

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи

СКЛЯР ВИКТОРИЯ ВИКТОРОВНА

**ВЛИЯНИЕ ОКЕАНОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗМЕРЫ И
РОСТ ЭМБРИОНОВ И ЛИЧИНОК ЭВФАУЗИИДЫ *THYSANOESSA*
RASCHII (CRUSTACEA, EURHAUSIACEA)**

Специальность 25.00.28 – «Океанология»

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск - 2004

Работа выполнена в Мурманском государственном педагогическом университете и в Мурманском морском биологическом институте КНЦ РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Тимофеев С.Ф.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Журавлева Н.Г.
кандидат биологических наук
Луппова Е.Н.

Ведущая организация: Мурманский государственный
технический университет

Защита состоится 22 апреля 2004 г. в 11.00 ч. на заседании специализированного Совета Д002.140.01 при Мурманском морском биологическом институте Кольского научного центра Российской академии Наук по адресу: 183010, Мурманск, ул. Владимирская, 17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ММБИ КНЦ РАН

Автореферат разослан _____ 2004 г.

Ученый секретарь специализированного
Совета Д002.140.01
кандидат географических наук

Е.Э.Кириллова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы

Факторы среды играют определяющую роль в распространении, развитии и росте морских организмов. Особенно заметно влияние температурного режима и солености водоема на размножение гидробионтов и на процессы раннего онтогенеза.

Эвфаузиевые ракообразные Северного полушария и, в частности, Баренцева и Белого морей, являются объектом исследований уже более 100 лет. Столь продолжительный интерес к эвфаузидам обусловлен, прежде всего, заметной ролью этих пелагических животных в функционировании морских экосистем. Являясь основным источником пищи для многих гидробионтов, эвфаузиевые рачки участвуют в трансформации органического вещества. Значению эвфаузиид в питании промысловых животных посвящена обширная литература (Болдовский, 1941; Мантейфель, 1941; Пономарева, 1954; Дробышева, 1994; Mauchline, Fisher, 1969; Mauchline, 1980).

Экология личинок эвфаузиид Баренцева моря - достаточно хорошо изученная тема (Зеликман, 1958, 1961, 1964; Зеликман и др., 1980; Тимофеев, 1996). Наиболее подробно исследовались распределение, динамика численности, популяционная структура и роль в трофических сетях экосистем, а также экологические закономерности онтогенетического развития эвфаузиевых ракообразных. Вместе с тем экология эмбрионов и ранних личинок эвфаузиид, а также роль океанологических факторов, определяющих характер протекания тех или иных процессов у рачков северных морей, является темой, недостаточно подробно исследованной. Экология личинок эвфаузиид Белого моря специально вообще не изучалась.

Цель и задачи исследования

Цель исследования - изучить закономерности роста и развития эмбрионов и личинок массового вида эвфаузиид Баренцева и Белого морей

Thysanoessa raschii и связь этих процессов с основными океанологическими (экологическими) факторами (температура и соленость).

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить пространственную изменчивость размеров эмбрионов эвфаузиид и осуществить ориентировочную оценку плодовитости рачков в различных частях ареала.
2. Изучить пространственно-временную изменчивость размеров личинок эвфаузиид и ее зависимость от океанологических факторов.
3. Изучить процессы линейного роста личинок эвфаузиид в зависимости от температуры и солености.

Научная новизна

В диссертационной работе на примере баренцевоморской и беломорской популяций *Thysanoessa raschii* показано влияние таких океанологических факторов как температура и соленость, на размеры и рост эмбрионов и ранних личинок эвфаузиевых ракообразных. Установлено, что в пределах репродуктивной части ареала вида размеры яиц и личинок не зависят от океанологических факторов; последние начинают оказывать влияние в зонах экспатриации.

Практическая значимость

Полученные сведения по размерам эмбрионов и личинок эвфаузиид и по влиянию на них океанологических факторов позволяют: во-первых, оценить плодовитость эвфаузиид в различных частях ареала, что, в свою очередь, имеет значение при прогнозировании запасов рачков; во-вторых, использовать их при расчетах продукционных параметров популяций эвфаузиид.

