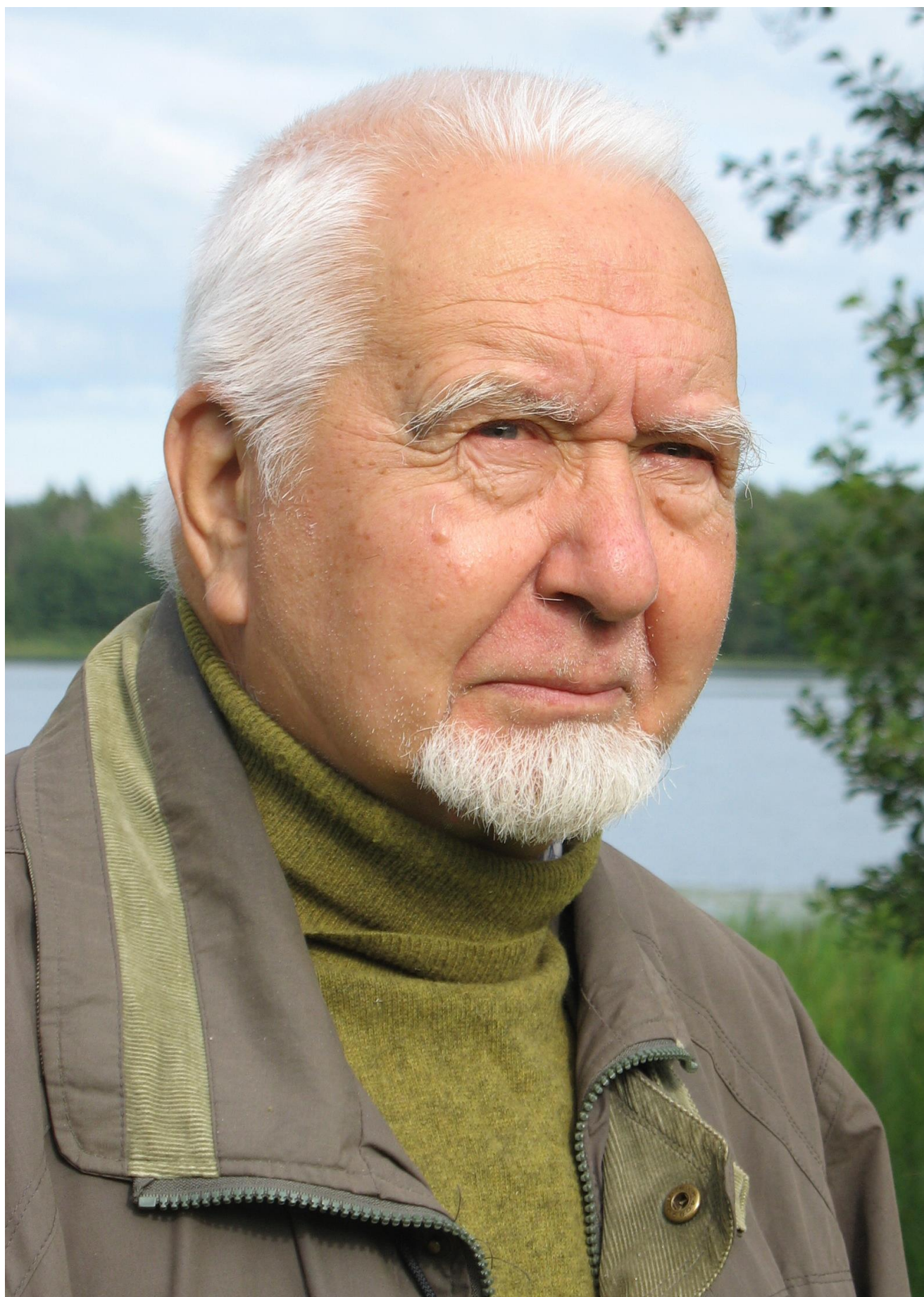


Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Научный совет по гидробиологии и ихтиологии РАН,
Русское Карцинологическое Общество

**ТЕЗИСЫ И МАТЕРИАЛЫ ДОКЛАДОВ
НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ
РАКООБРАЗНЫХ,
ПОСВЯЩЕННОЙ 90-ЛЕТИЮ
НИКОЛАЯ НИКОЛАЕВИЧА СМИРНОВА**



Николай Николаевич Смирнов

Актуальные проблемы изучения ракообразных // Сборник тезисов и материалов докладов научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения Николая Николаевича Смирнова. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 17–20 мая 2018 г. – Ярославль: Издательское бюро “Филигрань”, 2018. – 164 с.

В сборнике тезисов и материалов научно-практической конференции представлено содержание лекций и докладов, в которых представлены основные достижения современной карцинологии.

Сборник рассчитан на зоологов, гидробиологов, ихтиологов и экологов широкого профиля.

Редакционная коллегия:

член-корреспондент РАН, доктор биологических наук *А.А. Котов*

доктор биологических наук, профессор *А.В. Крылов*

научный сотрудник ИБВВ РАН *Р.З. Сабитова*

Проведение конференции, издание тезисов и материалов осуществлено при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-34-10006 мол_г

Издание поддержано программой Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России»

ISBN 978-5-904234-17-1

© 2018 г. Институт биологии
внутренних вод им. И.Д. Папанина,
макет, оформление, верстка

© 2018 г. Коллектив авторов, текст

Введение

Несмотря на важное значение ракообразных в морских, континентальных и даже наземных экосистемах (в частности, как важнейшего звена большинства пищевых цепей) и прикладное значение многих групп (как тест-объектов в токсикологических исследованиях, биоиндикаторов присутствия химических поллютантов, объектов промысла и промышленного разведения), многие особенности их биологии и экологии остаются слабо изученными. Кроме того, исследователи испытывают серьезные затруднения при определении таксономической принадлежности многих ракообразных. Для многих групп затруднено различение близких видов, имеющих различную биологию, что нередко приводит к неправильной интерпретации результатов, полученных с использованием подобных определений. Данная ситуация пагубна для развития экологии и зоогеографии гидробионтов и подрывает доверие к исследованиям водных экосистем в целом. Мало того, отсутствие надежных знаний по биологии отдельных видов и невозможность точной таксономической идентификации зачастую приводит к серьезной задержке в выявлении видов-вселенцев, появляющихся вне своего нативного ареала в результате человеческой деятельности и часто имеющих резко отрицательное влияние на нативные экосистемы (некоторые виды крабов, креветок, дафний и пр.). В последнее время ряд таксонов ракообразных стал модельными объектами современной эволюционной биологии, генетики, физиологии, но даже в разностороннем изучении подобных групп имеется множество проблем.

Для поиска подходов к решению ряда перечисленных проблем необходимо объединение усилий ученых, занимающихся исследованиями систематики, фаунистики, биологии и экологии ракообразных. Достижению этой цели посвящена научно-практическая конференция «Актуальные проблемы изучения ракообразных», материалы докладов которой представлены в настоящем сборнике.

Сборник состоит из двух частей: в первой представлены тезисы докладов, во второй – расширенные материалы. К сожалению, членам оргкомитета слишком поздно стало известно, что финансовые средства позволяют опубликовать расширенные материалы, это и стало причиной того, что не все участники успели их подготовить.

Конференция посвящена классику отечественной и мировой карцинологии Николаю Николаевичу Смирнову, который седьмого января 2018 года отметил 90 лет со дня рождения. Столь солидный возраст не мешает Николаю Николаевичу активно работать, в 2017 г. им опубликовано второе доработанное издание книги "Physiology of the Cladocera". Проведение конференции, высокий уровень представленных результатов – лучший подарок Николаю Николаевичу, которому все исследователи от всей души желают крепкого здоровья, счастья и дальнейших успехов в работе!

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ

РАКООБРАЗНЫЕ РИСОВЫХ ЧЕКОВ ФЕРГАНСКОЙ ДОЛИНЫ

Х. Х. Абдиназаров, А. Р. Кузметов, М. Н. Сиддиков, Х. А. Омонов

Ташкентский Государственный аграрный университет, E-mail: gidrobiologiya2018@mail.ru

Одной из актуальных проблем в Узбекистане является эффективный мониторинг экосистем, в том числе водных экосистем. Одним из важных компонентов водных экосистем является – мелкие водные беспозвоночные животные (главным образом, ракообразные), парящие в толще воды. Роль ракообразных в трансформации энергии и биотическом круговороте, определяющих продуктивность водоемов, очень велика. В большей части рисовых полей основной поток энергии идет через планктонных ракообразных.

Всего на рисовых чеках Ферганской долины обнаружен 51 вид низших ракообразных, в т.ч. 29 видов клadoцер и 22 вида копепоид. Наиболее обычными и массовыми были: *Diaphanosoma sarsii*, *D. macrophthalma*, *Daphnia pulicaria*, *D. magna*, *Scapholeberis kingi*, *Megaphenestra aurita*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia turkestanica*, *C. cornuta*, *Moina brachiata*, *Moina weismanni*, *Macrothrix spinosa*, *Echinisca triserialis*, *Chydorus sphaericus*, *Alona rectangula*, *Phyllodiaptomus blanci*, *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops trajani*, *Cyclops vicinus*, *Cryptocyclops linjanticus*, *Microcyclops pachispina*, *Mesocyclops ogunnus*, *M. aspericornis*, *M. peihpeiensis*, *M. aequatorialis*, *Thermocyclops vermifer*, *T. rylovi*, *T. taihokuensis*.

Если рассматривать сезонную динамику разнообразия ракообразных рисовых полей, то очевидно, что в мае она минимальна, что связано как с тем, что после залитые чеки водой планктонные ракообразные только начинают формироваться, так и с более прохладными температурными условиями, препятствующими развитию таких теплолюбивых видов как, *Diaphanosoma sarsii*, *Latonopsis australis*, *Scapholeberis kingi*, *Megaphenestra aurita*, *Simocephalus mesorostris*, *Ceriodaphnia cornuta*, ряд представителей рода *Mesocyclops*. Летом разнообразие ракообразных максимально за счет, главным образом, теплолюбивых видов тропического и субтропического происхождения. Выпадает из планктона такой холодолюбивый вид как *Cyclops vicinus*. В сентябре разнообразие несколько снижается, что, вероятно, обусловлено, как некоторым снижением температуры воды, так и снижением уровня воды в чеках. В течение всего вегетационного сезона в планктоне встречались такие виды как *Diaphanosoma mongolianum*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia turkestanica*, *Chydorus sphaericus*, *Alona rectangula*, *Eucyclops serrulatus*, *Ectocyclops phaleratus*, *Macroscyclops albidus*, *Mesocyclops ogunnus*, *Thermocyclops vermifer*, *T. rylovi*, *T. taihokuensis*.

Полученные сведения по фауне ракообразных можно использовать при составлении кадастра животного мира Республики Узбекистан для подготовки учебно-методической литературы и чтения лекционных курсов в высших и средних специальных учебных заведениях.

УДК 595.36

ОЦЕНКА АКТИВАЦИИ МАРКЕРОВ СТРЕСС-ОТВЕТА У БАЙКАЛЬСКИХ И ГОЛАРКТИЧЕСКИХ АМФИПОД ПРИ ИХ СОВМЕСТНОМ ОБИТАНИИ

Д. В. Аксенов-Грибанов^{1,2}, К. П. Верещагина^{1,2}, Ж. М. Шатилина^{1,2}, А. Д. Мутин¹, М. А. Тимофеев¹

¹ФГБОУ ВО «Иркутский государственный университет», Иркутск

²Байкальский исследовательский центр, Иркутск

e-mail: Denis.axengri@gmail.com

EVALUATION OF THE ACTIVATION OF STRESS-RESPONSE MARKERS IN BAIKAL AND HOLARCTIC AMPHIPOD SPECIES UNDER THEIR COHABITATION

D. V. Axenov-Gribanov^{1,2}, K. P. Vereshchagina^{1,2}, Zh. M. Shatilina^{1,2}, A. D. Mutin¹, M. A. Timofeyev¹

¹Irkutsk State University, Irkutsk

²Baikal Research Centre, Irkutsk

e-mail: Denis.axengri@gmail.com

В ходе проведенного исследования впервые оценена динамика биохимических маркеров стрессовых состояний у амфипод видов *Gammarus lacustris* и *Gmelinoides fasciatus* при их раздельной и совместной экспозиции. Показано, что выявленная меньшая чувствительность ферментов АОС, наблюдаемая у представителей вида *G. fasciatus* (при совместном содержании с *G. lacustris*) может являться одним из преимуществ данного вида и способствовать его успешному расселению в новые ареалы.

Gammarus lacustris, *G. fasciatus*, совместное обитание видов, стресс-ответ

In this study, the dynamic of biochemical markers of stress response were assessed for the first time under separate and joint exposure of amphipods species *Gammarus lacustris* and *Gmelinoides fasciatus*. It was shown that found lower sensitivity of AOS enzymes observed in representatives of the *G. fasciatus* species (under cohabitation with *G. lacustris*) may be one of the advantages of this species to its successful resettlement to new areas.

Gammarus lacustris, *G. fasciatus*, species cohabitation, stress-response

Целью исследования было выявление характера совместного содержания амфипод видов *Gammarus lacustris* Sars и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. и оценка динамики клеточных и биохимических маркеров стрессовых состояний – активности ферментов антиоксидантной системы (АОС) (каталазы, пероксидазы и глутатион S-трансферазы) и содержания стрессовых белков (белков теплового шока БТШ70).

Показано, что совместная экспозиция видов *G. lacustris* и *G. fasciatus* вызывает активацию ферментов АОС. При этом, у особей вида *G. lacustris* отмечали большую чувствительность к исследуемому фактору, что выражалось в повышении активности всех трех исследованных ферментов. В то же время у представителей вида *G. fasciatus* отмечали активацию лишь одного фермента – пероксидазы. При этом активация ферментов во всех случаях была незначительной и ее наблюдали к окончанию эксперимента.

Для обоих видов амфипод изменений в содержании БТШ70 не выявлено. Таким образом, предложенные экспериментальные условия не являются для исследуемых видов критическими. Также, в пользу этого факта свидетельствует и выявленный период адаптации вида *G. fasciatus* к лабораторным условиям. На это указывает восстановление содержания БТШ70 до начальных значений в контрольных выборках амфипод (в отличие от амфипод вида *G. lacustris*). Для последнего отмечали снижение содержания БТШ70 в контрольных образцах в ходе длительной лабораторной экспозиции.

Настоящее исследование проведено при частичной финансовой поддержке проектов РНФ (17-14-01063), РФФИ (16-34-60060, 18-34-00294), проектов Минобрнауки РФ 6.9654.2017/8.9, 6.12738.2018/12.2, а также Фонда поддержки прикладных экологических разработок и исследований «Озеро Байкал».

РАКООБРАЗНЫЕ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

**Н. В. Аладин, В. И. Гонтарь, Л. В. Жакова, Т. Конысбаев, А. В. Макрушин,
И. С. Плотников, А. О. Смуров, Т. Е. Чидя**

Ракообразных Аральского моря начали изучать в XIX веке. Исследовались как планктонные ракообразные, так и бентосные. Кроме этого, тогда же началось эпизодическое изучение и паразитических ракообразных. В начале XX века исследования принимают планомерный характер. В монографии Л.С. Берга (1908) изучению фауны ракообразных уделено много внимания, в том числе как кормовым объектам рыб. В 1929 г. была основана Аральская рыбохозяйственная станция, где работал А.Л. Бенинг. Этот исследователь подробно изучил планктонных ракообразных Арала, что нашло отражение в его трудах (Бенинг, 1934, 1935). В 1930-е годы В.А. Догель и Б.Е. Быховский (1934, 1939) продолжили изучение паразитических ракообразных Арала.

После Великой Отечественной войны все исследования на Аральском море, включая зоологические, возобновились. Начались регулярные сборы планктонных и бентосных ракообразных с борта научно-исследовательского судна по стандартной сетке из более чем

100 станций. Рейсы, как правило, начинались в порту г. Аральска, и все собранные материалы хранились и обрабатывались в Аральском отделении КАЗНИРХ. В 1950–1970-е гг. большой объем исследований ракообразных Арала был выполнен такими исследователями, как Т.А. Кортунова, Н.К. Луконина, Н.З. Хусаинова, Е.А. Яблонская. В 1974 г. вышел в свет «Атлас беспозвоночных Аральского моря» под редакцией Ф.Д. Мордухай-Болтовского, изучавшего ветвистоусых ракообразных Арала.

В 1954–1956 гг. при неудачной попытке вселения кефалей, в Арал случайно попутно занесли креветку *Palaemon elegans*. В конце 1950-х гг. сотрудниками ВНИРО на основе рекомендаций А.Ф. Карпевич была начата плановая интродукция чужеродных видов ракообразных. Первыми плановыми вселенцами в Арале стали (1958–1960 гг.) реликтовые понто-каспийские мизиды, которых завозили из дельты Дона. Из трех вселявшихся видов – *Paramysis lacustris*, *P. intermedia* и *P. baeri* натурализовались только первые два. Еще один вид – *P. ullskyi* – самостоятельно проник в Арал из водохранилищ на Сырдарье, куда ранее был вселен. В 1965 и в 1970 гг. из Азовского моря вселяли морского планктонного рачка *Calanipeda aquaedulcis*. Этот рачок стал одним из видов, доминирующих в зоопланктоне Арала и вытеснил аборигенных *Arctodiaptomus salinus* и *Moina mongolica*. Вместе с *C. aquaedulcis* в Арал случайно попал краб *Rhithropanopeus harrisii tridentata*.

После распада СССР исследования на Арале не прекратились. Журналы обработки проб были на время переданы Аральским филиалом КазНИРХ в ЗИН РАН для создания базы данных по планктону и бентосу, которая включает и ракообразных. В настоящее время обработанные журналы хранятся в Межпарламентской Ассамблее СНГ и будут возвращены в Казахстан на постоянное хранение в этом году. После постройки Кокаральской плотины в проливе Берга исследования ракообразных как кормовых объектов для рыб интенсифицировались. Причем исследования стали вестись и в зимние месяцы. Следует отметить, что в настоящее время ракообразные изучаются не только как кормовые объекты рыб, но и как виды-индикаторы, которые помогают контролировать состояние биоразнообразия и биоресурсов современного Аральского моря.

Следует отметить, что вселившаяся в Арал *Artemia parthenogenetica* стала объектом весьма прибыльного промысла ее цист. В настоящее время ведется заготовка этих цист как в Казахстане на заливе Чернышова, так и в Узбекистане по всей акватории Западного Большого Арала. Первоначально ТОО «Мангыстау Биоресурс» из Казахстана было пионером в этом прибыльном бизнесе на Арале. Однако при финансовой поддержке бизнесменов из КНР начинают доминировать узбекские компании. В заключение следует подчеркнуть, что ведущие карцинологи из Казахстана, Узбекистана, России, Германии и КНР считают, что будущее на Арале принадлежит аквакультуре ракообразных.

ЧУЖЕРОДНЫЕ И АБОРИГЕННЫЕ АМФИПОДЫ В ВОДОЕМАХ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Н. А. Березина

ФГБУН Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург

Амфиподы – богатая видами группа бентосных животных в континентальных водоемах России, однако их эколого-физиологические характеристики, жизненным циклы, трофические очень мало изучены. Данная работа посвящена исследованию эколого-физиологических характеристик и роли в трофических сетях массовых видов амфипод, как аборигенных, так и вселившихся в результате масштабных намеренных интродукций видов в 1950–80-х гг., в водоемах Европейского Севера с подробным рассмотрением Лапландской и Балтийской провинций Палеарктики. В этих водоемах обитают 26 видов из разных эколого-биогеографических групп, среди них доминируют палеарктические виды, виды Понто-Каспийского происхождения и балтийские эстуарные, составляя вместе около 70% видового богатства. Высокому доминированию Понто-Каспийских видов способствовали антропоген-

ные интродукции для улучшения кормовой базы и повышения рыбопродуктивности северных озер и водохранилищ. Показано, что чужеродные амфиподы - важный компонент сообществ водоемов, где они преобладали по биомассе, особенно в первые десятилетия их акклиматизации при эксплозивном нарастании численности, и многие стали основой питания бентоядных рыб, до 70–90% по массе пищевого комка. Сами же амфиподы в большинстве по типу питания – всеядные организмы; хищничество наряду с сапрофагией и фитофагией – основные пищевые стратегии. Показана смена пищевых спектров в онтогенезе, т.е. переход с позиции первичных консументов к позиции вторичных консументов (метод стабильных изотопов). Трофические условия в онтогенезе определяют скорость роста и показатели плодовитости, наиболее благоприятна для здоровья и роста амфипод смешанная растительно-животная диета. Рационы амфипод при нехищном и хищном питании подчинялись зависимости интенсивности питания от массы консумента, описанной степенной функцией, это использовано для оценки влияния амфипод на разные компоненты в местообитаниях. Также показано, что межвидовое хищничество относится к наиболее типичным формам взаимодействия между амфиподами, и этот фактор объясняет исключение сосуществующих видов другими во многих водоемах (примеры для *Gammarus lacustris* и *Gmelinoides fasciatus*, *G. fasciatus* и *Pontogammarus robustoides*, *Gammarus pulex* и *G. lacustris*). Понимание механизма взаимодействия между амфиподами стало возможно при использовании упрощенных экспериментальных манипуляций с количеством жертв и изучению функциональных откликов амфипод в качестве инструмента для предсказания их хищного пресса.

УДК 592

РАКООБРАЗНЫЕ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ ОСТРОВА КОЛГУЕВ (РОССИЙСКАЯ АРКТИКА)

С. А. Берестень¹, Ю. А. Савина¹, Л. А. Амромин², И. С. Решетов¹, М. В. Палатов¹,
Е. С. Чертопруд¹, А. А. Котов³

¹МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия,

²ФГБОУ ВО РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева, Москва, Россия,

³Институт Проблем Экологии и Эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии Наук,
Москва, Россия

CRUSTACEA OF INLAND WATERS OF THE KOLGUYEV ISLAND (RUSSIAN ARCTIC)

Beresten S.A.¹, Savina Y.A.¹, Amromin L.A.², Reshetov I.S.¹, Palatov M.V.¹,
Chertoprud E.S.¹, Kotov A.A.³

¹Lomonosov Moscow State University, Biological faculty, Moscow, Russia

²Russian Timiryazev State Agrarian University, Moscow, Russia

³A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences
e-mail: bsa98@mail.ru, 362453@mail.ru, amrominlev@yandex.ru, reshetov137@gmail.com, tri-ops@yandex.ru, horsax@yandex.ru, alexey-a-kotov@yandex.ru

Исследования Арктики относятся к приоритетам российской науки, однако, далеко не все острова этого обширного региона изучены достаточно подробно с зоологической точки зрения. К последним относится остров Колгуев – один из наиболее крупных островов российского сектора Арктики, расположенный в Северном Ледовитом океане на востоке Баренцева моря близ полуострова Канин Нос. Рельеф острова представлен слабо всхолмленной равниной, а низинные участки включают многочисленные озера и болота. Климат влажный субарктический. Фауна острова не отличается большим числом видов. На острове проводятся исследования фауны птиц и млекопитающих. Однако, специальных исследований беспозвоночных, населяющих внутренние водоемы, ранее не проводилось. Цель данной работы - провести первичный анализ видового состава фауны ракообразных внутренних водоемов

острова Колгуев и уточнить биогеографический статус данной территории, опираясь на данные по пресноводным ракообразным.

Материалом для исследования послужили многочисленные пробы, собранные в июле 2017 г. в озерах центральной части острова Колгуев: 83 качественные пробы макрозообентоса, отобранные из 51 водоема полусферическим пробоотборником и 58 качественные пробы планктона из 58 водоемов, отобранные сетью Апштейна. В обработанном материале обнаружено 25 таксонов ракообразных видового и надвидового ранга (*Cladocera* – 17 таксонов, *Copepoda* – 7 таксонов, *Amphipoda* – 1 вид), все они отмечены для острова Колгуев впервые. Максимальное число видов на род отмечено для рода *Daphnia*, на острове встречается 4 вида: *D. middendorffiana*, *D. pulicaria*, *D. lacustris* и *D. longispina*. Наиболее часто в пробах встречаются виды рода *Daphnia* (индекс встречаемости – 0,78), представители отряда Anostraca (индекс встречаемости – 0,53) и бокоплав *Gammarus lacustris* (индекс встречаемости – 0,67). В среднем таксономическое разнообразие ракообразных в водоемах острова низкое: в среднем на пробу приходится 4 вида ракообразных. Из обнаруженных на острове Колгуев ракообразных большинство имеет широкие палеарктические или голарктические ареалы. Два вида, *Cyclops singularis* (Einsle, 1996) и *Mixodiaptomus theeli* (Lilljeborg in Guerne & Richard, 1889) ранее не были отмечены для столь северных широт. Фауна изученного района имеет ярко выраженный субарктический характер, хотя и включает элементы прилежащих климатических зон.

Авторы выражают искреннюю признательность за помощь при обработке материала сотруднику кафедры гидробиологии МГУ М.В. Чертопруд. Экспедиционные работы на острове Колгуев выполнены при поддержке проекта «Meeresenten» (Bundesamt für Naturschutz, BfN; online ID 100308472).

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА ПОПУЛЯЦИИ ЧУЖЕРОДНОГО РАЧКА *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (AMPHIPODA: GAMMARIDAE) ИЗ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА (БАЛТИЙСКОЕ МОРЕ)

Е. А. Боровикова¹, Е. Е. Ежова², Ю. И. Малина¹, Н. С. Молчанова²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742 Ярославская обл., пос. Борок; elena.ibiw@gmail.com

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, 117997 Москва, Нахимовский пр., д.36

Dikerogammarus villosus входит в число ста наиболее агрессивных инвазионных видов в Европе, которые оказывают значительное влияние на биоразнообразие и функционирование экосистем-реципиентов. История заселения этим видом Юго-Восточной Балтики сложна: имели место множественные инвазии, происходившие в разное время разными путями и из разных донорных популяций (Rewicz et al., 2014). В российских морских водах Юго-Восточной Балтики вид отмечается с 2013 г. (Molchanova, Ezhova, 2017). Однако, в российской части опресненного Вислинского залива поселение рачка было зафиксировано впервые только в 2017 г. До этого, в 2015 г., однократно в пелагиали залива на талломе оторванной штормом морской водоросли было найдено несколько особей *D. villosus*, в то время как на берегах залива он обнаружен не был (наши данные; Гусев и др., 2017). Цель настоящей работы – установить для *D. villosus* из российской части Вислинской лагуны возможную донорную популяцию и принадлежность к одной из двух генетических линий, расселяющихся сейчас активно по водотокам Европы.

Исследован полиморфизм двух участков митохондриальной ДНК (мтДНК) *D. villosus*: первой субъединицы цитохром оксидазы (COI) и участка гена 16S рРНК (16S). На основе данных о нуклеотидных последовательностях обоих фрагментов (COI+16S) в исследованной выборке дикерогаммаруса выявлено два гаплотипа, один из которых был доминирующим (частота 80%). Сравнение с последовательностями из базы NCBI показало, что менее частый вариант был ранее отмечен в нативных популяциях р. Днепр и в инвазионных популяциях бассейна р. Вислы. Согласно работе (Rewicz et al., 2015) эти локальности лежат в пределах

так называемого Восточного коридора инвазии вида. Преобладал же в исследованной нами выборке вариант, широко распространенный как в исходном ареале, так и за его пределами.

Полученные результаты позволяют сделать вывод о наиболее вероятном происхождении *D. villosus* Вислинского залива от популяций бассейна р. Днепр, выходцы из которых проникали в Европу через Восточный инвазионный коридор.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 17-05-0082 и темы госзадания ИОРАН № 0149-2018-0012.

УДК 574.24:591.543.1+574.24:595.341.4+574.22:595.341.4

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ РЕАКЦИИ *THERMOCYCLOPS CRASSUS* (FISCHER, 1853)

**В. Б. Вербицкий, А. К. Гришанин, О. А. Малышева, Е. Н. Медянцева, В. И. Лазарева,
Т. И. Вербицкая**

ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

TEMPERATURE RESPONSES OF *THERMOCYCLOPS CRASSUS* (FISCHER, 1853)

**V. B. Verbitsky, A. K. Grishanin, O. A. Malysheva, E. N. Medyantseva, V. I. Lazareva,
T. I. Verbitskaya**

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Science

152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок.

*E-mail: verb@ibiw.yaroslavl.ru, andreygrishanin@mail.ru, olgamalish@ibiw.yaroslavl.ru,
helio@ibiw.yaroslavl.ru, laz@ibiw.yaroslavl.ru, ksenia@ibiw.yaroslavl.ru*

Интерес к тепловым адаптациям эктотермных видов возрос в последнее время в связи с наблюдаемыми глобальными климатическими изменениями. Это особенно актуально для видов, обитающих в Палеарктике и голарктических регионах, в которых зарегистрированы наибольшие колебания температуры. Одной из основных температурных реакций, характеризующих адаптационные возможности гидробионтов, является термопреферендум. Значение термопреферендума очень велико – он часто определяет особенности распространения животных в биотопах и их перемещения. Считается, что конечная избираемая температура является оптимальной температурой для роста, развития и других физиологических функций (Crawshaw, 1977; Beitinger, Fitzpatrick, 1979; Jobling, 1981; Kelsch, Neill, 1990; Lamkemeyer *et al.*, 2003). Диапазоны избираемых и избегаемых температур у представителей *Th. crassus* были определены по результатам экспериментального тестирования в термоградиентной установке и затем сопоставлены с полевыми наблюдениями за температурными условиями развития популяций данного вида в природе. Циклопов отловили в пруду, расположенном около пос. Борок, Ярославская область, Россия (58°02'57" N; 38°14'56" E) при температуре воды 15°C. Температурное предпочтение определялось «хроническим» методом (Reynolds, Casterlin, 1979; Rosetti *et al.*, 1989), при котором группу тестируемым организмов содержат в термоградиентной установке в течение нескольких суток. Конечные избираемые температуры *Th. crassus* определены в диапазоне 25–30°C, температурная зона нормальной жизнедеятельности – 21–32°C, пессимальные температуры – 8–20 и 33°C. Данные температурные диапазоны, полученные на основе анализа графика термотолерантности раков, построенного по результатам "хронического" эксперимента, хорошо совпадают с температурами, при которых популяции *Th. crassus* процветают в южных водоемах Голарктики и в тропических озерах. Следовательно, несмотря на исторически длительное существование вида в водоемах умеренной климатической зоны, северные популяции *Th. crassus* сохранили температурные реакции, характерные для их южных популяций. Таким образом, наши исследования показывают, что хотя вид и адаптировался к жизни в северных водоемах при более низких температурах, когда есть возможность выбора, копеподы предпочитают температуры выше 25°C, которые являются оптимальными для популяций в природе. Полученные данные еще раз подтверждают, что

метод горизонтального термического градиента может быть использован для определения температурной толерантности пресноводных циклопов в природе.

ИССЛЕДОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В БУХТЕ КАЗАЧЬЕЙ (ЗАПАДНАЯ ЧАСТЬ ГЕРАКЛЕЙСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

Е. А. Галаговец, И. Ю. Прусова

Долговременное (двухгодичное) исследование зоопланктона в бухте Казачьей (общезоологическом заказнике общегосударственного значения) проведено впервые. Пробы зоопланктона собирали ежемесячно с января 2011 г. по декабрь 2012 г. на станциях, расположенных в кутовой части и устье бухты (всего 57 проб).

Проведенное исследование показало, что зоопланктон бухты Казачьей представлен обычными в настоящее время в прибрежной зоне Черного моря организмами, включая недавнего вселенца – копепода *Oithona davisae* (отмечена в 88 % проб). Количественно доминировали копеподы, среди которых наиболее многочисленными были *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus* и *O. davisae*, с вкладом в общую численность копепод 12.3–31.9, 13.5–27.1 и 14.6–42.3%, соответственно. Из других групп по численности преобладали личинки донных животных – Bivalvia, Gastropoda, Cirripedia, доля которых в планктоне бухты возрастала в летне-осеннее время. Выявленные таксономический состав и структура сообщества зоопланктона бухты Казачьей в целом соответствуют таковым, отмеченным для других районов Крымских прибрежий.

У значительной части копепод, впервые для Черного моря, были обнаружены аномальные наружные выросты, предположительно, являющиеся проявлением жизнедеятельности паразитических протистов (возможно, динофлагеллят семейства Ellobiopsidae). Аномальные выросты присутствовали на самках, самцах и всех копеподитных стадиях во все сезоны. На всех исследуемых станциях самый большой процент рачков с аномалиями выявлен среди самок. Доля особей с аномалиями в общей численности вида варьировала, в зависимости от вида, от 5.9 до 20.9%. Наибольшая встречаемость аномальных выростов выявлена у самых массовых копепод – *A. clausi* и *P. parvus*.

