°27.016' с. ш. и 31°02.210' з. д. Озеро соединено с основным руслом протокой, водообмен между озером и рекой в основном происходит в полноводные годы весной и осенью, во

время летней межени и понижении уровня соединение прерывается. Водоем принимает поверхностные стоки из поселка Волотова, относится к гиперэвтрофным водоемам.

Пробы *E. lacustris* взяты из мезотрофного озера ледникового происхождения – Вечелье, расположенного в пригороде, южнее городского поселка Ушачи, 15.07.2009 г., координаты – 55°09.340' с. ш. и 28°38.132' з. д. Водоем относится к бассейну р. Западная Двина. Озеро Вечелье в летнее время термически стратифицировано, верхние слои воды прогреваются выше 20°C, в придонных слоях сохраняется температура не выше 6°C. Зона температурного скачка начинается с глубины 4–5 м, максимальный перепад температуры может достигать 7–8°C на 1 м глубины.

В оз. Волотовском пробы зоопланктона взяты на глубинах около 1 м процеживанием 50 л воды из приповерхностного слоя через планктонную сеть с диаметром отверстий сита 45 мк. В глубоководном оз. Вечелье зоопланктон отобран на станции с максимальной глубиной замыкающейся планктонной сетью по вертикальному профилю через 5 м от поверхности до дна. Диаметр входного отверстия сети 25 см, фильтрующий конус сети из сита с диаметром отверстий 100 мк. Фитопланктон в оз. Волотовском собран в поверхностных слоях воды прибрежья зачерпыванием, в оз. Вечелье собран батометром на 10 глубинах с охватом всей толщи воды от поверхности до дна: до гипolimниона через 2 м глубины, в гипolimнионе – через 5 м. Объем проб фитопланктона составил 1 л. Основные характеристики исследованных водоемов приведены в таблице 1.

Образцы животных для морфологического и элементного анализа были зафиксированы 4%-м формалином. По 12 экземпляров самок каждого вида отобрано и препарировано под бинокулярным микроскопом. Подготовка препаратов мандибул и

Таблица 1. Основные гидрологические характеристики исследованных озер

	Озеро Волотовское	Озеро Вечелье
Длина, км	1.1	3.68
Ширина, км	0.37	0.48
Площадь, км ²	около 0.3	1.36
Глубина, максимальная, м	1.9	35.9
Глубина, средняя, м	–	18.5
Прозрачность, летом, м	0.4	2.0
Максимальная температура, поверхность/дно °С	25.4/25.2	24.8/5.8
Генетический тип	Гиперэвтрофное	Мезотрофное

содержимого желудков для сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) проводилась по упрощенной методике: после отмывания от фиксатора, отделенные мандибулы и содержимое желудка переносили на фильтр и высушивали в термостате при 40°C в течение суток и после этого напыляли золотом. Фотографии и полуколичественный элементный анализ образцов были получены на СЭМ QUANTA 200 фирмы FEI с приставкой для волнового рентгеновского микроанализа фирмы EDAX. Для каждой мандибулы

определяли содержание элементов не менее чем в пяти точках на вентральном зубце и в центре мандибулярной пластинки для контроля (рис. 1). Процентное содержание кремния и брома определяли от доли всех элементов (от В до U), используя программные опции Genesis Spectrum EDAX-приставки.

При обозначении зубцов режущего края мандибулы использованы термины, предложенные К.В. Беклемишевым [1959], где он выделяет три группы зубов V – вентральные, С – центральные, D – дорзальные (рис. 1).

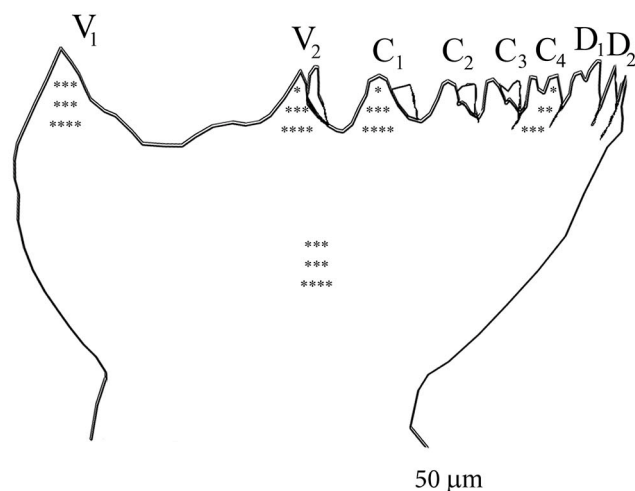


Рис. 1. Схема строения мандибулярной пластинки и режущего края мандибулы *Eurytemora*. Точками обозначены места проведения элементного анализа.

