

УДК 595.34:591.16(262.5)

МОРФОЛОГИЯ НАУПЛИУСОВ И ДЛИТЕЛЬНОСТЬ НАУПЛИАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЧЕРНОМОРСКОГО ВСЕЛЕНЦА *OITHONA DAVISAE* FERRARI AND ORSI, 1984 (COPEPODA: CYCLOPOIDA) В УСЛОВИЯХ ЛАБОРАТОРНОЙ КУЛЬТУРЫ

© 2018 Драпун И.Е.*, Ханайченко А.Н.**

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь 299011;
e-mail: * innadra@gmail.com, ** a.khanaychenko@gmail.com

Поступила в редакцию 06.03.2018

Представлены описания, оригинальные рисунки и фотографии, а также ключ к определению науплиальных стадий недавнего вселенца в Чёрное море *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoidea) на основе исследования науплиусов из лабораторной культуры, полученной от потомства самок, собранных в Севастопольской бухте. Копепод содержали при естественном освещении, температуре 21 ± 2 °C и кормлении культурой криптофитовых водорослей IBSS-CrPr54 (ESD= 10.9 ± 1.4 мкм) (средняя концентрация 6×10^3 кл. мл⁻¹; 0.7 мкг С мл⁻¹). Длительность развития от первой науплиальной (N1) до первой копеподитной (C1) стадии составила 5.3 ± 0.7 сут (N1–N3 – 1 сут; N3–N4 – 1 сут; N4–C1 – 3.3 сут).

Ключевые слова: *Oithona davisae*, Oithonidae, науплиальные стадии, описание, продолжительность развития, Чёрное море.

Введение

Oithona davisae Ferrari and Orsi, 1984 впервые была описана как новый вид из эстуария рек Сакраменто и Сан-Хоакин (Калифорния) [Ferrari, Orsi, 1984]. Этот вид является типичным представителем неритической фауны [Uchima, 1988] и встречается, иногда в очень больших количествах, в устьях рек и прибрежных районах [Nishida, 1985; Hirota, 1990]. Благодаря своей многочисленности и мелким размерам *O. davisae* играет важную роль в экосистемных процессах, являясь источником пищи для личинок очень многих видов рыб.

Упоминания о науплиальных стадиях *O. davisae* имеются в ряде работ [Uye, Sano, 1995; Takahashi, Uchiyama, 2007], которые ссылаются на М. Uchima [1979], как автора их первоописания. В 1979 г., когда М. Uchima проводил свои исследования, вид *O. davisae* ещё не был описан. М. Uchima идентифицировал свой

объект из Токийского залива как *Oithona brevicornis* f. minor Nishida et al. [1977] (уточнение, что это именно малая форма, имеется в тексте и реферате статьи; в названии работы оно отсутствует).

В 1980-е гг. были описаны многие новые виды мелких прибрежных ойтонид, в том числе близкие морфологически виду *O. brevicornis* Giesbrecht, 1981 s. str., но отличающиеся от него меньшими размерами и наличием длинной дистальной щетинки на внутренней стороне первой доли максиллулы [Ferrari, 1981; Nishida, Ferrari, 1983; Ferrari, Orsi, 1984]. У *O. brevicornis* s. str. аналогичная щетинка гораздо короче.

В одной из этих работ [Nishida, Ferrari, 1983], авторы, помимо дополнений к описанию *O. brevicornis* s. str., переописали также *O. brevicornis aruensis* Früchtl, 1923, повысив статус таксона до видового. В конце статьи они от-

метили, что особи, использованные Uchima [1979] для получения науплиусов, были ими пересмотрены и оказались относящимися к *O. aruensis* Früchtl, 1923 («The specimens described as *O. brevicornis* f. minor Nishida et al. (1977) and as *O. brevicornis* by Uchima (1979) were re-examined and proved to be *O. aruensis*»).

O. aruensis очень близка морфологически и размерами к *O. davisae* [Temnykh, Nishida, 2012]. Соответственно, следует ожидать близкого сходства её науплиусов с науплиусами последней. На каком основании авторы статей [Uye, Sano, 1995; Takahashi, Uchiyama, 2007] отнесли описания науплиусов, выполненные Uchima [1979], к *O. davisae* неясно; соответствующие объяснения в тексте отсутствуют.

В то же время в базе данных NEMESIS (National Exotic Marine and Estuarine Species Information System. Smithsonian Environmental Research Center), в разделе California Non-native Estuarine and Marine Organisms (Cal-NEMO), на странице, посвящённой *O. davisae*, имеется следующая запись: «The copepodite and naupliar stages of this copepod have not been described. Morphology and development should be similar to that described for *Oithona brevicornis* by Uchima (1979)» [Fofonoff et al., 2018]. Соответственно можно заключить, что науплиальные стадии *O. davisae* так и не были описаны, однако они должны быть похожи на науплиусов малой формы *O. brevicornis* (= *O. aruensis* [Nishida, Ferrari, 1983]), впервые описанных М. Uchima [1979].

O. davisae была описана как новый вид на востоке Тихого океана, у берегов Калифорнии, однако по мнению некоторых исследователей [Uchima, 1988; Uye, Sano, 1995], первоначально вид обитал в прибрежных водах западной части Тихого океана, в том числе в большом количестве у берегов Японии, и был эндемичным для прибрежных вод Восточной Азии. В результате его дальнейшего распространения, по-видимому, балластными водами, он был обнаружен во многих прибрежных районах Мирового океана: у западного побережья США [Ferrari, Orsi, 1984; Ambler et al., 1985], южных берегов Чили [Hirakawa, 1988], в Сре-

диземном [Saiz et al., 2003] и Северном [Cornils, Wend-Heckmann, 2015] морях, в эстуарии р. Бильбао, впадающей в Бискайский залив [Uriarte et al., 2016], а также в Чёрном и Азовском морях.

Циклопидная копепода-вселенец из рода *Oithona*, ошибочно определённая как *O. brevicornis* [Загородняя, 2002; Алтухов, Губанова, 2006; Gubanova, Altukhov, 2007; Селифонова, 2009, 2011], впервые была зарегистрирована в Севастопольской бухте (Чёрное море) в декабре 2001 г. [Загородняя, 2002]. Позднее её идентифицировали как *O. davisae* [Temnykh, Nishida, 2012]. С 2008 г. *O. davisae* периодически составляла до 99% общей численности копепод в Севастопольской бухте [Altukhov et al., 2014; Svetlichny et al., 2016], подобно *O. davisae* из Токийского залива, где она также преобладала над другими видами копепод, достигая 99% их общего количества в тёплые периоды 1980-х гг. [Tsuda, Nemoto, 1988]. К настоящему времени *O. davisae* зарегистрирована вблизи румынских [Timofte, Tabarcea, 2012], болгарских [Mihneva, Stefanova, 2013] и недавно – турецких берегов [Üstün, Kurt, 2016; Yildiz et al., 2016] Чёрного моря, а также в Мраморном море [Isinibilir et al., 2016].