НАХОДКА ВЕТВИСТОУСОВОГО РАКООБРАЗНОГО *DISPARALONA HAMATA* (BIRGE, 1879) (CRUSTACEA: CLADOCERA) В МИКРОВОДОЕМАХ В ПАЗУХАХ ЛИСТЬЕВ БРОМЕЛИИ *TILLANDSIA AGUASCALENTENSIS* GARDNER, 1984 (МЕКСИКА)

П. Г. Гарибян

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
petr.garibyan21@mail.ru

Бромелиевые (Bromeliaceae) – чрезвычайно разнообразное семейство цветковых растений, распространенных в тропических и субтропических регионах Америки и Западной Африке. Около половины видов бромелиевых – эпифиты. Их листья собраны в розетки, в которых скапливается дождевая вода. Такие временные микроводоемы (фитотельматы) крайне интересны с позиций инвентаризации биологического разнообразия, однако редко попадают в поле зрения исследователей. М. Ромеро обнаружил популяцию *Picripleuroxus* cf. *quasidenticulatus* Smirnov, 1996 (Cladocera: Chydoridae) в бромелии *Tillandsia aquascalentensis* Gardner, 1984. Цель нашей работы заключалась в определении точного таксономического статуса этой популяции и описании ее особенностей.

Микроскопическую обработку материала проводили согласно общепринятым методикам под бинокуляром ЛОМО (ОАО «ЛОМО», Россия) и световым микроскопом Olympus BX41 (Olympus Corporation, Япония).

По результатам обработки материала установлено, что, на самом деле, исследованная популяция принадлежит к другому виду – *Disparalona hamata* (Birge, 1879). Этот вид широко

распространен в Новом Свете и приурочен как к лентическим, так и к лотическим экосистемам (Neretina et al., 2018). Интересно, что в пробе из бромелии были найдены не только партеногенетические самки, но и гамогенетические самки и самцы. В целом, находки гамогенетических самок и самцов *D. hamata* для тропических регионов – большая редкость. Их обнаружение в исследованной популяции позволяет предположить, что в условиях фитотельматов этот вид успевает пройти полный жизненный цикл. Из фитотельматов известны и некоторые другие виды ветвистоусых ракообразных. Безусловно, целенаправленные исследования таких видов существенно расширят имеющиеся данные о составе и структуре видового разнообразия фитотельматов.

Автор благодарит коллег по лаборатории и персонально А.А. Котова и А.Н. Неретину за помощь в проведении микроскопической обработки материала. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00389 мол_а.

РАКООБРАЗНЫЕ ПРУДА СУХОГО В Г.САМАРА

Ю. Л. Герасимов

Самарский университет, yuger55@list.ru

В городских водоёмах биологическое самоочищение должно обеспечивать безопасное санитарное состояние. Значительный вклад в самоочищение вносят ракообразные.

Пруд Сухой расположен на территории Самарского государственного социально-гуманитарного университета на улице Антонова-Овсенко, имеет рекреационное значение. Длина водоёма до 50 м, ширина до 20 м, глубина воды весной до 1.5 м. Питание подземными водами и атмосферными осадками. Пруд мелеет в течение лета, иногда пересыхает в сентябре. Берега суглинисто-черноземные, покрыты травой, много больших деревьев. Дно илистое, вязкое, много листьев и веток. Территория вокруг пруда периодически убирается.

Материал собирали с 1996 по 2015 гг. планктонной сетью, 2-литровым батометром и кружкой.

В пруду обнаружено 28 видов ракообразных из 24-х родов и 11-ти семейств.

Сем. Cyclopoidae: *Cyclops strenuus* (Fisher, 1851); *C. vicinis vicinis* Uljanin, 1875; *Eucyclops macrurus* (Sars, 1863)*; *Macrocyclops albidus* (Jurine, 1820)*; *Thermocyclops dybowski* (Lande, 1890)*; *Thermocyclops oithonoides* Sars, 1863.

Сем. Eudiaptomidae: *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888).

Сем. Canthocamptidae: *Canthocamptus* sp.

Сем. Bosminidae: *Bosmina longirostris* (O.F. Muller, 1785).

Сем. Chydoridae: *Alona guttata* Sars, 1862*; *Alona rectangula* Sars, 1862; *Chydorus sphaericus* (O.F. Muller, 1785); *Graptoleberis testudinaria* (Fisher 1848); *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820).

Сем. Daphniidae: *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Muller, 1785); *Daphnia hyalina* (Leydig, 1860)*; *Daphnia longispina* O.F. Muller, 1785; *Daphnia pulex* Leydig, 1860; *Scapholeberis mucronata* (O.F. Muller, 1776); *Simocephalus vetulus* (O.F. Muller, 1776).

Сем. Leptodoridae: *Leptodora kindtii* (Focke, 1844)*.

Сем. Moinidae: *Moina brachiata* (Jurine, 1820).

Сем. Sididae: *Diaphanosoma brachyurum* (Lievins, 1848)*.

Сем. Polyphemidae: *Polyphemus pediculus* (Linne, 1778)*.

Сем. Cyprididae: *Cypricercus fuscatus* (Jurine, 1820); *Eucypris nobilis* (G.O. Sars, 1901); *Dolerocypris fasciata* O.F. Muller, 1776; *Herpetocypris reptans* Baird, 1835.

21 вид встречался ежегодно, 7 видов (отмечены *) – не каждый год. *T. oithonoides* и *D. pulex* встречены в 80–90% всех проб. *L. kindtii* только в одной пробе за 20 лет. Встречаемость остальных видов 5–58% проб. Копеподиты циклопов составляли 20–40% численности ракообразных, *D. longispina* 20–35%. Субдоминанты – науплии (до 10%), *E. graciloides* (до 8%), *C. sphaericus* и *D. pulex* (до 5% каждый). Доли остальных видов 0.01–1.0% численности ракообразных.

Все найденные в пруду виды обитают в р. Волга, все, кроме *L. kindtii*, обнаружены нами в других прудах г. Самары.

УДК 574.625:595.36

ИНВАЗИЯ ПОНТО-КАСПИЙСКОЙ ГАММАРИДЫ *Pontogammarus robustoides* (SARS, 1894) В ОЗЕРО ВИШТЫНЕЦКОЕ (КАЛИНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А. А. Гусев^{1,2}, Д. О. Гусева²

¹ФГБНУ «Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», Калининград

²ФГБОУ ВО «Калининградский Государственный Технический Университет», Калининград
E-mail: andgus@rambler.ru, daria.guseva@klgtu.ru

Представитель понто-каспийских гаммарид *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) был успешно интродуцирован в Каунасское водохранилище из Днепровского и Симферопольского водохранилищ в 1960–1961 гг. В 1962 г. этот вид начал активно распространяться по бассейну реки Неман и со временем проник во многие водоемы Литвы, Калининградской области и Польши. Проведенное нами ранее исследование распространения высших раков в Калининградской области показало, что до 2014 г. обитание *Pontogammarus robustoides* было ограничено бассейном р. Неман, р. Дейма и нижним участком бассейна р. Преголя (60 км от устья), а также реками и ручьями, впадающими в Куршский и Вислинский (Калининградский) заливы. В верхней части бассейна р. Преголя этот вид отсутствовал, вероятно, из-за наличия системы перекатов и водопадов, которые препятствовали его проникновению.

Озеро Виштынецкое – трансграничный водоем, расположенный в юго-восточной части Калининградской области в пределах Виштынецкой (Сувальской) возвышенности. Из него берет начало река Писса, впадающая в р. Анграпа, которая в свою очередь при слиянии с рекой Инструч в районе г. Черняховск дает исток р. Преголя.

Материалом для данной работы послужили пробы, собранные на станции в истоке р. Писса (54°27'11" с.ш. и 22°42'05" в.д.) в 2008, 2012 и 2017 гг. Количественные пробы отбирали дночерпателем Петерсена (0,025 м²), качественные – гидробиологическим сачком. Пробы промывали через сито с размером ячеек 0,4 мм, затем фиксировали 2–4% раствором формалина нейтрализованного гидрокарбонатом натрия. Выборку и идентификацию бентосных организмов производили в лабораторных условиях.

По данным за 2008 и 2012 гг. в оз. Виштынецком было установлено наличие четырех видов высших раков: изопода *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758), амфипода *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1863, *Pallaseopsis quadrispinosa* (G.O. Sars, 1867) и декапода *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817). В 2017 г. также обнаружено четыре вида высших ракообразных, однако вместо аборигенных гаммарид *Gammarus lacustris* их участок биотопа населяли инвазионные гаммариды *Pontogammarus robustoides*.

Возможным способом проникновения *Pontogammarus robustoides* в оз. Виштынецкое мог быть случайный перенос живых особей водоплавающими птицами, при помощи лодок или гидрокостюмов. Кроме того, понтогаммарусы могли спуститься по системе рек из расположенных выше озер Ханча и Вижайны.

В 2008 г. средние значения численности и биомассы *Gammarus lacustris* составили 656 экз./м² и 2,36 г/м², в 2012 г. – 67 экз./м² и 0,44 г/м². Средние значения численности и биомассы *Pontogammarus robustoides* в 2017 г. были 6747 экз./м² и 36,85 г/м², что на порядок выше, чем у *Gammarus lacustris* в 2008 г. и на два порядка выше, чем в 2012 г.

Можно предположить, что вид-вселенец *Pontogammarus robustoides* почти полностью вытеснил аборигенный вид *Gammarus lacustris* из литоральной зоны озера. Находка относительно плотных скоплений в районе истока р. Писса может свидетельствовать о том, что *Pontogammarus robustoides* активно проникает и расселяется по р. Писса и в скором будущем

распространится по системе рек, относящихся к верхней части бассейна р. Преголя. Однако для оценки скорости распространения вида наши предположения требуют дальнейших исследований.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАКООБРАЗНЫХ РЕКИ БОЛЬШОЙ ЗЕЛЕНЧУК (БАССЕЙН РЕКИ КУБАНЬ)

М. С. Дементьев¹, М. М. Текеева (Долаева)²

¹ ФГАОУ ВПО «Северо-Кавказский федеральный университет»,
e-mail: dement@mail.ru;

² Средняя школа, Карачаево-Черкесия, e-mail: dolaeva1976@mail.ru

Река Большой Зеленчук к настоящему времени заменила практически полностью высокогорную часть р. Кубань, так как последняя полностью подается в БСК из Усть-Джегутинского водохранилища. Перепад высот изучаемой реки составил от 3 000 м до 500 м над уровнем моря.

Всего в бассейне этой реки обитает не менее 23 видов ракообразных, предпочитающих медленно текущие участки. Видовое разнообразие представлено следующими видами:

Branchiura – *Argulus foliaceus* Linne, 1758.

Mysidacea – *Mysis relicta* Loven, 1863.

Amphipoda – *Gammarus* sp.

Isopoda – *Asellus aquaticus* Linne, 1758.

Ostracoda – *Heterocypris rotundatus* Bronst, 1928.

Cladocera – *Chydorus sphaericus* O.F. Müller, 1785; *Alona* sp.; *Polyphemus pediculus* Linne, 1778; *Sida crystallina* O.F. Muller, 1776; *Daphnia obtusa* Kurz, 1874; *D. longispina* O.F. Muller, 1785; *D. galeata* Sars, 1863; *Scapholeberis kingi* Sars, 1903; *Ceriodaphnia reticulata* Jurine, 1820; *Moina macrocopa* Straus, 1820; *Bosmina deitersi* Richard, 1862.

Calanoida – *Eurytemora velox* Lilljeborg, 1853 и *Eudiaptomus gracilis* Sars, 1863.

Cyclopoida – *Macrocylops fuscus* Jurine, 1820; *Eucyclops lilljeborgi* (denticulatus) Sars, 1914; *Cyclops insignis* Claus, 1857; *C. scutifer* Sars, 1863; *Acanthocyclops gigas* Claus 1927.

К массовым видам всех водных животных высокогорья можно отнести *Chydorus sphaericus* (около 60%) и *Bosmina deitersi* (14%).

Особенностью ракообразных горных водоемов является их относительно малые размеры: *Ch. sphaericus* – $0,5 \pm 0,05$ мм, *Scapholeberis kingi* – $0,3 \pm 0,04$ мм, *Acanthocyclops gigas* – $0,2 \pm 0,01$ мм, *B. deitersi* – $0,25 \pm 0,01$ мм, *Eudiaptomus gracilis* – $0,5 \pm 0,05$ мм, *Ceriodaphnia reticulata* – $0,3 \pm 0,04$ мм. Кроме того, например, у ветвистоусых рачков в их выводковой сумке ни разу не было встречено более одного эмбриона. Также мало яиц было у веслоногих рачков – у *Macrocylops fuscus* около $8,1 \pm 0,9$ суммарно в обоих яйцевых мешках, тогда как в низовьях эта величина была не менее $28 \pm 1,7$.

В целом в высокогорье за исключением двух массовых видов ракообразные встречались редко, чаще всего единично. В низовьях реки, наоборот, ракообразные становятся массовыми, а по своим размерам существенно крупнее.

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ИНВАЗИВНОГО РАЧКА *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* (AMPHIRODA: GAMMARIDAE) В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКЕ

Е. Е. Ежова, Н. С. Молчанова

Институт океанологии им. П.П.Ширшова РАН, 117997 Москва, Нахимовский пр. 36
igelinez@gmail.com

Несмотря на обилие работ по расселению понто-каспийской гаммариды *Dikerogammarus villosus* в бассейне Балтийского моря, данных по биологии вида в новом ареале немного. Цель работы – изучение размерного состава популяции *D. villosus* в Юго-Восточной Балтике.

Материал собран в зоне заплеска, литорали и сублиторали Гданьского залива в 2013–2017 гг. Качественные пробы собирали вручную из плавающих матов водорослей, количественные – водолазным методом (1–10 м, рамка 0,25 м²). Обработано 90 проб и 870 экземпляров рачка. Самцов и самок выделяли по строению антенн I и второй паре гнатопод. Среди самок выделяли особей с яйцами, эмбрионами, ювенилами. Особей с несформированными вторичными половыми признаками (< 6 мм) относили к ювенилам.

Минимальный размер рачков составил 3,3 мм, максимальный – самцов 19,2 мм, самок 18,5 мм. Для эстуариев Черного и Азовского морей эти значения 21 и 16 мм соответственно (Мордухай-Болтовской, 1969). В исследованных нами поселениях *D. villosus* обычно преобладали самки. Средняя длина особей колебалась от 6,1±0,32 мм (сентябрь) до 13,9±1,40 мм (апрель). Наибольшие значения отмечены в январе и апреле. В мае-августе и октябре средняя длина значительно ниже, минимальна она в сентябре.

Зимой и в начале весны преобладают крупноразмерные особи генераций прошлого года. В апреле-мае они интенсивно размножаются, в начале лета погибают. К июню в популяции появляются рачки первой генерации текущего года. *D. villosus* имеет раннюю половозрелость и быстрый рост, до 1,6 мм в неделю (Pöckl, 2009). В теплые месяцы половая зрелость достигается в возрасте 4 недель, при 10–15°C это занимает больше одного месяца (Devin et al., 2004). Поэтому вторая генерация должна появиться в июле-августе, что и подтверждается натурными данными. В сентябре снова наблюдается увеличение доли ювенилов, что обусловлено появлением рачков третьей генерации.

Таким образом, в условиях Юго-Восточной Балтики отмечается не менее трех генераций, что демонстрирует прекрасную адаптированность вселенца к условиям морских биотопов и позволяет объяснить быструю экспансию рачка в Балтийском бассейне, а также прогнозировать скорое освоение вселенцем прибрежных морских мелководий по всей Балтике.

УДК 574.52:574.583:581.526.3(282.256.138)

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА СУТОЧНУЮ ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ В ЛИТОРАЛИ НОВОСИБИРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. И. Ермолаева

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирск, e-mail: hope413@mail.ru

INFLUENCE OF FACTORS OF THE ENVIRONMENT ON DAILY DYNAMICS OF PLANKTON CRUSTACEANS ABUNDANCE IN THE LITTORAL OF THE NOVOSIBIRSK RESERVOIR

N.I. Yermolaeva

*Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of
Sciences, Novosibirsk*

Литоральная зона водоемов отличается особым режимом функционирования биоценозов, связанным с постоянно меняющимися условиями окружающей среды. Сообщества высших водных растений формируют здесь своеобразную среду, которая отличается от открытой литорали интенсивностью протекания физических, химических и биологических процессов. Суточная динамика температуры воды, концентрации кислорода, pH и содержания легко растворимых органических веществ в литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища значительно различаются на зарастающих и открытых участках. Цель работы – выявление особенностей суточной динамики численности,

биомассы и структуры планктонных ракообразных и их связи с гидрохимическими показателями в открытой и зарастающей литорали Новосибирского водохранилища. Наблюдения проводили в середине августа 2013–2015 гг. в литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища на двух участках: в зарослях погруженных растений (сообщество болотноцветника щитолистного (*Nymphoides peltata* (S.G. Gmelin) O. Kuntze), гидриллы мутовчатой (*Hydrilla verticillata* (L. Fill.) Royle) и роголистника погруженного (*Ceratophyllum demersum* L.)), и в открытой литорали на расстоянии 15 м от зарослей. Пробы отбирали в поверхностном слое воды в течение суток с 15.00 первого дня до 15.00 следующего дня каждые 3 часа. Отбор проб планктона проводился одновременно с отбором проб воды на гидрохимический анализ. Зоопланктон отбирали процеживанием 50 л воды через планктонную сеть Апштейна (размер ячеек 76 мкм) и обрабатывали общепринятыми методами. Для выявления и оценки силы связи между рядами сопоставляемых показателей использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Максимальные значения температуры воды (24–25°C) отмечены в дневное время, минимальные (21–22°C) – с 6:00 до 9:00 утра. При этом в зарастающей литорали температура воды в течение суток была на 1–2°C выше, чем в открытой. Во все годы наблюдений в зарастающей литорали в течение суток наблюдались резкие колебания концентрации кислорода, достигавшие 6 мг/дм³. Максимальные значения отмечены в дневные часы, минимальные – с 3:00 до 6:00 утра. Суточная динамика pH также характеризовалась максимальными величинами в дневное время и минимальными – в ночные и утренние часы. Перепад составлял до 0.8 единиц в течение суток. В открытой литорали концентрация кислорода и величина pH были ниже, чем в зарастающей, а суточные колебания менее выражены. В ночные часы также наблюдалось некоторое снижение концентрации кислорода и pH, однако, не такое значительное, как в зарослях. Суточный ход кривой значений БПК₅ как в зарастающей, так и в открытой литорали практически повторял суточный ход кривой значений концентрации кислорода с коэффициентами корреляции $r=0.76...0.91$ ($p \leq 0.05$) и, вероятнее всего, был обусловлен образованием органического вещества растениями в процессе фотосинтеза. В фитопланктоне по численности и биомассе доминировали цианобактерии (*Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs). Численность и биомасса (обилие) фитопланктона, как в открытой, так и в зарастающей литорали существенно изменялись в течение суток во все годы наблюдений. В вечерние и ночные часы отмечено падение численности фитопланктона с последующим возрастанием в светлое время суток до максимальных значений к 15:00 часам.

Видовое богатство зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища относительно высокое. В зарастающей литорали за весь период наблюдений обнаружено 72 вида беспозвоночных (из них 13 Copepoda, 18 Cladocera), в открытой литорали – 37 видов (11 Copepoda, 13 Cladocera). На обоих участках по числу видов и по численности доминировали коловратки (Rotifera), по биомассе – веслоногие рачки (Copepoda), представленные в основном отр. Cyclopoida. Динамика численности зоопланктона как в зарастающей, так и в открытой литорали во все годы наблюдений характеризовалась подъемом численности в вечерние часы (18:00–21:00), а в открытой литорали еще и ранним утром – в 3:00. Колебания численности в зарастающей литорали были более выражены, чем в открытой и были связаны с увеличением численности всех групп, в то время как в открытой литорали – с ростом численности Cyclopoida, как взрослых, так и старших копепоидитных стадий.

Для выяснения роли абиотических факторов в динамике численности планктонных ракообразных был проведен корреляционный анализ между численностью ракообразных, температурой воды и рядом гидрохимических характеристик (O₂, БПК₅, pH). При скользящем трехлетнем осреднении данных относительно высокие корреляционные зависимости ($r = 0,60...0,63$) обнаружены только между общей численностью зоопланктона и температурой воды в зарастающей литорали. Иная картина получается, если рассматривать корреляционную связь между численностью отдельных групп зоопланктона, фитопланктоном и абиотическими факторами. Так, в открытой литорали суточная динамика

численности Cladocera положительно коррелировала с концентрацией кислорода и температурой воды. Суточная динамика численности фитопланктона была обратно пропорциональна численности Cladocera, что связано с выеданием фитопланктона фильтраторами. В зарастающей литорали корреляционные связи между суточной динамикой численности отдельных групп зоопланктона с факторами среды были положительными, однако значительная связь выявлена только между численностью Cladocera и Copepoda и температурой воды. Значимых корреляций с численностью фитопланктона не отмечено.

Более выражено влияние факторов среды на отдельные виды зоопланктона. Так, например, суточная динамика численности крупных хищных Cladocera (*Leptodora kindtii* (Focke) и *Bythotrephes longimanus* Leydig) в открытой литорали в значительной степени связана со всеми рассматриваемыми факторами среды. Среди мирных Cladocera такой же эффект отмечен для *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), в то время как для *Moina brachiata* (Jurine) эта связь выявлена только с кислородом и БПК₅. Для всех мирных ветвистоусых выявлена отрицательная корреляция (до -0.71) с фитопланктоном. В зарастающей литорали численность видов даже со схожим типом питания в течение суток изменялась в противофазе. Так, у веслоногих рачков *Paracyclops fimbriatus* (Fischer) и *Macrocyclus albidus* (Jurine) отмечено снижение численности в дневное время при повышении температуры воды, концентрации кислорода и БПК₅. Для *Eudiaptomus gracilis* (Sars) и *Cyclops strenuus* Fischer отмечена положительная связь между суточной динамикой численности и концентрацией кислорода и БПК₅. «Мирные» Cladocera положительно реагировали на повышение температуры и отрицательно на рост pH. Возрастание численности мирных Cladocera так же приводило к снижению численности фитопланктона.

Установлены высокие статистически достоверные корреляции между динамикой численности хищных и мирных зоопланктеров. Так, при возрастании численности беспозвоночных хищников (как Copepoda, так и Cladocera) в открытой литорали одновременно возрастает число ветвистоусых в макрофитах ($r = 0.83$), а рост численности коловраток (главным образом, р. *Trichocerca*) в открытой литорали вызывает рост численности хищных Copepoda ($r = 0.71 \dots 0.92$) на этом же участке.

В открытой литорали численность хищных ветвистоусых *L. kindtii* и *B. longimanus* возрастает вслед за численностью мирных зоопланктеров *B. Longirostris* и *M. brachiata* ($r=0.78-0.99$). В то время как в зарастающей литорали численность *L. kindtii* и *B. longimanus* коррелирует с численностью коловраток. Суточные колебания численности хищных Copepoda во всех биотопах в значительной степени связаны с численностью практически всех обнаруженных мирных ветвистоусых и коловраток.

Таким образом, сообщества высших водных растений формируют своеобразную среду, которая отличается от открытой литорали интенсивностью протекания физических, химических и биологических процессов. Видовое разнообразие, численность и биомасса планктонных ракообразных в зарастающей литорали значительно выше, чем на открытых участках. Факторами, определяющими распределение и суточные миграции зоопланктона в литоральной зоне, являются концентрация кислорода, температура воды, pH, БПК₅ и трофические взаимоотношения.

Работа выполнена в рамках Научной программы 134.1. "Исследование палео- и современных изменений состояния водоемов и водотоков Сибири, анализ природных и антропогенных изменений для стратегии охраны, использования и обеспечения безопасности водных ресурсов Сибири".

ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ВИДОВОЙ СОСТАВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ В МАЛЫХ ОЗЕРАХ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н. И. Ермолаева, Г. В. Феттер

Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Новосибирск

E-mail: hope413@mail.ru

INFLUENCE OF ABIOTIC FACTORS ON THE SPECIFIC LIST OF CRUSTACEA IN SMALL LAKES OF THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA

N. I. Yermolaeva, G. V. Fetter

Institute for Water and Environmental Problems Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk

Цель работы – определить таксономическую структуру сообществ зоопланктона и выявить степень влияния абиотических факторов на ее формирование в малых озёрах юга Западной Сибири.

Сбор зоопланктона с поверхностного горизонта производили фильтрованием 50 л воды через сеть Апштейна через сито № 64. Исследования проводились в конце июля – начале августа. Одновременно отбирались пробы воды на гидрохимический анализ. Минерализация и водородный показатель измерялись с помощью портативного ионселективного прибора АНИОН 4120. Всего было обработано 91 количественная проба зоопланктона.

На территории юга Западной Сибири располагается более 20 тысяч озёр, большую часть которых составляют малые озёра с площадью водного зеркала до 1 км². Для данной работы были выбраны малые (< 10 км²) озёра с различной степенью солёности (от пресных до гипергалинных) и с различным значением pH (от кислых до щелочных). Было исследовано 46 озёр в четырёх природных зонах: сухостепной, степной, лесостепной и подтаёжной. Всего было обнаружено 44 вида Cladocera. В результате факторного анализа по видовому составу рачкового зоопланктона озёра разбились на три группы. В первую группу вошли озёра подтаёжной зоны, во вторую – озёра от сухостепной до лесостепной зоны включительно, третья группа состоит из гипергалинных озёр степи и лесостепи. В отдельную группу вошли единичные озера с высоким радиационным фоном, которые имеют специфический обедненный видовой состав зоопланктона.

После оценки значимости из факторов среды выбраны для анализа только pH и минерализация. Анализ проводился методом главных компонент. Корреляция между минерализацией и pH близка к нулю ($r=0.18$). Проекция векторов значений pH и общей минерализации на факторную плоскость практически ортогональны друг другу, они оказывают на численность отдельных видов зоопланктона независимое воздействие. При рассмотрении всей совокупности видов в целом отмечено, что различные виды реагируют на каждый из факторов различным образом, что объясняет смену видового состава. Большая часть видов находится в отрицательной связи с показателями pH и (или) минерализации, т.е. с ростом данных показателей видовой состав зоопланктона закономерно сокращается. Причем большая часть массовых видов показала зависимость именно от pH среды, а не от минерализации. Так *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), *Chydorus sphaericus* (Müller), *Bosmina obtusirostris* Sars, *Simocephalus vetulus* (Müller), *Scapholeberis mucronata* (Müller) оказались склонны к обитанию в более кислых водоёмах, а виды *Daphnia carinata* (King) и *D. magna* (Straus), которые обычно связывались именно с повышенной минерализацией, оказались положительно зависимыми от pH, то есть тяготеющими к щелочным водам. Отрицательную зависимость численности от минерализации показали *Ceriodaphnia affinis* Lill., *Chydorus ovalis* Kurz, а положительную - *Moina microphtalma* Sars. Таким образом, с помощью факторного анализа удалось выявить виды, изменение численности которых однозначно зависит от значения водородного показателя и (или) минерализации среды. Изменчивость видов, которые имеют слабую зависимость от выбранных нами факторов, объясняется другими, не затронутыми в исследовании факторами.

Работа выполнена в рамках Научной программы 134.1. "Исследование палео- и современных изменений состояния водоемов и водотоков Сибири, анализ природных и антропогенных изменений для стратегии охраны, использования и обеспечения безопасности водных ресурсов Сибири" при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 17-05-00404.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПАРАМЕТРИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ В СИСТЕМАТИКЕ РАКООБРАЗНЫХ

Р. М. Зелеев

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Кремлёвская 18, Казань 420008, Россия, e-mail: zeleewy@rambler.ru

Параметрические подходы, в отличие от традиционно сложившихся в систематике иерархических приёмов классификации, обладают прогностическими возможностями, и ориентированы на использование более широкого спектра классификационных признаков без риска получения альтернативных таксономических систем. Для достижения максимально возможного «разрешения» системы изучаемого таксона, следует избегать использовать признаки, имеющие значения либо-либо, «да» – «нет», и т.п., стараясь преобразовать их в выраженный спектр дискретных (в идеале – с количественным выражением) состояний, образующих по возможности полный эволюционный ряд значений. Использование трёх наиболее важных признаков (в соответствии с их полярностью) как осей таксономического пространства, позволяет визуализировать форму изучаемого таксона, выявить зоны плезиоморфных и апоморфных состояний используемых признаков, направление предполагаемых эволюционных изменений таксона и в целом – степень заполненности (освоенности) таксономического пространства. Увеличение числа используемых признаков достигается «распаковкой» отдельных ячеек таксономического пространства, содержащих «биоизотопы», в новых признаковых пространствах, позволяющих их надёжно в них разделять. Ключевым в предлагаемом подходе является подбор признаков. Их комбинация, обеспечивающая максимально полное и непротиворечивое разделение изучаемого таксона на подчинённые группы, по-видимому, наиболее адекватна его природе. В качестве следующего шага возникает необходимость палеоэкологического обоснования такого выбора признаков и реконструкции сценариев, обеспечивших возникновение данного таксона как специфической совокупности известных признаков.

Ранее нами были применены параметрические подходы при создании систем морских пауков, веерокрылых насекомых, а также ряда других групп членистоногих, включая мешкогрудых раков (несколько таксонов из разных групп членистоногих находятся в стадии разработки). Возникает возможность создания системы всего типа членистоногих на параметрической основе, где ракообразные имеют особое значение для понимания закономерностей её формирования. Ракообразные обладают столь широким спектром вариантов тагмозиса, что в пределы их системы могут быть помещены практически все крупные группы членистоногих. Разработка параметрической системы ракообразных и членистоногих в целом невозможна без использования признаков, связанных с тагмозисом. В докладе представлены варианты параметрических систем ракообразных и проведён их сравнительный анализ. Сделаны также попытки включения на тех же принципах ракообразных в систему членистоногих. Обсуждается палеоэкологический смысл использованных признаков.

УДК 595/3

CLADOCERA ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ОЗЕРА РУБСКОЕ (ИВАНОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) КАК ИНДИКАТОР МЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

А. Г. Ибрагимова, Л. А. Фролова, Л. Р. Косарева, Д. К. Нургалиев

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань

CLADOCERA OF RUBSKOE LAKE BOTTOM SEDIMENTS (IVANOV REGION) AS AN INDICATOR OF CHANGING ENVIRONMENTAL CONDITIONS

A. G. Ibragimova, L. A. Frolova, L. R. Kosareva, D. K. Nurgaliev

Kazan (Volga region) Federal University, Kazan

Специфическим объектом кладоцерного анализа являются ледниковые, водно-эрозионные, водно-аккумулятивные озёра – недолговечные образования ввиду колебаний климата. Исследование субфоссильного кладоцерного состава озера Рубское позволит реконструировать условия прошлого для региона исследования.

Ключевые слова: субфоссильные Cladocera, палеореконструкции, озеро Рубское

Glacial, water-erosion, water-accumulative lakes – short-lived formations due to climate fluctuations are specific objects of Cladocera analysis. The study of subfossil Cladocera composition of Rubskoye lake will enable us to reconstruct conditions of the past for the region.

Key words: subfossil Cladocera, paleoreconstructions, Rubskoye lake

Известно, что на протяжении последних 12 тыс. лет климат неоднократно менялся, в связи с чем уровень озер претерпевал значительные колебания (Китаев, 2007). Озеро Рубское (56°43'33" с.ш., 40°36'51" в.д.) в Ивановской области, являясь реликтовым озером ледникового происхождения, относится к территориям особого природного значения общеевропейского уровня (Водные..., 2013). В целях изучения геологического прошлого территории Ивановской области и определения тенденции его развития, в 2015 г. в ходе полевых работ были проведены сейсмоакустические изыскания с дальнейшим отбором пяти керновых колонок длиной от 3 до 5 м с применением гидравлического донного керноотборника. Абсолютное датирование осадков (их органической компоненты) было проведено по радиоуглероду в Институте физики элементарных частиц Федерального технологического университета Швейцарии (ETH) на ускорительном масс-спектрометре. Возраст исследуемой колонки составил 13065 кал. л. н. Для кладоцерного анализа в рамках полевых работ было отобрано 23 образца по всей длине колонки с шагом в 10 см. Для идентификации остатков использовались как специализированные определители рецентных и субфоссильных Cladocera, так и определители современных Cladocera.

В результате анализа в составе исследованного таксотанатоценоза оз. Рубское идентифицировано 2810 экземпляров Cladocera, относящихся к 6 семействам: Chydoridae, Bosminidae, Daphniidae, Cercopagididae, Leptodoridae, Polyphemidae. Наиболее многочисленными в отложениях были остатки представителей семейств Chydoridae и Bosminidae, составляющих 77,1 и 19,5% соответственно. Согласно Шкале Любарского в субфоссильном кладоцерном сообществе оз. Рубское не выявлено доминантов. Роль субдоминантов выполняют *Chydorus* cf. *sphaericus* и *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina*. Начальные этапы образования озера (13065–12037 кал. л. н.) характеризуются бедным таксономическим разнообразием. Здесь присутствуют виды, обитающие на открытой литорали (заиленные пески без зарослей) – *Pleuroxus uncinatus*, *Disparalona rostrata* (Смирнов, 2010), преобладает *Chydorus* cf. *sphaericus*. Последний таксон доминирует до горизонта, датированного 7200 кал. л. н., где отмечается резкое уменьшение числа обнаруженных остатков таксона. В период 12037–8489 кал. л. н. происходит активное развитие бентосно-фитофильных кладоцер. Интересно отметить, что род *Alona* в этот период представлен большей частью мелкими формами. На данном этапе отмечается максимальное таксономическое разнообразие. Доминирование *Chydorus* cf. *sphaericus* сменяется доминированием *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina*, начиная с горизонта, датированного возрастом 8489 кал. л. н., и эта тенденция сохраняется до современного этапа развития. Одновременно *Alona affinis* становится субдоминантом исследуемого таксоценоза. Индекс Шеннона-Уивера колеблется в пределах 1,66–3,37, в среднем составляя $2,56 \pm 0,08$. Значения индекса выровненности экологических групп находится в пределах 0,29–0,6 со средним значением $0,46 \pm 0,01$.