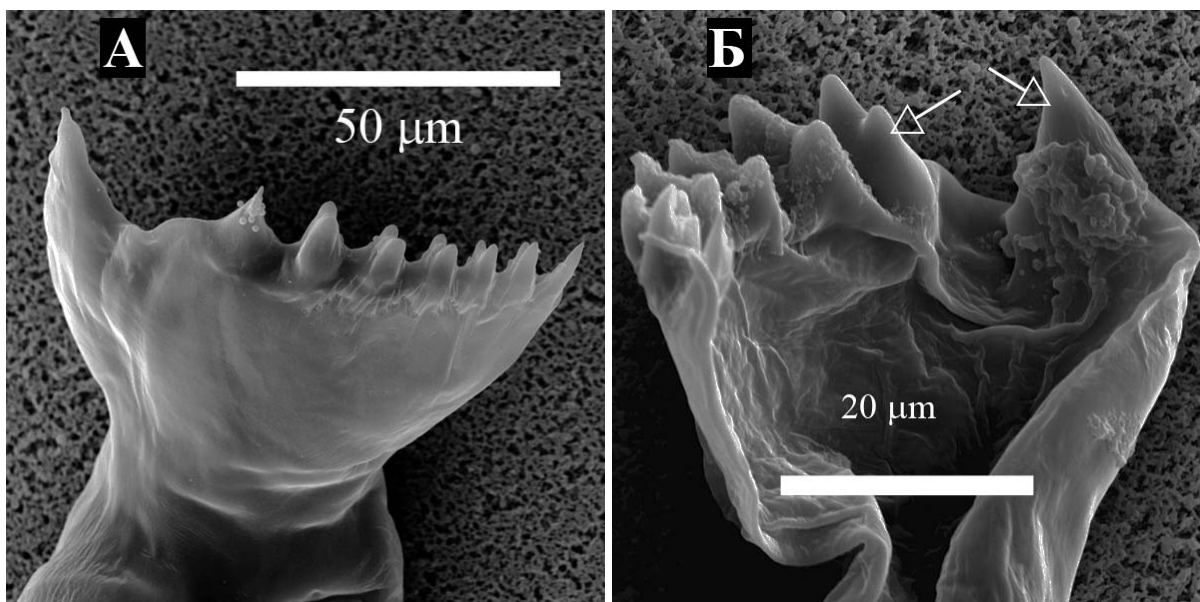


Рис. 2. Режущий край мандибулярных пластинок *Eurytemora velox* (А) и *E. lacustris* (Б). Стрелками обозначены зубы с высокой степенью окремнения.

Полученные результаты

Изучение морфологии мандибул с помощью СЭМ показало, что общее строение мандибулярных пластинок у самок *E. lacustris* и *E. velox* практически не отличается (рис. 2). Жующий край состоит из 8 основных зубов. Морфология режущего края мандибулы предполагает общий механизм питания не только для *E. velox* и *E. lacustris*, но и для других видов рода [Revis N., Castel J., Tackx M.L.M., 1991].

Однако, при проведении элементного анализа выявилась относительно большая прочность режущего края мандибул *E. lacustris*, при этом среднее содержание кремния в первом и втором вентральном зубце (V_1 , V_2) составило 20.9 и 26.1, при максимальных значениях до 30% общего элементного состава. У *E. velox* максимальное

количество кремния в этих же зубах не превышало 1.5 % (таблица 2). В значительном количестве у обоих видов обнаружен бром, относительное содержание которого выяснить нам не удалось. Из других элементов найдены углерод, кислород и азот – обычные органические составляющие хитинового скелета.

Несмотря на сходное строение мандибул, содержимое желудков исследованных видов, изученное на СЭМ, оказалось разным. У *E. lacustris* основу пищевого комка составляют пеннатные диатомовые (рис. 3Б). Водоросли повреждены и имеют в длину не более 40 мк. Желудок *E. velox* заполнен мало поврежденными центрическими диатомеями, с приближительными размерами от 15 до 25 мк (рис. 3А.).

Таблица 2. Среднее содержание (%) кремния (Si) и брома (Br) при элементном анализе поверхности зубцов и основания мандибулярной пластинки *E. velox* и *E. lacustris*

	Элемент	V_1	V_2	C_1	C_4	Центр мандибулярной пластинки
<i>E. lacustris</i>	Si	20.9	26.1	6.4	1.4	0.6
	Br	1.7	2.0	5.3	4.8	1.5
<i>E. velox</i>	Si	1.3	0.8	0.5	0.5	0.5
	Br	3.9	4.8	3.7	3.6	3.0

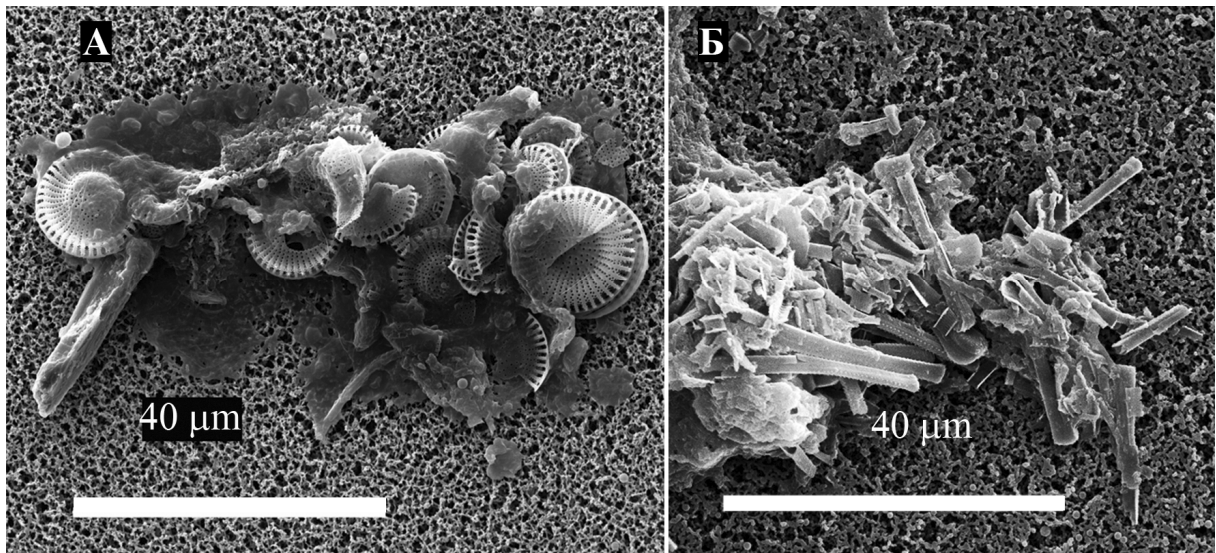


Рис. 3. Содержимое пищевого комка *Eurytemora velox* (А) и *E. lacustris* (Б).