Оценка вклада науплиальных стадий мелкой циклопидной копеподы-вселенца в общую численность копепод затруднена не только из-за отсутствия орудий лова с мелкоразмерным ситом, но и отсутствием современного описания науплиальных стадий. Значительное увеличение личинок рыб в черноморском ихтиопланктоне в последние годы очевидно связано с увеличением как общей численности копепод, так и возрастанием численности в планктоне мелкоразмерной *O. davisae* [Gubanova et al., 2015; Khanaychenko et al., 2015], занявшей экологическую нишу исчезнувшей с 1989 г. *O. nana* [Altukhov et al., 2014; Svetlichny et al., 2016]. Благодаря большому количеству в зоопланктоне, вероятность нахождения этих копепод-вселенцев, особенно их науплиусов, в пищевом рационе личинок летне-нерестующих видов рыб на ранних стадиях развития в последние годы очень высока

[Вдодович и др., 2017], однако идентификация ранних возрастных стадий *O. davisae* в кишечниках личинок рыб часто вызывает затруднения [Vdodovich et al., 2017].

Целью данной работы было дать подробное описание морфологических особенностей науплиальных стадий черноморского вида-вселенца *O. davisae*, а также получить данные о продолжительности науплиального развития этого рачка в условиях лабораторной культуры.

Материал и методы

Науплиусы *O. davisae*, использованные в исследовании, были отобраны из лабораторной культуры этих копепод, которая была получена из потомства оплодотворённых зимующих самок, отловленных из зоопланктонных проб вскоре после отбора их планктонной сетью с ситом 100 мкм в прибрежье Севастопольской бухты. Отлов неповреждённых активных самок проводили под бинокляром в камере Богорова. Оплодотворённые зимующие самки *O. davisae* сохраняют жизнеспособную сперму при низкой температуре (6–8 °С) в течение длительного времени и продуцируют жизнеспособное потомство после их перемещения в благоприятные условия [Svetlichny et al., 2016].

Монокультуру копепод содержали при комнатной температуре 21 ± 2 °С, естественном освещении и кормлении (при средней концентрации 6×10^3 кл. мл⁻¹; 0.7 мкг С мл⁻¹) криптофитовыми микроводорослями клона IBSS-CrPr54 (ESD = 10.9 ± 1.4 мкм) из культуры в экспоненциальной фазе роста. В лабораторной культуре были получены многочисленные генерации копепод.

Для получения разных науплиальных стадий *O. davisae*, науплиусов первой стадии после их вылупления из яйцевых мешков перенесли в сосуды объёмом 10 мл и содержали при тех же температурных и трофических условиях. В процессе прохождения науплиусами последующих линек вплоть до первой копеподитной стадии, их ежедневно регистрировали и отлавливали необходимое количество особей соответствующей стадии для дальнейших исследований.

Особи разных науплиальных стадий (а также их экзувии) были отловлены из культуры в феврале 2017 г. и зафиксированы в 4%-м растворе формальдегида в морской воде (солёность 18‰). Затем они были помещены в водный раствор глицерина (1:1) на предметные стёкла с помощью бинокулярного микроскопа LOMO MBR-10, и измерены под микроскопом Leica DM LS2 при увеличении 400×. Все рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата на Leica DM LS2 (увеличение 400×) в двух проекциях – вентральной и латеральной. Фотографии науплиусов получены цифровой фотокамерой Canon PowerShot A520.

Длиной особи считалось максимальное расстояние от вершины головного до конца хвостового отдела без учёта длины шипов и щетинок; шириной – наибольшее расстояние между боковыми сторонами науплиуса в вентральной либо дорзальной проекции.

Для зарисовки конечностей использовали как неповреждённые особи и экзувии, рассматриваемые с разных ракурсов, так и отчленённые конечности. Финальное изображение конечности содержит информацию о деталях её строения, собранную на основе изучения приделок нескольких особей соответствующей стадии развития.

Для сравнения размеров лабораторных особей с особями из моря были отобраны и измерены науплиусы *O. davisae* из зоопланктонной пробы, взятой в бухте Круглая (Севастополь) 27 сентября 2015 г. с использованием сита с размером ячеек 64 мкм. Температура воды в бухте на момент взятия пробы (10:00) была 23 °С. Проба зафиксирована в 4%-м растворе формальдегида в морской воде.

Условные обозначения, принятые в работе при описании науплиусов: N1–N6 – первая – шестая науплиальные стадии; C1 – первая копеподитная стадия; Lb – верхняя губа; An1 – первая антенна (антеннула); An2 – вторая антенна (антенна); Md – мандибула; Mx1 – первая максилла (максиллула); Mx2 – вторая максилла (максилла); Mxp – максиллипед; P1 и P2 – первая и вторая грудные конечности; Cxp – коксоподит; Bsp – базиподит; Eпp – эндоподит (Eпp1–2 – членики эндоподита); Exр – эк-

зоподит (Ехр1–5 – членики экзоподита); L, $L_{\text{ср.}}$ – длина, средняя длина тела; $W_{\text{ср.}}$ – средняя ширина тела; n – количество исследованных особей.

Результаты и обсуждение

Описание науплиальных стадий

Oithona davisae

Общая характеристика науплиусов

Форма тела яйцевидная (первые три стадии, N1–N3) или каплевидная (N4–N6). Тело сплющено в дорсо-вентральном направлении; его передняя часть более широкая (фото, рис. 1). Длина особей разных науплиальных стадий, а также средние значения длины и её отношения к средней ширине особей, представлены в таблице.

Дорзальная поверхность науплиусов покрыта цефалоторакальным щитом [Сажина, 1985]. У первых двух стадий (ортонауплиусы) он покрывает всю дорзальную поверхность; при этом его высота превышает длину вентральной поверхности. Науплиусы следующих стадий (метанауплиусы) имеют более удлинённое тело. У 3-й стадии цефалоторакальный щит и задний конец абдомена находятся примерно на одном уровне. У 4-й, 5-й и 6-й – нижняя часть

тела в процессе развития вытягивается, выходя за пределы цефалоторакального щита.

В верхней передней части тела располагается верхняя губа (Lb); в вентральной проекции она округлая, в латеральной – сильно выступает над вентральной поверхностью, нависая над ротовым отверстием. Нижний край Lb с четырьмя группами тонких, коротких волосков. Над Lb находится X-образный науплиальный глаз, а по обе стороны от неё размещены первые 3 пары ротовых придатков (An1, An2 и Md). У живых науплиусов глаз красного цвета (фото А).