Попытки объяснения подобных изменений будут сделаны в нашем сообщении.

Работа выполнена в рамках реализации Программы повышения конкурентоспособности Казанского федерального университета и за счет средств субсидии, выделенной КФУ для выполнения государственного задания в сфере научной деятельности, а также при поддержке грантов РФФИ (проекты №17-34-50129 и №18-35-00328).

ФАУНА БОКОПЛАВОВ (CRUSTACEA, AMPHIPODA) ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

К. Н. Ивичева

Вологодское отделение ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга», e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com

FAUNA OF AMPHIPODA IN VOLOGDA REGION

К. N. Ivicheva

FSBSI «Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries»

Всего на территории России обитает 581 вид и форма бокоплавов. Из них на Севере Европейской части России зафиксировано 26 видов. В XX веке благодаря действиям человека некоторые виды бокоплавов существенно расширили свой ареал. Изрезанность территории Вологодской области судоходными путями определяет ее доступность для расселения инвазионных видов. Современная фауна бокоплавов Вологодской области представлена как «последнеледниковыми реликтами», так и инвазионными видами. Изучение фауны бокоплавов на территории области представляет интерес с точки зрения взаимодействия нативных и инвазионных видов, а также расселения последних по водоемам Севера Европейской части России.

Материалом для настоящего исследования послужили пробы бентоса, отобранные сотрудниками Вологодского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» в ходе полевых исследований в 2009-2017 гг. Всего проанализировано 182 пробы в которых присутствовали амфиподы. Также использовались литературные данные и архивы ФГБНУ «ГосНИОРХ». Идентификация до вида проводилась по определительным ключам, составленным Н.А. Березиной. К ней же автор обращался с просьбой проверки собственных определений. Систематика приводится по World Register of Marine Species.

Всего для территории Вологодской области приводится 8 видов Amphipoda из 6 семейств: *Echinogammarus warpachowskyi*, *Gammarus lacustris*, *G. pulex* из семейства Gammaridae, *Obesogammarus obesus* из семейства Pontogammaridae, *Gammaracanthus lacustris* из семейства Gammaracanthidae, *Pallaseopsis quadrispinosa* из семейства Pallaseidae, *Gmelinoides fasciatus* из семейства Micropodidae, *Monoporeia affinis* из семейства Pontoporeiidae. Три вида (*C. warpachowskyi*, *O. obesus* и *G. fasciatus*) являются инвазионными. Первые два были выпущены в Шекснинский плес Рыбинского водохранилища в 1969 г, но с тех пор не регистрировались.

G. lacustris ранее приводился для озер Онежское и Кубенское и Рыбинского водохранилища. Отмечен автором в юго-восточной части оз. Воже, в малых озерах Вожегодского района (восточнее оз. Воже) и в р. Ягрыш (Кирилловский р-н). В озерах Манылово и Мунское на биотопах до глубины 5 м является доминирующим видом. В р. Ягрыш собран на песке среди листового опада, также доминирует в сообществах зообентоса. *G. pulex* приводится для озер Питино (Череповецкий р-н) и Мелеховское (Кирилловский р-н). Отмечен автором в оз. Полянок (Сямженский р-н). *P. quadrispinosa* приводился ранее для малых озер Кирилловского района: Долгое, Ситское и Святое и оз. Питино (Череповецкий р-н), а также для оз. Онежское. Отмечен автором в Вожегодской р-не (оз. Пертозеро) и Вожегодском р-не (Тудозеро и р. Поврека). В обоих водоемах встречается единично. Только в оз. Тудозеро отмечается в одной пробе с инвазионным *G. fasciatus*. *Gammaracanthus lacustris* является самым крупным из обитающих у нас бокоплавов. Наряду с *M. affinis* на территории Вологодской области встречается только в профундали Онежского озера.

Наиболее распространен на территории Вологодской области *G. fasciatus*. Выпускался в 1970-х гг. в оз. Лозско-Азатское, однако в пробах зообентоса впервые был отмечен в 1988 г в Рыбинском водохранилище в р-не г. Череповца. В настоящий момент широко заселил

литоральные биотопы всего Волго-Балтийского водного пути и оз. Кубенское. Единичные особи данного вида были отмечены в верховьях р. Сухоны в р-не г. Сокол, однако ниже по течению он не расселился. На сегодняшний день это самая восточная точка его ареала на территории Вологодской области. Встречается на песчаных и каменистых грунтах на глубине до 2 м. В среднем составляет 30% численности и биомассы сообществ зообентоса. На камнях, а также в зоофитосах *Fontinalis antipyretica* Н. является абсолютным доминантом, составляя до 90% численности и биомассы.

Amphipoda зафиксированы во всех крупных озерах и водохранилищах области, 14 малых озерах, 6 реках. Все водоемы расположены в пределах низин озерно-ледникового генезиса, оставшимся после ухода последнего оледенения.

Наибольшее распространение в пределах Вологодской области получил байкальский вселенец *G. fasciatus*. В пределах Волго-Балтийского водного пути он занял водоемы, свободные от аборигенных видов (за исключением Онежского озера). Ареалы обитания нативных и инвазионных видов Amphipoda пересекаются в озерах Тудозеро, Онежском и Кубенском. Только в оз. Тудозеро в одной пробе отмечено сразу два вида Amphipoda. В Онежском озере разделение разных видов происходит за счет тяготения их к определенным глубинам. Аборигенные виды Amphipoda, в целом, более глубоководные и, в отличие от *G. fasciatus*, могут обитать и в условиях отсутствия песчаных грунтов.

ИЗОТОПНЫЙ АНАЛИЗ ЭФИППИУМОВ DAPHNIIDAE (CLADOCERA) ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНОВОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ОЛД КРОУ (ЮКОН, КАНАДА)

Е. И. Изюмова^{1,2}, А. А. Жаров¹, С. А. Кузьмина³, А. В. Тиунов¹, А. А. Котов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия,

²Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

³Университет Альберты, Эдмонтон, Канада

E-mail: izymova_e@mail.ru, antzhar.ipee@yandex.ru, svkuz@yandex.ru, a_tiunov@mail.ru, alexey-a-kotov@yandex.ru

Изотопный анализ – одно из перспективных направлений современных экологических исследований. Данный анализ позволяет произвести реконструкцию трофических взаимоотношений между организмами, как в современном, так и в плейстоценовом сообществе. Однако изотопный анализ не так часто используется при исследованиях плейстоценовых микроскопических членистоногих. Для успешного его проведения необходима навеска в 200–500 микрограмм сухого веса, которая легко получается, например, из одного экземпляра жесткокрылого и даже его надкрылья из некоего плейстоценового разреза. Но для анализа микроскопических ракообразных, таких как кладоцеры (Crustacea: Cladocera), навеска должна включать 10–20 особей в случае относительно крупного рачка, и даже сотни особей и их фрагментов в случае мелких представителей группы. При анализе палеообразцов такие навески не так-то просто получить, тем более что при анализе образцы сжигаются, а ценный (а во многих случаях – уникальный) материал безвозвратно утрачивается. Мы опробовали изотопный анализ для исследования эфиппиумов *Daphnia* (*Daphnia*) (Anomopoda: Daphniidae) из известного плейстоценового местонахождения Олд Кроу (Юкон, Канада), в котором они найдены в изобилии. Выявлены значительные различия по содержанию тяжелых изотопов азота и углерода между различными слоями разреза. Изучение динамики изотопного состава эфиппиумов дафний в отдельных плейстоценовых разрезах может быть полезно для реконструкции палеообстановок в водоемах, в которых они обитали.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 18-04-00398 а. Авторы также благодарят РФФИ за поддержку проекта организации конференции, где данный доклад будет представлен (проект № 18-34-10006 мол_г).

УСТАНОВЛЕНИЕ ИСТОЧНИКОВ ПИТАНИЯ ГАММАРУСОВ В РЕКЕ БОЛЬНОЙ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) С ПОМОЩЬЮ БИОМАРКЕРНЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ

Е. И. Кальченко, Т. Н. Травина

ФГБНУ Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Петропавловск–Камчатский, kalchenko.e.i@kamniro.ru

Река Большая является одной из важнейших по воспроизводству тихоокеанских лососей на западном побережье Камчатки. Молодь лососей в бассейне реки питается, в основном, личинками и куколками амфибиотических насекомых, потребляет также наземных насекомых и ракообразных (харпактицид, хидорусов, гаммарусов). Гаммарусы являются самыми крупными из ракообразных, обитающих в р. Большая, их масса может достигать 200 мг. Трофологические исследования показали, что гаммарусы встречались в пище у молоди кижуча разного возраста, массой от 5,48 до 21,53 г и длиной от 7,4 до 12,2 см. Наибольшее потребление гаммарусов молодь кижуча было отмечено в осенний период (сентябрь–октябрь). В это время их доля составляла от 6 до 28% от всей массы пищевого комка, а частота встречаемости повышалась до 50%. Качественные показатели и пищевая ценность гаммарусов для рыб в различные сезоны будут зависеть от источников их питания в р. Большая. Для установления источников питания гаммарусов использовали метод биохимических маркеров, в качестве которых используют жирные кислоты (ЖК). В настоящее время ЖК наряду с изотопами углерода и азота активно используются как биохимические маркеры в экологических исследованиях, связанных с анализом источников и путей трансформации органического вещества в различных экосистемах и установлением трофических связей организмов (Smith et al., 1996; Sushchik et al., 2003; Makhutova et al., 2012). Цель данной работы заключалась в установлении источников питания гаммарусов в р. Большая на основе анализа состава ЖК. Объектом исследования являлись гаммарусы (*Gammarus lacustris*) из нижнего течения бассейна р. Большая, собранные в весенний (май) и осенний (сентябрь–октябрь) периоды 2013–2014 гг.

Основу питания бентосных беспозвоночных составляют фитобентос, бактериопланктон и детрит (Монаков, 1998). Ранее были установлены особенности состава ЖК липидов различных таксономических групп пресноводных водорослей (Ahlgren et al., 1990; Napolitano, 1999), бактериопланктона (Shaw, 1974) и детрита (Ghioni et al., 1996). Важным аспектом ЖК как трофических маркеров является то, что состав ЖК тканей животных отражает состав ЖК потребленной пищи, интегрированной по времени (Napolitano, 1999).

В весенний период (май) содержание липидов в теле гаммарусов составляло 14,9% от сухой массы тела. В составе ЖК общих липидов была обнаружена 71 кислота. Уровень ЖК, являющихся маркерами диатомовых водорослей составлял 35,7%, сине-зеленых и зеленых водорослей – 6,5%, бактериопланктона – 2,5% (от суммы всех ЖК). Хорошо известно, что гаммарусы по типу питания являются хищниками, и в составе их диет может присутствовать органика животного происхождения. По литературным данным (Brett et al., 2009), маркерами животной пищи являются 22:5 ω -6 и 22:5 ω -3 ЖК, их суммарная доля в теле этих организмов в данный период составляла 0,8%.

Осенью (сентябрь) содержание липидов в теле гаммарусов было ниже, чем в мае, и составляло 13,8%, но в октябре оно резко увеличилось до 20,9%. В октябре в составе ЖК липидов гаммарусов обнаружено 88 кислот, что указывало на их более разнообразное питание по сравнению с весной. В этот период уровни ЖК, являющихся маркерами диатомовых, сине-зеленых и зеленых водорослей, бактериопланктона составляли, соответственно, 36,9%, 7,3%, и 2,6%. Обнаружены ЖК (20:0, 22:0) – маркеры высших растений, их доля была незначительной (0,2%). Уровень ЖК – маркеров животной пищи увеличился до 1%. В октябре было отмечено повышение в теле гаммарусов содержания мононенасыщенных ЖК C₂₀₋₂₂ – маркеров липидов морского происхождения до 3%. Весной у этих организмов уровень ЖК с 20 атомами углерода (20:1 ω -11, 20:1 ω -9, 20:1 ω -7) был значительно ниже (1,3%), а ЖК с 22 атомами углерода (22:1 ω -13; 22:1 ω -11, 22:1 ω -9) отсутствовали вообще. Жирные кислоты морского происхождения могут поступать в речную экосистему в связи с нерестовыми заходами

производителей тихоокеанских лососей в летне-осенний период. Высокое накопление мононенасыщенных ЖК C₂₀₋₂₂ (20–28%) характерно для мышечной ткани производителей тихоокеанских лососей из-за питания ракообразными в морской период жизни (Ромашина и др., 1996; Гладышев и др., 2010). У морских ракообразных (копепод) мононенасыщенные ЖК C₂₀₋₂₂ обнаружены в больших количествах (>50%) (Pascal, Ackman, 1976). Появление ЖК морского происхождения (22:1 ω -13; 22:1 ω -11, 22:1 ω -9) в теле гаммарусов является биохимическим доказательством вовлечения лососевой снётки (разлагающихся тел отнерестовавших производителей лососей) в их питание в летне-осенний период.

Таким образом, с помощью биомаркерных жирных кислот было установлено, что источниками питания гаммарусов в р. Большая являются диатомовые, сине-зеленые и зеленые водоросли, бактериопланктон, остатки высшей растительности, пресноводная и морская органика животного происхождения.

РАКООБРАЗНЫЕ КЛАССА FACETOTECTA – СТОЛЕТНЯЯ ЗАГАДКА КАРЦИНОЛОГИИ

Г. А. Колбасов^{1,2}, А. С. Петрунина²

¹Беломорская биологическая станция, биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
gakolbasov@gmail.com

²Кафедра зоологии беспозвоночных, биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
as.savchenko1@gmail.com

Морские ракообразные подкласса Facetotecta, описанные как Y-личинки более 100 лет (Hansen, 1899) назад и обнаруженные всесветно, уникальны тем, что для них до сих пор не описаны взрослые стадии, не исследована анатомия, не определены филогенетические связи и не изучен онтогенез. К настоящему времени сделаны многочисленные находки этих личинок из различных географических локаций и глубин. В том числе нами обнаружены абиссальные Facetotecta.

Известный жизненный цикл фасетотект включал науплиальные стадии и циприсовидную личинку. Личиночные стадии этих ракообразных характеризуются наличием уникальных кутикулярных гребней на дорсальной стороне головного щита или карапакса, которые формируют характерный полигональный рисунок. Морфология циприсовидной личинки и невозможность нахождения взрослых стадий – свидетельства в пользу паразитизма Facetotecta. Так, тело Y-циприсовидной личинки состоит из цефалона, несущего 5-сегментные антеннулы с хватательным крюком, выступающий лабрум также вооружён 5 загнутыми крючьями. Эти структуры могут быть использованы для фиксации инвазивной личинки на хозяине.

Полный жизненный цикл Facetotecta неизвестен. Тем не менее, в результате воздействия на Y-циприса гормоном линьки ракообразных (20-Hydroxyecdysone) в лабораторных условиях удалось получить своеобразную червеобразную ювенильную стадию – ипсигон (*ypsigon*), которая может рассматриваться как следующая за циприсовидной (Glenner et al., 2008). Морфология ипсигона также свидетельствует о паразитическом образе жизни взрослых стадий (скорее всего, как эндопаразитов) и объясняет факт не нахождения их в природе.

На данный момент все описанные 7 валидных видов образуют единственный род *Hansenocaris*. Хотя морфология известных циприсовидных личинок свидетельствует, что они должны принадлежать к различным родам и семействам (разная форма карапакса, различная сегментация абдомена и т.д.).

Монофилия фасетотект и их сестринское положение к кладе Ascothoracida + Cirripedia внутри класса Thecostraca были подтверждены морфологическими и молекулярными анализами в последующих работах (Høeg, Kolbasov, 2002; Pérez-Losada et al., 2002; Høeg et al., 2009). Но молекулярный анализ проведён только по одному маркеру (18S ДНК) одного вида (*H. itoi*). Так окончательно не установлено, являются ли Facetotecta сестринской группой для

остальных текострак (Cirripedia + Ascothoracida) или же представляют сестринский таксон для одной из них?

В последнее время нами активизированы исследования наружной морфологии, анатомии Facetotecta. Также получены данные по ряду новых генетических маркёров, включая белок кодирующие гены, не только для Facetotecta, но и для малоизученных паразитов подкласса Ascothoracida. Мы надеемся, что наши исследования позволят чуть выше приподнять завесу тайны ракообразных подкласса Facetotecta.

ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФАУНЫ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ ИРИКЛИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В. А. Колозин

Саратовское отделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга», Саратов, Россия, zaolog@mail.ru

Ириклинское водохранилище было создано в верхнем течении р. Урал перекрытием реки в Ириклинском ущелье плотиной ГЭС в 1955 г. Заполнение водохранилища происходило довольно длительный период – с 1955 по 1966 гг. По данным Ю.А. Нечаева (1966) начальный период преобразования речной экосистемы характеризовался повышенными показателями видового разнообразия: в летний сезон 1963 г. было обнаружено 32 вида планктонных ракообразных, в зимний – 13 (Нечаев, 1966). С 1975 по 1992 гг. сотрудниками кафедры биологии ОрГМУ (Соловых и др., 2003) в составе ракообразных водохранилища было определено 30 видов: 12 – Cladocera и 18 – Copepoda. Количество таксонов и доминирующий состав менялись в зависимости от климатических условий года и сезона. Максимальное число видов отмечено в 1979 г., минимальное – в 1992 г. По собственным натурным наблюдениям с 2009 по 2017 гг. нами идентифицировано 56 видов планктонных ракообразных: 35 – Cladocera, 21 – Copepoda. Максимальное таксономическое разнообразие отмечено в 2017 г., а минимальное – в 2011 г. Из указывавшегося ранее списка видов нами не обнаружено 5 видов ветвистоусых и 10 видов веслоногих ракообразных. Одновременно состав планктонных ракообразных пополнился ранее неизвестными для водохранилища видами, в результате чего их таксономическое разнообразие увеличилось на 47%. При этом значительно возросло число видов Cladocera – на 84%, в то время как Copepoda – всего на 10%. В целом, около половины состава ракообразных представлено видами, приуроченными к зарослям макрофитов.

Наблюдаемые структурные перестройки фауны ракообразных мы связываем в первую очередь с изменением гидрологического режима водоема. Так, в начальный период среднесезонная сработка его уровня составляла 5–9 м, а в последние 10 лет сократилась до ≤ 4 м. В результате этого мелководные участки водохранилища активно зарастают высшей водной растительностью, которая формирует наиболее стабильные гидрологические условия, увеличивает площади естественных укрытий от хищников и аккумулирует биогенные и органические вещества, что обогащает кормовую базу беспозвоночных, благодаря чему возрастает разнообразие ракообразных за счет зарослевых и прибрежных форм.

ОБЗОР ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ – СИМБИОНТОВ КОРАЛЛОВ, ГУБОК И ИГЛОКОЖИХ БОЛЬШОГО КАРИБСКОГО БАССЕЙНА

О. А. Коржавина¹, М. А. Никитин², В. Н. Иваненко¹

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова,
биологический факультет, Москва, Россия

E-mail: korzhavina@mail.bio.msu.ru, ivanenko.slava@gmail.com

²Научно-исследовательский институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского,
отдел эволюционной биохимии, Москва, Россия, E-mail: nikitin.fbb@gmail.com

Веслоногие ракообразные (Copepoda) – массовые и разнообразные обитатели морских беспозвоночных коралловых сообществ. Их значение для хозяев и сообществ остается слабо изученным. В ходе проекта по изучению разнообразия, эволюции и экологии копепод – симбионтов морских беспозвоночных коралловых сообществ подготовлен обзор современных данных о разнообразии и состоянии изученности копепод – симбионтов ключевых таксонов беспозвоночных (кораллов, губок и иглокожих) Большого Карибского бассейна. Составлена оригинальная база данных, включающая сводную таблицу о находках и связанные с ней таблицы с данными о хозяевах, симбионтах, местах сбора и литературных источниках. Каждая запись сводной таблицы содержит данные о таксономии хозяина и симбионта, ссылки на уникальные записи в международной базе данных WoRMS, количество симбионтов, найденных на хозяине, характере симбиоза, названии и координатах места сбора, глубине и дате сбора, а также ссылку на источник информации. Анализ литературных источников выявил 444 находки 106 видов симбиотических копепод (44 род, 17 семейства, 2 отряда) в симбиозе со 102 видом беспозвоночных (кораллов, губок и иглокожих), относящихся к 66 родам, 43 семействам, 23 отрядам и 6 классам, собранных преимущественно с использованием легкого водолазного снаряжения. База данных содержит геокоординаты 188 точек сбора, наиболее изученные острова – Кюрасао (112 находок, 35 видов хозяев, 47 видов симбионтов), Пуэрто-Рико (63 находок, 21 вид хозяев, 27 видов симбионтов) и Багамские острова (57 находок, 11 видов хозяев, 19 видов симбионтов). 18 видов 2 родов копепод отмечены как эндопаразиты. В базу данных вошли материалы, собранные на глубинах до 38 м в ходе международных экспедиций «Statia Marine Biodiversity Expedition, 2015» (99 проб) и «Экспедиция по исследованию биоразнообразия острова Кюрасао, 2017» (77 проб). Копеподы найдены у 87% видов склерактиниевых кораллов, 15% восьмилучевых кораллов, 7% иглокожих и менее 1% морских губок, обитающих в Большом Карибском бассейне.

РАННИЕ ЛИЧИНОЧНЫЕ СТАДИИ *THYSANOESSA RASCHII* (M. SARS, 1863) (CRUSTACEA EURHAUSIACEA) В БАССЕЙНЕ БЕЛОГО МОРЯ: СВИДЕТЕЛЬСТВО СУЩЕСТВОВАНИЯ МАССОВОЙ РАЗМНОЖАЮЩЕЙСЯ ПОПУЛЯЦИИ И ОТРАЖЕНИЕ СЕЗОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ПЛАНКТОННОМ СООБЩЕСТВЕ

К. Н. Кособокова, В. А. Спиридонов

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Исследования, проведенные в глубоководной части Белого моря в конце июня 1998 г. в период активного размножения *Thysanoessa raschii*, показали, что численность ранних личиночных стадий этой эвфаузииды в верхнем слое 0–50 м была высока и достигала 37.7 ± 64.03 экз./м³. Личиночная популяция на 80% состояла из непитающихся стадий (науплиусов и метанауплиусов). На границе с Кандалакшским заливом доминировала стадия калиптопис I. Состав и распределение личиночной популяции свидетельствовали о более раннем начале размножения на юге, чем на севере, и на юго-западе по сравнению с северо-востоком акватории. Большинство ранних стадий концентрировались в поверхностных слоях 0–10 или 0–25 м, в отличие от более широкого вертикального распределения ранних личинок этого вида в Баренцевом море. Эти различия, по-видимому, объясняются выраженной стратификацией водного столба в Белом море. Полученные результаты показывают, что

размножающаяся популяция *T. raschii* в Белом море более многочисленна и может иметь более важную роль в экосистеме, чем считалось ранее.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНОЙ ГАРПАКТИЦИДЫ *ATTHEYELLA CRASSA* SARS (HARPACTICOIDA, COPEPODA, CRUSTACEA)

Е. С. Кочанова

ФГБУН Институт Биологии КНЦ УрО РАН, Сыктывкар
ФГБУН Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург

Отряд гарпактицид – Harpacticoida, Sars 1903 – представляет собой группу мелких ракообразных (0.2–2.5 мм), встречающихся по всему миру и обитающих преимущественно на дне водоемов. Систематика и экология пресноводных гарпактицид основана главным образом на публикациях, вышедших в первой половине прошлого века (Lang, 1948; Боруцкий, 1952), и работах, использующих морфологические подходы (Wells, 2007). В то время как молекулярно-генетические исследования совместно с морфологическими наблюдениями открывают новые возможности для изучения популяционной структуры, биогеографии и основных паттернов расселения и эволюции.

Исследования, основанные на изучении морфологического и генетического разнообразия морских гарпактицид, выявили значительную неоднородность среди популяций различных видов в зависимости от географического положения и условий среды, в том числе температуры, площади, субстрата, а также продемонстрировали наличие нескольких комплексов криптических видов и форм (Wells, 2007; Garlitzka, 2012; Karanovich, 2013; Huys, 2016). Пресноводная гарпактицида *Attheyella crassa* Sars, 1863 принадлежит к самому богатому на виды семейству гарпактицид Canthocamptidae и имеет широкое распространение в различных типах водоемах северной Европы и часто встречается в России, Швеции, Дании, Норвегии, Исландии и Финляндии (Enckell, 1980).

Основными целями исследования являются: изучение монофилии и таксономической структуры, а также исследование филогенетических и филогеографических взаимоотношений среди популяций *A. crassa*.

Полученные нуклеотидные последовательности гена COI общей длиной сформировали две клады на филогенетическом древе с достаточно высокими значениями бутстреп-поддержки в узлах. В первую кладу вошли самки *A. crassa* из популяций Рыбинского и Нювчимского водохранилищ, озер Нарочь и Пааярви, ручьев Хиу и Каркалай, а также водоема дельты реки Печоры; во вторую кладу – самки из озер Согнсванн и Женева, а также Рыбинского водохранилища. Генетические дистанции между двумя кладами составили 3%, а между кладами *A. crassa* и последовательностью гарпактициды из того же семейства Canthocamptidae *Canthocamptus staphylinus* Jurine – 7%.

Наиболее вариabельными морфологическими признаками ($p < 0.05$) для всех изученных популяций являлись: длина тела, длина апикальной щетинки каудальных ветвей, индекс отношения длины к ширине каудальных ветвей, индекс длины к ширине дистального членика пятой пары ног, а также индекс отношения длины к ширине базизндоподита пятой пары ног. По морфологическим признакам популяции сформировали две группы, соответствующие кладам на филогенетическом древе.

Таким образом, морфологические и молекулярно-генетические различия среди популяций *A. crassa* выражаются в наличии двух отдельных клад на филогенетическом древе (а также генетических дистанциях между ними) и соответствующим им двух группам, сформированных на основе статистически вариabельных морфологических признаков.

Работа выполнена в рамках Комплексной программы УрО РАН по теме "Биоразнообразие беспозвоночных в экстремальных природно-климатических условиях Субарктики (Урала

и Предуралья)" № 18-9-4-5, № гос. регистрации АААА-А18-118011390005-9, а также грантов РФФИ 17-04-00337-а и 17-04-00027.

РАЗНООБРАЗИЕ И ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ БОКОПЛАВОВ (AMPHIRODA) РЕКИ АШАМБА (КРАСНОДАРСКИЙ КРАЙ)

С. В. Крыленко

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
ул. Ленинские Горы, 1, стр. 12, Москва, 119192, krylenkoserg@mail.ru

Исследования фауны Amphipod Кавказа проводятся уже длительное время. В основном исследования проходили в Закавказье: Грузии (Надашвили, 1969), Абхазии (Мартынов, 1932), Армении (Маркосян, 1949) и Азербайджане (Алиев, 1993; Державин, 1939), а также в России в районе от Туапсе до Сочи (Палатов, Соколова, 2015). Данный район отличается разнообразием экологических условий, а соответственно и выделяется обилием эндемичных видов, так и подвидов фауны бокоплавов из других регионов. В регионе обнаружено 5 родов, наиболее многочисленным из которых является род *Gammarus*. Изучения последних лет показывают, что степень исследованности региона остаётся не высокой, поскольку всё время описываются новые виды. Целью данной работы является уточнение и изучение фаунистического состава и особенностей экологии Amphipod бассейна реки Ашамбы в Геленджикском районе. Исследования осложнены не точностью относительно старых описаний, удалённостью типовых местообитаний, а также утерей коллекций.

Для уточнения фаунистического разнообразия и экологических особенностей бокоплавов на территории Северо-Западного Кавказа в районе г. Геленджика бассейна р. Ашамбы в январе 2018 г. были проведены сборы проб в 42 точках. Фиксация производилась в 70% спирте, пробы отбирались гидробиологический сачком, на различных субстратах и течении. Для точного определения изготавливались постоянные препараты, образец вываривался в растворе NaOH в течение 15 мин., затем препарировался и фиксировался на препаратном стекле в жидкости Фора. После этого проводилось точное определение вида.

Было установлено, что на протяжении всего течения Ашамбы, за исключением отдельных коротких участков в верховьях реки, среди амфипод преобладал *Gammarus komareki* (Schaferna, 1922). Плотность вида сильно варьировала. На участках с сильным течением обилие *G. komareki* падало. Наибольшей плотности вид достигал в скоплениях листьев у берегов. В мелких ручьях и непроточных лужах, сильно засыпанных листьями, где происходило интенсивное гниение детрита, *G. komareki* не отмечен. Значительно отличался возрастной состав особей вида в разных биотопах. В местах с сильным течением – на порогах, в месте впадения в море и в районе мелких водопадов – держались крупные взрослые особи *Gammarus*. При средних скоростях течения и на мелях доминировали мелкие и средние молодые особи, а также самки в том числе с яйцами на плеоподах.

В приустьевой части реки, где сформировалось озеро с медленным течением, встречался *G. balcanicus* (Schaferna, 1922). Этот вид обитал в прибрежной заиленной зоне сильно заросшей тростником и зелёными водорослями.

Самым малочисленным из амфипод был *G. matienus* (Derzhavin, 1938), приуроченный только к боковому притоку Ашамбы в Конторской щели. Кроме того этот вид изредка встречался в родниках, а также в илистых протоках засыпанных листовым опадом, в районе Конторской щели.

Высачивания грунтовых вод были населены стигобионтным видом *Niphargus* sp. Особенно многочисленным он был в родниках, впадающих в Ашамбу, и её малых ручьевых притоках. В некоторых местах *Niphargus* sp. встречался и в самой Ашамбе, локально вытесняя даже *G. komareki*. В Ашамбе особи *Niphargus* sp. обитали под толстым слоем опавших листьев, что, вероятно, воспроизводит подземные условия.

Река Ашамба берёт начало с двух горных массивов Маркхотский хребет и массив Туапхат, разделённых широкой падиной. Данные горные образования сложены шлифами, содержащими значительное количество полостей насыщенных грунтовыми водами. Единство вида *Niphargus* sp. служит косвенным подтверждением связи систем грунтовых вод этих двух массивов.

Заключение

1. На территории бассейна Ашамбы было обнаружено три вида *Gammarus*: *G. komareki*, *G. balcanicus*, *G. matienus* и один вид *Niphargus*.

2. Плотность популяция *G. komareki* варьирует в разных биотопах. Высокое обилие особей характерно на галечном и илистом дне с детритом, а низкая численность отмечена на крупных камнях при сильном течении.

3. *G. matienus* встречается в родниках и ручьях в районе Конторской щели. *G. balcanicus* приурочен к озеру в приустьевой зоне реки Ашамба. *Niphargus* sp. обитает в районе выходов грунтовых вод и в ручьях с большим скоплениями листового опада.

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ КОЛИЧЕСТВА ВЕТВИСТОУСЫХ И ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ В УСЛОВИЯХ ЗООГЕННОГО ЭВТРОФИРОВАНИЯ (ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ)

А. В. Крылов, Н. С. Шевченко, И. В. Чалова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

1525742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru

В докладе будут освещены вопросы влияния ключевых видов водных и околотовных животных на планктонных ракообразных. Проанализирована количественная представленность и соотношение планктонных Copepoda и Cladocera в природных водах, испытывающих влияние жизнедеятельности бобров и колоний птиц, выявлены общие и отличительные черты реакции на избыточное поступление биогенных и органических веществ от этих животных и от хозяйственной деятельности человека. Представлены результаты лабораторного эксперимента в микрокосмах, в ходе проведения которого показано, что поступление экскрементов околотовных птиц способствует повышению численности Copepoda. Однако при увеличении сроков высушивания экскрементов на воздухе плотность веслоногих ракообразных сокращается, хотя остается выше контрольных величин. Результаты биотестирования на *Ceriodaphnia dubia* воды из микрокосмов указывают на то, что плодовитость Cladocera возрастала при увеличении сроков пребывания экскрементов на воздухе. Обсуждаются вопросы, объясняющие преобладание той или иной группы Crustacea.

РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA) ГОРНЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ ТАШКЕНТСКОЙ ОБЛАСТИ

А. Р. Кузметов¹, Х. Х. Абдиназаров¹, Н. Т. Темирова²

¹Ташкентский Государственный аграрный университет, E-mail: kuzmetov6108@rambler.ru

²Институт зоологии Академии наук Республики Узбекистан

Ракообразные являются важной составной частью естественной кормовой базы промысловых рыб, причем их личинки – науплии и копепоиды – потребляются мальками рыб на самых первых стадиях развития (Богатова, 1980).

Распределение низших ракообразных в изученных водохранилище неравномерно, что особенно хорошо прослеживается на массовых видах *Daphnia galeata* и *Eudiaptomus graciloides* и *Cyclops vicinus*. В верхнем слое численность в целом незначительна, доминировала *Daphnia galeata*, причем отношение взрослых самок и молоды составила примерно 1 : 2, овулярные самки в этом слое не встречались. В среднем слое основу численности также состав-

ляет *Daphnia galeata*, но соотношении взрослых и молодых особей здесь составляет 1 : 1. Отмечены яйценосные самки, которые в выводковой камере были от одного до шести яиц.