Численность зоопланктона в мезотрофном оз. Вечелье – около 100 тыс. экз./м³. Плотность популяции озерной эвритеморы в изученном озере составляет в зависимости от года исследований от 0.2 до 2.7 тыс. экз./м³. Из «мирных» каланоидных копепод со сходным типом питания и потенциальных конкурентов за пищевые ресурсы в планктоне присутствует только один вид – *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888). До 80% популяции этого вида размещается в эпилимнионе.

В оз. Вечелье основная масса популяции *E. lacustris* держится в гиполимнионе, при температуре 5–10°C, с повышением температуры до 15°C и в приповерхностном слое 0–5 м встречаются только единичные особи (рис. 4). Максимум численности рачков в дневное время приурочен к нижней границе гиполимниона и расположен на глубинах 10–15 м. Содержание растворенного кислорода в гиполимнионе в исследуемый период составляло 4.8 мг/л.

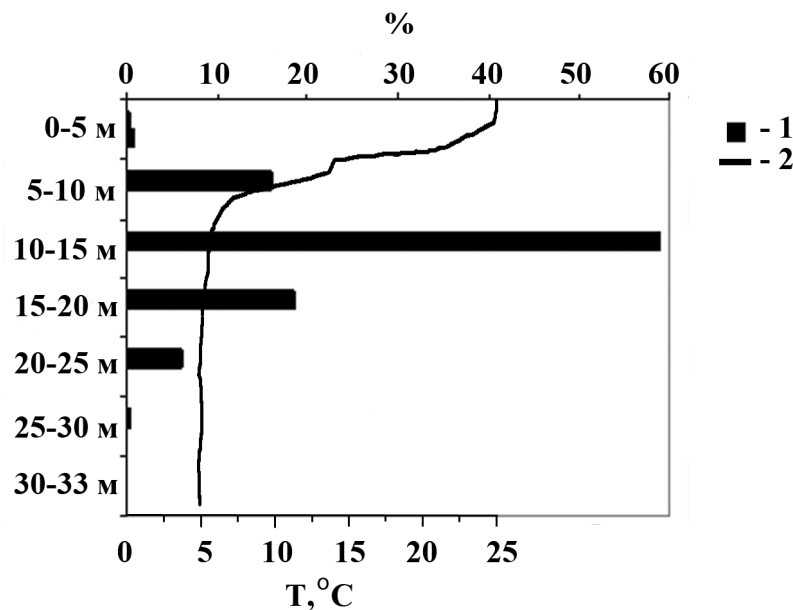


Рис. 4. Летняя температура воды и дневное распределение *E. lacustris* в озере Вечелье. 1 – доля (%) животных в слое облова, 2 – температура воды (°C).