Задняя часть тела снабжена парными каудальными щетинками и шипами. Их количество, длина и особенности строения являются одними из основных отличительных признаков разных науплиальных стадий.

Ниже дано более подробное описание придатков разных науплиальных стадий. К «шипам» относили негнущиеся, утолщённые у основания, длинные или короткие выросты, к «щетинкам» – длинные или короткие гибкие выросты [Сажина, 1985]. Иногда использовали слово «волоски», для обозначения очень тонких выростов.

Таблица. Размерные характеристики науплиальных стадий *O. davisae*: собственные и литературные данные

Признак	N1	N2	N3	N4	N5	N6	Источник
n, экз.	18	15	11	9	7	7	лабораторная культура; данная работа
L, мкм	75–88	83–100	100–118	118–128	138–155	163–178	
$L_{\text{ср.}} \pm \text{std}$	81 ± 3	91 ± 6	108 ± 6	124 ± 4	147 ± 6	171 ± 6	
$L_{\text{ср.}}/W_{\text{ср.}} \pm \text{std}$	1.75 ± 0.04	1.78 ± 0.06	1.90 ± 0.05	1.90 ± 0.07	1.90 ± 0.09	1.95 ± 0.04	
n, экз.	–	–	1	7	10	17	бухта Круглая
L, мкм	–	–	105	118–120	133–143	150–165	
$L_{\text{ср.}} \pm \text{std}$	–	–	105	119 ± 1	138 ± 4	158 ± 4	
L, мкм	70–90	85–105	100–115	115–125	125–135	135–160	[Uchima, 1979]
$L_{\text{ср.}}$	–	96–99	104–113	107–117	116–132	154–156	[Almeda et al., 2010: fig. 5A, B]
$L_{\text{ср.}}$	–	95–101	106–114	112–118	126–132	155–164	

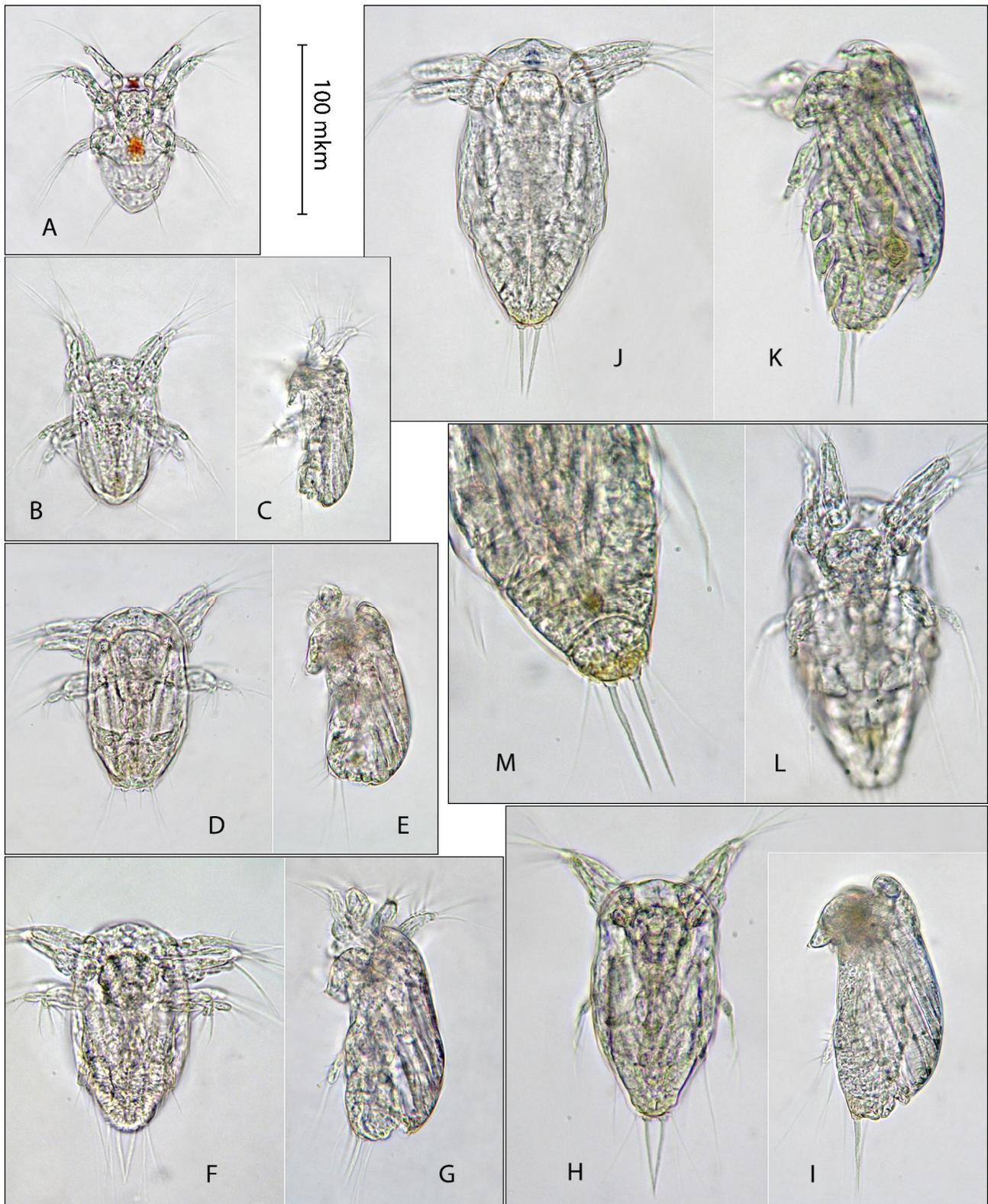


Фото. Науплиальные стадии *O. davisae* в вентральной (слева для каждой из стадий) и латеральной (справа) проекциях: А – N1; В, С – N2; D, Е – N3; F, G – N4; H, I – N5; J, К – N6. L – N6 с вентральной стороны, в средней части тела видны зачатки Mx2 и Mxp; M – задняя часть N6, хорошо видна сегментация тела науплиуса. Шкала единая для всех изображений, кроме M.