Численность *Eudiaptomus graciloides* в слое 5–20 м достигала 14,9 тыс. экз/м³. Преобладали самки в соотношении к самцам 8 : 1. Примерно одну треть всей численности составляют ювениальные стадии *Eudiaptomus graciloides*.

Ранней весной (март-апрель) из веслоногих ракообразных развивались *Eudiaptomus graciloides* и его наупиальные стадии. Ветвистоусые встречались в малых количествах – 7 тыс. экз/м³. В апреле в планктоне начали появляться ветвистоусые ракообразные *Daphnia galeata* и *Bosmina longirostris*. В начале лета преобладали ветвистоусые, биомасса которых составляла 1,29 г/м³, численность – 19,5 тыс. экз/м³.

Ракообразные Ахангаранского водохранилища представлены 4 видами. Руководящими формами являются: *Daphnia galeata* и *Cyclops vicinus*. Наибольшего развития в приплотинной части водохранилища достигли веслоногие рачки – средняя их численность составляет 61,4 тыс. экз/м³ в основном за счет ювенольных стадий циклопов.

Полученные сведения по фауне ракообразных можно использовать при составлении кадастра животного мира Республики Узбекистан; для подготовки учебно-методической литературы и чтения лекционных курсов в высших и средних специальных учебных заведениях.

В горных водохранилищах Узбекистана в частности Чарвакском и Ахангаранском, из-за особенности видового состава фауны исходных речных участков малочисленны донные и придонные беспозвоночные, такие как нектобентосные ракообразные и мелкие моллюски, или же они отсутствуют. Поэтому в водохранилищах большие перспективы имеет акклиматизация беспозвоночных организмов.

ПРЕСНОВОДНЫЕ ОСТРАКОДЫ МИЧОАКАНА И ГУАНАХУАТО (ЦЕНТРАЛЬНАЯ МЕКСИКА): ФАУНА И НОВЫЕ ВИДЫ

Е. А. Курашов¹, Ф. В. Бернал-Брукс²

¹ ФГБУН Институт озераедения Российской академии наук, e-mail: evgeny_kurashov@mail.ru; ² Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Mexico, e-mail: fbernalbrooks@gmail.com

Фауна Ostracoda внутренних (пресноводных и солоноватоводных) водоемов Мексики очень плохо изучена. К настоящему времени известно примерно о 25–28 видах остракод из внутренних водоемов Мексики. Наиболее изученными являются водоемы Юкатана и Восточного Бассейна («Cuenca de Libres-Oriental», восточно-центральная Мексика). Фауна остракод водоемов штатов Мичоакана и Гуанахуато (Центральная Мексика) до настоящего времени оставалась неизученной. Кроме собственных зоологических аспектов изучения этой группы остракоды могут быть крайне полезны для оценки экологического состояния водоемов, а также как стратиграфические показатели при разведке нефти. В этой связи была начата работа по исследованию фауны остракод центральной Мексики. Сборы были проведены в пяти водоемах (4 естественных озера, 1 искусственный пруд) штатов Мичоакан и Гуанахуато: оз. Пацкуаро (Lago de Pátzcuaro), в полосе прибрежной растительности с преобладанием тифы (19°34'03.2"N 101°37'51.8"W); оз. Зирахуэн (Lago de Zirahuén), литораль с мягкой погруженной растительностью (19°26'12.7"N 101°45'36.1"W); оз. Куицео (Lago de Cuitzeo), литораль с мягкой погруженной растительностью (19°56'47.8"N 100°51'42.2"W); кратерное озеро “Noya de Los Espinos”, каменистая литораль (19°54'22.2"N 101°46'02.7"W); искусственный пруд на территории Научно-исследовательского Института Природных ресурсов (Морелия), среди водных растений (19°41'20.6"N 101°15'01.0"W). В результате исследований был обнаружен 21 вид ракушковых ракообразных, некоторые из которых являются новыми для науки: *Cypridopsis craterus* sp.n. (кратерное озеро), *Cypridopsis annae* sp.n. (оз. Зирахуэн), *Cypridopsis katerinae* sp.n. (кратерное озеро) *Cypridopsis okeechobei* Furtos, 1936 (оз. Пацкуаро, искус-

ственный пруд), *Strandesia mexicana* sp. n. (искусственный пруд), *Candona zirahuenensis* sp.n. (оз. Зирахуэн), *Candona pauperis* sp.n. (оз. Зирахуэн), *Candona cuitzeoensis* sp.n. (оз. Куицео), *Candona dashae* sp.n. (оз. Куицео), *Candona julii* sp.n. (оз. Зирахуэн), *Candona veronikae* sp.n. (оз. Зирахуэн), *Candona simpsoni* Sharpe 1897 (оз. Куицео), *Candona patzcuaro* Tressler, 1954 (оз. Пацкуаро), *Pseudocandona kosovae* sp.n. (оз. Зирахуэн), *Chlamydotheca mexicana* Sharpe, 1903 (оз. Зирахуэн), *Cypria maculata* Hoff 1942 (кратерное озеро), *Physocypria exquisita* Furtos, 1936 (искусственный пруд), *Potamocypis elegantula* Furtos, 1933 (оз. Пацкуаро), *Limnocythere pennatus* sp.n. (оз. Куицео), *Darwinula stevensoni* (Brady & Robertson, 1870) (оз. Пацкуаро, искусственный пруд), *Notodromas monacha* (O.F.Muller, 1776) (искусственный пруд).

УДК 574.583 + 581.526.3

ВЛИЯНИЕ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА СТРУКТУРУ ЗООПЛАНКТОНА ЧЕРЕЗ ИЗМЕНЕНИЕ КАТИОННОГО СОСТАВА СРЕДЫ

С. А. Курбатова, Е. В. Борисовская, И. Ю. Ершов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

THE INFLUENCE OF AQUATIC PLANTS ON THE STRUCTURE OF ZOOPLANKTON THROUGH A CHANGE IN THE CATION COMPOSITION OF WATER

S. A. Kurbatova, E. V. Borisovskaya, I. Yu. Yershov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS

E-mail: kurb@ibiw.yaroslavl.ru; boris@ibiw.yaroslavl.ru; ershov@ibiw.yaroslavl.ru

В микрокосмах с водными растениями исследовано изменение концентрации катионов в воде, видового состава и численности зоопланктона. Обилие ракообразных-фильтраторов часто коррелировало с концентрациями катионов и их соотношениями. Для хищных ракообразных и Chydoridae таких связей не обнаружено.

Ключевые слова: зоопланктон, водные растения, концентрации катионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}

In microcosms with aquatic plants, the change in cation concentrations in water, species composition and abundance of zooplankton has been studied. The abundance of filter-feeding crustaceans often correlated with cation concentrations and their ratios. For predatory crustaceans and Chydoridae, such relations were not found.

Keywords: zooplankton, aquatic plants, concentrations of cations Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}

Водные растения существенно влияют на минеральный состав воды. Концентрации основных катионов в среде могут уменьшаться или увеличиваться в зависимости от вида растения, принадлежности его к определенной экологической группе, от плотности зарослей, от стадии развития и физиологического состояния растений. Избыток некоторых катионов (например, K^+) может нарушать физиологические процессы у водных беспозвоночных. Значение имеют не только абсолютные концентрации ионов, но и их соотношение.

Цель работы – исследовать изменение катионного состава среды, как следствие жизнедеятельности водных растений, и выявить возможность влияния таких изменений на структуру зоопланктона и динамику доминирующих видов.

Исследования проводили с использованием экспериментальных экосистем (микрокосмов) объемом 300 л, заполненных профильтрованной речной водой. Микроорганизмы и фитопланктон попадали в микрокосмы при заполнении, зоопланктон отлавливали отдельно в прудах и равномерно распределяли в опытные емкости. Высшие растения обирали из мест их произрастания, адаптировали к условиям эксперимента, затем помещали в микрокосмы. Наблюдения вели в летние месяцы, в период активной вегетации растений, при естественном освещении. Концентрации катионов определяли с помощью пламенного фотометра Flapho-4

(Na^+ , K^+) и атомно-абсорбционного спектрофотометра ААС-1 (Ca^{2+} , Mg^{2+}). Пробы зоопланктона обрабатывали общепринятыми в гидробиологии методами.

Выявлено, что наибольшим изменениям в воде экспериментальных экосистем с растениями подвергалась концентрация K^+ . Из исследованных видов водных растений значительное влияние на минеральный состав среды оказывали *Elodea canadensis* и *Stratiotes aloides*. Обнаружено, что обилие *Daphnia longispina* во всех опытах имела обратную зависимость от концентрации K^+ и общей минерализации воды. Численность *Ceriodaphnia quadrangula* коррелировала с концентрацией Na^+ . *Diaphanosoma brachyurum* развивалась в экосистемах с растениями, где происходило увеличение содержания K^+ в воде, однако, корреляция между численностью диафанозом и концентрацией этого катиона была обратной. Обилие *D. brachyurum* резко падало при соотношении $\text{K}^+/\text{Ca}^{2+} \sim 0.2$. В микрокосмах, где *D. brachyurum* достигала наибольшего обилия, регистрировали прямую зависимость между численностью рачков этого вида и концентрацией Na^+ . Численность фитофильного рачка *Simocephalus vetulus* увеличивалась в присутствии погруженных растений, но ее величины были ниже там, где повышались концентрация K^+ и соотношение K^+/Na^+ . Количество ветвистоусых ракообразных сем. Chydoridae, как правило, росло в фитоценозах растений, и связь с изменениями катионного состава среды не прослеживалась. Численность веслоногих ракообразных фильтраторов *Eudiaptomus transylvanicus* достигала наибольших значений в экспериментальных экосистемах с растениями, где увеличивалась концентрация K^+ и отношение K^+/Na^+ превышало 0.8. Для хищных Соперода связь с катионным составом среды не обнаружена. Их обилие в большей степени определялось численностью жертв.

ПОНТО-КАСПИЙСКИЕ СОЛОНОВАТОВОДНЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ В ПЛАНКТОНЕ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ И КАМЫ

В. И. Лазарева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н., e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Материалом для работы послужили сборы зоопланктона летом 2015–2017 гг. по Волге от верховьев Ивановского водохранилища (ниже г. Тверь) до г. Астрахань, а также по Каме от верховьев Камского водохранилища у г. Усолье до слияния Камы с Волгой. Обнаружены новые местообитания шести видов южных ракообразных *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873, *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013, *Heterocope caspia* Sars, 1897, *Cornigerius maeoticus* (Pengo, 1879), *Podonevadne trigona ovum* (Zernov, 1901) и *Cercopagis* (s. str.) *pengo* (Ostroumov, 1891). Установлено значительное продвижение на север вверх по Волге понто-каспийских кладоцер *Cornigerius maeoticus* (до Волжского плеса Куйбышевского водохранилища, 55° 32' с.ш.), *Cercopagis pengoi* (до Тетюшинского плеса данного водохранилища 54° 57' с.ш.) и *Podonevadne trigona* (до плотины Саратовской ГЭС, 52° 02' с.ш.). В августе 2016 г. впервые установлено, что выходцы из Каспия поднимаются вверх по Каме. *Cornigerius maeoticus* найден в верхней части Камского плеса Куйбышевского водохранилища (55° 26' с.ш.), а *Cercopagis pengoi* – в Волго-Камском плесе этого водохранилища (55° 12' с.ш.), а также в верховье Воткинского (устье р. Нытва, 57° 53' с.ш.) и приплотинном участке Камского от г. Пермь до г. Добрянка (58° 26' с.ш.).

В Волге ниже впадения Камы в настоящее время многочисленны три солонатоводных вида каляноидных копепоид *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Calanipeda aquaedulcis*. *Heterocope caspia* обитает здесь со второй половины прошлого века. Летом 2016 г. она впервые отмечена как многочисленный вид (до 19 тыс. экз./м³) во всех трех водохранилищах Камского каскада до 59° 20' с.ш. Факт присутствия в волжских и камских (до 58° 52' с.ш.) водохранилищах вида *E. caspica* установлен впервые. Этот вид описан недавно (Sukhikh, Alekseev., 2013), ранее его определяли в составе *E. affinis* (Pöppe, 1880). Впервые обнаружена в Куйбышевском водохранилище средиземноморская копепода *Calanipeda aquaedulcis* (>7 тыс. экз./м³), вверх по Волге она расселилась до устья Камы (55° 12' с.ш.), по Каме – до верховьев Камского плеса водохранилища (55° 24' с.ш.). Она также широко распространена (90% проб)

и многочисленна (до 1.1 тыс. экз./м³) в Саратовском водохранилище, реже встречается в Волгоградском.

УДК 574.2, 574.5

ВЛИЯНИЕ ЭКСПЕРЕМЕНТАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ ПРЕСНОВОДНЫХ АМФИПОД *GMELINOIDES FASCIATUS* И *GAMMARUS LACUSTRIS* ИЗ РАЗЛИЧНЫХ МЕСТ ОБИТАНИЯ

Ю. А. Лубяга^{1,3}, М. С. Трифонова², Ж. М. Шатилина^{1,3}, В. А. Емшанова¹,
Е. В. Мадьярова^{1,3}, Д. В. Аксенов-Грибанов^{1,3}, М. А. Тимофеев¹

¹ ФГБОУ ВО «Иркутский государственный университет», НИИ биологии, г. Иркутск,
yuliya.a.lubyaga@gmail.com

² Институт озераедения РАН, г. Санкт-Петербург, mstrifonova@outlook.com

³ Байкальский исследовательский центр, г. Иркутск, denis.axengri@gmail.com

Температура и минерализация среды являются одними из важнейших абиотических факторов для водных беспозвоночных, которые также определяют пределы географического распределения видов (Pörtner, Farrell, 2008). Температура оказывает значительное влияние на эктотермных животных, так как скорость протекания физиологических и биохимических реакций у таких организмов напрямую зависит от температуры окружающей среды. Температурные флуктуации часто сопряжены с изменением других абиотических факторов, например, таких как солёность. Для водных организмов отклонение от оптимальных условий солёности среды может вызвать осмотический стресс, требующий регулирования клеточного обмена и изменения ферментной активности для поддержания нормального состояния клеточных функций из-за изменяющегося ионного баланса (Sokolova et al., 2012). Целью данного исследования являлась сравнительная оценка выживаемости и определение верхней критической температуры аэробного метаболизма в условиях постепенного изменения температуры среды у *Gmelinoides fasciatus* и *Gammarus lacustris* из отдалённых популяций.

В работе использовали представителей байкальского вида амфипод *G. fasciatus* (Stebb., 1899) из трёх различных популяций – из литорали оз. Байкал (минерализация 0.120‰), оз. Ладожское (0.064‰), и Финского залива (0.185‰); и представителей голарктического вида *G. lacustris* Sars (1864), обитающих в оз. Шира (11–15‰) и заводи р. Ангара (0.5‰). В ходе исследования, после акклимации ракообразных к лабораторным условиям при температуре 6–7°C, проводили экспозицию амфипод в условиях постепенного повышения температуры со скоростью 1°C/ч. Повышение температуры проводили от температуры акклимации (6–7°C) до температуры, при которой гибли 100% особей.

Для представителей вида *G. fasciatus* было показано, что амфиподы из Ладожского озера являются более чувствительными к повышению температуры. Так, гибель 100% амфипод из этой популяции отмечали при достижении 31.5°C, в то время как у амфипод из оз. Байкал и Финского залива гибель отмечали при 32 и 33.9°C соответственно. Показано, что представители *G. lacustris* из пресного водоема также являются более термочувствительными. Так, смертность 100% особей *G. lacustris* из пресноводной популяции наступала при температуре 31°C, тогда как у амфипод из солоноводной популяции эта температура была выше и составила 33°C.

Одним из важнейших маркеров, экологически соответствующих понятию температурного предела, и, как следствие, определяющих биогеографическое распределение видов, является верхняя критическая температура аэробного метаболизма, показателем которой является активация анаэробного метаболизма (Pörtner, Knust, 2007; Deutsch et al., 2015). В свою очередь, об активации анаэробного метаболизма можно судить по изменению содержания лактата у организмов под действием стрессового воздействия (Frederich, Pörtner, 2000; Vereshchagina et al., 2016).

Проведенное исследование показало различия в верхних критических температурах аэробного метаболизма у амфипод обоих исследуемых видов в условиях изменения темпера-

туры, свидетельством которого является накопление лактата. Так, при экспозиции амфипод вида *G. fasciatus* из водоемов интродукции – оз. Ладожское и Финский залив в условиях постепенного повышения температуры среды, увеличение содержания лактата происходило раньше (17–27 и 17–23°C, соответственно) и в меньшей степени (содержание увеличилось максимум в 3 раза), чем у *G. lacustris*. У представителей *G. lacustris* отмечали быстрое и многократное (более чем в 50 раз) накопление лактата в диапазоне температур 25–31°C для амфипод из пресноводной популяции, и в диапазоне температур 32–33°C для солоноводной.

Результаты проведенного исследования показали, что уровни терморезистентности при экспозиции в условиях постепенного повышения температуры как у *G. fasciatus*, так и у *G. lacustris* определяются уровнем минерализации мест их обитания. Так, мы показали, что у представителей популяций, обитающих в более минерализованных водоемах, показатели терморезистентности выше, чем у представителей популяций тех же видов, обитающих в водоемах с меньшей минерализацией. Установлено, что у амфипод обоих исследованных видов различаются значения верхних критических температур аэробного метаболизма, определяемых по температуре активации анаэробного метаболизма (увеличение содержания лактата), что свидетельствует об использовании ими различных стратегий биохимических адаптаций.

Настоящее исследование проведено при частичной финансовой поддержке проектов РНФ (17-14-01063), РФФИ (16-34-60060, 18-34-00294), проектов Минобрнауки РФ 6.9654.2017/8.9, 6.12738.2018/12.2, а также Фонда поддержки прикладных экологических разработок и исследований «Озеро Байкал».

БИОСТАТИСТИЧЕСКИЙ ВЗГЛЯД НА МЕРЫ ФАУНИСТИЧЕСКОГО СХОДСТВА

С. Н. Лысенков

Кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ

В биологии выработано много методик, направленных на установление близости тех или иных фаун. Часть из них использует только данные о наличии/отсутствии отдельных видов (например, индексы Жаккара и Сьёренсена), другие учитывают еще и данные об обилии (например, коэффициент общности удельного обилия). Многие из этих методик эквиваленты, т.е. абсолютно взаимозаменяемы (выбор одного из них – скорее дело вкуса, чем какого-либо биологического смысла). Однако наши данные о фаунах неизбежно неполны (получены из ограниченного числа выборок-проб), а потому приводимые исследователями результаты оказываются лишь выборочными оценками истинного параметра (таковым может быть любая из применяемых мер сходства). Увы, поведение этих выборочных оценок часто неисследовано, а без этого невозможно понять, какие различия в мерах оказываются значимыми (к автору часто обращались с таким вопросом исследователи, занимающиеся фаунистикой). Часто это сводится к неким эмпирическим правилам, не всегда достаточно обоснованным. К счастью, эта проблема волнует не только статистиков, но и некоторых фаунистов – и в настоящее время появляются подходы, позволяющие сделать изучение фаунистического сходства более теоретически обоснованным.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ПРИДОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕСЛОНОГИХ (CALANOIDA) МИРОВОГО ОКЕАНА

Е. Л. Мархасева

Зоологический институт РАН, Университетская наб.1, Санкт-Петербург, 199034
markhaseva@yahoo.com

Фауна Calanoida придонных вод Мирового Океана до последнего времени была очень слабо изучена, но с появлением специальных орудий лова (Brenke, 2005) впервые были собраны коллекции, которые позволили получить о ней более полное представление. Биоразнообразие придонных глубоководных каланоид оказалось высоким и оно особенно велико для

веслоногих надсемейств Clausocalanoidea и Arietelloidea (63 и 19% родов соответственно). Типичными для бентопелагиали оказались виды Ryocalanoidea, Spinocalanoidea и Bathypontioidea, в то время как облигатно придонных Calanoida and Eucalanoida найдено не было. В настоящее время 85 родов веслоногих известных из придонных вод признано облигатными или преимущественно облигатными для этого биотопа, а 34 из них описаны как новые с начала века (Markhaseva & Schulz, 2008, 2009, 2010; Markhaseva *et al.* 2008, 2013, , etc.). Виды Clausocalanoidea, Spinocalanoidea и Ryocalanoidea отмечены во всех широтных зонах Мирового Океана, причем таксоны, имеющие широкое биогеографическое распространение, как правило, имеют также широкий диапазон вертикального распределения, обитая от шельфа до абиссальных равнин (например, *Tharybis*, *Xanthocalanus*, *Bradyetes*, *Bradyidius*, *Byrathis*, *Scolecitrichopsis*, *Xantharus* и др.). На примере репрезентативных сборов из Юго-Западной, Юго-Восточной Атлантики и Южного океана было отмечено уменьшение биоразнообразия бентопелагических каланоида от экватора к полярным широтам (Renz and Markhaseva, 2015) наблюдаемое и для других групп. Значительную часть придонной глубоководной фауны (37% родов) составляют так называемые «брэдфордские» семейства Clausocalanoidea (Diaixidae, Tharybidae, Scolecitrichidae, Parkiidae, Phaennidae, Rostrocalanidae и Kyphocalanidae). Для них характерны гетеробатмии. Апоморфии, среди которых наиболее значимой является присутствие сенсорных щетинок на максилле (и, часто, максиллипеде), сочетаются с рядом плезиоморфий, утраченных их пелагическими родственниками. Систематика этих семейств находится в процессе становления и до сих пор ни классический морфологический анализ, ни применение кладистики, ни молекулярные исследования не дали однозначного ответа на то, какая из предлагаемых систем этой эволюционно молодой группы оптимальна.

ФАУНА ЦИКЛОПОВ (COPEPODA, CYCLOPIDAE) УЗБЕКИСТАНА

И. М. Мирабдуллаев, А. Н. Абдурахимова, Х. Х. Абдиназаров

Ташкентский государственный аграрный университет, Узбекистан, 100140, Ташкентская область, Кибрайский район, ул. Университетская, д. 2

imirabdullayev@umail.uz

Изученность циклопов Узбекистана недостаточна. Это особенно чувствуется в последние десятилетия, когда значительный прогресс в таксономии Cyclopoida требует пересмотра состава фауны этой группы Центрально-Азиатского региона.. Хотя накоплен определенный запас знаний по систематике и морфологии циклопов республики (Mirabdullayev, 1996; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev, Stuge, 1998; и др.), тем не менее, до сих пор сведения по фауне, распространению, экологии этих ракообразных носят фрагментарный характер. Относительно хорошо изучены лишь циклопы Каракалпакстана (Туремуратова, 1999) и Ферганской долины (Абдиназаров, 2018).

Большую проблему представляет видовая диагностика циклопов Центральной Азии – имеющиеся определительные руководства либо сильно устарели (Рылов, 1948; Мухамедиев, 1986), либо относятся к другим регионам (Dussart, 1968; Монченко, 1974; Einsle, 1996), что тормозит прогресс в гидробиологических исследованиях.

Для фауны Узбекистана известно 43 вида циклопов относящихся к 3 подсемействам (Мирабдуллаев и др., 2012).

Подсем. Halicyclopinae: *Halicyclops rotundipes* Kiefer, 1935; *H. spinifer* Kiefer, 1935.

Подсем. Eucyclopinae: *Macrocyclops albidus* (Jurine, 1820), *M. fuscus* (Jurine, 1820), *M. distinctus* (Richard, 1887), *Ectocyclops phaleratus* (Koch, 1838), *Paracyclops affinis* (Sars, 1863), *P. chiltoni* (Thomson, 1882), *P. fimbriatus* (Fisher, 1853), *P. imminuta* Kiefer, 1929, *Eucyclops macrurus* (Sars, 1863), *E. serrulatus* (Fichser, 1851), *Eucyclops* sp. 1, *Eucyclops* sp. 2

Подсем. Cyclopinae: *Cyclops vicinus* Uljanin, 1875, *C. heberti* Einsle, 1985, *Diacyclops lanquidus* (Sars, 1863), *D. bisetosus* (Rehberg, 1880), *D. odessanus* (Schmankevitch, 1875), *D. bicuspidatus* (Claus, 1857), *Acanthocyclops biarticulatus* Monchenko, 1972, *A. trajani* Mirabdullayev et

Defaye, 2002, *A. einslei* Mirabdullayev et Defaye, 2004, *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820), *Apo-cyclops dengizicus* (Lepeschkin, 1900), *Metacyclops minutus* (Claus, 1863), *Microcyclops rectyae* Lindberg, 1960, *M. pachyspina* Lindberg, 1937, *M. rubellus* (Lilljeborg, 1901), *M. karvei* (Kiefer et Moorthy, 1935), *M. afghanicus* Lindberg, 1948, *Cryptocyclops cf. linjanticus* (Kiefer, 1928), *Cr. bicolor* (Sars, 1863), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853), *Th. dybowskii* (Lande, 1890), *Th. rylovi* (Smirnov, 1928), *Th. taihokuensis* (Harada, 1931), *Th. vermifer* (Lindberg, 1935), *Th. oithonoides* (Sars, 1863), *Mesocyclops aspericornis* (Daday, 1906), *M. aequatorialis similis* Van de Velde, 1981, *M. ogunnus* Onabamiro, 1957, *M. pehpeiensis* Hu, 1943, *M. leuckarti* (Claus, 1857).

СОВМЕСТНОЕ ВЛИЯНИЕ ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ И СОЛЕНОСТИ НА РАЗВИТИЕ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ *ARTEMIA* (ANOSTRACA)

Н. Ю. Мирзоева, Е. В. Ануфриева, Н. В. Шадрин

ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН» (ИМБИ), г. Севастополь, 299011, Россия, e-mail: natmirz@mail.ru

Получены экспериментальные данные сочетанного влияния гамма-облучения в диапазоне малых доз и различных уровней солености среды на выклев, развитие и пострадиационную выживаемость в течение 44 суток партеногенетических *Artemia* при постоянной температуре. Для эксперимента цисты артемии были отобраны из соленого озера Акташское, Керченская группа озер, Крым. Определено, что оптимальная соленость среды для выклева рачков из контрольных и облученных цист лежит в диапазоне 9–36‰. Облучение цист в указанном диапазоне доз стимулирует как суммарный выход (две стадии предличинки и плавающие науплии), так и реальный выклев науплиев артемии при солености 0 до 36‰ (по сравнению с контролем). Выявлено, что соленость от 54 до 88‰ угнетает выклев рачков из облученных цист. В средах с соленостью выше 36‰ отмечено ускорение постэмбрионального развития рачков, выклев которых произошел из цист во всех вариантах в зависимости от повышения уровня солености среды до 88‰. Оптимальной соленостью среды для выживаемости рачков, выклев которых произошел из контрольных цист и цист, облученных в дозе 7.5 Гр являются солености среды 62–78‰, этот диапазон расширяется до 88‰ для выживаемости рачков, выклюнувшихся из облученных цист в дозах 2.5 и 5.5 Гр. Наиболее критичной для выживаемости явилась соленость в 54‰, где полную гибель рачков наблюдали уже на 12 сутки эксперимента. Замедление эмбрионального развития рачков, выклев которых произошел как из контрольных, так и облученных цист, с увеличением солености свыше 54‰ способствует более высокой выживаемости рачков в данных средах. Облучение цист в дозах 2.5 и 5.5 Гр стимулировало выживаемость рачков по сравнению с контролем в средах с соленостью: 36 и 88‰.

Сочетанное действие различных уровней солености, постоянной температуры, модифицируют пострадиационные характеристики выклева акташской расы артемии при гамма-облучении гидратированных цист. Основную роль в этом случае играет фактор солености среды для экспериментального изучения выклева и выживаемости рачков.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований – грант № 16-05-00134.

РАКООБРАЗНЫЕ (CLADOCERA, COPEPODA) КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД 2017 Г.

О. В. Мухортова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти 445003, Россия
e-mail: muhortova-o@mail.ru

С 21–30.06. 2017 г. в Куйбышевском водохранилище (Верхне-Ульяновский, Нижне-Ульяновский, Новодевичий, Приплотинный плесы, Черемшанский залив) была проведена экспедиционная съёмка. Цель работы – изучить видовой состав и количественные показатели ракообразных (Cladocera, Copepoda) Куйбышевского водохранилища и показать вклад данной таксономической группы в состав зоопланктона. Было исследовано 22 станции: русловых (10 ст.), пойменных (9 ст.) и устьевых (3 ст.). Сбор материала осуществлялся батометром Дьяченко (10 л) по горизонтам через 2 м (по одному подъёму) во время рейсов на научно-исследовательском судне «Биолог». Для видовой идентификации беспозвоночных использовали определитель (Определитель ..., 2010). Расчеты ансамбля экологических параметров зоопланктона выполнены с применением модуля «FW-Zooplankton» (Болотов, 2012). В качестве показателя дисперсии всех величин оценивали доверительный интервал с нормальным распределением при уровне значимости $\alpha=0.05$.

В Куйбышевском водохранилище выявлено 33 вида зоопланктона, среди них преобладали ракообразные (Cladocera – 42%, Copepoda – 24% от общего числа зарегистрированных видов), затем коловратки (34%). Для ракообразных на основании видового состава, рассчитан индекс Серенсена, который показал высокую степень сходства ($>71\%$) между всеми исследуемыми участками, так же, в целом, для зоопланктона он высок $>80\%$. Так как основа видового богатства состоит из видов Cladocera, Cyclopoida, Calanoida. По средним многолетним данным видовой состав можно назвать относительно стабильным, в отличие от коловраток и кладоцер (Бычек, 1995, 1996; Тимохина, 2000; Попов, 2006).

Численность и биомасса ракообразных и в целом для зоопланктона на русловых (соответственно 65 ± 62 тыс. экз./м³ и 2.9 ± 2.5 г/м³; 94 ± 66 тыс. экз./м³ и 3.1 ± 2.3 г/м³), пойменных (61 ± 60 тыс. экз./м³ и 2.7 ± 3.1 г/м³; 74 ± 61 тыс. экз./м³ и 2.8 ± 3.2 г/м³), а также устьевых (62 ± 166 тыс. экз./м³ и 2.9 ± 8.1 г/м³; 70 ± 177 тыс. экз./м³ и 3.0 ± 8.2 г/м³) участках водохранилища высоки, по сравнению данными прошлых исследований сотрудников ИЭВБ РАН (Тимохина, 2000; Попов, 2006). Наибольшее обилие, в основном за счет массового развития крупных ракообразных (Cladocera, Copepoda).

В Приплотинном плесе на двух русловых станциях (22, 23) регистрировались максимальные количественные показатели ракообразных (соответственно 274 тыс. экз./м³ и 5.2 г/м³; 130 тыс. экз./м³ и 11.4 г/м³) и зоопланктона (293 тыс. экз./м³ и 5.4 г/м³; 143 тыс. экз./м³ и 11.6 г/м³), минимальные (ст. 3) – Верхне-Ульяновском (ракообразные: 0.570 тыс. экз./м³ и 0.011 г/м³, для зоопланктона: 6 тыс. экз./м³ и 0.013 г/м³). Но по средним многолетним данным о количестве зоопланктона, Приплотинный плес характеризовался, наоборот, самыми низкими показателями, такое же распределение отмечалось у циклопов и кладоцер (Тимохина, 2000).

На пойменных участках максимальные показатели отмечены в Черемшанском заливе (ст. 18) (ракообразные: 225 тыс. экз./м³ и 3.6 г/м³, для зоопланктона: 236 тыс. экз./м³ и 3.8 г/м³), минимальные (ст. 4) – Верхне-Ульяновском (ракообразные: 7 тыс. экз./м³ и 0.20 г/м³, для зоопланктона: 12 тыс. экз./м³ и 0.26 г/м³). Полученные результаты подтверждаются многолетними данными о общем количестве зоопланктона, но высокие значения были отмечены, в основном за счет массового развития коловраток, а не циклопов и кладоцер (Тимохина, 2000).

В устьевых участках максимум отмечен в Приплотинном плесе (ст. 27) (ракообразные: 139 тыс. экз./м³ и 6.1 г/м³, для зоопланктона: 152 тыс. экз./м³ и 6.7 г/м³), минимум в Черемшанском заливе (ст. 15) – (ракообразные: 19 тыс. экз./м³ и 1.2 г/м³, для зоопланктона: 25 тыс. экз./м³ и 1.3 г/м³). Результаты также согласуются с многолетними данными о общем количестве зоопланктона и массовом развитии ракообразных (Тимохина, 2000).

Доминирующими видами зоопланктона на всех исследуемых участках были *Daphnia* (*Daphnia*) *galeata* Sars, 1864 (12 ± 9 тыс. экз./м³, 1.5 ± 1.2 г/м³, $P = 68\%$), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) (3 ± 2 тыс. экз./м³, 0.6 ± 0.4 г/м³, $P = 79\%$), *Heterocope appendiculata* Sars, 1863 (4 ± 3 тыс. экз./м³, 1.5 ± 1.1 г/м³, $P = 50\%$), а также науплиальные (15 ± 7 тыс. экз./м³, 0.02 ± 0.04 г/м³, $P \leq 90\%$) и копеподитные стадии (14 ± 6 тыс. экз./м³, 0.15 ± 0.06 г/м³, $P \leq 90\%$) веслоногих ракообразных.

Таким образом, в летний период 2017 г. высокие показатели видового богатства и обилия зоопланктона отмечались за счет массового развития Cladocera и Copepoda.

Автор выражает благодарность за помощь сбора материала сотрудникам к.т.н., с.н.с. А.В. Рахубе и к.б.н., н.с. Ю.М. Ротарю (ФГБУН ИЭВБ РАН).