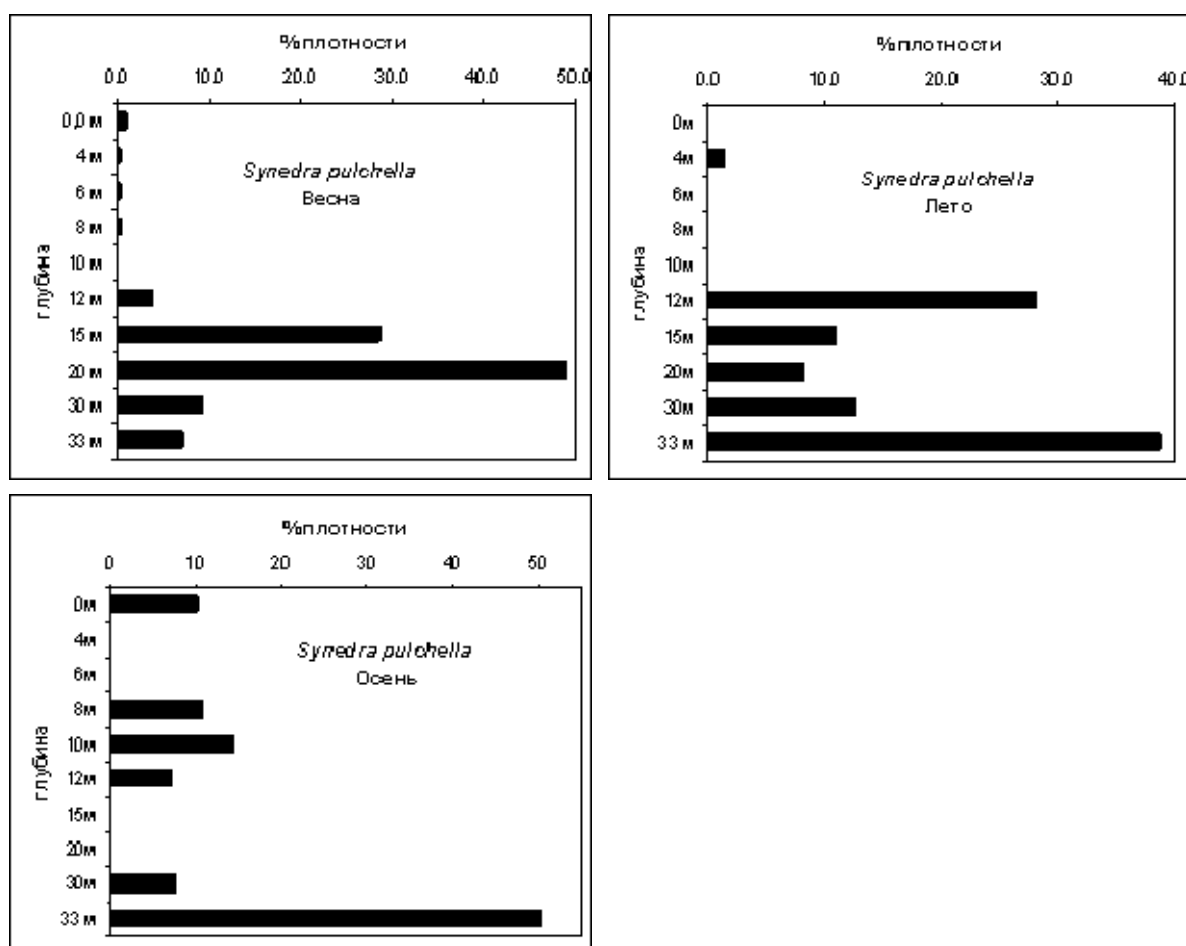


Рис. 5. Сезонное вертикальное распределение *Synedra pulchella*.

Основу численности фитопланктона в мезотрофном оз. Вечелье составляют диатомовые и криптофитовые при общей плотности от 2.5 весной до 1.4 млн кл./л. осенью. Биомасса не выходит за пределы, характерные для этого типа водоемов и меняется от 0.5 до 1.5 мг/л. Отдел диатомовых составляет от 45% весной, до 74 – летом и около 48% осенью общей численности фитопланктона. Биомасса диатомовых в летние месяцы может достигать 50% от общей биомассы фитопланктона. Определено 19 видов диатомей. В видовом составе пелагического фитопланктона только 4 вида принадлежат к центрическим, среди которых доминирует *Cyclotella sp.*, все остальные диатомовые относятся к пennisным формам, с преобладанием *Synedra pulchella* (Ralfs) Kütz. В течение всего вегетационного сезона *Cyclotella sp.* занимает всю толщу воды с летним максимумом в

зоне термоклина, а *S. pulchella*, несмотря на различия в сезоне, в основном приурочена к гипolimниону, образуя максимумы плотности в зоне термоклина и в придонных слоях воды. Из других видов пennisных сходное вертикальное распределение наблюдается только у колониальной *Fragilaria crotonensis* Kitt. осенью, при этом ее максимальная плотность была низкой и достигала 18.7 тыс. кл./мл.

Согласно нашим данным, *E. velox* в текучих водах приурочена к заросшему (защищенному) побережью, где ее плотность в 6 раз больше, чем в открытых участках. В пойменных озерах анализ биотопической приуроченности этого вида показал, что основная масса популяции также держится в побережье, а численность на порядок превышает таковую на пелагических станциях. Анализ возрастного состава вида в двух

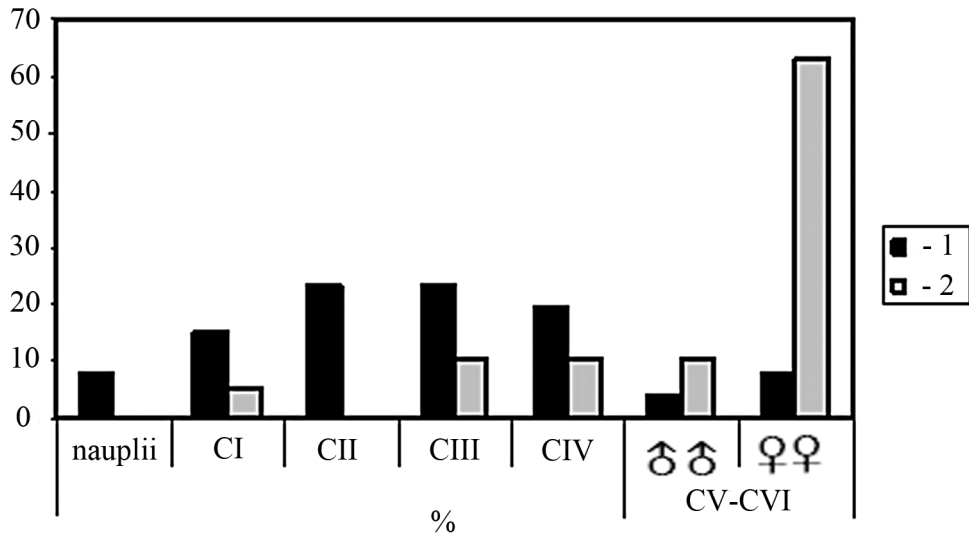


Рис. 6. Изменения возрастного состава *Eurytemora velox* в зависимости от качества биотопа в литоральной зоне. 1 – зона без растительности, 2 – заросли (по вертикальной оси % численности возрастных стадий).

основных типах литоральной зоны (свободной от высшей водной растительности и заросшей тростником) показал четкие различия в распределении рачков разных возрастов в этих двух биотопах (рис. 6). В чистой (не заросшей) литорали преобладали рачки младших копеподитных стадий (CI – CIV), заросли предпочитали более взрослые особи (CV и CVI).