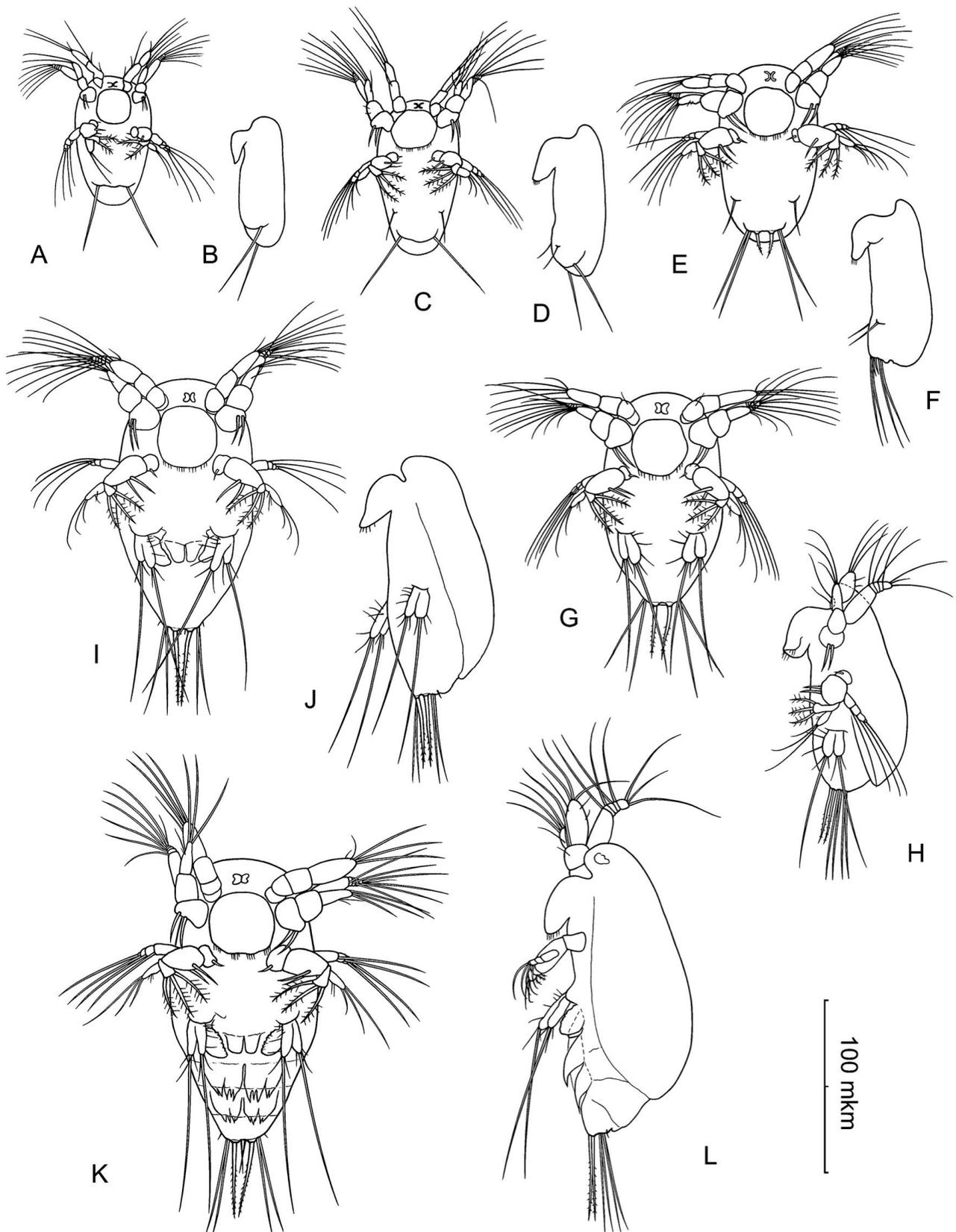


Рис. 1. Науплиальные стадии *O. davisae* в вентральной (слева для каждой из стадий) и латеральной (справа) проекциях: А, В – N1; С, D – N2; Е, F – N3; G, H – N4; I, J – N5; K, L – N6.

Первая стадия, N1
(фото А; рис. 1 А, В).

An1 одноветвистая, состоит из 3 члеников (рис. 2 А1). Первый членик без вооружения, второй несёт 3 щетинки на вентральной стороне (на рис. 2 А1–А6 – сверху). Одна из щетинок, расположенная близко к соединению между вторым и третьим члениками, примерно в 2 раза длиннее, чем третий членик. Последний у науплиусов всех стадий уплощённый с боков. У N1 он снабжён 3 апикальными щетинками, одна из которых короче и гораздо тоньше двух других. Она трудноразличима, так как обычно располагается близко к соседней щетинке. На дорзальной (на рис. 2 А1–А6 – снизу) стороне третьего членика находятся 2 короткие волосковидные щетинки. Три наиболее длинные щетинки на втором и третьем члениках оперённые.

An2 двуветвистая (рис. 2 В1). Схр ближе к месту соединения с Vsp имеет выступ, к которому крепятся 2 шиповидные щетинки, одна из которых более тонкая и с длинными волосками (часто выглядит, как группа из нескольких тонких щетинок). Шипы направлены в сторону ротового отверстия. Vsp довольно короткий (его длина лишь немного превышает ширину), с 3 тонкими щетинками. Eпр одночленистый, с 2 длинными, оперёнными апикальными щетинками и 2 латеральными щетинками, одна из которых заметно длиннее, чем другая. Eхр – 5-членистый; Eхр1 наиболее крупный, удлинённый, с 1 длинной дистальной щетинкой. Следующие 3 членика очень короткие, каждый из них несёт по 1 длинной щетинке. Длина последнего членика примерно равна ширине; он снабжён 2 длинными апикальными щетинками. Все длинные щетинки на Eхр – оперённые.

Md двуветвистая (рис. 2 С1). Схр с 1 щетинкой. Vsp с 2 шиповидными оперёнными щетинками, расположенными по бокам членика и направленными в сторону ротового отверстия. Eпр двучленистый. Eпр1 образует так называемую «пальпу» [Сажина, 1985], снабжённую 2 мощными шипами, направленными в сторону ротового отверстия и вооружёнными жёсткими щетинками, расположенными

почти перпендикулярно к оси шипов; Eпр2 с 2 длинными оперёнными апикальными щетинками и 2 короткими латеральными. Eхр 4-членистый, каждый членик у своего дистального конца имеет по 1 длинной оперённой щетинке; последний членик, несущий апикальную щетинку, очень маленький.

Каудальное вооружение: 1 пара длинных щетинок.

Вторая стадия, N2
(фото В, С; рис. 1 С, D).

An1 3-членистая (рис. 2 А2). Вооружение первых двух члеников без изменений; на третьем членике находятся 4 длинные апикальные щетинки (одна из них короче остальных, тонкая, трудноразличимая, неоперённая) и 3 относительно короткие волосковидные щетинки (1 на вентральной и 2 на дорзальной стороне).

An2 (рис. 2 В2): Схр и Vsp без изменений. Eпр с 3 апикальными щетинками и 2 латеральными. Eхр1 с 1 относительно короткой латеральной щетинкой и 1 длинной дистальной; остальные четыре его членика без изменений.

Md (рис. 2 С2): Схр, Vsp и Eхр без изменений. Пальпа (Eпр1) вооружена 3 мощными шипами, оперёнными жёсткими щетинками. Eпр2 с 3 апикальными и 2 латеральными щетинками.