Работа выполнена при поддержке программы «Оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения для экосистем Волжского бассейна в условиях их природной и антропогенной трансформации (AAAA-A17-117112040040-3)».

РЕВИЗИЯ ГРУППЫ ВИДОВ *MOINA BELLI* (CLADOCERA: MOINIDAE) В ВОДОЕМАХ СТАРОГО СВЕТА

А. Н. Неретина

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
neretina-anna2017@yandex.ru

Представители семейства Moinidae (Cladocera: Crustacea) все чаще становятся объектами таксономических ревизий, однако разнообразие видов внутри этой группы по-прежнему недооценено. Цель нашей работы заключалась в поиске надежных морфологических отличий между представителями группы видов *Moina belli*. Впервые эта группа была очерчена М. Алонсо, и на данный момент включает два вида: *M. belli* Gurney, 1904, описанную из Южной Африки, и *M. kazsabi* Forró, 1988, известную на сегодняшний день только из Монголии.

Материалом для нашей работы послужили пробы, отобранные в водоемах Южно-Африканской Республики, Эфиопии и Монголии. Также был пересмотрен типовый материал *M. belli*, хранящийся в Музее естественной истории (Лондон, Великобритания). Морфологические особенности партеногенетических самок, гамогенетических самок и самцов исследовали при помощи светового микроскопа Olympus BX41 (Olympus Corporation, Япония) и растрового электронного микроскопа Tescan Vega TS5130MM (CamScan MV 2300) (TESCAN, Чехия).

По результатам сравнительно-морфологического анализа установлено, что у *M. belli* и *M. kazsabi*: (1) жесткая щетинка предпоследнего сегмента торакопода I несет тонкие сетулы; (2) имеется головная пора; (3) голова, створка и спинной край постабдомена покрыты тонкими волосками; (4) эфиппиум с двумя яйцами; (5) торакопод I самца с длинным экзоподитом. Надежные отличия между двумя видами касаются (1) соотношения мягких щетинок на внутренней доли торакопода V и (2) особенностей орнаментации эфиппиумов. Эфиппиум *M. belli* ячеистый, с сильно выступающими перегородками, в центральной части на перегородках располагаются дополнительные мелкие ямки. Эфиппиум *M. kazsabi* также ячеистый, но перегородки между отдельными ячейками значительно менее рельефные, без мелких ямок. Оба вида приурочены к аридным местообитаниям. *M. belli* широко распространена в Африке – от южной до северо-восточной части континента. Популяция, определенная Н.Н. Смироновым как *M. belli* из пустыни Каракумы, нуждается в детальном определении на более массовом материале. Достоверные находки *M. kazsabi* пока известны лишь из водоемов Монголии. Повидимому, на территории Палеарктики находки представителей группы *M. belli* можно считать редкими. В целом, в водоемах этой области более распространена близкая группа видов – *M. macroscopa*.

Автор благодарит В. Зелалема (Бахар-Дар, Эфиопия) и М. Алонсо (Барселона, Испания) за предоставленные материалы с *M. belli* и *M. kazsabi*. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00389 мол_а.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВ РОДА *ACANTHOCYCLOPS* (COPEPODA, CYCLOPOIDEA) В МЕЛКИХ ТУНДРОВЫХ ВОДОЕМАХ ДЕЛЬТЫ Р. ЛЕНЫ

А. А. Новиков¹, Е. Н. Абрамова², Р. М. Сабиров¹

¹Казанский федеральный университет, Казань, Россия

²Государственный природный заповедник «Усть-Ленский», Тукси, Россия
aan201097@yandex.ru, abramova-katya@mail.ru, rushan.sabirov@mail.ru

Род пресноводных веслоногих рачков *Acanthocyclops* последнее время претерпел значительные изменения в своей системе. Многие виды различаются морфологически очень слабо и выделены только на основе молекулярно-генетических анализов. Так вид *A. robusus* в последнее время разделен на несколько схожих видов. Целью наших исследований явилось изучение морфологии *Acanthocyclops* мелких тундровых озер дельты р. Лены.

Пробы были собраны на острове Самойловский в 2017 г. В работе была исследована морфология дистального членика эндоподитов четвертой пары ног и фуркальных ветвей. Исследование проводилось на половозрелых самках 6 копеподитной стадии. Статистическая обработка включала кластерный анализ, t-критерий и критерий Манна-Уитни.

Характерной особенностью, различающей виды рода *Acanthocyclops*, является наличие либо тонких щетинок, либо шипов, либо и тех и других на внешней щетинке дистального членика эндоподита четвертой пары ног (P4). В пробах из мелких тундровых озер преобладают особи с щетинками (*Acanthocyclops vernalis*). Результаты статистической обработки показали морфометрическую изменчивость особей этого рода. Кластерный анализ, основанный на всех промерах фурок и эндоподитах P4, показал, что все особи с шипами на внешней щетинке дистального членика эндоподита P4 (виды группы *Acanthocyclops «robustus»*) образуют четко обособленную группу, не выходящую, однако, за пределы группы *A. vernalis*.

Выявлены статистически значимые различия в особях, собранных в разное время. У акантоциклопов самого раннего периода (проба 26 июня) относительная ширина члеников наибольшая (около 40% от длины членика). А ближе к середине вегетативного периода, возможно, с увеличением температуры, членики удлиняются, относительная ширина в середине июля – 38%, в конце июля – 37%. По морфометрическим признакам проявляются различия в длине апикальных шипов дистального членика эндоподита P4. В начале вегетативного сезона внешний шип длиннее внутреннего в среднем на 10%, в середине же вегетативного сезона длины апикальных шипов не различаются. Таким образом, не удалось выявить значительных морфометрических видовых различий, но обнаружены различия в морфометрии в зависимости от температуры воды.

ДЕЙСТВИЕ ГАММА-ИЗЛУЧЕНИЯ И ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА ПОКОЯЩИЕСЯ ЯЙЦА MOINA MACROCORA И ПАРАМЕТРЫ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ВЫЛУПИВШИХСЯ ИЗ НИХ РАЧКОВ

Н. А. Оськина^{1,2}, Т. С. Лопатина¹, Е. С. Задереев¹

¹Институт биофизики СО РАН, Красноярский научный центр СО РАН, Красноярск, Академгородок 50-50, 660036, Россия.

²Сибирский федеральный университет, Красноярск, пр. Свободный 79, 660041, Россия.
E-mail Oskina_Nata@mail.ru

Пресноводный планктонный рачок *Moina macrocora*, как и многие другие представители зоопланктона, при оптимальных условиях размножается партеногенетически, при ухудшении условий – половым путем, с образованием покоящихся яиц. Покоящиеся яйца при наступлении благоприятных условий служат для восстановления популяции. Часть покоящихся яиц скапливается в донных отложениях, где формирует, так называемый, банк яиц. Банки яиц могут сохранять свою способность к реактивации десятки лет. Донные отложения в свою очередь накапливают различные антропогенные загрязнения, включая тяжелые металлы и радиоактивные частицы. Воздействие тяжелых металлов и гамма излучения на покоящиеся яйца планктонных ракообразных изучены недостаточно.

Для проведения данного исследования использовали покоящиеся яйца *M. macrocora* полученные в лабораторных условиях. Исследовали устойчивость покоящихся яиц к гамма-излучению в широком диапазоне доз облучения (до 200 Гр). Исследовали чувствительность

покоящихся яиц к действию различных концентраций тяжелых металлов (Cu, Cd, Ni, Zn) в водном растворе (до 60–80 г/л, длительность воздействия 30 суток) и в искусственных донных отложениях (70–120 г/кг, длительность воздействия – 6–8 месяцев). После воздействия яйца промывали и помещали в культивационную среду в климатический шкаф (16 часов свет, 8 часов темнота, $t + 25^{\circ}\text{C}$) для реактивации. В экспериментах с вылупившимися животными: а) отмечали успешность реактивации яиц, б) следили за параметрами жизненного цикла вылупившихся рачков (ювенильная скорость роста, продолжительность жизни, количество и половой состав потомков), оценивали расчетные параметры (чистый репродуктивный успех) в индивидуальных экспериментах, в) определяли численность, половой и возрастной состав, количество образованных покоящихся яиц в популяционных экспериментах.

В экспериментах с воздействием гамма-излучения, показано, что облучение дозами до 100 Гр не влияло на выклев рачков из покоящихся яиц. При облучении дозой 200 Гр наблюдалась 100% смертность покоящихся яиц *M. macroscopa*. На индивидуальном уровне выяснено, что параметры жизненного цикла самок, вылупившихся из яиц, облученных дозами до 10 Гр, не зависели от дозы облучения. Самки, вылупившиеся из яиц, облученных дозами 80 и 100 Гр, росли медленнее ($P < 0.05$), и отродили меньшее количество кладок ($P < 0.001$), чем самки из контрольной группы. Чистая скорость воспроизводства зависела от дозы облучения ($p < 0.001$), доза при которой 50% особей не размножились составила 50 Гр. В популяционных экспериментах контрольные популяции и популяции, полученные из облученных яиц, развивались схоже, за исключением популяции стартовавшей из яиц, облученных дозой 100 Гр, размер которой и количество образованных покоящихся яиц были меньше, чем в других популяциях.

В экспериментах с водными растворами солей тяжелых металлов не обнаружено влияния высоких концентраций тяжелых металлов на выживаемость покоящихся яиц, расчетные параметры и параметры жизненного цикла вылупившихся из них рачков. Длительное воздействие высоких концентраций меди и кадмия (Cu – 67 г/кг, Cd – 50 г/кг) в искусственных донных отложениях, привело к 100% гибели покоящихся яиц. Длительное воздействие никеля и цинка не оказывало влияния на всхожесть покоящихся яиц, включая максимальные дозы (Zn – 120 г/кг, Ni – 70 г/кг). Параметры жизненного цикла и расчетные параметры рачков, вылупившихся из выживших покоящихся яиц, были сопоставимы с контрольными группами.

В результате исследований показано, что гамма-излучение влияет не только на выживаемость покоящихся яиц *M. macroscopa*, но и на параметры вылупившихся из них рачков. Тогда как тяжелые металлы влияют на выживаемость покоящихся яиц, но не влияют на рачков, вылупившихся из яиц, сохранивших способность к реактивации. Таким образом, воздействие гамма-излучения на индивидуальном уровне более опасно для покоящихся яиц, чем тяжелых металлов. Однако, популяционные эффекты проявляются только при высоких дозах облучения (100 Гр), редко встречающихся в природе. Максимальные концентрации тяжелых металлов, взятые нами в эксперимент, не наблюдаются в природе. Таким образом, только длительный контакт покоящихся яиц с тяжелыми металлами и радиоактивными частицами может приводить к гибели банка яиц. Поэтому, при небольших дозах облучения и после связывания тяжелых металлов в недоступные комплексы, популяция ветвистоусых рачков восстановится из устойчивого банка яиц и продолжит выполнять свою роль в водной экосистеме.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 15-04-05199), Правительства Красноярского края и ККФН (грант № 16-44-243041), ККФН (заявка № 2017122002915).

ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA, CLADOCERA) РЕКИ СУРА (Г. ПЕНЗА)

Ю. А. Пастухова, В. А. Сенкевич

Пензенский государственный университет, Пенза, Россия, E-mail: Yuliya.pastukhova.98@mail.ru

Город Пенза расположен на р. Сура, которая испытывает значительное антропогенное воздействие. В городской черте находится плотина ТЭЦ, делающая режим реки близким к озерному типу. Цель настоящей работы – изучить видовой состав и структуру сообщества кладоцер, как индикатора состояния водотока в урбоэкосистеме.

Исследования проводили на трех створах: I – выше г. Пенза, II – в черте города, III – ниже города. Пробы отбирали ежемесячно в мае-октябре 2017 г. Всего обработано 54 пробы по общепринятым в гидробиологии методам. В ходе анализа сообщества ветвистоусых ракообразных определяли: видовое богатство, численность, биомассу, доминирующие виды, трофическую принадлежность, индекс Шеннона. Различия индекса Шеннона рассчитывали по критерию Стьюдента. Все полученные параметры обрабатывали с помощью программы MS Excel 2010 и PAST 2.15.

Ветвистоусые ракообразные р. Сура представлены 34 видами и формами. Из них чаще встречаются (в 30% и более проб) виды: *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785), *Pleuroxus truncatus* (O.F. Müller, 1785), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776). На всех исследуемых участках доминируют первичные фильтраторы. В сообществе 26 видов индикаторов сапробности: 12 – олигосапробов, 8 – α - β -мезосапробов, 5 – β -мезосапробов, 1 – β -о-мезосапроб. Наибольшее число видов (27) и численность (7,6 экз./м³) отмечено на I створе, где доминируют 2 вида: *Acroperus angustatus* (Sars, 1863) и *S. mucronata*. Доля олигосапробов на данном участке составляет 39%. На II створе число видов изменяется незначительно (23), а численность падает до 2,7 экз./м³, доминируют также 2 вида – *S. mucronata* и мелкая кладоцера *B. longirostris*. Доля олигосапробов на данном участке составляет 44%. Возможно, на сообщество влияет расположенная выше плотина, которая замедляет течение реки и в водотоке появляются виды стоячих водоемов. Ниже города число видов снижается (21), а численность составляет 6,9 экз./м³. Преобладает здесь всего один вид *S. mucronata* (73%). Доля олигосапробных видов снижается (33%). Индекс видового разнообразия Шеннона к участку ниже города падает (I – $1,3 \pm 0,2$, II – $0,97 \pm 0,3$, III – $0,87 \pm 0,16$), но различия по критерию Стьюдента не достоверны. Таким образом, сообщество кладоцер ниже города становится беднее, что свидетельствует о негативном влиянии городской среды.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 17-04-00320) и РНФ (проект № 14-14-00891).

ОПИСАНИЕ ПЕРВОЙ НАХОДКИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ВИДА *NORDODIAPTOMUS SIBERIENSIS* (WILSON 1951) (COPEPODA, CALANOIDA) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ ПАЛЕАРКТИКИ

В. Н. Подшивалина^{1,2}

¹Государственный природный заповедник “Присурский”, Чебоксары 428034, Россия

²Чувашский государственный университет им. И.Н. Ульянова, Чебоксары 428015, Россия

e-mail: verde@mail.ru

Nordodiatomus siberiensis (Wilson, 1951) (Copepoda, Calanoida), впервые описанный как *Diatomus rylovi* Smirnov, 1930 (Смирнов, 1930) из озера на берегу р. Зеи, был найден также в водоемах на правом берегу р. Лены, вблизи Кюсюра (Smirnov, 1931). Однако позднее в этом районе он не обнаружен. Вид отмечен также в бассейне р. Колымы (указан как *Hesperodiatomus rylovi* (Smirnov, 1930; Стрелецкая, 1975)), в оз. Майорское и термокарстовых озерах бассейна р. Анадырь (тундра, лесотундра) (Стрелецкая, 2010).

N. siberiensis, насколько нам известно, до настоящего времени не обнаружен в Западной Сибири и в Европейской части Палеарктики.

В 2016 г. *N. siberiensis* найден в пределах охранной зоны Государственного природного заповедника “Присурский” в двух реках (притоки р. Сура малые реки Люля и Атратка (Нижнее Присурье, Среднее Поволжье)) на участках с замедленным течением (омут ниже каменистого переката и бобровый пруд). Некоторые косвенные признаки (состояние хитинового по-

крова) позволяют предполагать, что в эти биотопы рачки попали из временных водоемов во время половодья. Ранее в водных объектах этой местности вид не обнаруживался.

По подавляющему большинству признаков найденные в бассейне р. Сура формы не отличаются от типичной, о чем свидетельствуют сделанные фотографии. Одновременно, наличие щетинок на внутреннем крае каудальных ветвей только в дистальной части отличает найденных рачков от типичной формы, описанной из бассейна р. Зeya (Смирнов, 1930). Однако этот обнаруженный у исследуемой популяции признак указан также для рачков из бассейна р. Колыма (Стрелецкая, 1975).

Благодаря электронной микроскопии удалось запечатлеть и впервые описать части ротового аппарата. Мандибула с одновёршинным клыкообразным острым вентральным зубцом и 7 центральными зубцами и щетинкой. Вентральный зубец отделен от центральных зубцов глубокой диастемой. Между первым центральным зубцом и остальными также имеется относительно глубокая диастема. Остальные шесть центральных зубцов одновёршинные, острые, с узким основанием. Подобные мандибулы характерны для рачков, питающихся животной пищей (Монаков, 1998). Максиллипод относительно крупный, превратился в хватательный аппарат, его щетинки широкие, массивные, слегка оперенные.

Вид обитает преимущественно в озерах (Смирнов, 1930; Smirnov, 1931; Стрелецкая, 2010). На территории Нижнего Присурья найден на участках рек с замедленным течением (скорость течения не превышала 0.3 м/с). В начале июня популяция представлена как взрослыми, так и ювенильными особями. Самки преобладали над самцами, составляя более 75% численности популяции.

Автор выражает признательность А.Н. Александрову за помощь в сборе полевого материала. Обработка материала и написание данной статьи частично поддержаны проектом Российского фонда фундаментальных исследований и Кабинетом Министров Чувашской Республики (16-44-210356 p_a).

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ФАУНЕ АМФИПОД (AMPHIRODA) БАСЕЙНА Р. ДОН

А. А. Прокин, Н. Н. Жгарева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок

В настоящее время наблюдается активное саморасселение эстуарных беспозвоночных вверх по бассейну реки и проникновение видов из смежных бассейнов по каналам: Волго-Донскому, Северский Донец-Донбасс, Днепр-Донбасс, Невинномысскому. До заполнения Цимлянского водохранилища продвижение эстуарных амфипод вверх по течению было ограничено порогами Цимлянской излуины, хотя для наиболее вагильных видов отмечались временные миграции более чем на 1000 км (Мордухай-Болтовской, 1960). Строительство водохранилища позволило эстуарным видам создать постоянные группировки в пределах его акватории (Любина, Саяпин, 2008). На участке выше Цимлы течение Дона осталось незарегулированным. Река не превратилась в каскад водохранилищ, подобно Волге и Днепру, и, таким образом, разница между гидрологическим и гидробиологическим режимом Нижнего Дона и расположенного выше участка после строительства Цимлянского водохранилища не уменьшилась, а увеличилась. Распространение эстуарных видов в бассейне выше Цимлянского водохранилища в первую очередь определяется строительством водохранилищ на притоках Дона (Матрырское, Воронежское, водоем-охладитель Нововоронежской АЭС и др., всего более 900). За прошедший период XXI века в бассейне зарегистрировано 11 новых видов амфипод. Вселенец из Каспия *Dikerogammarus caspius* (Pallas, 1771) проник по Волго-Донскому каналу в Нижний Дон (1997 г.), а оттуда самостоятельно расселился в суббассейны Маныча (2000 г.), Северского Донца (2011 г.) и поднялся вверх по Дону до Воронежской области (2003 г.), откуда первоначально был указан как *Gmelinopsis tuberculata* Sars, 1896 (Силина, 2006). Понто-каспийский вид *Stenogammarus deminutus* (Stebbing, 1906) впервые заре-

гистрирован нами по сборам А.В. Гончарова (МГУ): Воронежская обл., р. Дон, 15.08. 2016: окр. пос. Шиловое (12 экз.), окр. с. Сторожевое (42 экз.), окр. с. Костенки (2 экз.). Ранее вид не был указан для бассейна р. Дон, вектор вселения остается неизвестным. Также существует вероятность, что из-за малых размеров вид просматривали в сборах, так как его нативный ареал простирается как к западу, так и к востоку от Азовского бассейна.

Кроме этих видов и представителей рода *Gammarus* (*G. lacustris* Sars, 1863 и *G. pulex* L., 1758) в суббассейнах Верхнего и Среднего Дона, границы между которыми условны, зарегистрированы следующие виды амфипод (в скобках указан год(ы) первой регистрации, водоем и литературный источник): *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) и *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1899) (50-е годы XX века, р. Дон в пределах Воронежской обл.: Складорова и др., 1960); *D. villosus* (Sowinsky, 1894) и *Pontogammarus maeoticus* (Sowinsky, 1894) (30-е годы XX века, р. Дон в пределах Воронежской обл.: Сент-Илер, Бухалова, 1937); *Dikerogammarus bispinosus* Martynov, 1925 и *D. fluviatilis* Martynov, 1919 (2003 г., р. Дон в пределах Воронежской обл.: Силина, 2004); *Obesogammarus crassus* (Sars, 1894) (1996 г., Воронежское вдхр.: Силина, 2002); *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *P. aestuarius* (Derzhavin, 1924) (2000 г., Воронежское вдхр.: Неробов, Шишлова, 2004); *Chelicorophium chelicorne* (Sars, 1895) (60-е годы XX века, р. Дон в пределах Воронежской обл.: Шилло, Боброва, 1965); *Ch. curvispinum* (Sars, 1895) (20-е годы XX века, р. Дон в пределах Воронежской обл.: Сент-Илер, 1925); *Ch. maeoticum* (Sowinsky, 1898) (2009 г., устье р. Толучеевка в Воронежской обл.: Крылов и др., 2010). Вид *Turkogammarus aralensis* (Uljanin, 1875) в пределах Донского бассейна указан лишь из суббассейна Маныча (1956 г.: Круглова, 1961), оттуда же *Chelicorophium robustum* (Sars, 1895) (2004 г.: Урюпова, 2009); *Shablogammarus subnudus* (Sars, 1896) – Нижнего Дона (2000 г.: Саяпин, 2003), как и *Chelicorophium mucronatum* (Sars, 1895) (2004 г.: Урюпова, 2009); *Gmelina pusilla* Sars, 1896 – Северского Донца (2011 г.: Сидоровский, 2011). Нативный для Нижнего Дона вид *Amathilina cristata* Sars, 1894 зарегистрирован в Цимлянском вдхр. в 2000 г. (Саяпин, 2003).

В последнее время в суббассейнах Верхнего и Среднего Дона не отмечается вид *Gammarus pulex*, ранее здесь обычный, что подтверждается большим количеством литературных указаний (Сент-Илер, 1925; Шилло, 1949; Шурыгина, 1971 и др.). В то же время *G. lacustris* широко распространен, достигает высокой численности в притоках Дона первого и последующих порядков.

Авторы благодарны А.В. Гончарову (МГУ, г. Москва) за предоставленный материал *Stenogammarus deminutus*.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ КАЧЕСТВА ЦИСТ АРТЕМИИ ИЗ ОЙ-БУРГСКОГО ОЗЕРА (КРЫМ)

И. И. Руднева, И. Н. Залевская, В. Г. Шайда, Т. П. Брехова

В настоящее время в Республике Крым насчитывается около 45 соляных озер, ресурсы которых широко применяются в хозяйственной деятельности, к которым относятся добыча соли, СПА-продуктов, минералов для химической и фармацевтической промышленности, а также в бальнеологических целях. В крымских соляных озерах обитает артемия – жаброногий рачок, являющийся самым эффективным кормом для многих современных объектов аквакультуры. Несмотря на то, что артемия активно исследуется во всем мире, биология и экология этого вида в Крыму остается малоизученной. В то же время производственные характеристики цист артемии представляют интерес как для развития аквакультуры на полуострове, что является приоритетным направлением экономики Крыма, так и для понимания влияния разных биотических, абиотических и антропогенных факторов на особенности жизненного цикла и качества яиц рачка. На этом основании целью настоящей работы явилось исследование сезонной динамики показателей выклева и биохимического состава цист артемии из Ойбургского озера, относящегося к Евпаторийской группе озер Республики Крым. Цисты

собирали в прибрежной части водоема ежемесячно в течение 2016 г. Одновременно определяли соленость, содержание кислорода, температуру воздуха и воды, уровень биогенов. Результаты исследований позволили установить, что наиболее высокие показатели выклева цист артемии отмечены в феврале (11%), тогда как в январе, марте и ноябре они были существенно ниже (4, 0,5 и 1.4% соответственно). В остальные месяцы наблюдали выклев единичных науплиев из цист. Содержание белков, липидов и углеводов в яйцах рачка также варьировало в течение года. Наибольшее содержание белка было установлено в цистах летне-осенний период (50–60 мг%), концентрация углеводов изменялась в меньшей степени в течение года, а наиболее высокий уровень липидов обнаружен в яйцах артемии, собранных в январе–марте (до 70 мг%). Можно заключить, что изменение биохимического состава цист артемии обусловлено флуктуациями гидрохимического, гидрологического и температурного режима Ойбургского озера, что непосредственно влияло на состояние кормовой базы рачка, тогда как процент вылупления науплиев из цист в большей степени зависел от метаболического состояния цист и периода диапаузы.

РАКООБРАЗНЫЕ НЕКОТОРЫХ ТЕКТОНИЧЕСКИХ ОЗЕР ЮЖНОГО УРАЛА (БАШКИРСКОЕ ЗАУРАЛЬЕ)

Р. З. Сабитова¹, Г. Р. Юмагулова², А. П. Яковлева²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН; e-mail: sabrima@rambler.ru

²ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет»

Исследования ракообразных некоторых озер Южного Урала (Башкирское Зауралье) начаты в 40-х годах XX века, при этом в работе М.Г. Баянова, Т.Н. Старухиной из всех зоопланктонов изучали только ветвистоусых ракообразных. В 70-х годах XX века исследования носили специальный характер, связанный с кормовой базой рыб водоема (Биккинин, Дьяченко 1977).

В работе рассмотрели состав, распределение ветвистоусых и веслоногих ракообразных, как одних из компонентов зоопланктонных сообществ. Исследования проведены в летний период 2007–2012 гг. на 5 слабосолоноватых (1.0–3.5 г/л) озерах (Травяное (1.1 г/л), Суртанды (1.3 г/л), Малые Улянды (1.5 г/л), Атавды (2.2 г/л), Южные Улянды (3.9 г/л). Озёра тектонического происхождения находятся в бассейне р. Урал, по размеру отнесены к средним, расположены в Абзелиловском районе Республики Башкортостан. Материал собирали на различных глубинах сетью Джеди (диаметр входа 14 см, сито с ячейей 64 мкм).

Всего в водоемах было встречено 28 видов Crustacea, из них Cladocera – 18, Copepoda – 10. Основными представителями рачкового сообщества исследованных озер были широко распространённые виды: среди ветвистоусых – *Bosmina (B.) longirostris* (O.F. Müller, 1785), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785), *Daphnia (D.) cucullata* Sars, 1862, *D. (D.) galeata* Sars, 1864, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848); веслоногих – *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Microcyclops varicans* (Sars, 1863), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853).

Однако были ракообразные которые встречены только в одном из водоемов. Так в оз. Травяное обнаружены: *Coronatella rectangula* Sars, 1862, *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851), *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776). В оз. Атавды виды: *Eurycercus (E.) lamellatus* (O.F. Müller, 1776), *Moina macrocopa* (Straus, 1820), *Moina salina* Daday, 1888, *Tropocyclops prasinus* (Fischer, 1893).

Существенных различий в распределении видового состава ветвистоусых и веслоногих ракообразных в указанных выше водоемах выявлено не было, что свидетельствует об относительной однородности фауны Crustacea. Обнаруженные в озерах ракообразные в основном приурочены к пресным водам, за исключением *Moina salina* Daday, 1888 предпочитающей солоноватые воды.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ФАУНЕ CLADOCERA ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ

М. А. Синькова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Биологический факультет, Ленинские Горы, 1, стр. 12, Москва, Россия
E-mail: maria.sinkov@yandex.ru

Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) – одна из наиболее значимых групп микроразнообразных континентальных вод. Несмотря на большую важность группы, фауна ветвистоусых хорошо исследована лишь в отдельных регионах Российской Федерации, подробно исследована лишь фауна центральной части европейской России. В частности, недостаточно исследована фауна Урала. Целью нашей работы было исследовать фауну ветвистоусых ракообразных водоёмов Челябинской области, для которой указаны только 13 видов ракообразных.

Материал был собран с 14 по 19 августа 2017 г. в районе трёх населённых пунктов Челябинской области – Златоуст, Миасс и Чебаркуль. Отбор проб производился при помощи планктонной сети Апштейна для качественных сборов с диаметром входного отверстия 30 см и газ-фильтром № 64 и планктонного сачка с газ-фильтром № 64. Пробы были зафиксированы 3–4% формалином. Исследовано 15 водоёмов различного происхождения, пробы брались из различных биотопов, включавших в себя урез воды, зону прибрежной растительности, зону подводных макрофитов, пелагиаль и придонный слой воды. В число исследованных водоёмов вошли природные озёра, рукотворные пруды, малые реки и несколько временных водоёмов. Все эти водоёмы являются пресными (содержание соли до 1‰).

По результатам исследования было обнаружено 27 видов из 8 семейств, относящихся ко всем четырём отрядам. Выявлено 17 видов, обитающих в придонном слое воды или же в зарослях макрофитов против 6, найденных в исследованиях предыдущих лет. Наши данные показывают, что пресные водоёмы Челябинской области изучены недостаточно и требуют ревизии, при которой особое внимание стоит уделить облову придонных слоёв воды и зарослей макрофитов.

ОХОТСКОЕ МОРЕ КАК РЕГИОН НЕДООЦЕНИВАЕМОГО ЭНДЕМИЗМА ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ (CRUSTACEA DECAPODA) И ДРУГИХ ГРУПП БИОТЫ

В. А. Спиридонов¹, С. Е. Аносов², У. В. Симакова¹

¹*Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва*

²*Всероссийский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва*

Охотское море (ОМ) – одно из самых больших и глубоких краевых морей Северной Евразии. При том, что значительная часть моря лежит южнее 60° с.ш., его океанографический режим испытывает большое влияние климата Восточной Сибири и зимнего охлаждения. При этом ОМ обладает богатой для субарктического моря биотой, разнообразие и уровень эндемизма которой в значительной степени недооценено. Для ОМ указывается наибольшее для всех морей Северной Евразии число эндемичных видов Decapoda, однако это т.н. предполагаемые эндемики, которые были описаны из того или иного моря и не были отмечены впоследствии для других бассейнов. В нашем исследовании предпринят обзор видов-эндемиков и современная оценка уровня видового эндемизма Decapoda ОМ на основе изучения музейных коллекций, новых сборов в 2016–2017 гг. и литературных источников. Кроме этого впервые для Охотского моря с помощью изучения молекулярно-генетического штрих-кода выполнен анализ скрытого видового разнообразия наиболее богатого эндемичными видами рода креветок *Lebbeus*.

В целом для ОМ и района Курильских о-вов отмечено 146 видов декапод, а для внутренней части моря – 90 видов. По результатам советских исследований 1930–1950-х

годов было описано 17 видов и 1 подвида декапод из ОМ и района Курильских о-вов, которые указывались только для этих вод. Открытие большей части из них (16 таксонов) принадлежит З.И. Кобяковой (1936, 1937, 1955, 1962). В последние два десятилетия еще 4 вида – возможных эндемиков ОМ описаны Т. Комаи. К настоящему времени основания усомниться в эндемичности появились только для *Lebbeus brevipes* Kobjakova, 1936, который возможно также обитает в Японском море. Современные находки показали, что три вида из оставшихся двадцати одного (*Argis ochotensis* Komai, 1997, *Sclerocrangon derjugini* Kobjakova, 1936, *Pandalus ivanovi* Komai & Eletskaia, 2008) достаточно обычны в ОМ, десять видов обнаружены после первого нахождения, но могут считаться редкими. В некоторых случаях (*Lebbeus uschakovi*) такие виды были повторно обнаружены в типовых местонахождениях. Восемь видов остаются известными только из мест описания. В основном, это сублиторальные виды, описанные из района Курильских островов или юго-восточной части ОМ. Виды, обнаруженные после первого описания, напротив, встречаются в ОМ достаточно широко, или приурочены к западной части моря. По своему батиметрическому распространению это батидальные, обычно встречающиеся глубже 200 м, (более половины) или ниже-сублиторальные формы.

Таксономически все вероятные эндемики ОМ, за исключением краба паука *Oregonia kurilensis* (Kobjakova, 1955), принадлежат к трем семействам креветок: Crangonidae, Pandalidae и Thoridae. Наиболее богаты эндемиками род *Lebbeus* (7 видов и 1 подвид) и *Pandalopsis* (4 вида). Собственно охотоморские вероятные эндемики составляют 15.5% фауны ОМ (исключая прикурильские воды и южную часть моря) и 9.6% всей охотоморской фауны декапод, включая воды Курильских о-вов. Доля видов, известных только из района Курил, от общего числа встречающихся там декапод достигает около 6%. При этом доля эндемиков в сублиторальной фауне креветок достигает 12.5%, а среди батидальных каридных креветок ОМ – 60% эндемиков.

Наше молекулярно-генетическое исследование, кроме того, позволяет предполагать возможность выделения специфичных охотоморских форм в пределах нескольких широко распространенных видов и наличие в ОМ, по крайней мере, 2-х неописанных видов креветок рода *Lebbeus*. Таким образом, число видов и подвидов, которых на сегодняшний день можно рассматривать как эндемиков ОМ и района Курил может оказаться еще выше. Это достаточно высокая доля, которая согласуется с предварительными оценками по ряду других групп животных и водорослей. При этом виды, считающиеся условными эндемиками прикурильских вод, возможно будут обнаружены и в соседних районах – на тихоокеанской стороне Хоккайдо, в районе юго-восточной Камчатки и Командорских о-вов. Что касается ниже-сублиторальных и батидальных видов, креветок, известных только из собственно ОМ, то, скорее всего, они являются настоящими эндемиками, распространение которых определяется специфическими водными массами – охотоморской водной массой с отрицательной температурой, образующейся за счет зимнего охлаждения и простирающимся до глубины 150 м, более теплой промежуточной водной массы (до 800 м) и глубинными водами тихоокеанского происхождения.