Апробация работы

Материалы диссертации были представлены на:

1. Конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, проводимой в рамках Всероссийской

- акции «Дни защиты от экологической опасности» (г. Мурманск, апрель 2001 г.);
2. XX юбилейной конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (г. Мурманск, апрель 2002 г.);
 3. Всероссийской конференции «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане» (г. Черноголовка, декабрь 2002 г.);
 4. XXI конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (г. Мурманск, апрель 2003 г.);
 5. заседаниях кафедры биологии и биоэкологии естественно-экологического факультета Мурманского государственного педагогического университета (2001-2003 гг.).

Публикации

По теме диссертации опубликовано 5 работ; 2 статьи находятся в печати.

Объем и структура диссертации

Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов и списка литературы. Общий объем работы - 104 страницы; диссертация содержит 31 таблицу и 7 рисунков. Список литературы включает 153 источника, из них - 77 на иностранных языках.

Благодарности

Автор благодарит директора ММБИ КНЦ РАН академика Матишова Г.Г. за предоставленную возможность вести исследования на базе Института, многочисленных сотрудников ММБИ КНЦ РАН, собиравших материал, лежащий в основе диссертации, в морских экспедициях, коллег по кафедре биологии и биоэкологии МГПУ, научного руководителя д.б.н. Тимофеева С.Ф. за внимание к работе и всестороннюю помощь.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **ВВЕДЕНИИ** приведены общие сведения об эвфаузидах, обосновывается актуальность исследования, кратко излагаются цель и задачи работы.

Глава 1. Литературный обзор

В главе дана общая характеристика представителей отряда Euphausiacea. Подробно рассмотрена биология эвфаузиид, непосредственно связанная с темой исследования: половое созревание и плодовитость рачков, эмбриональное и личиночное развитие. При этом особое внимание уделено анализу сведений по влиянию океанологических факторов, главным образом, температуры, на различные аспекты онтогенетического развития эвфаузиид.

Глава 2. Материал и методы

Глава начинается с краткой физико-географической характеристики Баренцева и Белого морей.

Материал, лежащий в основе работы, собран в различные годы и в различных частях Баренцева и Белого морей. Баренцево море: Печорское море – август 1981 г. (27 станций), южная часть (Дальнезеленецкий разрез) – апрель-июнь 1982-1983 гг. (41 станция), район к северо-востоку от Шпицбергена – август 1991 г. (1 станция), Кольский залив – июнь 1996 г. (16 станций) и май 2000 г. (8 станций), Мотовский залив – май-июнь 1996 г. (22 станции), Белое море: июль 1994 г. (12 станций) и июль 2001 г. (11 станций).

Пробы отбирали сетью Джеди (диаметр входного отверстия 37 см, сторона ячеи капронового сита 168 мкм) либо со стандартных горизонтов (дно-100 м, 100-75, 75-50, 50-25, 25-10 и 10-0 м), либо тотально в слое 100-0 м. Пробы фиксировали 4%-ным раствором нейтрального формалина.

Яйца и личинки эвфаузиид измеряли с точностью до 0.025 мм.

Средний возраст сообщества личинок (X_i , сут.) определяли по формуле (Brinton, 1985): $X_i = \sum N_i t_i / n$, где N_i – численность i -й возрастной группы, t_i – возраст i -й возрастной группы (сут.), n – суммарное количество животных. В расчетах использованы данные по продолжительности развития личинок эвфаузиид (Зеликман, 1958): яйца – 3 суток, науплиусы – 3.5, метанауплиусы и калиптопис-I – по 5.5, калиптопис-II – 11, калиптопис-III – 15, фурцилии-I – 11 суток.

Относительный прирост (G) линейных размеров личинок оценивали по формуле (Tanasichuk, Ware, 1987): $G = (L_{i+1} - L_i) / L_i$, где L – размеры личинок, i - стадия развития личинок.