В оз. Волотовское определено 37 видов фитопланктона [Рассашко, Савицкий, Ковалева, 2003]. Озеро подвержено сильному антропогенному воздействию и эвтрофированию, в нем основными продуцентами являются цианобактерии, составляющие до 80% численности и биомассы в летнее время. Во время отбора проб *E. velox* (октябрь) в составе флоры озера встречено достаточно много диатомей. Наряду с синезелеными, в достаточном количестве в планктоне развивались из пеннатных – *Asterionella formosa* Hass, *Navicula radiosa* Kütz., из центрических – диатомовых *Stephanodiscus Hantzschii* Grun. и *Cyclotella Meneghiniana* Kütz., часто встречались виды: *Melosira varians* Ag., *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun., *Amphora ovalis* Kütz., *Cocconeis placentula* Ehr., *Pinnularia major* (Kütz.),

Aulacoseira italica (Ehr.) Kütz. Кроме планктонных, некоторые из этих видов относятся к видам-обрастателям и донной флоре побережья [Водоросли. Справочник., 1989].

Обсуждение результатов

Eurytemora lacustris распространена на территории северной Европы и севера Западной Сибири. Основной район обитания – водоемы бассейна Балтийского моря: Швеция, Дания, Германия, Финляндия, Карелия и Прибалтика. В пресных водах обитает преимущественно в озерах. Е.В. Боруцкий и др. [1991] отмечают его единично в солоноватых водах. В Азии вид найден только в Обской губе [Семенова и др., 2000].

Также с конца прошлого столетия этот вид отмечается в водоемах бассейна Волги: в Новгородской, Саратовской и Астраханской областях России. В составе зоопланктона Куйбышевского водохранилища он регистрируется с 1980 г. [Романова, 2010]. Кроме того, известны находки и из водохранилищ бассейна Днепра: в сообществах зоопланктона Киевского, Кременчугского, Каховского водохранилищ и нижнего Днепра, а также в

мейобентосе Киевского водохранилища [Беспозвоночные и рыбы..., 1989]. На основании этих сведений создается впечатление о более широком распространении этого вида на территории Европейской части России и на Украине. Однако, еще В.М. Рылов [1930] считал подобные находки, например, в бассейне р. Днестр «сомнительными».

В Литве этот вид включен в Красную книгу [Red Date..., 1992], ранее был найден в 10 озерах, а в настоящее время встречается только в гиполимнионе 5 мезотрофных озер с максимальными глубинами от 38 до 60 м [Arbačiauskas, Kalytyté, 2010]. Сокращение числа озер с *E. lacustris* в связи с изменением климата и эвтрофированием наблюдается и в соседней Латвии [Paidere et al., 2011]. В Польше вид зарегистрирован только в оз. Вигри. Показано, что вследствие эвтрофикации и повышения температуры в глубоких озерах вид исчезает [Kasprzak, Reese, Koschel et al., 2005]. На территории Германии относится к редким и исчезающим видам [Maier, Speth, Arp et al., 2011].

В Беларуси этот вид известен только из двух мезотрофных озер – Волчын и Вечелье бассейна р. Западная Двина [Вежновец, 2005]. Многолетние наблюдения на этих озерах показывают постепенное снижение прозрачности, основного показателя трофности озер [Китаев, 2007]. Особенно резко это проявляется в оз. Вечелье, где по данным 1976 г., летом этот показатель составлял 4 м [Власов, Якушко, Гигевич и др., 2004]. По нашим наблюдениям, в 2005 г. прозрачность снизилась до 2, а в летний сезон 2011 г. составила только 1.2–1.5 м. Менее выражен процесс эвтрофирования в оз. Волчын, где снижение прозрачности за этот же период произошло только на 1 м – с 4.6 до 3.5, что находится в пределах межгодовых и сезонных колебаний этого показателя. На фоне снижения прозрачности воды наблюдается значительное падение численности

популяции: за последние 30 лет почти в 8 раз. Так, средняя плотность *E. lacustris* в столбе воды, учитывая все возрастные стадии развития, в 1977 г. [Митрахович, Ляхнович, 1979] достигала 7.92 тыс. экз./м³, в 2002 была 2.9, а в 2005 только 1.01 тыс. экз./м³. Наблюдения 2011 г. показали дальнейшее снижение плотности до 0.22 тыс. экз./м³, что создает угрозу полного исчезновения этого вида из фауны озера. Известно, что процессы эвтрофирования озер создают неблагоприятные условия для обитания этого холодолюбивого стенотермного вида, проявляющиеся, прежде всего, в снижении уровня растворенного кислорода в гиполимнионе, где располагается основная часть популяции [Kasprzak, Reese, Koschel et al., 2006]. Несмотря на падение прозрачности, по нашим наблюдениям, в течение 2002–2011 гг. уровень растворенного кислорода в гиполимнионе снизился незначительно с 5.6 до 4.8 мг/л и оставался благоприятным для развития популяции.

Вертикальное распределение *E. lacustris* может определяться многими факторами (обилием пищи, содержанием растворенного кислорода, наличием рыб-планктофагов и др.). Собственные многолетние наблюдения на озерах Беларуси показали, что популяция в летнее время постоянно располагается в гиполимнионе при температуре не выше 15°C, что свидетельствует о принадлежности озерной эуритеморы к холодолюбивой фауне, что подтверждается и литературными данными [Митрахович, Ляхнович, 1979; Arbačiauskas, Kalytyté, 2010].

Таким образом, *E. lacustris* для Беларуси – редкий вид, находящийся на южной границе ареала, и численность его популяций постепенно сокращается. Исходя из литературных и наших данных по распространению и биотопической приуроченности (гиполимнион мезотрофных озер), вертикальному распределению в толще воды, указанные находки *E. lacustris* в южной

части бассейнов рек Волга и Днепр, на наш взгляд, могут быть неверны и требуют дальнейшего уточнения.