Охотское море не испытывало в последние геологические эпохи кайнозоя значительной частичной изоляции от Тихого океана. Такая частичная изоляция от вод Мирового океана характерна для других морей с высоким уровнем видового эндемизма. Одним из механизмов формирования эндемичных видов в ОМ могла бы быть не столько частичная изоляция, сколько разнообразие внутренних условий и функционирование ОМ в периоды относительных потеплений в качестве рефугиума фауны гляциальных морей.

АМФИПОДЫ (CRUSTACEA, AMPHIPODA) В СОСТАВЕ НОЧНОГО МИГРАЦИОННОГО КОМПЛЕКСА В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

В. В. Тахтеев, Е. Б. Говорухина, Д. А. Батрагин, И. О. Еропова

Ночной миграционный комплекс (НМК) – совокупность пелагических и бентосных организмов, которая формируется в прибрежной пелагиали крупных озер и морей в ночное время в результате их суточных вертикальных миграций. В оз. Байкал в состав НМК на глубинах до 30 м (иногда более) входят различные виды бентосных амфипод, пелагическая амфипода *Macrohectopus branickii* (Dyb.), а также молодь рыб, прежде всего из эндемичного комплекса рогатковидных (Cottoidei). НМК в оз. Байкал нами исследуется на протяжении двух десятилетий с применением планктонной сети, дночерпателя, а с 2002 г. – также подводной видеотехники. В последнем случае обилие организмов выражается в экземплярах на стоп-кадр: видеозапись останавливается через каждые 5 с, и на экране подсчитывается количество животных каждой группы; затем строятся графики динамики их численности при наблюдении у дна, а также изменений обилия по всей водной толще.

Пик миграционной активности приходится на время с 24:00 до 03:00 часов. Как нами показано ранее, для Байкала свойственны не менее пяти типов НМК. Один из них, с большим обилием амфипод, состоит большей частью из форм, которые могут считаться полупелагическими – *Micruropus wohlii platycercus* (Dyb.) и *M. wohlii wohlii* (Dyb.).

В летний период значительную или даже преобладающую часть мигрирующих амфипод составляют неполовозрелые особи. В частности, полностью молодью представлен один из массовых видов НМК *Echiuropus smaragdinus* (Dyb.). Таким образом, ночные миграции не используются амфиподами для спаривания, хотя на видеозаписях изредка можно видеть отдельные плавающие пары.

В последние годы активно обсуждается проблема антропогенного эвтрофирования Байкала вследствие увеличения туристического потока, и его последствий. По-видимому, оно сказывается не только на количественном обилии водорослей, но и на следующем трофическом уровне. За 15 лет нами отмечается увеличение обилия НМК, особенно бентосных и полупелагических амфипод. Прежде всего это касается южной части озера, испытывающей наибольший антропогенный пресс. Так, в районе напротив пос. Ключевка в августе 2014 г. на глубине 15–16 м в придонном слое воды численность плавающих амфипод составляла $81,92 \pm 7,57$ экз./стоп-кадр, при максимуме 267. В июле 2017 г. на этой же точке количество амфипод было экстремально высоким и колебалось большей частью в пределах 150–380 экз./стоп-кадр. В менее подверженном загрязнению Северном Байкале количественное обилие НМК ниже. Тем не менее, по данным июля 2017 г., оно оказалось высоким в придонном слое бухты Сеногда южнее г. Северобайкальск, находящейся под воздействием Ангаро-Кичерского течения – от $67,08 \pm 2,19$ экз./стоп-кадр на 4-й минуте съемки до $103,54 \pm 2,50$ на 1-й минуте, с абсолютным максимумом 118 экз./стоп-кадр. Даже в районе, практически не подверженном влиянию туристических объектов и населенных пунктов, на банке у м. Омогачан (Северный Байкал) обилие амфипод в НМК колебалось от $9,92 \pm 1,24$ до $59,92 \pm 5,53$ экз./стоп-кадр. Это сравнительно небольшие показатели, однако они оказались во много раз выше таковых в начале октября 2004 г. (среднее значение за все время съемки $0,19$ экз./стоп-кадр) и в конце июня 2006 г. ($2,89$ экз./стоп-кадр). В других районах, удаленных от крупных населенных пунктов и турбаз, обилие амфипод в НМК умеренное (мыс Большая Коса) или небольшое (бухты Онгокон, Давша).

Сказанное подтверждает наше предложение о целесообразности использования дистанционного подводного видеомониторинга НМК с целью выявления долговременных изменений в прибрежной зоне озера Байкал, и, вероятно, морских водоемов.

Исследования поддержаны РФФИ (гранты 17-29-05067-офи, 16-04-00786-а).

STOICHIOMETRY OF SESTON IN LITTORAL AND PELAGIAL OF MESOTROPHIC LAKE OBSTERNO (BELARUS) DURING SUMMER AND AUTUMN

G. Farahani Sh.^{1*}, Yu. Veras², A. Kolmakova³, N. Sushchik³, Zh. Buseva¹

¹Scientific and Practical Center for Bioresources National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

²Belarusian State University, Naroch biological station named after G.G. Vinberg, Naroch, Belarus

³Institute of Biophysics Siberian Branch of Russian Academy of Science, Krasnoyarsk, Russia

СТЕХИОМЕТРИЯ ЛЕТНЕГО И ОСЕННЕГО СЕСТОНА В ЛИТОРАЛИ И ПЕЛАГИАЛИ МЕЗОТРОФНОГО ОЗЕРА ОБСТЕРНО (БЕЛАРУСЬ)

Ш. Б. Газерани Фарахани^{1*}, Ю. Верес², А. Колмакова³, Н. Сущик³, Ж. Бусева¹

¹Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь

²Белорусский государственный университет, Нарочанская биологическая станция им. Г.Г. Винберга, Нарочь, Беларусь

³Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск, Россия

*E-mail: Sh.farahani1986@gmail.com

Abstract We estimated seston elemental composition (C, N, P) and its ratio in pelagic and littoral zones of mesotrophic Lake Obsterno over two contrasting seasons. In both pelagic and littoral zones in summer C:N ratio was low, 4.62 and 7.05 respectively. But it increased slightly during autumn 5.66 in pelagic samples against 8.33 in littoral ones. High N:P ratio and low phosphorus content specially in littoral zone in summer (57.7 in July against 22.47 in September) suggest high level of phosphorus limitation in littoral locations as a possible mediated reason suppressing zooplankton abundance in summer.

Key words: Seston, carbon, nitrogen, phosphorus, stoichiometry, littoral, pelagial.

Аннотация Исследовали элементный состав (C, N, P) и соотношение данных элементов в литорали и пелагиали мезотрофного озера Обстерно летом и осенью. В пелагиали и литорали летом соотношение C:N было низким, 4.62 и 7.05 соответственно, однако незначительно увеличивалось осенью 5.66 в пелагиали против 8.33 в литорали. Высокие значения N:P и низкое содержание фосфора, особенно в литоральной зоне летом (57.7 в июле и 22.47 в сентябре) указывают на высокий уровень ограничения по фосфору в литоральной зоне, что может рассматриваться как возможная опосредованная причина низкой численности зоопланктона летом.

Ключевые слова: сестон, углерод, азот, фосфор, стехиометрия, литораль, пелагиаль.

Elemental composition of particulate food might be different due to differences in nutrient supply resulting from more sediment release or lateral transport from the shoreline and water level fluctuation and levels of macrophyte production (Kolding & van Zwieten, 2011, 2012). Zooplankton can also significantly alter the composition of seston through their selective feeding, digestion and excretion, and this can change depending on the community composition (Urabe, 1995). In this study, we evaluated what degree elemental composition may change between littoral and pelagic seston in mesotrophic lake in the different seasons.

Field samples for seston >100 µm were taken twice during summer and autumn 2016 in three littoral habitats and one pelagic zone. Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200, ThermoQuest, Italy, CHN analyzer was used for carbon and nitrogen measurement and Murphy & Riley method (1962) for P. Data were analyzed by one-way ANOVA with Tukey test to determine differences between locations.

Zooplankton species composition and its domination varied in studied locations. During summer due to presence of macrophytes and juvenile fish in two sub habitats of littoral, small cladocerans (*Alonella* and *Bosmina* species) were widespread, but in pelagial copepods such as *Eudiaptomus graciloides* and *Thermocyclops oithonoides* were predominant. In autumn, species community of pelagic zone switched to a mixture of cladocerans (*Diaphnosoma brachyurum*) and cope-

pods but in two sub habitats of littoral more detritivorous species (*Alona* sp.) were spreaded. We found our data of zooplankton community in pelagial during summer in agreement with values for a high C:P taxon such as calanoid copepods and a low C:P taxon (*Daphnia*). The range in zooplankton abundance (seston > 100 µm) almost perfectly matches the values for the high and low C:P species such as *Copepoda* and *Daphnia*. In summer *Copepoda* community showed the greater abundance than *Cladocera*. It appears that we have a good agreement of zooplankton composition and its potential contribution in seston variability chemical contents. According to the research of Andersen & Hessen in 1991, the highest C:P zooplankton taxa are adults calanoid copepods. Seston C:P in individual observations by Sterner and Schulz (1998) ranged from ~50 to ~500, seston N:P from ~5 to ~50, and C:N from ~5.5 to ~40. They argued that during the summer, seston C:P exceeded the Redfield ratio of 106 in all habitats and depths and when seston N:P exceeds more than 22, the lakes are P limited. The results taken by our study in both pelagial and littoral habitat showed highly P limited situation in which N:P was greater in littoral than pelagial. Our summer seston C:P in some cases exceeded the 1000 but C:N and N:P were close to Sterner's results. In our study, N:P ratio like C:P, exceeded the Redfield ratio in littoral and once in pelagial. According to the data on thirty-four temperate and arctic lakes (Dobberfuhl and Elser, 1999), seston C:N 8.8–9.1, C:P 122–210 and N:P 13.9–23.3 were greater in temperate than in arctic lakes during whole seasons. Unlike to that study, we achieved much greater results in pelagic seston in summer but our seasonal C:N ratio (C:N = 8) for pelagiatic and littoral seston is in agreement with theirs. Our results suggest that while the higher abundance of total copepods in pelagic zone of Lake Obsterino in summer and autumn and more detritus content in littoral biotopes in autumn, C:N ratio of seston was increased in pelagial than littoral. In both pelagial and littoral zones, C:N ratio was highly progressive during autumn while the detritivore species appeared.

The results taken by our study in both pelagial and littoral habitat showed highly P limited situation in which N:P was greater in littoral than pelagial. Elemental imbalance between littoral with macrophyte and pelagial, suggest that nutrients, especially P, are potentially more limiting to zooplankton production in this temperate lake during our study.

БАЙКАЛЬСКИЕ АМФИПОДЫ *GMELINOIDES FASCIATUS* (STEBBING 1899) И *MICRUROPUS POSSOLSKII* (SOWINSKY, 1915) В ИРИКЛИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И Р. УРАЛ

Е. И. Филинова

Саратовское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», ул. Чернышевского, д. 152, г. Саратов, 410002, Россия, e-mail: e.filinowa@yandex.ru

В Ириклинское водохранилище, созданное на р. Урал байкальские амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Micrurus possolskii* (Sowinsky, 1915) интродуцированы в 1973–1976 гг. (Грандильевская-Дексбах и др., 1978). Сведения о наличии байкальских вселенцев в водохранилище в последующем в известных источниках литературы отсутствовали.

Проведены исследования макрозообентоса в Ириклинском водохранилище и на участке р. Урал ниже по течению, протяженностью около 550 км, в период с 2009 по 2016 гг. Пробы отбирали дночерпателем ДАК–250 и гидробиологическим скребком трижды за вегетационный период на стандартной сетке станций.

В 2009 г. на мелководных биотопах были обнаружены несколько экземпляров *G. fasciatus* и *M. possolskii*. В 2010–2016 гг. численность популяции байкальских интродуцентов в водоеме реципиенте быстро нарастала. Проведен анализ динамики количественных показателей развития популяций и пространственного распределения *M. possolskii* и *G. fasciatus*.

В период исследований вид *M. possolskii* встречался преимущественно в открытой литорали, составляя около 1% общей численности и биомассы макрозообентоса. Распространение *G. fasciatus* приурочено к заросшим макрофитами мелководьям заливов, где доля вида в

общей численности и биомассе макрозообентоса, в годы с высоким уровнем стояния воды в летнюю межень, достигала 20%.

На протяжении длительного периода технической эксплуатации Ириклинского водохранилища сработка уровня воды в летнюю межень и подледный период достигала 9 м, что приводило к периодической ликвидации биотопов пригодных для обитания вселенцев. В текущем десятилетии регулируемый годовой перепад уровня воды находился в пределах 2–4 м. Благодаря относительной стабилизации уровня воды в течении вегетационного периода, сформировались постоянно обводненные мелководные биотопы, зарастающие высшей водной растительностью, обеспечивая одному из интродуцированных видов возможность перейти из зоны угнетения в более оптимальные условия обитания.

В горно-равнинном водохранилище фаза положительного ускорения формирования популяций двух видов байкальских интродуцентов в водоеме реципиенте оказалась довольно продолжительной. Вероятно, в верхнем течении р. Урал в условиях зарегулированного стока развитие популяций интродуцентов лимитирован режимом технической эксплуатации водохранилища.

В р. Урал ниже плотины Ириклинской ГЭС, на участке протяженностью 1,5 км, подверженном воздействию сбросных вод из водохранилища в 2014–2016 гг. регистрировали единичные особи *M. possolskii*. Рачки *G. fasciatus* встречались в 100% проб, составляя на свободных от водной растительности биотопах около 60% общих показателей численности и биомассы макробеспозвоночных, в зарослях макрофитов – до 90%. На данном участке реки мы наблюдали стихийное расселение *G. fasciatus* и катастрофическую вспышку развития популяции чужеродного вида в благоприятных условиях среды.

В 2015 г. несколько экземпляров *G. fasciatus* обнаружены в р. Урал в 30 км ниже плотины Ириклинской ГЭС, а в 2016 г. – в 50 км ниже плотины.

Не исключена вероятность расселения *G. fasciatus* вниз по течению р. Урал, где возможны локальные поселения на участках с замедленным течением, зарастаемых макрофитами.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ФАУНИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА ПЕРАКАРИД В ПЕРИОДЫ СТАНОВЛЕНИЯ И СОВРЕМЕННОГО ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ НИЖНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ (САРАТОВСКОГО И ВОЛГОГРАДСКОГО)

Е. И. Филинова

Саратовское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», ул. Чернышевского, д. 152, г. Саратов, 410002, Россия, e-mail: e.filinowa@yandex.ru

Водохранилища Нижней Волги, Волгоградское и Саратовское, классифицируются как простые долинные. Волгоградское водохранилище, заполненное в 1958–1960 гг., замыкает каскад волжских водохранилищ, имеет коэффициент водообмена 7,5, Саратовское заполнено значительно позже, в 1967–1968 гг., коэффициент водообмена в 2,5 раза выше. До зарегулирования стока плотинами на участке будущего Волгоградского водохранилища географически приближенного к резервуару понто-каспийской фауны обитало 9 видов перакарид, более удаленного Саратовского – 6 видов (Державин, 1912; Бенинг, 1924; Белявская, 1960, 1966 и др.). В Волгоградское водохранилище в период заполнения интродуцировали вселенцев из низовий Дона, преобразование комплекса перакарид вследствие замедления стока и в связи с этим изменением экологических условий сопровождалось интродукцией и реинтродукцией корофиид и мизид. В Саратовское водохранилище перакариды вселяли в 1972–1974 гг., акклиматизационные мероприятия и их последствия были не столь масштабны, как в Волгоградском водохранилище.

Изменения в составе и структуре фауны перакарид Нижней Волги анализировали на основании собственных исследований зообентоса на Волгоградском (1979–2016 гг.) и Саратовском (1983–2016 гг.) водохранилищах с привлечением данных литературы (Константинов,

1969; Белявская, Вьюшкова, 1971; Дзюбан, Бородич, 1972; Ляхов, Любин, 1978; Нечваленко, 1980; Курина, 2014 и др.).

Анализировали причины изменения структуры численности и биомассы перакарид двух водохранилищ на экологически разнотипных участках (верхнем, среднем и нижнем) в разные периоды функционирования водохранилищных экосистем.

На примере Волгоградского водохранилища с применением дисперсионного анализа показано, что выявленные различия пространственной и временной динамики численности и биомассы перакарид подтверждаются статистическими критериями. На основании ранжирования видов макрозообентоса по численности и биомассе на разных типах донных грунтов определено значение видов перакарид в макрозообентосе.

Заиление донных грунтов, как следствие замедления течения в условиях зарегулирования стока, является одним из основных факторов, определяющих преобразование фауны и пространственное распределение перакарид на зарегулированном участке Нижней Волги. Максимально разнообразна фауна перакарид на песках разной крупности с наилком в сублиторали. Минимальное количество видов ежегодно регистрируется на плотных илах профундали приплотинных участков водохранилищ. В современных условиях продолжающееся перестроение грунтовых комплексов в водохранилищах способствуют трансформации состава и структуры макрозообентоса в целом и перакарид, как структурной единицы донного сообщества.

Особенности формирования состава и структуры перакарид на начальных этапах функционирования двух нижеволжских водохранилищ были обусловлены наличием биологического фонда и, в значительной степени, интенсивностью акклиматизационных мероприятий, а также разной скоростью сукцессивных процессов, связанной с различным водообменом.

В конце прошлого и в начале нынешнего столетия внедрение самопроизвольных вселенцев в Саратовское и Волгоградское водохранилища активизировалось. Нивелировались различия в количестве видов регистрируемых в рассматриваемых водоемах. В настоящее время на зарегулированном участке Нижней Волги идентифицировано 47 видов перакарид, в том числе 1 аборигенный вид и 8 представителей понто-каспийской фауны, обитавших в р. Волге до строительства плотин. Перакариды в исследуемых водохранилищах представлены интродуцентами и стихийными вселенцами.

В современных условиях в нижеволжских водохранилищах из надотряда Peracarida зарегистрированы представители 4 отрядов: Mysida – 6 видов, Amphipoda – 33, Isopoda – 2, Cumacea – 6, большинство видов встречаются в дночерпательных пробах редко и единично. Численно доминируют представители отряда Amphipoda..

Обогащение фаунистического состава перакарид в Саратовском и Волгоградском водохранилищах не способствовало увеличению абсолютных показателей их численности и биомассы, а так же доли данной группы беспозвоночных в общих показателях количественного развития макрозообентоса.

**ПЕЛАГИЧЕСКИЕ РАКООБРАЗНЫЕ ОЗЕРА ДАЛЬНЕЕ (КАМЧАТКА): МНОГО-
ЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ**

**PELAGIC CRUSTACEANS OF DALNEYE LAKE (KAMCHATKA): LONG TERM
DYNAMICS AND MODERN STATE**

Н. М. Вецлер

ФГБНУ Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, г. Петропавловск-Камчатский

N. M. Vetsler

FSBSI Kamchatka Research Institute Of Fisheries and
Oceanography, Petropavlovsk-Kamchatsky

E-mail: vetsler@kamniro.ru

Представлены результаты исследований пелагических ракообразных оз. Дальнее за 80-летний период (1938–2017). Показано решающее влияние пресса молоди нерки на межгодовые флуктуации кормовых организмов, видовой и размерный состав зоопланктонного сообщества. Неодинаковая уязвимость популяций ракообразных при усилении пресса молоди нерки резидентной и проходной форм определялась различиями в вертикальном распределении, плодовитости и размерно-генеративной характеристике кормовых организмов.

Results of studying pelagic crustaceans of Dalneye Lake for the period of 80 years (1938–2017) have been represented. Determining role of juvenile sockeye salmon stock in the interannual fluctuations of forage organisms, species composition and size structure of zooplankton community has been demonstrated. Different vulnerability of crustacean populations in terms of increasing pressure of resident and anadromous juvenile sockeye salmon stocks was due to different vertical distribution, fecundity and size-reproductive characteristics of the forage organisms.

Пелагические ракообразные, видовой состав, динамика численности ракообразных, многолетние исследования, озеро Дальнее, Камчатка.

Pelagic crustaceans, species composition, stock abundance dynamics of crustaceans, long-term researches, Dalneye lake, Kamchatka.

Озеро Дальнее, расположенное на юго-востоке Камчатского п-ва, – нерестово-нагульный водоем, обеспечивающий воспроизводство ценнейшего вида тихоокеанского лосося – нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.), и один из немногих объектов многолетних комплексных лимнологических исследований в нашей стране. В 2017 г. исполнилось 80 лет со времени образования стационарного пункта КамчатНИРО на берегу озера и начала систематического изучения дальнеозерской популяции нерки и ее кормовой базы.

Многолетние исследования показали, что этот водоем, имеющий площадь всего 1,36 км², может обеспечивать промысловую отдачу до 2500 кг/га нерки (Куренков, 1984). Высокая естественная рыбопродуктивность озера, в значительной степени, определяется его кормовыми условиями, обеспечивающими хороший рост молоди в пресноводный период жизни. В пелагиали оз. Дальнее нерка нагуливается от одного до трех, а иногда даже до четырех лет и питается в это время, в основном, планктонными ракообразными (Вецлер, Погодаев, 2011). Масса тела покатной молоди зависит от трофических условий в водоеме и, в среднем, для смолтов в возрасте 1+ составляет 10,5 г; двухгодовиков (2+) – 17,2 г; трехгодовиков (3+) – 29,7 г (Вецлер, Погодаев, 2011), что превышает аналогичные показатели молоди в крупнейших нерковых озерах Камчатки: Курильское и Азабачье (Бугаев, 2011).

Многолетние колебания численности нерестовых заходов нерки, определяющих межгодовую динамику плотности нагуливающейся молоди, явились причиной изменений в структуре зоопланктонного сообщества оз. Дальнее. В планктонной фауне снизилось число доминантов, сократилось количество видов веслоногих раков и увеличилось – ветвистоусых (рис. 1), изменилась размерная структура сообщества.

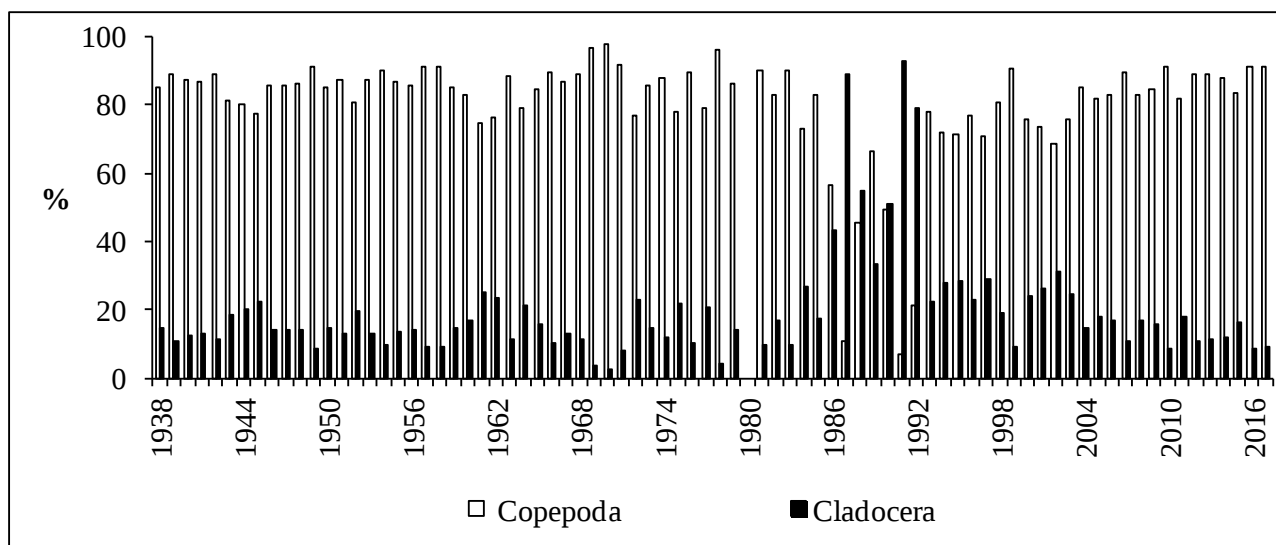


Рис. 1. Многолетние изменения относительной численности веслоногих и ветвистоусых ракообразных в пелагиали оз. Дальнее в 1938–2017 гг.

Так в 1938–1980 гг. доминирующий комплекс был представлен тремя видами: из Copepoda – *Cyclops scutifer* Sars и *Leptodiatomus angustilobus* Sars, из Cladocera – *Daphnia (Daphnia) longiremis* Sars. В 1981–2017 гг. к ведущим видам ракообразных в пелагиали озера относились только два вида: *C. scutifer* и *D. longiremis*. Значение *L. angustilobus* в 1938–1990 гг. изменилось от доминирования среди ракообразных до полного исчезновения из водоема. На протяжении последних 26 лет (1991–2017 гг.) этот вид в планктоне не встречался.

В 1930–1940-е гг., при нагуле многочисленной проходной молоди нерки, количество *L. angustilobus* варьировало в пределах 0,2–2,1 тыс. экз./м³. Плотность карликов (озерной формы нерки, не мигрирующей в море) в этот время была невысока и составляла 0,03–0,10 тыс. экз./га. В период депрессии дальнеозерского стада, в результате сокращения возвратов половозрелой нерки в озеро, и снижения численности молоди проходной формы, выкармливающейся в озере, происходил постепенный рост биомассы ракообразных (Кожевников, 1970). Хорошие кормовые условия в 1960–1970-е гг. способствовали росту численности резидентной формы нерки (Крогиус, 1981). Обладая более быстрым ростом и достигая при созревании массы тела, равной 150 г, карлики потребляют значительно больше пищи, чем проходная молодь нерки. Повышенные пищевые потребности рыб резидентной формы при максимальном росте их численности в 1970-е – начале 1980-х гг., и избирательное выедание карликами наиболее крупного вида ракообразных явилось причиной снижения количества *L. angustilobus* в водоеме. В 1981–1985 гг. доля диаптомуса в общей численности ракообразных составила всего 2%, и он стал относиться к группе редко встречающихся видов. Увеличение численности половозрелой нерки, заходящей на нерест во второй половине 1980-х гг., и резкое усиление пресса проходной молоди на зоопланктон в 1986–1990 гг. привело к полному выеданию *L. angustilobus*.

Большинство рыб-планктонофагов является визуальными хватателями, выбирающими, в первую очередь, наиболее крупных зоопланктеров (Brooks, Dodson, 1965; Ивлев, 1977; Гиляров, 1987). Поэтому уменьшение численности крупных видов – результат чисто механического изъятия их рыбами. Преимущественное выедание наиболее крупных, нередко очень малочисленных, видов ракообразных неоднократно отмечалось как в лабораторных (Brooks, 1968), так и в природных условиях (De Bernardi, Giussani, 1975; Пихтова, 1981). По

отношению к *L. angustilobus*, как виду, чьи особи наиболее крупные и хорошо заметные, пресс молоди нерки является фактором, лимитирующим не только рост численности, но и возможность его существования. К причинам, способствующим исчезновению лептодиаптомуса, относятся обитание его в слоях, наиболее доступных для рыб-планктонофагов (0–20 м) (Кожевников, 1968), невысокая плодовитость (2,7–6,0 яиц/самку) и длительность жизненного цикла.

C. scutifer в оз. Дальнее – основной кормовой объект для молоди нерки и наиболее массовый вид ракообразных, составляющий, в среднем, 70% от их общей численности. Ведущее значение циклопа поддерживается благодаря высокой плодовитости, сложности структуры популяции (Куренков, 2005) и способности копеподитов старших стадий и половозрелых особей, для снижения выедания, находиться в светлое время суток в глубинных слоях водоема (Вецлер, 2008а). Доминирующее положение *C. scutifer* в планктоне озера связано и с его высокой пищевой пластичностью. Циклоп является полифагом, и наряду с растительной пищей и детритом, потребляет простейших, коловраток, молодь ракообразных (Павельева, Сорокин, 1971), поэтому, в условиях нехватки пищевых ресурсов этот вид оказывается в преимущественном положении по сравнению с фильтраторами, питающимися исключительно пищей растительного происхождения.

Основной фактор, определяющий колебания численности *C. scutifer* – количество нагуливающейся молоди нерки, зависящее от величины захода производителей. При повышении нерестовых заходов нерки и усилении пресса ее молоди на зоопланктон происходит уменьшение численности циклопов. Рост концентрации *C. scutifer* отмечен в периоды депрессивного состояния нерестового стада нерки и снижения выедания ракообразных ее молодь. В 1938–1956 гг. при нерестовых возвратах нерки составляющих, в среднем, 30,6 тыс. рыб, среднегодовой показатель численности циклопов был равен 6,1 тыс. экз./м³. В 1957–1972 гг. когда численность нерестового стада нерки сократилась, в среднем, до пяти тысяч экз., концентрация рачков в озере возросла почти в два раза и составила 11,3 тыс. экз./м³. В 1973–1983 гг. нерестовые подходы нерки снизились до 1,6 тыс. рыб, и численность циклопов в озере увеличилась до 21,1 тыс. экз./м³. В 1984–1990 гг. увеличение заходов половозрелых рыб и, как следствие, резкое усиление пресса молоди нерки привело к катастрофическому уменьшению плотности популяции *C. scutifer*. Наиболее сильное снижение численности рачков (0,5–3,2 тыс. экз./м³) происходило в 1987 и 1991–1992 гг. В 1993–2017 гг. количество заходящей на нерест нерки сократилось, уменьшилась численность нагуливающейся молоди, и вновь происходил постепенный рост плотности популяции циклопов, в среднем, составивший 26,5 тыс. экз./м³.

D. longiremis, как объект питания рыб и компонент экосистемы оз. Дальнее, стоит по своему значению на втором месте после *C. scutifer*. В многолетних изменениях численности дафний также прослеживается обратная связь с количеством молоди нерки, нагуливающейся в водоеме. В 1930–1940-е гг. при максимальной численности дальнеозерского стада нерки, количество *D. longiremis* в планктоне, в среднем, составляло 1,2 тыс. экз./м³. В 1950–1960-е гг. снижение заходов половозрелых рыб на нерест и уменьшение количества потребителей вызвало постепенный рост обилия дафний, в среднем, до 1,8 тыс. экз./м³. Однако в конце 1960-х и в 1970-е гг., вероятно, в результате воздействия на популяцию карликов, количество рачков в озере стало снижаться. Межгодовые флуктуации концентрации *D. longiremis* в 1938–1978 гг. происходили в пределах 0,4–3,0 тыс. экз./м³ и, в основном, не превышали среднемноголетний уровень 1938–2017 гг., равный 2,2 тыс. экз./м³. В 1981–2017 гг. диапазон изменений ее численности увеличился до 0,6–8,3 тыс. экз./м³. Наибольшее повышение обилия *D. longiremis* в водоеме отмечено в 1992–2003 гг.: концентрация рачков в планктоне в эти годы составляла, в среднем, 4,1 тыс. экз./м³. Начиная с 2004 г., вновь стала прослеживаться тенденция к снижению численности дафний, и межгодовые ее колебания стали происходить, в основном, ниже среднемноголетнего уровня.

Рост биомассы ракообразных и улучшение трофических условий в озере в 2000–е гг. способствовало повышению численности резидентной формы нерки (Вецлер, 2008б; Вецлер,

Погодаев, 2011). После исчезновения *L. angustilobus* наибольший пресс со стороны карликов стала испытывать популяция *D. longiremis*. Увеличение количества резидентной формы нерки повлияло и на размерный состав популяции. В результате селективного изъятия карликами наиболее крупных особей происходило измельчание дафний. Так, в 1982–1990 гг. средние размеры рачков колебались в пределах 0,71–0,83 мм, а в 1995–2017 гг., на фоне снижения численности проходной нерки, средний популяционный размер *D. longiremis* уменьшился до 0,62–0,77 мм.

До 1965 г. в планктоне озера не отмечали мелкого ветвистоусого рачка *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* (O.F. Müller) (Кожевников, 1968). В 1970-е и начале 1980-х гг. босмина была обычным, но малочисленным видом дальнеозерского зоопланктонного комплекса. В условиях умеренного пресса со стороны рыб в планктоне доминировали *C. scutifer* и *D. longiremis*, количество *B. longirostris* было минимальным. При повышении заходов рыб-производителей во второй половине 1980-х гг. и нагуле многочисленных поколений молоди проходной формы были отмечены не наблюдаемые раньше всплески численности босмины. Выедание молодью нерки крупных ракообразных и освобождение пищевых ресурсов привело к массовому развитию мелкого вида, способного успешно существовать в условиях сильного пресса рыб. В 1981–1999 гг. обилие *B. longirostris* находилось в прямой зависимости от количества потребителей. В 2000–2006 гг. межгодовые изменения ее численности происходили в диапазоне 3,4–7,2 тыс. экз./м³ и превышали среднемноголетнее значение, равное 2,5 тыс. экз./м³. Начиная с 2007 г. преобладала тенденция к снижению количества босмины в водоеме. Уменьшение численности *B. longirostris*, вида известного в качестве индикатора эвтрофирования (Андронникова, 1980, 1996; Лазарева, 2010; Смирнов, 2010), происходило на фоне постепенной олиготрофизации водоема, связанного со снижением поступления фосфора с нерестующей рыбой, тела которой, разлагаясь после гибели, обогащают озерные воды биогенными элементами и органическим веществом (Крохин, 1957, 1967, 1974). Межгодовые колебания содержания фосфатов в эвфотическом слое в 2004–2017 гг. составляли 0,012–0,018 мг Р/л и были, в основном, ниже среднемноголетнего уровня (0,018 мг Р/л), рассчитанного для периода 1981–2017 гг.