Глава 3. Пространственная изменчивость размеров яиц эвфаузиид *Thysanoessa raschii* в Баренцевом море и факторы, ее определяющие

Размеры яиц – важнейший параметр жизненного цикла морских беспозвоночных, изучение которого является необходимым компонентом исследований, направленных на понимание особенностей жизненных циклов животных. При этом считается, что экологические факторы оказывают влияние на этот параметр. Влияние основных океанологических факторов, таких как температура и соленость, на размерные характеристики эвфаузиид остается до сих пор мало изученным. В настоящей главе на примере рачка *Thysanoessa raschii* изучены размеры яиц в различных частях ареала и их зависимость от температуры и солености.

В пределах Баренцева моря размеры эмбрионов *Thysanoessa raschii* варьируют от 275 до 425 мкм и можно проследить некоторую тенденцию (табл. 1): диаметры эмбрионов увеличиваются с востока на запад (от Печорского моря до Кольского залива). Однако наибольшие по размеру яйца были зарегистрированы в северной части моря (к северо-востоку от Шпицбергена). Каких-либо закономерностей в распределении размеров яйцевой капсулы не обнаружено. Толщина перивителлинового

пространства в яйцах *Thysanoessa raschii* фактически одинакова во всех районах исследования.

Связь между параметрами размеров яиц *Thysanoessa raschii* и температурой и соленостью, выраженная в виде коэффициентов корреляции, представлена в таблице 2. Диаметры эмбрионов и капсул яйца связаны обратными зависимостями с температурой, и прямыми зависимостями с соленостью. Зависимость толщины перивителлинового пространства от указанных факторов не столь очевидна, но можно допустить тенденцию прямой зависимости от температуры и обратной от солености.

Таблица 1
Размерные характеристики (мкм) яиц *Thysanoessa raschii* в Баренцевом море

Характеристика	Район Баренцева моря						
	Печорское море	Дальнезе-ленецкий разрез	Мотовский залив	Губа Ярныш-ная	Открытое море у входа в Мотовский залив	Кольский залив	Северовосток от Шпицбергена
Эмбрион							
N, экз	123	135	115	169	105	115	18
d _{min}	275	275	300	300	325	350	375
d _{max}	350	375	375	375	375	400	425
d _{mean}	322.8±1.0	330.4±1.2	341.1±1.4	342.4±1.2	346.9±	356.5±1.1	394.4±
±SE					1.1		3.8
σ _n	11.0921	14.1240	14.5062	15.8595	11.8561	11.9790	16.1690
CV,%	3.4	4.3	4.2	4.6	3.4	3.4	4.1
Капсула							
N, экз	111	135	115	169	105	115	18
d _{min}	325	375	375	375	375	375	400
d _{max}	450	450	450	500	500	500	450
d _{mean}	382.4±1.5	413.4±1.4	419.1±	431.9±2.0	421.4±	435.6±2.2	430.6±
±SE			1.9		2.2		3.8
σ _n	16.3744	16.6729	20.7667	25.5832	22.3146	23.1937	16.1690
CV,%	4.3	4.0	5.0	5.9	5.3	5.3	3.8
Толщина перивителлинового пространства							
N, экз	122	135	115	169	105	115	18
d _{min}	25	25	12.5	25	25	12.5	12.5
d _{max}	61.2	50.0	62.5	75.0	62.5	62.5	37.5
d _{mean}	29.5±0.7	41.5±0.6	39.0±0.9	44.6±	37.3±	39.6±	18.0±
±SE				0.9	0.9	0.9	1.8
σ _n	7.8403	6.9398	9.9544	11.7874	8.8356	10.0615	7.6962
CV,%	26.6	16.7	25.5	26.4	23.7	25.4	42.8

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между размерными характеристиками яиц *Thysanoessa raschii* и факторами среды (температура, соленость)

Характеристики	T, °C		S, ‰	
	min	max	min	max
d min	-0.62	-0.78	0.47	0.61
d max	-0.52	-0.82	0.39	0.72
d mean	-0.66	-0.92	0.56	0.62
D min	-0.06	-0.80	0.38	0.56
D max	0.22	-0.08	-0.20	0.38
D mean	0.00	-0.64	0.03	0.70
PP min	0.45	0.36	-0.07	-0.29
PP max	0.45	0.49	-0.62	-0.16
PP mean	0.86	0.54	-0.68	-0.08