Зачатки Mх1 выглядят как пара небольших бугорков, каждый с 1 тонкой щетинкой; расположены между мандибулами и каудальными щетинками (рис. 1 С, D).

Каудальное вооружение: 1 пара длинных щетинок.

Третья стадия, N3
(фото D, E; рис. 1 E, F).

An1 (рис. 2 А3) 4-членистая, однако сегментация между вторым и третьим члениками нечёткая. Первый членик без вооружения. Второй – с 1 относительно короткой щетинкой. Третий – с 1 короткой и 1 длинной дистальной щетинкой. Четвёртый имеет 4 апикальные щетинки (одна из них тонкая, трудноразличимая) и 5–6 коротких волосковидных щетинок (1 на вентральной и 4–5 на дорзальной стороне).

An2 (рис. 2 B3): Схр с 2 шипами и 1 относительно короткой тонкой щетинкой, расположенной дистальнее шипов. Vsp и Epr без изменений. Eхр 5-членистый; на Eхр1 2 латеральные щетинки и 1 длинная дистальная, на последнем пятом членике – 3 апикальные щетинки (одна из них более чем в 2 раза короче двух других); каждый из трёх промежуточных коротких члеников (Eхр2–4) имеет по 1 длинной щетинке, как и у других науплиальных стадий.

Md (рис. 2 C3) без изменений.

Зачатки Mx1 (рис. 1 E, F) представлены парой выступов, каждый из которых с 1, иногда 2 щетинками.

Каудальное вооружение: 2 пары длинных щетинок и 1 пара коротких шипов, снабжённых вторичными шипиками и расположенных между длинными щетинками близко к центральной оси тела.

Четвёртая стадия, N4 (фото F, G; рис. 1 G, H).

An1 (рис. 2 A4) 4-членистая. Вооружение члеников без изменений.

An2 (рис. 2 B4) похожа на таковую предыдущей стадии, но на Eхр1 имеется 3 латеральные щетинки.

Md (рис. 2 C4) без изменений.

Mx1 (рис. 2 D1) двуветвистая, сегментация не выражена. Каждая ветвь заканчивается 3 апикальными щетинками, одна из которых очень длинная (примерно в 3 раза длиннее самой ветви). На внутренней боковой стороне конечности имеются 3 латеральные щетинки.

Каудальное вооружение: количество каудальных выростов не изменилось, однако шипы заметно крепче и длиннее, чем у N3, немного превышают половину длины соседних длинных щетинок.

Пятая стадия, N5 (фото H, I; рис. 1 I, J).

An1 (рис. 2 A5) 4-членистая. Вооружение первых трёх члеников без изменений. Четвёртый членик несёт 4 длинные апикальные щетинки (одна из них тонкая и неоперённая), 2 вентральные и 8 дорзальных щетинок.

An2 (рис. 2 B5): Схр, Vsp и Eхр без изменений. Epr несёт 3 апикальные и 4 латеральные щетинки; одна из латеральных щетинок довольно длинная и оперённая.

Md (рис. 2 C5): Epr2 с 3 щетинками на боковой поверхности; остальные членики без изменений.

Mx1 (рис. 2 D2) двуветвистая, сегментация слабо выражена. Как и у N4, каждая ветвь заканчивается 3 апикальными щетинками, одна из которых очень длинная (примерно в 3 раза длиннее самой ветви), почти достигает кончиков каудальных щетинок и шипов (рис. 1 I, J). На внутренней боковой стороне конечности имеются 5 латеральных щетинок (3 из них расположены ближе к основанию ноги). На Eхр, кроме 3 апикальных щетинок, имеется 1 латеральная щетинка на наружной стороне ветви, ближе к её концу.

Имеются зачатки Mx2 и Mхр. Первые располагаются немного ниже, чем Mx1; между ними – зачатки Mхр (рис. 1 I).

Каудальное вооружение: 2 пары длинных щетинок; 1 пара длинных мощных шипов, почти достигающих концов длинных щетинок; 1 пара очень коротких латеральных щетинок. Кроме того, у многих особей N5 между шипами можно увидеть ещё 1 пару очень коротких тонких щетинок.

Шестая стадия, N6 (фото J–M; рис. 1 K, L).

An1 4-членистая (рис. 2 A6), последний членик частично сегментирован. Вооружение первых трёх члеников не изменилось; четвёртый несёт 4 апикальные щетинки, 5 вентральных и 8 дорзальных.

An2 (рис. 2 B6), Md (рис. 2 C6), без изменений.

Mx1 (рис. 2 D3): сегментация слабо выражена; количество щетинок такое же, как у N5; Epr немного длиннее и, вероятно, двучленистый (второй членик очень короткий).

Кроме Mx2 и Mхр, имеются зачатки грудных конечностей P1 и P2.

Каудальное вооружение: 2 тонкие скрещенные центральные щетинки достигают примерно половины длины шипов; остальные щетинки и шипы без изменений.