В 2002–2017 гг. в планктоне озера в небольшом количестве развивалась, не отмечаемая ранее, *Daphnia* (*Daphnia*) *galeata* Sars, что связано с влиянием климатических изменений и ростом температуры воды в озере в безледный период (Вецлер, 2012; 2014). Этот вид относится к теплолюбивым формам и служит индикатором потепления озерных вод. Как и *D. longiremis*, *D. galeata* в 2002–2017 гг. испытывала сильный пресс со стороны карликов, и ее численность в озере не превышала 900 экз./м³.

Итак, за 80-летний период исследований в зоопланктонном сообществе оз. Дальнее произошли значительные изменения, обусловленные, в основном, динамикой нерестового стада нерки. Долговременные колебания величины заходов рыб-производителей, определяющие обилие нагуливающейся молоди проходной и резидентной формы в пелагиали водоема, повлияли на видовой состав, динамику численности ракообразных и размерную структуру всего сообщества. Повышение плотности нагуливающейся молоди нерки приводило к снижению концентрации кормовых организмов, смене доминирующих видов, измельчанию популяций ветвистоусых раков и замене крупных форм на мелкие короткоциклические. Степень выедания ракообразных при усилении пресса молоди нерки резидентной и проходной формы зависела от вертикального распределения зоопланктонных организмов, различий в плодовитости и размерно-генеративной характеристике видов. Яйценосные самки *B. longirostris* созревают при длине 0,26 мм и эффективно обеспечивают воспроизводство популяции даже в условиях сильного пресса рыб. Размеры яйценосных самок *D. longiremis* составляют 0,43–1,45 мм. При повышении количества нагуливающейся молоди нерки и селективном изъятии ею более крупных особей, происходит измельчание половозрелых дафний до 0,43–0,78 мм. Рачки таких размеров выедаются в меньшей степени и способны обеспечить воспроизводство потомства, правда, на очень низком уровне, поскольку плодовитость мелких дафний минимальна. Размеры самок *L. angustilobus*

независимо от пресса нерки изменяются в очень узких пределах (1,35–1,58 мм) и, как самые крупные, потребляются рыбой в первую очередь.

Список литературы

- Андронникова И.Н. 1980. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера (по материалам многолетних наблюдений на оз. Красном). Л.: Наука, с. 78–99.
- Андронникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб: Наука. 1996. 189 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка – 2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.) // Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 380 с.
- Вецлер Н.М. 2008а. Сезонные изменения вертикального распределения зоопланктонных организмов в озере Дальнее (Камчатка) // Материалы конференции «Чтения памяти профессора В. Я. Леванидова». Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 208–223.
- Вецлер Н.М. 2008б. Некоторые аспекты современного состояния экосистемы озера Дальнее // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 11. С. 24–31.
- Вецлер Н.М. 2012. Результаты многолетнего мониторинга термического режима озера Дальнее (по материалам 1981–2010 гг.) // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 26, Ч. 1. Петропавловск-Камчатский. С. 5–11.
- Вецлер Н.М. 2014. Тенденции многолетних изменений температурного режима озера Дальнее (Камчатка) // Материалы международной научной конференции «Рыбохозяйственные водоёмы России: фундаментальные и прикладные исследования», посвященной 100-летию ГОСНИОРХ (Санкт-Петербург, 6–10 октября 2014 г.) Санкт-Петербург: ООО Процвет. С. 868–873.
- Вецлер Н.М., Погодаев Е.Г. 2011. Влияние трофических условий в озере Дальнем на массу тела и возрастную структуру смолтов нерки // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 165. С. 272–282.
- Гиляров А.М. 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука. 190 с.
- Ивлев В.С. 1977. Экспериментальная экология питания рыб // Киев: Наукова думка. 250 с.
- Кожевников Б.П. 1968. К вопросу о суточных вертикальных миграциях зоопланктона оз. Дальнего // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 139–150.
- Кожевников Б.П. 1970. Многолетние изменения количества пелагического зоопланктона в оз. Дальнем и их причины // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 115–121.
- Крогиус Ф.В. 1981. Роль карликовых форм в воспроизводстве проходной красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) // Вопросы ихтиологии. Т. 21. Вып. 6. С. 976–984.
- Крохин Е.М. 1957. Источники обогащения нерестовых озер биогенными элементами // Изв. ТИНРО. Т. 45. С. 29–35.
- Крохин Е.М. 1967. Влияние размеров пропуска производителей красной на фосфатный режим нерестовых озер // Изв. ТИНРО. Т. 57. С. 31–54.
- Крохин Е.М. 1974. К расчету количества аллохтонного органического вещества, поступающего в оз. Дальнее // Изв. ТИНРО. Т. 90. С. 93–96.
- Куренков И.И. 1984. Биологические ресурсы внутренних водоёмов Камчатки // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М: Наука. С. 87–98.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 178 с.
- Лазарева В.И. 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 183 с.
- Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И. 1971. Изучение питания зоопланктона озера Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 22(25). С. 56–63.

- Пухтова Т.С. 1981. Количественная оценка трофических связей между зоопланктоном и рыбами–планктофагами в озере Белом (Вологодская обл.) // Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: ЗИН АН СССР. С. 35–38.
- Смирнов Н.Н. 2010. Историческая экология пресноводных зооценозов. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 225 с.
- De Bernardi R., Giussani G. 1975. Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagous fish. // Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol. Vol. 19. Part 4. P. 2906–2912.
- Brooks J.L. 1968. The effects of prey selection by lake planktivores // Syst. Zool. V. 17. N 3. P. 273–291.
- Brooks J.L., Dodson S.I. 1965. Predation, body size and composition of plankton // Science. V. 150. N 3692. P. 28–35.

УДК 574.64, 574.24

ПУТИ ИССЛЕДОВАНИЯ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЛАБОРАТОРНЫХ КУЛЬТУР ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ, ПРИМЕНЯЕМЫХ ДЛЯ БИОТЕСТИРОВАНИЯ

WAYS TO STUDY MORPHO-PHYSIOLOGICAL PARAMETERS IN LABORATORY CULTURES OF THE CLADOCERANS USED FOR BIOASSAY

О. В. Воробьева^{1,2}, Т. А. Самойлова², Д. М. Гершкович¹
O. V. Vorobieva^{1,2}, T. A. Samoilova², D. M. Gershkovich¹

¹ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова», Москва

²ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», Москва

¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow

²Russian federal research institute of fisheries and oceanography, Moscow

E-mail: olvorobieva@rambler.ru, asamoilova@mail.ru, papirus451@yandex.ru

*Проведено сравнение морфо-функциональных параметров трех пар линий ветвистоусых ракообразных (*D. pulex*, *D. magna* и *C. affinis*), различавшихся длительностью культивирования в лабораторных условиях. Показано, что линии рачков одного вида характеризуются различными средними размерами, плодовитостью и чувствительностью к токсическому воздействию. Выполнен обзор факторов, предположительно влияющих на характеристики лабораторных культур ветвистоусых ракообразных, предложены пути исследования их морфо-функциональных параметров в связи с применением для биотестирования.*

*Comparison of the functional parameters of three pairs of lines of cladocerans (*D. pulex*, *D. magna* and *C. affinis*), differed in the duration of laboratory cultivation, was carried out. It is shown, that the lines of the crustaceans of one species are characterized by different mean sizes, fecundity and sensitivity to toxic impact.*

В основе метода биотестирования лежит оценка биологического действия проб воды и водных растворов по изменению тест-функций лабораторных организмов, помещенных в исследуемую среду. Несмотря на широкое использование, высокую чувствительность и биологическую значимость метода, многие аспекты его применения не выяснены, в частности, не установлены причины внутривидовой вариабельности количественных значений тест-функций организмов, использующихся при биотестировании. Даже при использовании рекомендаций сертифицированных методов по акклиматизации культур, гидробионты, полученные из раз-

личных природных источников, обитающие в лаборатории на протяжении разного времени или культивируемые в разных лабораториях, могут существенно отличаться друг от друга по значениям морфо-физиологических параметров, что может привести к снижению воспроизводимости и существенному различию результатов, полученных в разных лабораториях.

Известно, что в лабораторных условиях, несмотря на стандартизацию внешних факторов среды, наблюдается вариабельность жизненных показателей ракообразных [2, 4]. Различается чувствительность разных лабораторных линий дафний к токсическим веществам. Например, чувствительность шести лабораторных линий дафний к кадмию в острых опытах различалась на два порядка: ЛК₅₀ составила от 3,6 до 115,9 мкг/л [5]. Причем линии, чувствительные к одним веществам оказались нечувствительными к другим – например, линия, наиболее чувствительная к кадмию и марганцу, была наименее чувствительной к цинку.

Исследования, проведенные на трех видах ветвистоусых ракообразных (*Daphnia pulex* Leydig, *D. magna* Straus и *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg) показали, что разные лабораторные линии рачков одного вида характеризуются различными средними размерами и плодовитостью (таблица).

Каждый вид ракообразных представлен двумя линиями, которые различались по длительности культивирования в условиях синхронной лабораторной культуры, а также по источнику происхождения культуры (кроме *Daphnia pulex*).

Культуры *D. pulex*, полученные из одного пруда в окрестностях Звенигородской биологической станции имени Н.С. Скадовского, культивировали в лаборатории в течение разного времени: на протяжении 9 и 33 поколений (F₉ и F₃₃).

Культуры *Daphnia magna* и *Ceriodaphnia affinis* представлены линиями, которые содержали в условиях лаборатории на протяжении ряда лет (более 400 поколений), а также недавно введенными в синхронную культуру и прошедшими рекомендованную процедуру адаптации (15–20 поколение) [1].

Таблица. Морфо-функциональные параметры исследованных линий ракообразных

Параметры культур	<i>Daphnia pulex</i> , 21 сутки		<i>Daphnia magna</i> , 21 сутки		<i>Ceriodaphnia affinis</i> , 11 суток	
	F ₃₃	F ₉	F ₄₄₆	F ₁₈	F ₄₀₀₊	F ₁₆
Средняя суммарная плодовитость 1 самки за время эксперимента, особи	48±6	41±2	25±1	33±3	13±1	18±1
Размеры тела, мм	2,65±0,03	2,57±0,04	2,78±0,02	2,71±0,03	-	-
ЛК ₅₀ K ₂ Cr ₂ O ₇ за время эксперимента, мг/л	0,10	0,36	0,20	0,13	1,80	1,67

Особи *Daphnia pulex* из более «старой» культуры (F₃₃) обладали более крупными размерами тела по сравнению с F₉, тогда как разница в плодовитости оказалась статистически незначимой. У *Daphnia magna* особи из «старой» культуры (F₄₄₆) также были более крупными, а плодовитость их была меньше, чем у культуры F₁₈. У цериодафний линии F₄₀₀₊ также была обнаружена меньшая плодовитость, чем у линии F₁₆ (все различия между линиями *Daphnia magna* и *Ceriodaphnia affinis* статистически значимы).

Обнаружены различия чувствительности разных линий исследованных видов кладоцер к стандартному токсиканту – бихромату калия. У *Daphnia pulex* культура, более длительное время культивировавшаяся в лаборатории, показала большую чувствительность к действию токсиканта, тогда как у *Daphnia magna* и цериодафний более чувствительными оказались линии с меньшим сроком культивирования в лаборатории.

Причины расхождения результатов биотестирования между лабораториями, как правило связывают с генетическими различиями тест-организмов в разных лабораториях и различиями условий культивирования (не считая ошибок в проведении экспериментов) [5]. Также исследователями поднимался вопрос, в какой степени разница в реакциях лабораторных линий дафний на токсиканты отражает степень их адаптации к лабораторным условиям [6].

Полученные данные показывают, что длительность культивирования в лаборатории предположительно влияет на чувствительность к токсикантам и морфо-функциональные параметры тест-организмов, поскольку в экспериментах с *D. pulex* обе культуры были взяты из одного источника, что снижает вероятность существенных генетических различий.

Влияние длительности культивирования включает в себя как фактор адаптации к лабораторным условиям, так и, вероятно, флуктуации параметров культуры тест-организмов в стабильных благоприятных условиях, связанные с сезонными и другими факторами [3, 7]. Ветвистоусые ракообразные являются перспективным объектом для выявления роли каждого из этих факторов благодаря особенностям размножения (длительный циклический партеногенез) и относительно короткому жизненному циклу.

Короткий жизненный цикл позволяет вести наблюдение за экспериментальной линией дафний на протяжении многих поколений и исследовать стабильность или возможные изменения различных параметров культуры в течение длительного времени.

Способность к длительному партеногенетическому размножению, когда генотип материнских особей воспроизводится без изменений (без рекомбинации), позволяет легко получить линии с одинаковым генотипом (клоны), и таким образом дает возможность в экспериментах отделить генетическую составляющую вариабельности исследуемых характеристик культур. Известно, что многие лабораторные культуры дафний представляют собой клоны [5]. Хотя в природе популяция дафний в водоеме представляет собой композицию клонов, размножающихся партеногенетически и сосуществующих на протяжении вегетативного сезона, в лаборатории такое сосуществование нельзя долго поддерживать из-за относительно малой численности культуры при культивировании методом синхронных поколений. В такой культуре разнообразие генотипов может снизиться до 1-2 за несколько поколений только за счет случайного отбора потомства в каждом поколении, как показало имитационное моделирование. Таким образом, для исследования влияния различных факторов на культуры дафний целесообразно создавать серию лабораторных культур-клонов с разными генотипами.

При исследовании различных параметров культур дафний обычно основное внимание уделяют сравнению величин этих параметров, но редко обсуждают вариабельность этих величин, кроме как в связи со статистической значимостью различий. Однако исследование вариабельности представляется целесообразным, например, при изучении влияния генетической неоднородности культуры, либо в качестве дополнительного показателя токсичности веществ при биотестировании.

В экспериментах на *Daphnia magna* были отмечены существенные (в несколько раз) различия дисперсии для показателей плодовитости и чувствительности к бихромату калия (по показателю ЛК₅₀), но эти различия оказались статистически незначимыми при схеме эксперимента, рекомендованной методиками биотестирования (т.к. эти методики ориентированы на выявление различий величин, а не их вариабельности), в частности из-за недостаточного количества повторностей при определении плодовитости.

Таким образом, в дальнейших исследованиях лабораторных культур ветвистоусых ракообразных в связи с их применением в биотестировании должны быть решены следующие задачи:

- исследовать различные характеристики лабораторных культур и их вариабельность при длительном культивировании в стабильных благоприятных условиях;
- исследовать роль генетического фактора путем проведения экспериментов на серии культур-клонов;
- исследовать роль адаптации к лабораторным условиям в расхождении результатов биотестирования между различными лабораторными культурами клодоцер.

Список литературы

1. Воробьева О.В., Гершкович Д.М., 2015. Изменение трофической активности ветвистоусых ракообразных как показатель токсического действия // Механизмы устойчивости и адаптации биологических систем к природным и техногенным факторам: сборник материалов Всероссийской научной конференции (22–25 апреля 2015 г.). Киров: ООО "ВЕСИ" С. 48–51.
2. Воробьева О.В., Филенко О.Ф., Исакова Е.Ф., 2013. Изменения плодовитости лабораторной культуры *Daphnia magna* // Перспективы науки. № 9. С. 11–14.
3. Исакова Е.Ф., Юклеевских М.Ю., 1998. Сезонные изменения резистентности лабораторной культуры *D. magna* Str. к бихромату калия. // Биология внутренних вод. № 3. С. 76–82.
4. Филенко О.Ф., Исакова Е.Ф., Гершкович Д.М., 2013. Стимуляция жизненных процессов у *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg (Crustacea, Anomopoda) при действии низких концентраций потенциально токсичных веществ // Биология внутренних вод. № 4. С. 89–93.
5. Baird D.J., Barber I., Bradley M., Soares A., Calow P.A., 1991. Comparative study of genotype sensitivity to acute toxic stress using clones of *Daphnia magna* Straus // Ecotoxicology and Environmental Safety. Vol. 21 (3), P. 257–265.
6. Baird D.J., Barber I., Bradley M., 1989. The *Daphnia* bioassay: a critique // Hydrobiologia. Vol. 188: P. 403.
7. Filenko O.F., Isakova E.F., Gershkovich D.M., 2011. The lifespan of the Cladoceran *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg in a laboratory culture // Inland water biology. Vol. 4(3). P. 283–286.

УДК 593.14 (262.5)

ЗООПЛАНКТОН БУХТЫ КАЗАЧЬЕЙ (КРЫМ, ЧЕРНОЕ МОРЕ)

ZOOPLANKTON OF THE KAZACH'YA BAY (CRIMEA, BLACK SEA)

Е. А. Галаговец, И. Ю. Прусова
ФГБУН Институт морских биологических
исследований им. А.О. Ковалевского,
Севастополь

Е.А. Galagovets, I.Yu. Prusova
The A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research
Sevastopol
E-mail: didobe@mail.ru
E-mail: iprusova@gmail.com

По материалам двугдодичных сборов (2011–2012 гг.) впервые охарактеризованы таксономический состав, численность и структура сообщества зоопланктона в бухте Казачьей. Зоопланктон бухты представлен обычными в прибрежной зоне Черного моря организмами, включая недавнего вселенца *Oithona davisae*. Круглогодично количественно доминировали копеподы, среди которых наиболее многочисленными были *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus* и *O. davisae*. Из других групп самыми массовыми были личинки *Bivalvia*, *Gastropoda* и *Cirripedia*, с наибольшей их численностью в летне-осенний период.

On the basis of the two-year sampling (2011–2012), taxonomic composition, abundance and community structure of zooplankton in the Kazach'ya Bay were characterized for the first time. Zooplankton were represented by organisms common in the coastal zone of the Black Sea, including the recent invader *Oithona davisae*. Copepods numerically dominated year-round, the most abundant were *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus* and *O. davisae*. *Bivalvia*, *Gastropoda*, and *Cirripedia* larvae dominated other groups, being the most abundant during summer-autumn period.

Ключевые слова: зоопланктон, копеподы, Черное море, бухта Казачья

Key words: zooplankton, copepods, the Black Sea, the Kazach'ya Bay

Зоопланктон прибрежной зоны Черного моря в районе Севастополя довольно хорошо изучен. Охарактеризованы структура и динамика зоопланктонного сообщества в Севастопольской бухте [3, 4 и др.], изменения численности и биомассы жизнеспособного и мертвого зоопланктона в бухтах Южной, Круглой [8]. Прибрежные акватории близ Севастополя различаются по экологическим условиям и, в частности, по степени антропогенной нагрузки [9], что, несомненно, определяет особенности состояния их фауны. Кроме того, происходящие в последние десятилетия изменения таксономической структуры зоопланктона Черного моря, вызванные прежде всего массовым развитием видов-вселенцев – гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*, копеподы *Oithona davisae* [4, 5, 10 и др.] – обуславливают необходимость постоянного и тщательного изучения таксономического состава планктона прибрежий.

Бухта Казачья находится на Гераклеюмском полуострове, в Севастопольском регионе (юго-западный берег Крыма). Это мелководная бухта, со средней глубиной 10 м, уменьшающейся к кутовой части и увеличивающейся к выходу, считается одной из наиболее чистых акваторий в системе севастопольских бухт [7]. Береговая линия бухты разветвляется на западный и восточный рукава и имеет общую длину около 3 км. В 2007 году акватория бухты Казачьей была отнесена к составу природно-заповедного фонда Украины, в настоящее время является государственным природным общезоологическим заказником регионального значения Постановлением правительства Севастополя от 29.04.2016 № 405-ПП «Об утверждении Положения о государственном природном общезоологическом заказнике регионального значения "Бухта Казачья"». Тем не менее, ранее в данной акватории исследований зоопланктона не проводилось.

Цель настоящей работы – охарактеризовать таксономическое разнообразие и количественные показатели зоопланктона в бухте Казачьей.

Пробы собирали на шести станциях, расположенных в кутовой части и устье бухты (рис. 1). На ст. 6 пробы собирали с двух сторон отвесного края искусственного каменного мола. Отбор проб проводили сетью Джели с площадью входного отверстия 0,1 м² и размером ячеей фильтрующего сита 132 мкм. На всех станциях облавливали слой от дна до поверхности: ст. 1 – 5–0 м; ст. 2 – 7–0 м; ст. 3, 4, 5 – 10(15)–0 м; ст. 6 – 5–0 м. Пробы фиксировали раствором 4 %-ного нейтрального формалина. Таксономический состав зоопланктона определяли под микроскопом МБС-9 с использованием камеры Богорова. Малочисленные формы просчитывали во всей пробе, массовые – в 1/20 или 1/10 части пробы в двух повторностях. Взрослых и ювенильных копепод (в том числе и науплиальные стадии) определяли до вида, остальных животных – до возможно более низкого таксономического уровня. Всего исследовано 57 проб.

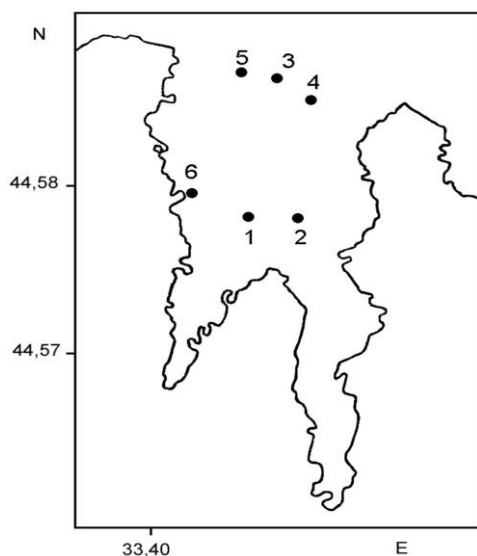


Рис. 1. Схема станций.

В проанализированном материале зарегистрировано 32 таксона, из числа которых 19 определены до вида. Голопланктон был представлен, главным образом, копеподами, как обычными для открытых вод и прибрежий Черного моря видами *Acartia clausi*, *A. tonsa*, *Calanus euxinus*, *Centropages ponticus*, *Oithona similis*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, так и интерстициальными организмами – представителями циклопоид, гарпактикоид, которых не определяли до уровня вида. В 88% проб была обнаружена *Oithona davisae* – вид-вселенец, регистрируемый в Черном море с 2001 г. [5]. В отдельных пробах в единичных экземплярах были встречены полупаразитический вид *Monstrilopsis zernowi* и гипонейстонный вид *Pontella mediterranea*. Из других организмов голопланктона отмечены гребневвики, ктеноподы *Evadne spinifera*, *Penilia avirostris*, *Pleopis polyphemoides* и *Pseudevadne tergestina*, аппендикулярии *Oikopleura dioica*, щетинкочелюстные *Sagit-*

ta setosa, учитывали также динофлагелляту *Noctiluca scintillans*. Меропланктон был представлен личинками двусторчатых и брюхоногих моллюсков, полихет, декапод, форонид, науплиусами усоногих раков.

Численность зоопланктона, как общая, так и отдельных таксонов, в 2011 г. была выше, чем в 2012 г. Объяснить этот факт можно как межгодовыми колебаниями численности, так и различием в количестве и локализации мест отбора проб: в 2012 г. пробы собирали, в основном, на одной станции № 6. Тем не менее, тренды сезонной динамики структуры сообщества зоопланктона были сходны в 2011 и 2012 гг. Копеподы были самым массовым компонентом зоопланктона на протяжении всего периода исследований. В 2011 г. доля копепод в общей численности (без учета ноктилюки) колебалась от 57.1 до 97.9%, составляя в среднем 80.6%; в 2012 г. этот показатель варьировал в пределах 50.7–95.1%, составляя в среднем 72.8%. Степень доминирования копепод уменьшалась в летне-осенние месяцы на фоне существенного увеличения численности других групп (рис. 2), представленных в это время года, главным образом, личинками полихет, двусторчатых и брюхоногих моллюсков, науплиусами усоногих раков. Количество этих животных в летне-осенний период многократно возрастало по сравнению с зимними месяцами (рис. 2). Общая численность зоопланктона в теплое время года увеличивалась также за счет ктенопод *E. spinifera*, *P. avirostris*, *Podon* sp., *P. polyphemoides* и *P. tergestina*, которые были отмечены только в период с мая по ноябрь. *O. dioica* и *S. setosa* присутствовали в планктоне бухты на протяжении всего периода исследований, сезонных изменений численности этих организмов не выявлено.

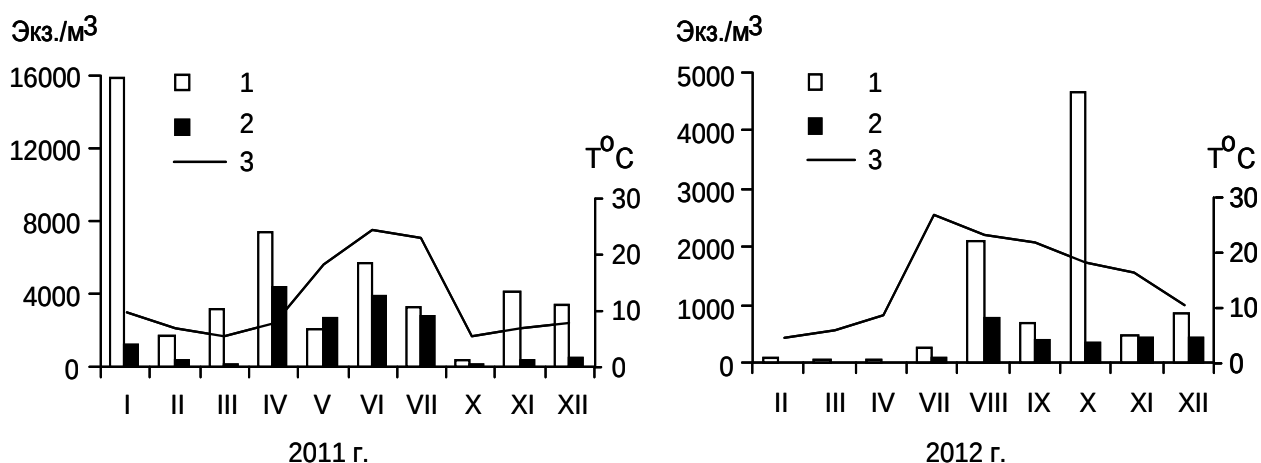


Рис. 2. Численность зоопланктона в бухте Казачьей в 2011 и 2012 гг. 1 – Copepoda, 2 – другие группы, 3 – температура поверхности воды.

Среди копепод наиболее многочисленными были *A. clausi*, *P. parvus* и *O. davisae*. Их вклад в общую численность копепод составлял в среднем 31.9, 27.1 и 14.6% в 2011 г., и 12.3, 13.5 и 42.3% в 2012 г., соответственно. Эти массовые виды, а также менее обильные *P. elongatus* и *O. similis* (6.9 и 6.2% в 2011 г., 1.2 и 0.4% в 2012 г. соответственно), встречались в планктоне бухты в течение всего периода исследований. Данные виды были представлены всеми стадиями развития во все сезоны, что свидетельствует об их круглогодичном размножении в бухте Казачьей. *C. ponticus* зарегистрирован в планктоне бухты только в мае-ноябре (с вкладом в общую численность копепод 2.9 и 12.5% в 2011 и 2012 гг., соответственно). *C. euxinus* также был отмечен во все сезоны 2011 и 2012 гг., но был представлен, в основном, науплиальными стадиями и, редко, младшими копеподитными стадиями. Несколько копеподитов I-IV стадий и науплиусы довольно редкого в настоящее время у крымского побережья вида *P. mediterranea* найдены в июле 2011 г. на станциях 3 и 5. *A. tonsa* отсутствовала в пробах в 2011 г.; самки, самцы и копеподитные стадии этого вида отмечены лишь в августе-октябре 2012 г. в небольшом количестве (2–78 экз./м³) на всех станциях.

Известно, что копеподы *A. clausi*, *C. euxinus*, *P. elongatus*, *P. parvus* и *O. similis* размножаются в Черном море непрерывно, имея от шести до девяти генераций в год [2, 11], поэтому

круглогодичное присутствие в бухте Казачьей в популяциях этих видов ювенильных особей вполне закономерно. Науплиусы и копеподиты *C. euxinus*, типичного холодолюбивого обитателя открытых вод Черного моря, а также единичные особи гипонейстонного рачка *P. mediterranea*, возможно, заносятся в мелководную бухту из верхних слоев прилегающих акваторий в процессе водообмена. Факт отсутствия в бухте в зимний период копепод *A. tonsa* и *C. ponticus*, а также кладоцер *E. spinifera*, *P. avirostris*, *Podon* sp., *P. polyphemoides*, *P. tergestina*, вероятно, обусловлен тем, что эти виды являются теплолюбивыми, присутствующими в черноморском планктоне лишь в летне-осенние месяцы [2, 3]. Отсутствие *A. tonsa* в бухте в течение всего 2011 г., возможно, связано с тем, что для этого вида характерна достаточно высокая межгодовая и сезонная изменчивость численности [6]. Возрастание численности организмов меропланктона в теплое время года, отмеченное в бухте Казачьей, характерно также и для других районов крымских побережий – неритической зоны вблизи Севастополя [2], Севастопольской бухты [4], акватории Карадагского природного заповедника [1].

O. davisae – вид, сравнительно недавно вселившийся в Черное море. Впервые для черноморского региона он (определявшийся как *O. brevicornis*) был зарегистрирован в Севастопольской бухте в 2001 г. с малой численностью [5, 10, 12]. К 2006 г. этот вид развился в Севастопольской бухте массово и достигал 80–90% от общей численности копепод [8]. В бухте Казачьей *O. davisae* в 2011–2012 гг. являлась одним из доминирующих видов копепод (достигая 685 экз. м⁻³), что составляло до 42.3% от их общей численности.

Таким образом, проведенное исследование показало, что зоопланктон бухты Казачьей представлен обычными в настоящее время в прибрежной зоне Черного моря организмами, включая недавнего вселенца – копеподу *Oithona davisae*. Количественно доминировали копеподы, среди которых наиболее многочисленными были *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus* и *O. davisae*. Из других групп по численности преобладали личинки Bivalvia, Gastropoda, Cirripedia, доля которых в планктоне бухты возрастала в летне-осеннее время. Выявленные таксономический состав и структура сообщества зоопланктона бухты Казачьей в целом соответствуют таковым, отмеченным для других районов Крымских побережий.

Авторы выражают глубокую благодарность О.И. Беляевой за организацию отбора проб зоопланктона в бухте Казачьей и всестороннюю помощь в процессе сбора материала; С.А. Хворову, Д.А. Алтухову и А. Матвееву за помощь в отборе проб зоопланктона.

Исследование реализовано в рамках выполнения ФГБУН ИМБИ Государственного задания на 2015-2017 гг. по теме «Мониторинг биологического разнообразия гидробионтов Черноморско-Азовского бассейна и разработка эффективных мер по его сохранению» (№ 0828-2014-0014).

Список литературы

1. Безвушко А.И., 2011. Видовой состав и сезонная динамика меропланктона района Карадагского природного заповедника (Черное море) // Экология моря. Вып. 56. С. 23–27.
2. Грезе В.Н., Балдина Э.П., Билева О.К., 1971. Динамика численности и продукции основных компонентов зоопланктона в неритической зоне Черного моря // Биология моря. К.: Наук. думка. Вып. 24. С. 12–49.
3. Губанова А.Д., 2003. Многолетние изменения в сообществах зоопланктона Севастопольской бухты // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). С. 83–103.
4. Губарева Е.С., Светличный Л.С., Романова З.А. и др., 2004. Состояние зоопланктонного сообщества Севастопольской бухты после вселения гребневика *Beroe ovata* в Черное море (1999 – 2003) // Морск. экол. журн. Т. 3. Вып. 1. С. 39–46.
5. Загородняя Ю.А., 2002. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Черное море? // Экология моря. Вып. 61. С. 43.
6. Загородняя Ю.А., 2010. Мезопланктон // Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Черного морей. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. С. 49–63.

7. Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В., 2002. Экологическая характеристика бухты Казачья // Экология моря. Вып. 61. С. 85–89.
8. Павлова Е.В., Мельникова Е.Б., 2006. Годовые колебания количественных показателей зоопланктона в прибрежье у Севастополя (1998 – 2003) // Морск. экол. журн. Вып. 2. С. 63–73.
9. Павлова Е.В., Мурина В.В., Куфтаркова Е.А., 2001. Гидрохимические и биологические исследования в бухте Омега (Черное море, Севастопольский шельф) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Вып. 2. С. 159–176.
10. Gubanova A., Altukhov D., 2007. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // Aquatic Invasions. V. 2. (4). P. 407–410.
11. Svetlichny L.S., Kideys A.E., Hubareva E.S., Besiktepe S., Isinibilir M., 2006. Development and lipid storage in *Calanus euxinus* from the Black and Marmara seas: Variabilities due to habitat conditions // Journal of Marine Systems. P. 52–62.
12. Temnykh, A., Nishida, S., 2012. 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. V. 7 (3). P. 425–431.