Пищевой комок *E. lacustris* содержит пеннатные виды диатомых, имеющих достаточно высокую плотность в гиполимнионе озер. Большинство водорослей повреждены – это свидетельствует об использовании «кремниевых коронок» режущего края мандибулы для их дробления и лучшего переваривания содержимого. Определение их таксономической принадлежности по представленным останкам затруднительно. Однако, исходя из взаимного вертикального распределения ведущих видов диатомей и эуритеморы в таком типе озер, мы предполагаем, что эти водоросли принадлежат к виду *Synedra pulchella*, занимающему гиполимнион стратифицированных мезотрофных озер Беларуси.

Eurytemora velox – эвригалинный вид, широко распространенный в Европе, в основном, в соленых и солоноватых водах, обычен в планктоне Северного, Балтийского, Каспийского, Черного и Азовского морей. Основные места обитания сосредоточены вблизи устьев рек, где он создает достаточно большие плотности и является кормовым объектом для карповых рыб. Кроме того, встречается в различных пресных водоемах Европы – от Норвегии до устья Дуная [Gaviria, Foggo, 2000], от Англии на западе, до Урала – на востоке [Боруцкий, Степанова, Кос, 1991]. Аспекты пассивного и активного расселения этого вида вверх по течению р. Днепр на украинских водоемах и водотоках детально рассмотрела Л.В. Самчишина [2000, 2005]. Согласно ее данным, вид встречается за пределами древних морских трансгрессий и является каспийским иммигрантом.

В пределах Беларуси вид впервые найден В.И. Монченко [1967] в р. Припять и ее притоках на участке от города Пинска до устья (по материалам экспедиции июля 1956 г.). Ранее [Рылов, 1915] для данных территорий

не указывался. Позже его обнаружили и в реках Пина, Сколодинка и ее затоке, в пойме Припяти, выше впадения р. Уборть [Радзимовский, Полищук, 1970]. По нашим сборам за период с 1996 по 2011 г. подтверждено нахождение *E. velox* в реках Западный Буг, Припять и Сож и их придаточных водоемах [Вежновец, 2004; Рассашко, Вежновец, Ковалева, 1999].

Таким образом, *E. velox* в Беларуси найдена в нескольких реках, принадлежащих к бассейну Черного и Балтийского морей, и встречается как в основном русле рек, так и в пойменных водоемах. По имеющимся литературным данным, в континентальных водах вид встречается в различных водоемах: от временных до озер с повышенной соленостью [Рылов, 1930], переживая неблагоприятные условия на всех стадиях развития, включая стадию яйца [Elton, 1927]. Анализ встречаемости в соседней Украине и находок в Беларуси позволяет предположить, что этот вид относительно недавно проник в водоемы юга республики и его ареал постепенно расширяется. Этому процессу способствует эврибионтность и приспособленность вида к переживанию неблагоприятных условий (высыхание, промерзание) даже на поздних стадиях развития, что подчеркивала Л.В. Самчишина [2000]. Нестабильное гидрологическое состояние таких экосистем, как пойменные водоемы и реки, особенно в условиях зарегулирования, способствует обширному расселению чужеродных видов, в том числе и *E. velox*. Успеху этого процесса также способствует предпочтение *E. velox* прибрежных зон водоемов и водотоков, то есть участков с замедленным течением, в условиях которых возможно самостоятельное передвижение против течения, на что обращал внимание еще П.Л. Сабанев [1930]. Благодаря высокой степени адаптации к изменениям среды обитания, не исключается расселение и

пассивным способом – переносом другими животными.

Известно, что в зарослевом фитопланктоне озер Беларуси доля диатомей составляет около 55%, а в перифитоне – 85%, и в нем часто встречаются подвижные перифитонные формы, способные переходить к планктонному образу жизни [Сысова, 2008]. Высокое флористическое разнообразие диатомовых в эпифитоне литовских водоемов подчеркивают и другие исследователи [Kasperovičienė, Karosienė, 2009]. Таким образом, они могут являться обильным и доступным кормом для копепод. Примеры питания калянид с субстрата описаны ранее Н.В. Вышкварцевой [1977]. А.В. Монаков [1998] на основании типичного для фильтраторов строения вторых максилл относит род *Eurytemora* к калянидам-фильтраторам (с. 152), но по качественным характеристикам питания *Eurytemora velox* считает фильтратором-зоофагом (с. 161, табл. 62), ссылаясь на собственную работу [Монаков, Сорокин, 1971]. В тоже время, для уточнения рациона он подчеркивает важность получения фактических данных по питанию из природных популяций. Несмотря на преобладание в оз. Волотовском цианобактерий, судя по содержанию желудка, *E. velox* в этом водоеме питается центрическими диатомеями рода *Stephanodiscus sp.* (рис. 3А). Обращает на себя внимание тот факт, что содержащиеся в желудке водоросли практически не повреждены. Вероятно, это обусловлено отсутствием прочного кремниевого покрытия жующего края мандибулярной пластинки – кремниевой коронки, позволяющего дробить водоросли для их лучшего переваривания [Беклемишев, 1954]. В этом случае переваривание неповрежденных водорослей, по-видимому, происходит через пространство между двумя створками диатомей (эпитеки и гипотеки) и систему отверстий расположенных на створках (перфораций или пор). Через указанные

мельчайшие отверстия происходит сообщение протоплазмы водорослей с внешней средой [Водоросли. Справочник, 1989].