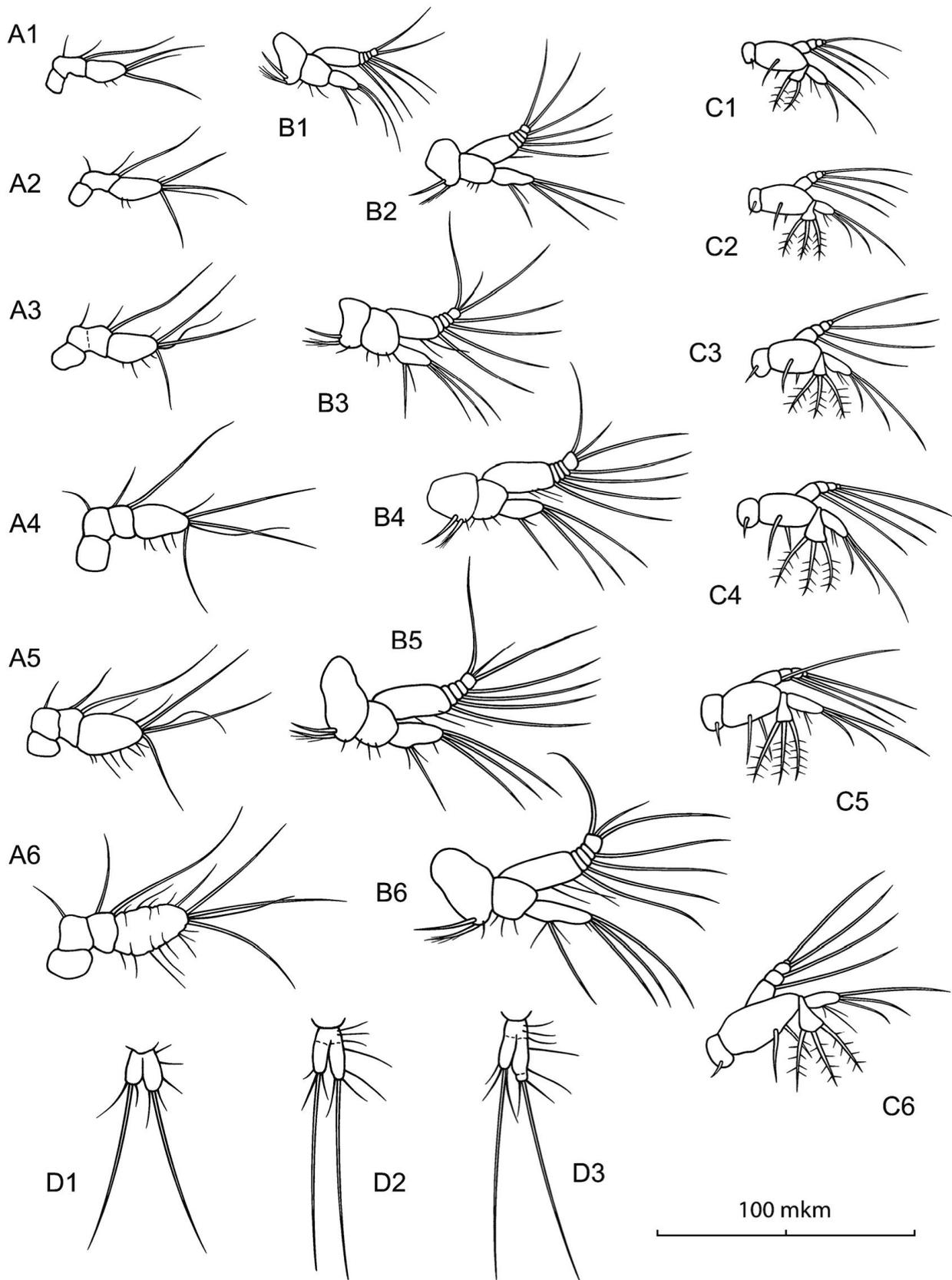


Рис. 2. Детали строения и вооружение придатков науплиальных стадий *O. davisae*: A1–A6 – антеннулы науплиусов первой – шестой стадий (N1–N6); B1–B6 – антенны N1–N6; C1–C6 – мандибулы N1–N6; D1–D3 – правые максиллулы N4–N6.

Ниже представлен ключ, составленный на основе признаков, достаточных, чтобы определить принадлежность науплиусов черноморской *O. davisae* к той или иной стадии. Следует отметить, что чем старше науплиаль-

ная стадия, тем труднее при её определении ориентироваться на её размер, поскольку он сильно зависит от температурных и пищевых условий, в которых развивались науплиусы (см. ниже).

Ключ к определению науплиальных стадий *O. davisae*

- 1 L обычно < 100 мкм. Цефалодорзальный щит превышает длину вентральной поверхности. An2 Exp5 с 2 апикальными щетинками. Кaudальное вооружение: 1 пара длинных щетинок 2
- L обычно > 100 мкм. Цефалодорзальный щит короче либо примерно равен длине вентральной поверхности. An2 Exp5 с 3 апикальными щетинками (одна из них более, чем в 2 раза короче других). Кaudальное вооружение: 3 и более пар щетинок и шипов 3
- 2 Md Enp1 (пальпа) с 2 мощными шипами, оперёнными жёсткими щетинками, расположенными почти перпендикулярно оси шипов. An1 с 3 апикальными щетинками (одна из них короче, тоньше, расположена близко к соседней щетинке, трудно различима). An2 Enp и Md Enp2 с 2 апикальными щетинками. Mx1 отсутствует N1
- Md Enp1 (пальпа) с 3 мощными шипами. An1 с 4 апикальными щетинками (одна из них короче, тоньше, трудно различима). An2 Enp и Md Enp2 с 3 апикальными щетинками. Mx1 в виде бугорка с 1 тонкой щетинкой N2
- 3 Цефалодорзальный щит примерно равен длине вентральной поверхности. Mx1 в виде бугорка с 1–2 тонкими щетинками. Кaudальное вооружение: 2 пары длинных щетинок + 1 пара коротких шипов N3
- Цефалодорзальный щит короче длины вентральной поверхности. Mx1 двуветвистая, одна из 3 апикальных щетинок на каждой ветви очень длинная (более чем в 3 раза длиннее самой ветви) 4
- 4 Тело с 4 парами конечностей. Внутренняя боковая поверхность Mx1 с 3 латеральными щетинками. Кaudальное вооружение: 2 пары длинных щетинок + 1 пара шипов средней длины (примерно в 2 раза короче длинных щетинок). N4
- Тело с зачатками 5–8-й пар конечностей. Внутренняя боковая поверхность Mx1 с 5 латеральными щетинками. Кaudальное вооружение: 5 пар щетинок и шипов. 5
- 5 Тело с зачатками Mx2 и Mxp. Кaudальное вооружение: 2 пары длинных щетинок + 1 пара мощных длинных шипов (почти достигающих концов длинных щетинок) + 1 пара коротких латеральных щетинок + 1 пара очень коротких тонких центральных щетинок N
- Тело с зачатками P1 и P2. Кaudальное вооружение: тонкие скрещенные центральные щетинки достигают примерно половины длины шипов N6

Науплиусы черноморской *O. davisae* имеют большое сходство с особями, описанными ранее [Uchima, 1979] как науплиусы малой формы *O. brevicornis* (= *O. aruensis* [Nishida and Ferrari, 1983]). Однако имеются и некоторые отличия: 4-членистая (а не 3-членистая) An1 у науплиусов четвёртой – шестой стадий; наличие зачатков Mx2 (не упоминаются вообще в описаниях М. Uchima [1979]), Mxр и тонких центральных щетинок на заднем конце тела у N5; некоторые несовпадения в количестве мелких латеральных щетинок. Эти отличия вполне могут быть объяснены в том числе и трудностями в работе с науплиусами, связанными с их малыми размерами.

Описаний науплиальных стадий других видов, близких по своей морфологии к *O. davisae* (самки длиной менее 1 мм, с заострённым рострумом, загнутым на вентральную сторону тела), не существует, за исключением не очень подробного описания науплиусов *O. brevicornis* [Goswami, 1975]. Однако следует отметить, что М. Uchima [1979] в процессе сравнения своих данных с данными S.C. Goswami и анализа его описаний копеподитных стадий исследуемого вида, пришёл к выводу, что особи, описанные Goswami, скорее всего принадлежали другому виду, а не *O. brevicornis*.