Таким образом, анализ размерных характеристик яиц *Thysanoessa raschii* показал тенденцию к уменьшению диаметра эмбриона с севера на юг. Аналогичная ситуация обнаружена для яиц многих пойкилотермных животных и принято считать, что температура среды выступает в качестве главного фактора, ответственного за проявление феномена. Биологический механизм, лежащий в основе явления, следующий: при низких температурах продолжительность развития яиц увеличивается, более длительными становятся этапы роста и, вследствие этого, общие размеры эмбрионов также увеличиваются (Расс, 1986).

Тенденция увеличения толщины перивителлинового пространства яиц с уменьшением солености, видимо, связана с защитной функцией перивителлинового пространства (Marschall, 1983; Тимофеев, 1996). С возрастанием интенсивности неблагоприятного воздействия внешней среды, слой перивителлиновой жидкости, окружающей эмбрион, увеличивается (за счет изменения осмотического давления в капсулу поступает вода из окружающей среды).

Наименьший и наибольший размеры эмбрионов *Thysanoessa raschii* зафиксированы в областях, где воспроизводство группировок рачков хотя и возможно, но его интенсивность не гарантирует поддержания самовоспроизводящихся популяций. На этом основании сделан вывод, что

яйца с минимальными и максимальными размерами эмбрионов приурочены к пограничным областям распространения вида *Thysanoessa raschii*.

Анализ литературных данных показал, что размеры эмбрионов у *Thysanoessa raschii* сходны во всем ареале, за исключением Печорского моря и района к северо-востоку от Шпицбергена, т.е. зон экспатриации.

Хмелева Н.Н. (1988) выявила закономерность в процессах размножения ракообразных, которую она обозначила как «правило кумуляты»: «...в зоне экологических границ размножения кумулятивные параметры и соотношения за физиологически сходный период или за жизненный цикл остаются стабильными и не зависят от факторов среды» (с. 192). В результате наших исследований на примере эвфаузиид *Thysanoessa raschii* установлено, что выявленная Хмелевой Н.Н. закономерность проявляется не только в функциональных, но и в структурных параметрах, в частности в размерах яиц.

Глава 4. Размеры яиц и плодовитость *Thysanoessa raschii*

Плодовитость самок – важнейший репродуктивный параметр, определяющий стратегии выживания вида в изменчивой среде обитания. Эвфаузииды относятся к организмам, для которых очень трудно получить достоверные сведения по плодовитости. Связано это, прежде всего, с тем, что самки большей части видов просто выметывают икринки в воду и развитие последних проходит вне связи с материнским организмом. В силу этого, для оценки плодовитости используются различные косвенные, расчетные методы.

Данные по размерам яиц *Thysanoessa raschii*, представленные в главе 3, были использованы для приблизительной оценки плодовитости самок этого вида в различных районах Баренцева моря (районы см. табл. 1). В результате проведенных расчетов было установлено, что плодовитость рачков, размножающихся в заливах и в закрытых льдом областях, - меньше (Мотовский залив – 284-375, Кольский залив – 249-329, губа Ярнышная –

281-371, район к северо-востоку от Шпицбергена – 189-243 икринки), чем плодовитость эвфаузиид, нерестящихся в открытом море (Печорское море – 335-443, Дальнезеленецкий разрез – 314-415 икринок). Предполагается, что это связано с размерами эмбрионов. Увеличение размеров зародышей и параллельное сокращение плодовитости является типичной реакцией организма на изменение качества среды (например, Stearns, 1999). Это означает, что размеры эмбрионов, а также другие репродуктивные характеристики, например плодовитость, находятся под контролем естественного отбора.

Сведения о размерах яиц позволяют также осуществить ориентировочные расчеты энергетических затрат, которые приходится на формирование гонад у самок *Thysanoessa raschii* разного возраста в различных частях ареала. Расчеты показали, что, независимо от возраста самки (сравнивались рачки в возрасте 1 и 2 года при длине тела в среднем 15 и 23 мм), суточный прирост массы гонад является величиной практически постоянной. Равенство темпов прироста массы яичников, а также равенство размеров зародышей (глава 3) в пределах репродуктивной зоны у эвфаузиид – еще одно подтверждение справедливости «правила кумуляты» Хмелевой Н.Н. (1988).