Исходя из этого и полученных данных по содержанию пищеварительного тракта, а также выбора местообитаний, мы считаем, что в условиях водоемов Беларуси *E. velox* относится к фильтраторам и специализируется на потреблении диатомовых водорослей прибрежья, предположительно с поверхности обрастаний и дна. В данном случае питание *E. velox* диатомеями в литорали помогло, очевидно, найти свою нишу в пресных водах и успешно избежать конкуренции с аборигенными растительноядными видами каланоидных копепод рода *Eudiaptomus* [Монаков 1998], обитающими в пелагической части подобных водоемов.

Заключение

Исходя из распространения, тенденций изменения ареалов, биотопической приуроченности, строения ротовых конечностей и содержимого желудков показаны разные стратегии выживания двух видов каланоидных копепод (аборигенного реликтового и инвазийного) морского происхождения в пресных водах. Оба вида сохранили преимущественное питание диатомовыми водорослями и заняли специфические ниши в пресноводных экосистемах.

В силу своего арктического происхождения *E. lacustris* является оксифильным холодолюбивым стенотермным животным и заселяет в условиях Беларуси гипolimнион мезотрофных среднеглубоких озер с термической стратификацией водной толщи. Сокращение ареала, наблюдаемое в настоящее время в соседних странах, и снижение количественного развития популяций этого вида в Беларуси происходит из-за антропогенного ускорения процессов

эвтрофирования и загрязнения водоемов. Находки этого вида в водоемах юга Европы требуют уточнения.

Для вида понто-каспийского происхождения *E. velox*, в связи с широкими адаптационными способностями – эвритерностью и эвригалинностью, а также возможностью занимать заросшее побережье и избегать конкуренции с аборигенными видами копепод, создаются благоприятные условия для расширения ареала.

Таким образом, данные виды копепод могут рассматриваться как объекты изучения адаптаций веслоногих к обитанию в пресных водах, а также как модельные виды для мониторинга популяций на границе их распространения.

Благодарности

Работа частично поддержана интеграционными грантами СО РАН № 95, Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (БРФФФИ) № Б09СО-006 и проектом enviroGRIDS (7-я Рамочная программа ЕС).

Отдельно выражаем признательность анонимному рецензенту за внимательное и творческое прочтение рукописи, благодаря замечаниям и вопросам которого пришлось не только переосмыслить и критически подойти к проделанной работе, но и наметить пути ее дальнейшего продолжения.

Литература

- Беклемишев К.В. Обнаружение кремниевых образований в кожных покровах низших ракообразных // Доклады Академии наук СССР. 1954. Т. 97. № 3. С. 543–545.
- Беклемишев К.В. К анатомии жевательного аппарата копепод. Сообщение II. Жующий край мандибул у некоторых Calanida и Eucalanidae // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1959. Т. XXX. С. 148–156.
- Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / Отв. ред. Г.И. Щербак. Киев: Наук. Думка, 1989. 248 с.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.
- Вежновец В.В. Виды рода *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) в водоемах Беларуси // Динамика биологического разнообразия фауны, проблемы и перспективы устойчивого использования и охраны животного мира Беларуси. Тез. докл. IX зоологической науч. конф. Минск. 2004. С. 189–191.
- Вежновец В.В. Ракообразные (Cladocera, Copepoda) в водных экосистемах Беларуси. Каталог. Определительные таблицы. Минск: Бел. наука, 2005. 150 с.
- Власов Б.П., Якушко О.Ф., Гигевич Г.С., Рачевский А.Н., Логинова Е.В. Озера Беларуси: Справочник. Минск: БГУ, 2004. 284 с.
- Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.
- Вышкварцева Н.В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов рода *Calanus* s.l. (Copepoda, Calanoida). II. Функционирование ротового комплекса и питание калянусов // Иссл. фауны морей. Л., 1977. Т. 19(27). С. 5–28.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных. Минск: Бел. Эн., 2004. С. 279–281.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998. 318 с.
- Монаков А.В., Сорокин Ю.И. Питание и пищевое поведение некоторых пресноводных Calanoida // Тр. ИБВВ. 1971. Вып. 21(24). С. 180–195.