Длительность науплиального развития *O. davisae* в лабораторной культуре

Предшествующие исследования селективности питания *O. davisae* [Khanauchenko et al., 2018] показали, что эти копеподы предпочитают криптофитовые микроводоросли другим представителям фитопланктона, и в культуре могут воспроизводиться на протяжении многочисленных генераций при кормлении исключительно криптофитовыми клоном IBSS-CrPr54 (ESD = 10.9 ± 1.4 мкм) при их концентрации около 6×10^3 кл. мл⁻¹; 0.7 мкг С·мл⁻¹. Поэтому морфологию и продолжительность развития науплиальных стадий изучали на особях, источником питания которых был только этот клон криптофитовых микроводорослей.

Длительность развития *O. davisae* от N1 до C1 составила 5.3 ± 0.7 сут (N1–N3 – 1 сут; N3–

N4 – 1 сут; N4–C1 – 3.3 сут). Эти данные демонстрируют несколько более быстрое развитие науплиальных стадий в условиях нашей лабораторной культуры, чем в лабораторных культурах из работ других исследователей, в которых науплиусы содержались в сходных температурных условиях, но при питании другим кормом – гетеротрофными динофлагеллятами *Oxyrrhis marina*, 6.3–7.03 сут [Almeda et al., 2010] или *Dunaliella tertiolecta* и *Platymonas* sp., 7–9 сут [Uchima, 1979]. При этом науплиусы из нашей культуры на последних двух стадиях были крупнее (см. табл.).

Размеры определённых науплиальных стадий *O. davisae* значительно варьируют в зависимости от сочетания температурных и трофических условий [Almeda et al., 2010: fig. 5 A, B]. Мелкие размеры науплиусов, пойманных в бухте Круглая (см. табл.) в период, когда температура воды там была сходной с экспериментальной, вероятнее всего связаны с неподходящим для их развития питанием.

По неопубликованным данным Вдодович и др. [Вдодович, персональное сообщение], науплиусы *O. davisae* вносят солидный вклад в питание самых ранних личинок султанки и ставриды, и, по-видимому, именно их обилие в планктоне обуславливает высокую выживаемость личинок летне-нерестующих рыб. Дальнейшие исследования биологии и культивирования *O. davisae* могут быть основой разработки методов их массового культивирования в целях повышения выживаемости личинок ценных морских рыб в условиях аквакультуры.

Заключение

Данная работа имеет существенное значение как для дальнейших фундаментальных, так и прикладных исследований.

Выполненные описания, оригинальные фотографии и рисунки науплиусов черноморского вселенца *O. davisae* позволили выделить основные отличительные признаки каждой из шести науплиальных стадий. Эти сведения помогут облегчить их идентификацию в зоопланктонных пробах, что важно для изучения вклада данного вида в изменение структуры

планктонного сообщества и продуктивности, как Чёрноморского региона, так и других акваторий, в продуктивность которых данный инвазийный вид вносит большой вклад. Выделение морфологических особенностей науплиусов на разных стадиях развития облегчит также возможность их идентификации в кишечниках рыб и оценку избирательности разных науплиальных стадий личинками рыб разного возраста.

Полученные предварительные сведения о продолжительности науплиального развития, важность потребления мелкоразмерных науплиусов *O. davisae* личинками черноморских рыб для их выживаемости на ранних стадиях развития позволяют считать данный вид-вселенец потенциальным объектом марикультуры для разработки методов его массового культивирования и использования в кормлении личинок ценных морских рыб с целью повышения их выживаемости в искусственных условиях.

Благодарности

Работа подготовлена по темам государственных заданий ФГБУН ИМБИ: «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», номер гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2; «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса», номер гос. регистрации АААА-А18-118021350003-6.

Литература

- Алтухов Д.А., Губанова А.Д. *Oithona brevicornis* Giesbrecht в Севастопольской бухте в октябре 2005 – марте 2006 гг. // Морской экологический журнал. 2006. Т. 5. № 2. С. 32.
- Вдодович И.В., Ханайченко А.Н., Гиригосов В.Е. Питание мальков сем. Mugilidae в прибрежных и открытых водах Чёрного моря в районе Севастополя, и копепода-вселенец *Oithona davisae* как компонент их кормовой базы // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2017. Т. 10. № 1. С. 106–113.
- Загородняя Ю.А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Чёрное море? // Экология моря. 2002. Вып. 61. С. 43.
- Сажина Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепод Мирового океана: Определитель. Киев: Наукова думка, 1985. 240 с.
- Селифонова Ж.П. *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda, Cyclopoida) в акваториях портов северо-восточной части шельфа Чёрного моря // Биология внутренних вод. 2009. № 1. С. 33–35.
- Селифонова Ж.П. Вселенец в Чёрное и Азовское моря – *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoida) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 145–150.
- Almeda R., Calbet A., Alcaraz M., Yebra L., Saiz E. Effects of temperature and food concentration on the survival, development and growth rates of naupliar stages of *Oithona davisae* (Copepoda, Cyclopoida) // Marine Ecology Progress Series. 2010. Vol. 410. P. 97–109.
- Altukhov D.A., Gubanova A.D., Mukhanov V.S. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // Marine Ecology. 2014. Vol. 35. P. 28–34.
- Ambler J.W., Cloern J.E., Hutchinson A. Seasonal cycles of zooplankton from San Francisco Bay // Hydrobiologia. 1985. Vol. 129. P. 177–197.
- Cornils A., Wend-Heckmann B. First report of the planktonic copepod *Oithona davisae* in the northern Wadden Sea (North Sea): Evidence for recent invasion? // Helgolander Marine Research. 2015. Vol. 69. P. 243–248.
- Ferrari F.D. *Oithona wellershausi*, new species, and *O. spinulosa* Lindberg, 1950 (Copepoda: Cyclopoidae: Oithonidae) from the mouth of the Pearl river, China // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1981. Vol. 94. No. 4. P. 1244–1257.
- Ferrari F.D., Orsi, J. *Oithona davisae*, New Species, and *Limnoithona sinensis* (Burckhardt, 1912) (Copepoda: Oithonidae) from the Sacramento-San Joaquin Estuary, California // Journal of Crustacean Biology. 1984. Vol. 4. No. 1. P. 106–126.
- Fofonoff P.W., Ruiz G.M., Steves B., Simkanin C., Carlton J.T. National Exotic Marine and Estuarine Species Information System. 2018 (Электронный ресурс) // (<http://invasions.si.edu/nemesis/>). Access Date: 6 Aug 2018.
- Goswami S.C. Metamorphosis of two species of genus *Oithona* Baird (Copepoda) // Indian Journal of Marine Sciences. 1975. Vol. 4. P. 60–67.
- Gubanova A.D., Altukhov D.A. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. No. 4. P. 407–410.
- Gubanova A., Khanaychenko A., Tokarev Y., Altukhov D., Vdodovich I., Popova E., Klimova T., Garbazy O. Small cyclopoid copepod *Oithona davisae* invasion into the