Однако равенство темпов прироста массы гонад при разной температуре и разной интенсивности поступления в организм энергии (т.е. при разных рационах), необходимой для формирования гонад, ведет к тому, что «цена» за участие в процессе продолжения рода у рачков, обитающих на севере и на юге, заметно различается. На юге эвфаузииды тратят на это в два раза больше энергии, чем на севере (видимо, это плата за более высокие темпы созревания).

Выявленные особенности размножения *Thysanoessa raschii* позволяют провести сравнительный анализ вкладов рачков разного возраста в суммарный популяционный репродуктивный потенциал. При равенстве размеров ооцитов (зародышей) плодовитость особей в возрасте 1 год (размером 15 мм) составит

70-80, а 2 года (размером 23 мм) – 300-400 икринок. Следовательно, плодовитость рачков в возрасте 1 год в пять раз ниже плодовитости рачков в возрасте 2 года. Отсюда, для того, чтобы поддерживать воспроизводство на одинаковом уровне, первых (рачков в возрасте 1 год) должно быть в пять раз больше. Последнее влечет за собой пятикратное увеличение потребления энергии, необходимой для формирования гонад, и увеличение репродуктивного усилия более чем на 40 %. Основной вывод, который можно сделать, основываясь на проведенных расчетах, заключается в следующем: размножение *Thysanoessa raschii* в южной части ареала, где в процессе воспроизводства участвуют преимущественно рачки в возрасте 1 год, представляет собой более энергоемкий процесс. Можно предположить, что это является адаптацией к существованию в условиях сравнительно равномерного поступления пищевых ресурсов (фитопланктона) по времени в пределах генеративного цикла. На севере, где развитие фитопланктона приурочено к существенно более короткому весеннему периоду, такой сценарий воспроизводства энергетически невыгоден.

Глава 5. Размеры и рост личинок эвфаузиид *Thysanoessa raschii* в различных районах Баренцева и Белого морей

На материале, собранном в различных районах Баренцева и Белого морей осуществлена оценка влияния температуры и солености на размеры и рост личинок *Thysanoessa raschii*.

Средний возраст сообществ личинок *Thysanoessa raschii* в некоторых районах Баренцева моря и в Белом море находится в прямой зависимости от температуры (табл. 3): с повышением температуры средний возраст группировок личинок увеличивается. Последнее может означать более раннее начало нереста рачков в теплые годы (и наоборот). Известно, что размножение морских животных, в том числе и ракообразных, достаточно жестко связано с определенными температурными границами, которые зависят от происхождения конкретных видов (Милейковский, 1960; Голиков, Скарлато, 1972; Хмелева, 1988). Проявляется это в том, что в

зависимости от температурного режима года происходит смещение во времени начала размножения (нереста), кроме того, также изменяется продолжительность периода размножения. Ранее проводимые исследования баренцевоморской популяции веслоногого рачка *Calanus finmarchicus*, также показали, что в «холодные» годы нерест у этих животных начинается позже, чем в «теплые» годы (Дегтерева, 1979). Зависимость среднего возраста сообществ личинок эвфаузиид от солёности обратная (во всяком случае, в некоторых районах) (табл. 3). *Thysanoessa raschii* – неритический вид, нерест у которого проходит в прибрежных районах, бухтах, которые характеризуются пониженной солёностью по сравнению с открытым морем. Видимо, именно этим можно объяснить отрицательную корреляцию между солёностью и возрастом сообществ личинок *Thysanoessa raschii*.