- Монченко В.І. Веслоногі рокоподібні (Crustacea, Copepoda) р. Прип'яті та її приток // ДАН АН УРСР. 1967. № 3. С. 273–277.
- Митрахович П.А., Ляхнович В.П. Характеристика популяції *Eurytemora lacustris* (Pope) в оз. Вечелье Белорусской ССР // Вестник БГУ им. В.И. Ленина. Сер. хим., биол., геогр. Минск: БГУ, 1979. № 2. С. 39–44.
- Радзимовський Д.О., Поліщук В.В. Планктон річки Прип'ять. Київ: Наукова думка, 1970. 211 с.
- Рассашко И.Ф., Вежновец В.В., Ковалева О.В. Сравнительная характеристика сообщества зоопланктона на участке реки Сож с разной степенью антропогенной нагрузки // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси. Тез. докл VIII Зоол. конф. Минск. 1999. С. 256–257.
- Рассашко И.Ф., Савицкий Б.П., Ковалева О.В. Итоги гидроэкологических исследований озерных экосистем Белорусского Полесья // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы II Междун. науч.-практ. конф. Минск: БГУ, 2003. С. 61–64.
- Романова Е.П. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любичевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2010. С. 159–164.
- Рылов В.М. К планктону некоторых озер Витебской губернии. Фауна Copepoda и Cladocera // Тр. Петрогр. об-ва естествоиспытателей. 1915. Т. 44, вып. 4. С. 111–163.
- Рылов В.М. Определители организмов пресных вод СССР. А. Пресноводная фауна. Вып. 1. Пресноводные CALANOIDA СССР. Ленинград. 1930. 288 с.
- Сабанеев П.Л. *Eurytemora velox* (Lill.) у порожнистій частині Дніпра // Збір. Пр. Дніпр. біол. стан. 1930. 5.
- Самчишина Л.В. Рецентное вселение олигогалинного вида *Eurytemora velox* (Lill.) (Copepoda, Calanoida) в Днепр и его крупные притоки // Экология моря. 2000. 52. С. 52–55.
- Самчишина Л. В. Еколого-фауністичні і морфологічні аспекти вивчення прісноводних і солонуватоводних Calanoida (Crustacea, Copepoda) України. Дисс. ... канд. біол. наук. Київ, 2005. 246 с.
- Семенова Л.А., Алексюк В.А., Дергач С.М., Лелеко Т.И. Видовое разнообразие зоопланктона водоемов Обского севера // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2000. Вып. 1. С. 127–134.
- Сушня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Навука і тэхніка, 1984. 160 с.
- Сысова Е.А. Структура и динамика сообществ фитоперифитона в озерах разного трофического статуса. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Минск, 2008. 18 с.
- Arbačiauskas K., Kalytyté D. Occurrence and interannual abundance variation of Glacial Relict Calanoids *Limnocalanus macrurus* and *Eurytemora lacustris* in Lithuanian Lakes // Acta Zoologica Lituanica. 2010. V. 20. N. 1. P. 61–67.
- Elton C. The ecological relationships of certain fresh-water Copepoda // J. Ecol. 1927. 17. P. 383.
- Gaviria S., Forro L. Morphological characterization of new populations of the copepod *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) (Calanoida, Temoridae) found in Austria and Hungary // Hydrobiologia. 2000. 438. P. 205–216.

- Kasperovičienė J., Karosienė J. Floristic and ecological variability of epiphyton diatoms in Lithuanian lakes differing in ecological conditions // Диатомовые водоросли как биоиндикаторы современного состояния окружающей среды и их роль в палеонтологии и биостратиграфии (Морфология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия): Материалы XI Междунар. конф. диатомологов стран СНГ, г. Минск, 27 сентября – 2 октября 2009 г. Минск: Право и экономика, 2009. С. 56–58.
- Kasprzak P., Reese C., Koschel R., Schulz M., Hambaryan L., Mathes J. Habitat Characteristics of *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) (Copepoda, Calanoida): The Role of Lake Depth, Temperature, Oxygen Concentration and Light Intensity // International Review of Hydrobiology. 2005. V. 90. Issue 3. P. 292–309.
- Kasprzak P., Reese C., Koschel R., Schulz M., Hambaryan I., Mathes J. Glacial relicts in NE-German lakes: Habitat characteristics of *Eurytemora lacustris* (Copepoda, Calanoida). IGB Report. 2006. P. 151–160.
- Lee C. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis* // Evolution. 1999. 53(5). P. 1423–1434.
- Lee C., Bell M. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals // Trends in ecology & evolution. 1999. V. 14. № 7. P. 284–288.
- Limnofauna Europaea. Stuttgart; N.Y. Amsterdam: Gustav Fischer Verlag, 1978. 532 p.
- Maier G., Speth B., Arp W., Bahnwart M., Kasprzak P. New records of the rare glacial relict *Eurytemora lacustris* (Poppe 1887) (Copepoda; Calanoida) in atypical lake habitats of northern Germany // J. Limnol. 2011. 70(1). P. 145–148.
- Paidere J., Brakovska A., Stepanova M., Bardačenko V. The occurrence of *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) in the Latvian salmonid water lakes of the East Latvia in 2010 // 6th International conference «Research and Conservation of biological Diversity in Baltic Region», Daugavpils, 28–29 April 2011. Daugavpils, 2011. P. 92.
- Pandourski I., Evtimova V. First record of *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) (Crustacea: Copepoda: Calanoida) in Iceland with morphological notes // Historia naturalis bulgarica. 2006. 39. 17. P. 39–42.
- Red Date Book of Lithuania. Vilnius, 1992. 366 p.
- Revis N., Castel J., Tackx M.L.M. Some Reflections on The Structure of the Mandible Plate of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) // Hydrobiol. Bull. 1991. 25(1). P. 45–50.

BIOLOGICAL PECULIARITIES OF TWO COPEPOD SPECIES (CRUSTACEA, COPEPODA, CALANOIDA) AS POSSIBLE CAUSES OF CHANGES OF THEIR RANGES

© 2012 Vezhnovets V.V.¹, Zaidykov I.Yu.², Naumova E.Yu.², Sysova E.A.¹

¹ SSIA “SIC NAS of Belarus on bioresources”,
Belarus, Minsk, 220072, vvv@biobel.bas-net.by

² Institute for Limnology SB RAS,
Russia, Irkutsk 664033, lena@lin.irk.ru

A comparative analysis of the habitat characteristics, the gut content and the elemental composition of the cutting edge of the mandibles has been provided for two species of crustaceans (Copepoda, Calanoida), *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) and *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887). These representatives of the brackish and marine fauna inhabit the Belarusian freshwaters. The paper represents the generalized data on recent state and changes of species' ranges. The differences in the silicification of mandibles of species may reflect the different nutrition strategies and habitat selection.

Key words: *Eurytemora*, areal, mandibles, freshwater, Belarus.