- Black Sea as a factor of the changes in zooplankton and ichthyoplankton in Crimean coastal waters // In: Integrated marine research in the Mediterranean and the Black Sea. PERSEUS Final Scientific Conference (7–9 Dec., Brussels). Brussels, 2015. P. 271–272.
- Hirakawa K. New records of the North Pacific coastal planktonic copepods, *Acartia omorii* (Acartiidae) and *Oithona davisae* (Oithonidae) from southern Chile // Bulletin of Marine Science. 1988. Vol. 42. P. 337–339.
- Hirota R. Microdistribution of the marine copepod *Oithona davisae* in the shallow waters of Ariake-kai mud flats, Japan // Marine Biology. 1990. Vol. 105. P. 307–312.
- Isinibilir M., Svetlichny L., Hubareva E. Competitive advantage of the invasive copepod *Oithona davisae* over the indigenous copepod *Oithona nana* in the Marmara Sea and Golden Horn Estuary // Marine Freshwater Behaviour and Physiology. 2016. Vol. 49. No. 6. P. 392–405.
- Khanaychenko A., Gubanova A., Svetlichny L., Vdodovich I., Gavrilova N., Mukhanov V., Aganesova L., Giragosov V. When the invaded community profit from the invader (the case of Asian cyclopoid in the Black Sea) // In: The Book of Abstracts and Programme. VI International Symposium of Ecologists of Montenegro (Montenegro, Ulcinj, Oct. 15–18, 2015). Podgorica, 2015. P. 63.
- Khanaychenko A., Mukhanov V., Aganesova L., Besiktepe S., Gavrilova N. Grazing and Feeding Selectivity of *Oithona davisae* in the Black Sea: Importance of Cryptophytes // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2018. Vol. 18. No. 8. P. 937–949.
- Mihneva V., Stefanova K. The non-native copepod *Oithona davisae* (Ferrari F.D. and Orsi, 1984) in the Western Black Sea: seasonal and annual abundance variability // BioInvasions Records. 2013. Vol. 2. No. 2. P. 119–124.
- Nishida S. Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans // Bulletin of the Ocean Research Institute, University of Tokyo. 1985. Vol. 20. P. 1–167.
- Nishida S., Ferrari F.D. Redescription of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, and *O. aruensis* Fruchtl, new rank, with notes on the status of *O. spinulosa* Lindberg // Bulletin of Plankton Society of Japan. 1983. Vol. 30. No. 1. P. 71–80.
- Nishida S., Tanaka O., Omori M. Cyclopoid copepods of the Family Oithonidae in the Suruga Bay and adjacent waters // Bulletin of Plankton Society of Japan. 1977. Vol. 24. P. 119–158.
- Saiz E., Calbet A., Broglio E., Mari P. Effects of small-scale turbulence on copepods: The case of *Oithona davisae* // Limnology and Oceanography. 2003. Vol. 48. No. 3. P. 1304–1311.
- Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A., Gubanova A., Altukhov D., Besiktepe S. Adaptive Strategy of Thermophilic *Oithona davisae* in the Cold Black Sea Environment // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. Vol. 16. P. 77–90.
- Takahashi T., Uchiyama I. Morphology of the naupliar stages of some *Oithona* species (Copepoda: Cyclopoida) occurring in Toyama Bay, southern Japan Sea // Plankton and Benthos Research. 2007. Vol. 2. No. 1. P. 12–27.
- Temnykh A., Nishida S. New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of “*Oithona brevicornis*” // Aquatic Invasions. 2012. Vol. 7. No. 3. P. 425–431.
- Timofte F., Tabarcea C. *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) – first record in the Romanian Black Sea waters // Journal of Environmental Protection and Ecology. 2012. Vol. 13. No. 3A. P. 1683–1687.
- Tsuda A., Nemoto T. Feeding of copepods on natural suspended particles in Tokyo Bay, Japan // Journal of the Oceanographic Society of Japan. 1988. Vol. 44. P. 217–227.
- Uchima M. Morphological observation of developmental stages in *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida) // Bulletin of the Plankton Society of Japan. 1979. Vol. 26. No. 2. P. 59–76.
- Uchima M. Gut content analysis of neritic copepods *Acartia omorii* and *Oithona davisae* by a new method // Marine Ecology Progress Series. 1988. Vol. 48. P. 93–97.
- Uriarte I., Villate F., Iriarte A. Zooplankton recolonization of the inner estuary of Bilbao: influence of pollution abatement, climate and non-indigenous species // Journal of Plankton Research. 2016. Vol. 38. No. 3. P. 718–731.
- Üstün F., Kurt T.T. First report of the occurrence of *Oithona davisae* Ferrari F.D. and Orsi, 1984 (Copepoda: Oithonidae) in the Southern Black Sea, Turkey // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. Vol. 16. P. 413–420.
- Uye S., Sano K. Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet // Marine Ecology Progress Series. 1995. Vol. 118. P. 121–128.
- Vdodovich I.V., Khanaychenko A.N., Gubanova A.D., Kolesnikova E.A., Aganesova L.O. Identification of some common food items in the guts of fish larvae and juveniles in the Black Sea // Морской биологический журнал. 2017. Т. 2. № 1. С. 3–10.
- Yildiz I., Feyzioglu A.M., Besiktepe S. First observation and seasonal dynamics of the new invasive planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984 along the southern Black Sea (Anatolian Coast) // Journal of Natural History. 2016. Vol. 51. No. 3–4. P. 1–13.

MORPHOLOGY OF THE NAUPLII AND DURATION OF NAUPLIAR DEVELOPMENT OF THE BLACK SEA ALIEN SPECIES *OITHONA DAVISAE* FERRARI AND ORSI, 1984 (COPEPODA: CYCLOPOIDA) IN LABORATORY CULTURE

© 2018 Drapun I.E.* , Khanaychenko A.N.**

A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the RAS, Sevastopol 299011;
e-mail: * innadra@gmail.com, ** a.khanaychenko@gmail.com

Descriptions, original drawings and digital photos, and also the key for identifying naupliar stages of recent invader species in the Black Sea *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoida) are presented. Nauplii were taken from laboratory culture originated from the off-springs of *O. davisae* females selected from living zooplankton sampled in Sevastopol Bay. Copepods were reared under natural illumination, temperature of 21 ± 2 °C, and feeding with cryptophyte culture IBSS-CrPr54 (ESD= 10.9 ± 1.4 μm) (mean concentration constituted 6×10^3 cells ml⁻¹; 0.7 mg C ml⁻¹). Duration of development from the first nauplia stage (N1) to the first copepodite (C1) stage was 5.3 ± 0.7 days (N1–N3 – 1 day; N3–N4 – 1 day; N4–C1 – 3.3 days).

Key words: *Oithona davisae*, Oithonidae, naupliar stages, description, duration of development, Black Sea.