Таблица 3

Зависимость (коэффициенты корреляции) среднего возраста сообществ личинок *Thysanoessa raschii* от температуры (T °C) и солёности (S , ‰)

Район	Фактор среды	
	T , °C	S , ‰
Кольский залив	0.04	-0.50
Мотовский залив	-0.20	-0.08
Дальнезеленецкий разрез	0.50	-0.26
Белое море	0.50	-0.50

Размеры личинок на самых ранних стадиях развития – науплиус и метанауплиус, сходны во всех районах Баренцева моря. Различия начинают проявляться со стадии калиптопис-I. Какой-либо связи между размерами ранних личинок (науплиус и метанауплиус) и температурой не обнаружено, тогда как, начиная со стадии калиптопис-II проявляется прямая зависимость длины тела личинок от температуры. Связь размеров личинок с солёностью отсутствует.

Аналогичные данные получены при сравнении температуры и солёности с относительным приростом личинок (G).

Отсутствие зависимости размеров науплиусов и метанауплиусов от температуры, по-видимому, свидетельствует о том, что размерные характеристики личинок на ранних стадиях в большей степени обусловлены генотипическими факторами, чем факторами среды. Размеры старших личинок показывают большую зависимость от факторов среды, как результат аккумулирующего эффекта влияния, например, температуры, в процессе прохождения организмами предшествующих стадий онтогенеза.

Следует отметить, что беломорские личинки *Thysanoessa raschii* по сравнению с баренцевоморскими личинками на всех стадиях развития имеют несколько меньшие размеры. Материал, которым мы располагаем, позволяет утверждать, что данное различие не может быть обусловлено температурным фактором, так как диапазон температуры воды в Белом и Баренцевом морях сходен в периоды исследований. Сходное уменьшение размеров планктонных организмов в Белом море по сравнению с Северной Атлантикой и Баренцевым морем неоднократно регистрировалось исследователями. Например, в Белом море обитают самые мелкие веслоногие рачки вида *Oithona similis*: 0.60-0.80 мм (модальный класс - 0.70 мм) (Шувалов, 1972) против 0.60-0.90 мм (модальный класс - 0.76 мм) в Баренцевом море (Тимофеев, 1994). В отношении причин «мельчания» организмов в Белом море вряд ли можно сказать что-то определенное. Шувалов (1972) считал, что размеры рачков в значительной степени определяются особенностями водных масс, в которых обитают популяции рассматриваемых видов. Некоторые исследователи полагают, что чем более сложная пространственно-временная расчлененность биотопа (причем, не только топически, но и по факторам среды), тем мельче организмы, населяющие этот биотоп (например, Marcotte, 1980; Тимофеев, 1994). Белое море, по сравнению с Баренцевым, характеризуется большей пространственно-временной изменчивостью пелагиали, как биотопа (например, Суховей, 1986). Таким образом, причина «мельчания» видов в

Белом море, видимо, заключается в целом комплексе факторов, которые формируют специфические особенности водоема.

Заключение

Исследования онтогенеза организмов представляют собой чрезвычайно интересную, но, вместе с тем, и необычайно трудную проблему. Трудности усугубляются при работе с животными, аналогичными объекту нашего исследования, т.е. эвфаузиевым рачкам, содержание в искусственных условиях которых до сих пор сопряжено с большим количеством сложных технических проблем (Ross, Quetin, 2003). Вместе с тем, изучение онтогенеза эвфаузиид интересно в том отношении, что у этих рачков мы наблюдаем одну из самых сложных схем личиночного развития среди высших раков (Malacostraca). Вместе с широчайшим распространением в водах Мирового океана это делает эвфаузиид весьма привлекательным объектом, несмотря на указанные сложности.

На примере с эвфаузиидой *Thysanoessa raschii* мы показали, что для решения некоторых задач, стоящих перед направлением, обозначенным как «экологическая биология развития» (в англоязычной литературе принята аббревиатура «Eco-Devo») (Gilbert, Bolker, 2003), можно использовать данные, полученные не только в экспериментах, но и собранные в полевых условиях. Прежде всего, это исследования, связанные с влиянием факторов среды на размерные характеристики и на рост эмбрионов и личинок морских животных. Однако надо иметь в виду, что все выявленные взаимосвязи, - это взаимосвязи, носящие «групповой» характер (не результат влияния, скажем, температуры, на рост и размеры в процессе индивидуального онтогенеза, т.е. жизни одной особи, а результат осреднения данных по влиянию факторов среды на многие онтогенезы). С другой стороны, с некоторой долей осторожности эти взаимосвязи (или отсутствие таковых) можно считать популяционными характеристиками,

что делает их весьма ценными при расчетах продукционных показателей эвфаунид, в частности *Thysanoessa raschii*.

Выводы

1. Изменчивость размеров эмбрионов *T.raschii* определяется влиянием температуры и солености.
2. Средние размеры эмбрионов *T.raschii* сходны во всей репродуктивной части ареала (в пределах Северной Атлантики), независимо от температуры, и отклоняются от среднего для вида размера в зонах экспатриации.
3. Размеры эмбрионов и плодовитость самок *T. raschii* находятся в адаптивной взаимосвязи, и эта взаимосвязь контролируется естественным отбором.
4. Формирование гонад у более молодых особей *T.raschii* представляет собой более энергоемкий процесс, что предопределяет существование в границах ареала вида популяций с различающейся репродуктивной стратегией (размножение в возрасте 1 или 2 года). Последнее обусловлено, по-видимому, состоянием кормовой базы (пространственно-временной динамикой развития фитопланктона).
5. Размеры личинок сходны во всех исследованных районах Баренцева моря. Личинки *T.raschii* в Белом море характеризуются меньшими размерами.
6. Размеры и рост науплиусов и метанауплиусов не зависят от температуры, тогда как размеры калиптописов показывают прямую зависимость от данного фактора среды. Это свидетельствует о том, что размеры младших личинок находятся в большей зависимости от генотипических факторов, тогда как для старших личинок большее значение приобретают именно факторы среды.
7. Связь размеров личинок с соленостью отсутствует.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Тимофеев С.Ф., Скляр В.В. Энергетические расходы на формирование яиц у эвфаузииды *Thysanoessa raschii* // Материалы всероссийской конференции «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане». М.: ВНИРО, 2002. С. 260-263. (Вопросы рыболовства. 2001. Приложение 1).
2. Timofeev S.F., Sklyar V.V. Egg size in the euphausiid, *Thysanoessa raschii* (M.Sars, 1864) (Euphausiacea) in the Barents Sea // *Crustaceana*. 2001. Vol. 74. No 11. P. 1201-1211.
3. Скляр В.В. Сравнительный анализ сообществ личинок эвфаузиид *Thysanoessa raschii* в Кольском и Мотовском заливах в мае-июне 1996 года // Материалы конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института, проводимой в рамках Всероссийской акции «Дни защиты от экологической опасности» (г. Мурманск, апрель 2001 г.). Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2001. С. 80-84.
4. Скляр В.В. Размерно-возрастная структура сообществ личинок *Thysanoessa raschii* (Crustacea: Euphausiacea) в южной части Баренцева моря // Материалы XX юбилейной конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (г. Мурманск, апрель 2002 г.). Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2002. С. 152-153.
5. Скляр В.В. Влияние температуры и солености на распределение и возрастной состав сообществ личинок эвфаузииды *Thysanoessa raschii* в июле 2001 г. в Белом море // Материалы XXI конференции молодых ученых Мурманского морского

биологического института (г. Мурманск, апрель 2003 г.).
Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2003. С. 148-150.

6. Тимофеев С.Ф., Савинов М.В., Скляр В.В. Размер и жизнеспособность яиц у планктонного рачка *Thysanoessa raschii* (Crustacea, Euphausiacea) в Баренцевом море // Зоологический журнал. 2004. В печати.
7. Timofeev S.F., Savinov M.V., Sklyar V.V. Divergent selection on egg size in the euphausiid, *Thysanoessa raschii* (M.Sars, 1846) (Euphausiacea) in the Barents Sea // Crustaceana. 2004. В печати.

Подписано в печать 17.03.04 г.

Формат 60x84/16.

Уч.-изд.л. 1,3 Усл.печ.л. 1,1

Тираж 100 экз.

Заказ 3.

Издательство ПИНРО.

183763, Мурманск, ул.Книповича, 6, ПИНРО.