УДК 595/3

МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CLADOCERA И COPEPODA) ОЗЕРА БОЛОНЬ И ОКРЕСТНЫХ ВОДОЕМОВ (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ)

MICRO-CRUSTACEANS (CLADOCERA AND COPEPODA) OF LAKE BOLON AND SURROUNDING WATER BODIES (Khabarovsk Territory, Russian Federation)

П. Г. Гарибян¹, Е. С. Чертопруд^{1,2}, А. Ю. Синева², А. А. Котов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

²Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

P. G. Garibyan¹, E. S. Chertoprud^{1,2}, A. Y. Sineva², A. A. Kotov¹

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

E-mail: petr.garibyan21@mail.ru, horsax@yandex.ru, artem_sinev@mail.ru, alexey-a-kotov@yandex.ru

Нами изучены пробы из озера Болонь (Хабаровский край) и близлежащих водоемов, в которых мы обнаружили 11 таксонов Copepoda и 45 таксонов Cladocera, в том числе, новые виды для этого региона.

Ключевые слова: Cladocera, Copepoda, Дальний восток, Болонь, фаунистика, биоразнообразие.

We studied samples from Lake Bolon (Khabarovsk Territory) and surrounding water bodies and discovered 11 taxa of Copepoda and 45 taxa of Cladocera, including several taxa new for this region.

Key words: Cladocera, Copepoda, Far East, Lake Bolon, fauna, biodiversity.

В последнее время наблюдается все возрастающее внимание биологов к изучению фауны континентальных водоемов Дальнего Востока России – региона, представляющего осо-

бый интерес для биогеографического районирования (Abell et al, 2008). Однако, многие группы микроскопических животных (такие как ветвистоусые и веслоногие ракообразные, Cladocera и Copepoda) остаются слабо изученными, при том, что фауна близлежащего Корейского полуострова изучается достаточно активно (Jeong et al., 2014). Предыдущие исследования микроскопических ракообразных Дальнего Востока касались отдельных водоемов данного региона (Боруцкий и др., 1952; Барабанщиков, 2000, 2001, 2002; Яворская, 2008). Следует отметить, что они не отличались глубиной анализа фауны и детальностью описаний отдельных таксонов. Данная традиция была нарушена лишь в последние годы, когда, в частности, появилась серия публикаций по ветвистоусым ракообразным бассейна р. Зея (Котов, Синева, 2011; Котов и др., 2011 а, б). Эти исследования показали, что разнообразие ветвистоусых ракообразных в регионе недооценено, а многие определения предыдущих авторов нуждаются в серьезной проверке, что делает преждевременными какие-либо серьезные биогеографические обобщения (Котов, 2016). Естественно, это касается не только бассейна Зеи, но и всего Дальнего Востока России, а также прилегающих к нему территорий. В частности, было выявлено проникновение теплолюбивых "тропических" видов и присутствие эндемичных видов, включая новые для науки виды (Котов, Синева, 2011). Данные исследования подтвердили высокую специфичность фауны Дальнего Востока РФ, а в особенности – его южной части. Подобные работы показывают необходимость интенсификации работ по изучению микроскопических ракообразных в данном регионе.

Объектом нашего исследования стало озеро Болонь, соединенное с Амуром системой протоков, с его притоками - реками Симми (ранее названное Симилюр), Харпи, Алкан. В данном бассейне ранее проводились исследования рачкового зоопланктона (Хахина, 1948; Боруцкий, 1952), однако, к старым определениям надо относиться с осторожностью вследствие серьезных последующих изменений систематики ветвистоусых и веслоногих ракообразных.

Материалом для работы послужили пробы, собранные в оз. Болонь и близлежащих водоемах в сентябре 2007 г. А.А. Котовым и Н.М. Коровчинским и в протоках Амура и прилегающих реках в июле 2017 г. Е.С. Чертопуд. В результате анализа проб были отмечены многочисленные виды, новые для бассейна оз. Болонь.

Суммарно Copepoda были представлены одиннадцатью таксонами, ранее не указанными для бассейна Болони. Помимо этого, впервые для Дальнего Востока найдены *Eucyclops macruroides* и *Diacyclops crassicaudis*. Показано, что озеро Болонь является местообитанием эндемичного для Дальнего Востока России вида – *Heterocope soldatovi*. Отмечено, что у *Microcyclops varians* из региона отношение длины к ширине фуркальных ветвей в два раза больше, чем указано в типовом описании. Это свидетельствует о морфологической специфичности популяций вида, и может быть основанием для выделения нового подвида.

В предыдущей литературе для данного бассейна указывалось только девять родов ветвистоусых ракообразных (Боруцкий, 1952), а до уровня вида было определено только три таксона. Нами выявлено сорок пять видов кладоцер, из которых 42 – новые находки для бассейна Болони. Фауна Cladocera во многом похожа на таковую бассейна р. Зея (Котов и др., 2011а-б). Родственные *Sida crystallina* и *S. ortiva* встречаются иногда вместе в одном водоеме, и даже изредка попадают в одной пробе, что не типично для данного рода. *Diaphanosoma amurensis* отмечена в водоемах, связанных с Амуром. Часто встречается *Polyphemus pediculus*, который долгое время считался космополитическим таксоном, но на самом деле его дальневосточные популяции относятся к разным видам (Xu et al., 2009). К ранее указанной для бассейна Болони *Ceriodaphnia reticulata* мы добавили *C. pulchella*, имеющую достаточно широкое распространение в Голарктике. Также нами обнаружен *Chydorus sphaericus*, про которого благодаря применению молекулярных методов известно, что на Дальнем Востоке таксон представлен рядом специфических видов. Помимо известных родов *Alona*, *Campotocercus* и *Pleuroxus* в оз. Болонь найдены ранее не отмеченные таксоны, такие как *Coronotella*, *Acroperus*, *Picripleuroxus*. Интересным является обнаружение *Pseudochydorus globosus*, поскольку ранее предполагалось что дальневосточные популяции с территории РФ могут принадлежать *P. bopingi*, описанному из Китая (Sinev, Garibian, 2016), но это мнение нами

не подтверждено. Отдельно стоит отметить находку *Kurzia latissima*, ранее не отмечавшейся для бассейна Зеи, истинная видовая принадлежность которой требует проведение дополнительных исследований.

Проведенные работы представляют собой новый этап в изучении фаунистического состава микроскопических ракообразных бассейна озера Болонь и Юга Дальнего Востока РФ в целом.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского Научного Фонда (грант 18-14-00325).

Автор также благодарит РФФИ за поддержку проекта организации конференции, где данный доклад будет представлен (проект № 18-34-10006 мол_г).

Список литературы

- Барабаничиков Е.И., 2000. Качественный состав зоопланктона озера Ханка // Геохимические и эколого-биогеохимические исследования в Приамурье. Вып. 10. Владивосток: Дальнаука. С. 130–139.
- Барабаничиков Е.И., 2001. Характеристика планктонного сообщества нижней части бассейна реки Сунгача // Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век: Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центра. С. 80–82.
- Барабаничиков Е.И., 2002. Данные по фауне веслоногих ракообразных (Copepoda) бассейнов оз. Ханка, р. Сунгачи и р. Уссури // Мат. Всерос. Интернет-конф. молодых учёных. Владивосток: Изд. ТИНРО-центра. С. 92–96.
- Боруцкий Е.В., Ключарева О.А., Никольский Г.В. Донные беспозвоночные (зообентос) Амура и их роль в питании амурских рыб // Тр. Амурской Ихт. Эксп. 1952. Т. 3. С. 5–39.
- Котов А.А., Синев А.Ю., 2011. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 2. Описания новых таксонов // Зоол. Журн. 90: 272–284.
- Котов А.А., Коровчинский Н.М., Синев А.Ю., Смирнов Н.Н., 2011а. Cladocera (Crustacea Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 3. Систематико-фаунистический и зоогеографический анализ // Зоологический журнал 90: 402–411.
- Котов А.А., Синев А.Ю., Коровчинский Н.М., Смирнов Н.Н., Беккер Е.И., Шевелева Н.Г., 2011б. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 1. Новые таксоны для фауны России // Зоол. Журн. Т. 90. С. 131–142.
- Котов А.А., 2016. Фаунистические комплексы Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Восточной Сибири и Дальнего Востока России // Зоол. Журн. Т. 95. С. 748–768.
- Хахина Г.А., 1948. Микрофлора озера Болонь в связи с вопросами питания толстолоба // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбного хоз-ва и океанографии. Владивосток, С. 187–219.
- Яворская Н. М., 2008. Зообентос реки Анастасьевка (Нижнее Приамурье) // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-4. Тез. докл. Междунар. конф. (Тольятти, 8–12 сент. 2008 г.). Тольятти. 203 с.
- Abell R., Thieme M.L., Revenga C. et al., 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation // BioScience. V. 58. P. 403–414.
- Korovchinsky N.M., 2010. A taxonomic revision of *Pseudosida szalay* Daday, 1898 (Crustacea: Cladocera: Sididae) over its Asian range, with focus on the northernmost populations first recorded from the Amur River basin (Far East of Russia) // Zootaxa V. 2345. P. 1–18.
- Sinev A.Y., Garibian P.G., Gu Y., 2016. A new species of *Pseudochydorus* Fryer, 1968 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from South-East Asia // Zootaxa V. 4079. P. 129–139.
- Jeong H.G., Kotov A.A., Lee W., 2014. Checklist of the freshwater Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of South Korea // Proc. Biol. Soc. Washington. V. 127. P. 216–228.
- Xiang X.F., Ji G.H., Chen S.Z., Yu G.L., Xu L., Han B.P., Kotov A.A., Dumont H.J., 2015. Check-List of Chinese Cladocera (Crustacea: Branchiopoda). Part 1. Haplopoda, Ctenopoda, Onychopoda

and Anomopoda (families Daphniidae, Moinidae, Bosminidae, Ilyocryptidae) // Zootaxa. V. 3904. P. 1–27.

Xu S., Hebert P.D.N., Kotov A.A., Cristescu M.E., 2009. The non-cosmopolitanism paradigm of freshwater zooplankton: insights from the global phylogeography of the predatory cladoceran *Polyphemus pediculus* (Crustacea, Onychopoda) // Mol. Ecol. V. 18. P. 5161–5179.

УДК 591. 524. 12 (289)

***DAPHNIA* (*CTENODAPHNIA*) *ATKINSONI* BAIRD 1859 И ДРУГИЕ КЛАДОЦЕРЫ В СОЛЕННЫХ ОЗЕРАХ КРЫМА**

***DAPHNIA* (*CTENODAPHNIA*) *ATKINSONI* BAIRD 1859 AND OTHERS CLADOCERANS IN THE SALINE LAKES OF THE CRIMEA**

Ю. А. Загородняя, Н. В. Шадрин, Е. А. Галаговец, Е. В. Ануфриева
Институт морских биологических исследований
им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь

J. A. Zagorodnyaya, N. V. Shadrin, E. A. Galagovets, E. V. Anufrieva
The A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS,
Sevastopol

E-mail: artam-ant@yandex.ru, snickolai@yandex.ru

Аннотация. Кладоцера *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *atkinsoni* Baird была обнаружена в пробах зоопланктона соленых озер Крымского полуострова впервые в 2009 г. Ранее в Крыму находили близкий по своему строению вид *Daphnia ulomskyi* Behning. Приведен видовой состав кладоцер, зарегистрированных в соленых озерах Крыма на протяжении 2004–2017 гг. Кладоцеры были представлены несколькими видами.

Abstract. Cladocera *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *atkinsoni* was selected from zooplankton sampled in the coastal saline lakes of the Crimea for the first time. Earlier in the Crimea, a species of *Daphnia ulomskyi* Behning, close in its morphological structure, was found. The species composition of the cladocerans recorded in the salt lakes of the Crimea during 2004–2017 is given. Only some cladocerans species were presented.

Ключевые слова: Соленые озера Крыма, биоразнообразие, кладоцеры.

Key words: Saline lakes of the Crimea, biodiversity, cladocerans.

В степной части Крыма находится множество соленых и гиперсоленых водоемов [5, 13], биота которых уникальна и является составной частью общего биоразнообразия Крыма. Соленые озера Крымского полуострова, в основном, представлены небольшими мелководными водоемами, для которых характерны нестабильные физико-химические условия. Как результат, видовой состав и структура биоты в них сильно изменчивы. Примером этого могут служить межгодовые различия структуры гидробионтов озера Бакальское [3, 29].

Фауна кладоцер в этих водоемах слабо изучена, несмотря на сравнительно хорошую изученность их биоты в целом. Ранее массовое развитие кладоцеры *Moina salina* Daday 1888 отмечали в гиперсоленых озерах западного и юго-западного Крыма [4, 20, 29]. При изучении биоразнообразия озер Янышское и Такильское впервые в Крыму был обнаружен вид *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *atkinsoni* Baird 1859, сведения об обнаружении которой не были опубликованы. Цель данного сообщения – суммировать данные о распространении *D. atkinsoni* в соленых озерах Крыма, дополнив новыми сведениями о других кладоцерах.

Материал и методы

На протяжении 2005–2017 гг. проводили исследования в соленых озерах Крымского полуострова. Воду из озера объемом 120–130 л профильтровывали через сеть Апштейна, оснащенную капроновым ситом с размером ячеей 110 μm . Сгущенные пробы зоопланктона фиксировали 4 % формалином и обрабатывали всю пробу, определяя таксономический состав и количество обнаруженных особей, всех животных измеряли. При учете гидробионтов использовали бинокуляр МСП-1 (увеличение 10 х 4), для уточнения идентификации использовали микроскоп Leica DM LS2 при увеличении в 200 и 400 раз. При фотомикросъемке использовали видеокамеру Ikegami ICD-848P при микроскопе Nikon Eclipse 200 в световом режиме при увеличении 100 раз. Одновременно с взятием проб зоопланктона измеряли соленость и температуру воды, глубину озера.

Результаты и обсуждение

D. atkinsoni впервые была обнаружена в Крыму в оз. Янышское (45°07'58" с.ш.; 36°25'11" в.д.) в мае 2009 г. Это небольшое соленое морское озеро, расположено в северо-восточной части Крыма на Керченском полуострове вблизи села Заветное и отчленено от Керченского пролива узкой песчаной пересыпью, максимальная ширина которой не превышает 70 метров. Озеро имеет близкую к круглой форму с размерами примерно 500 на 500 м и глубиной менее 1 м, его площадь составляет 217 тыс. м². Соленость воды в мае 2009 г. равнялась 16–17 PSU, температура – около 11–12°C. Обычно в летнее время объем воды в озере резко уменьшается, а соленость возрастает, порой превышая 100 PSU.

Для определения были взяты три половозрелые особи. Один самец длиной вместе с хвостовой иглой 1.58 мм (без нее 1.44) и две самки 2.4 и 2.16 мм (без нее 2.16 и 1.82, соответственно). Высота большей самки 1.69, меньшей – 1.44 мм. Рачков специально подрастили в лаборатории, поскольку популяция в озере была представлена в основном неполовозрелыми особями.

Покровы рачков состояли из головного щита и двустворчатого карапакса. Створки удлинненные и снабжены килем. По характерным признакам рода *Daphnia*: форма тела с крупной головой и клювовидным рострумом; у самок относительно короткие антеннулы (I пара антенн), которые не выступают за передний край головы, и вторые антенны, верхняя ветвь которых с четырьмя, а нижняя – пятью щетинками; на конце створок находится непарный вырост – хвостовая игла, покрытая шипиками; у самок хорошо развитые абдоминальные выросты – рачки отнесены к этому роду. У самца, в отличие от самок, антеннулы более крупные, подвижные и несли, кроме эстетасков, крупную щетинку («жгутик») на дистальном конце. В районе головного щита на заднем крае имела слабо заметная выемка, по которой род разделяют на два подрода *Daphnia* и *Ctenodaphnia*. На этом основании исследованные экземпляры были отнесены к подроду *Ctenodaphnia*.

Рачки были идентифицированы как *Daphnia (Ctenodaphnia) atkinsoni* по основным признакам вида [8, 10, 12]. А именно, наличие у самок щетинок на внутренней стороне брюшного края створок раковин, тупой рострум, ближе к концу которого расположены очень короткие антеннулы, которые не выходили за пределы рострума и несли на конце девять обонятельных папилл – эстетасков, а на боковой поверхности – одну добавочную щетинку (Рис.). У самца антеннулы были длиннее и подвижные, кроме эстетасков, они несли крупную щетинку («жгутик») на дистальном конце. На боковой поверхности головы имелись выступы кутикулы – форниксы. Под форниксами к голове сложным «суставом» были прикреплены вторые антенны (антенны). Они состояли из основания и двух ветвей: внутренней – трехчлениковой и наружной – четырехчлениковой. На концах ветвей расположены длинные плавательные щетинки. Вентральный край створок был выпуклым. У обоих полов хвостовая игла была короткой и толстой. Имелся хорошо развитый спиной киль, усаженный шипами, который глубоко вдавался в головной щит, образуя расширенную головную пластинку. Ширина головной пластинки не превышала длину, а ее края удалены от форниксов, форниксы округлые. У самок имелись хорошо развитые абдоминальные выросты. Постабдомен не суживался резко и был покрыт мелкими щетинками. На его конце имелись парные коготки, покрытые в

дистальной части мелкими щетинками, а в проксимальной имелось два гребешковидных ряда тонких зубчиков. В эфиппиумах, найденных в пробе, содержалось по два яйца. *D. atkinsoni* находили в Янышском озере на протяжении нескольких лет весной и в начале лета. Также она была обнаружена в расположенном рядом морском по происхождению озере Такильское, которое, как правило, пересыхает летом. Этот вид неоднократно находили в других озерах на Керченском полуострове: Шимаханское и Киркояшское, относящимся к континентальным сульфатным водоемам. Обнаружение *D. atkinsoni* в этих водоемах свидетельствует о большой пластичности вида в отношении химического состава воды.

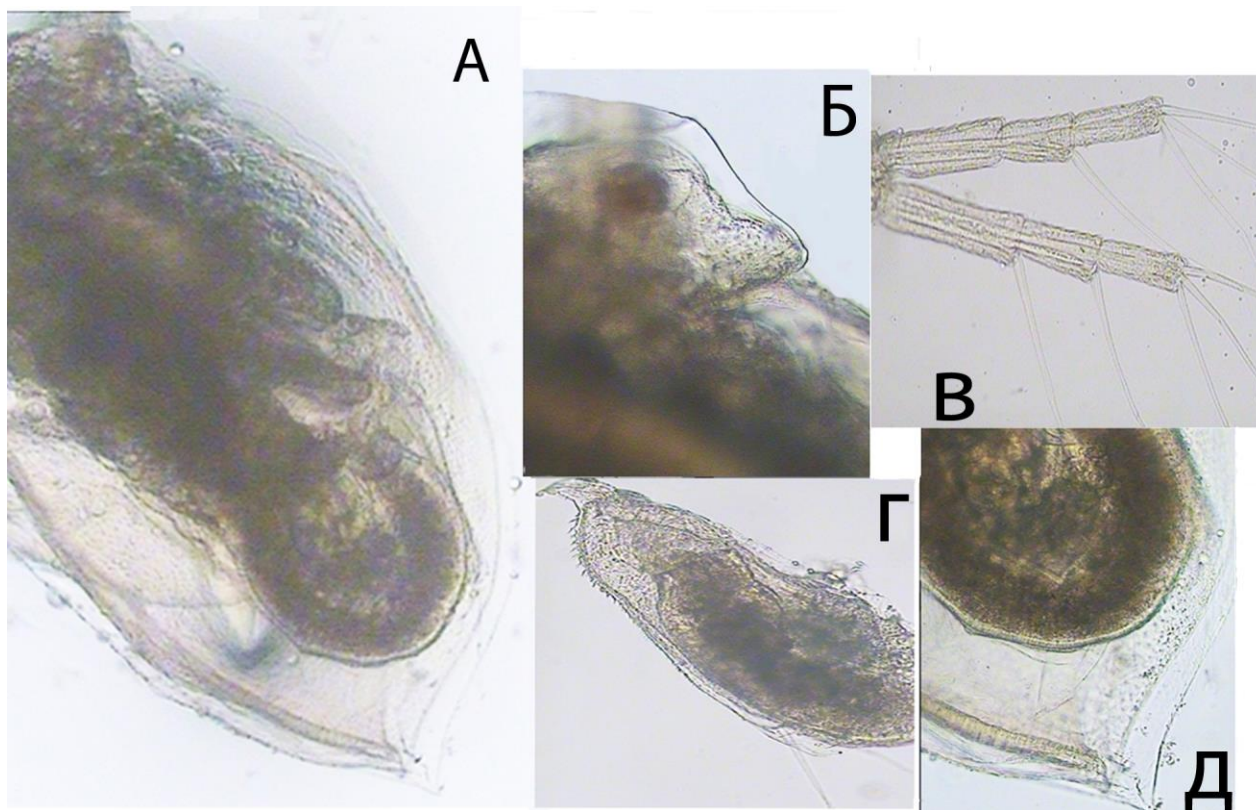


Рис. Фотографии клadoцеры (*Ctenodaphnia*) *atkinsoni* из озера Янышское (апрель 2013 г.): А – общий вид рачка, Б – рoструм, В – антенны с длинными щетинками, Г – постабдомен с хвостовыми щетинками, Д – хвостовая игла и створки с щетинками по краю. .

Ранее в водоемах Крыма отмечали близкий по морфологическим признакам вид *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *ulomskyi* Behning 1941 [20]. Е.Ф. Мануйлова [6] предположила, что *D. ulomskyi* вполне может оказаться не самостоятельным видом, а подвидом либо вариететом *D. atkinsoni*, учитывая высокую изменчивость последнего. Позднее было установлено, что *D. ulomskyi* является младшим синонимом *D. atkinsoni* [19]. Вид имеет несколько вариететов, а недавнее исследование позволяет допустить, что *D. atkinsoni* может оказаться комплексом близкородственных видов [23].

Вид *D. atkinsoni* имеет широкое распространение, первоначально он был описан из небольшого водоема возле Иерусалима [по 14]. В настоящее время *D. atkinsoni* обычный, часто массовый вид в водоемах морского и континентального происхождения в средиземноморских странах: Северная Африка [17], Европа [15], Азия [28, 30], острова Средиземного моря – Балеарские [27], Сицилия [25]. Известен он за пределами Средиземноморского бассейна в озерах Закавказья, Казахстана, Дании, во временных водоемах пустыни Каракумы [6]. В Европе в последние десятилетия наблюдается расширения его ареала, и в настоящее время вид обнаружен в озерах и прудах Шотландии, Ирландии и Бельгии [21, 24, 26]. В Черноморском регионе *D. atkinsoni* встречается в водоемах дельты Дуная [11] и водоемах Херсонской области, образованных в естественных углублениях на солончаках с артезианским водоснабжением [9].

В планктоне как талассогалинных, так и сульфатных озер Крыма вид был представлен многочисленными популяциями. Например, в мае 2009 г. в озере Янышское его численность составляла 40 экз./л. Размерная структура популяции в период исследования, полученная на основании промеров почти 500 экз., была следующая: 30.2% особей имели длину 0.5–0.75 мм, 28.23% – 0.76–1.0, 21.4% – 1.01–1.25, 10.08% – 1.26–1.50 и 10.1% – 1.51–1.75 мм. Наряду с кладоцерой *D. atkinsoni*, массовым в планктоне был *Arctodiaptomus salinus* (Daday 1885) (Copepoda, Calanoida) – до 46 экз./л. Оба вида встречались совместно в других исследованных озерах: Такильское, Киркояшское, Шимаханское, где были массовыми. В апреле 2013 г. при исследовании Янышского озера эти два вида опять совместно присутствовали в планктоне. Следовательно, оба вида обитали в озере весной с 2009 по 2013 гг. В летний период, когда соленость воды поднималась выше 100 PSU, *D. atkinsoni* не находили в пробах, а *A. salinus* встречался редко и был малочисленным.

D. atkinsoni в крымских озерах и других местообитаниях, как правило, является эфемерным и высоко толерантным к солености – до 35–40 PSU, температуре – до 32°C и pH – до 10. Вид обычно обитает в мелких временных водоемах, часто солоноватых, иногда загрязненных [9, 21, 18, собственные данные]. В ряде регионов вид является инвазионным, например, считается, что в озера Шотландии *D. atkinsoni* была занесена птицами [22]. Обнаружение этого вида в балластных водах судов, перевозящих грузы в Великих озерах (Северная Америка), позволяет считать, что вид имеет достаточно высокий потенциал распространения [16].

Летом 2004 г. проводились исследования зоопланктона в Восточном Сиваше [2]. С Азовским морем он сообщается Геническим проливом, а от моря его отделяет песчаная коса - Арабатская Стрелка. Сиваш имеет сложные очертания берегов, состоит из ряда более или менее обособленных мелководных водоемов с разной минерализацией. Ветвистоусые рачки были представлены обычными черноморскими формами: *Penilia avirostris* Dana 1849, *Pleopis polyphemoides* (Leuckart 1859) и солоноватоводной *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin 1848) [2]. Все они были найдены на станциях первого плеса с соленостью не выше 12.5 PSU и вглубь залива не проникали. Обнаружение в Сиваше морских кладоцер, характерных для черноморской биоты, связано с увеличением солености Азовского моря, наблюдающимся в последнее время, и активным проникновением в регион черноморских видов [1, 7].

При исследовании питания остракод *Eucypris mareotica* (Fischer 1855) в гиперсоленом озере Херсонесское (рядом с Севастополем) в пищевом тракте рачков неоднократно находили кладоцер *P. avirostris* и *Pseudevadne tergestina* (Claus, 1877), однако в многочисленных пробах планктона, взятых в этом озере в 2005–2017 гг., эти морские виды ни разу не находили. При этом в мае 2013 г. в планктоне озера была обнаружена кладоцера *Daphnia pulex* (De Geer, 1778), которая считается эвритопным видом обитателем пресноводных и солоноватоводных водоемов. Все вместе взятое, свидетельствует о слабой изученности кладоцер в соленых озерах и лагунах Крымского полуострова и необходимости большего внимания этой группе гидробионтов в дальнейших исследованиях.

Благодарности. Авторы благодарны д.б.н. А. А. Котову (г. Москва) за проверку правильности определения вида *Daphnia atkinsoni*. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», номер госрегистрации АААА-А18-118020890074-2 (Загородняя, Галаговец) и при финансовой поддержке Российского Научного Фонда 18-16-00001 (Ануфриева, Шадрин).

Список литературы

1. Азовское море в конце XX – начале XXI веков: геоморфология, осадконакопление, пелагические сообщества. 2008. Ред. Матишов Г.Г. Т. 10. Апатиты: КНЦ РАН. 295 с.
2. Загородняя Ю.А., 2006. Таксономический состав и количественные характеристики зоопланктона в восточном Сиваше летом 2004 г. // Экосистемные исследования Азовского, Черного и Каспийского морей. Т. 8. Апатиты: КНЦ РАН. С. 103–114.

3. Загородняя Ю.А., Батогова Е.А., Шадрин Н.В., 2008. Многолетние трансформации планктона в гипергалинном Бакальском озере (Украина, Крым) при колебаниях солености // Морской экологический журнал. Т. 7. № 4. С. 41–50.
4. Загородняя Ю.А., Шадрин Н.В., 2004. Кладоцера *Moina mongolica* – массовый вид в гиперсоленых озерах-лагунах Крымского полуострова // Морской экологический журнал. Т. 3. № 2. С. 90.
5. Курнаков Н.С. Курнаков Н.С., Кузнецов В.Г., Дзенс-Литовский А.И., Равич М.И., 1936. Соляные озера Крыма. М.: Акад. наук СССР. 278 с.
6. Мануйлова Е.Ф., 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.: Наука. 327 с.
7. Матишов Г.Г., Игнатъев С.М., Загородняя Ю.А., Климова Т.Н. и др., 2015. Фаунистическое разнообразие и показатели обилия планктонных сообществ Азовского моря в июне 2014 г. // Вестник Южного научного центра РАН. Т. 11. № 3. С. 81–91.
8. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные. Т. 2. Ракообразные. СПб.: ЗИН РАН, 1995. С. 48–57, 274–300.
9. Поливанная М.Ф., Кражан С.А., 1969. К биологии *Daphnia atkinsoni* Baird из степных водоемов юга Украины // Гидробиологический журнал. Т. 5. № 5. С. 98–99.
10. Смирнов Н.Н., 1977. Отряд ветвистоусые Cladocera // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат. С. 219–240.
11. Alexandrov B.A., Gruzov L.N., Lumkis P.V., Nastenka E.V., Parchuk G.V., Polishuk L.N., Polikarpov I.G., Zagorodnyaya J.A., 1998. Zooplankton General characteristics // Black Sea Biological Diversity Ukraine. New York U.N. Publ. V. 7. P. 152–198.
12. Alonso M., 1985. *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *mediterranea*: A new species of hyperhaline waters, long confused with *D. (C.) dolichocephala* Sars, 1895 // Hydrobiologia. V. 128. P. 217–228.
13. Anufrieva E., Hołyńska M., Shadrin N., 2014. Current invasions of Asian Cyclopoid species (Copepoda: Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the hypersaline and freshwater fauna // Annales Zoologici. № 64. P. 109–130.
14. Bromley H.J., 1993. A checklist of Cladocera of Israel and Eastern Sinai // Hydrobiologia. V. 257. P. 21–28.
15. Comin F.A., Alonso M., 1988. Spanish salt lakes: Their chemistry and biota // Hydrobiologia. V. 158. № 1. P. 237–245.
16. Duggan I.C., Overdijk C.D.A., van Bailey S.A., Jenkins P. T., Limén H., MacIsaac H.J., 2005. Invertebrates associated with residual ballast water and sediments of cargo-carrying ships entering the Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 62. № 11. P. 2463–2474.
17. Dumont H., Laureys J., Pensaert P., 1979. Anostraca, Conchostraca, Cladocera and Copepoda from Tunisia // Hydrobiologia. V. 66. № 3. P. 259–274.
18. Forró L., 1994. Distribution and occurrence of *Daphnia atkinsoni* Baird, 1859 and *Daphnia similis* Claus, 1876 (Crustacea, Anomopoda) in Hungary // Miscellanea Zoologica Hungarica. № 9. P. 83–88.
19. Hudec I., 1981. Comparative study of *Daphnia atkinsoni* and *Daphnia ulomskyi* (Crustacea, Cladocera) // Vest. cs. Spolec. zool. № 3. P. 172–180.
20. Ivanova M.B., Balushkina E.V., Basova S.L., 1994. Structural-functional reorganization of ecosystem of hyperhaline Lake Saki (Crimea) at increased salinity // Russian Journal of Aquatic Ecology. V. 3. № 2. P. 111–126.
21. Johnson D.S., 1952. A Thermal Race of *Daphnia atkinsoni* Baird, and its Distributional Significance // Journ. Animal Ecology. V. 21. № 1. P. 118–119.
22. Jones D.H., 1984. *Daphnia magna* and *D. atkinsoni* (Crustacea: Cladocera); new records in Scotland // Journal of Natural History. V. 18. № 5. P. 689–696.
23. Kotov A.A., 2015. A critical review of the current taxonomy of the genus *Daphnia* O.F. Müller, 1785 (Anomopoda, Cladocera) // Zootaxa. № 3911(2). 184–200.
24. Louette G., Meester L. De., 2004. Rapid colonization of a newly created habitat by cladocerans and the initial build-up of a *Daphnia*-dominated community // Hydrobiologia. V. 513. № 1–3. P. 245–249.

25. *Marrone F., Barone R., Naselli-Flores L.*, 2005. Cladocera (Branchiopoda: Anomopoda, Ctenopoda, and Onychopoda) from Sicilian inland waters: an updated inventory // *Crustaceana*. V. 78. № 9. P. 1025–1039.
26. *Minchin D.A.*, 2007. Check-list of alien and cryptogenic species in Ireland // *Aquatic invasion*. V. 2. № 4. P. 341–366.
27. *Pretus, J.L.*, 1990. A commented check-list of the Balearic Branchiopoda (Crustacea) // *Limnetica*. V. 6. P. 157–164.
28. *Scates M.D.*, 1968. Notes on the hydrobiology of Azraq Oasis Jordan // *Hydrobiologia*. V. 31. № 1. P. 73–80.
29. *Shadrin N.V., Anufrieva E.V.*, 2013. Climate change impact on the marine lakes and their Crustaceans: the case of marine hypersaline Lake Bakalskoye (Ukraine) // *Turkish Journal. Fish. Aquat. Sci.* № 13. P. 603–611.
30. *Ustagli M.R.*, 2004. A check-list for zooplankton of Turkish inland waters // *E.U. Journ. Fish. & Aquat. Sci.* V. 21. № 3-4. P. 191–199.

УДК 595/3

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ОЗЕР ЗАОНЕЖСКОГО ПОЛУОСТРОВА НА ОСНОВЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КЛАДОЦЕРНОГО АНАЛИЗА ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

THE HISTORY OF ZAONEZHYE PENINSULA LAKES ON THE BASE OF RESEARCH OF CLADOCERA FROM BOTTOM SEDIMENTS

А. Г. Ибрагимова, Л. А. Фролова, А. А. Котов, Д. А. Субетто
Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
РАН, Москва
Российский государственный педагогический университет им.
А. И. Герцена, Санкт-Петербург

A. G. Ibragimova, L. A. Frolova, A. A. Kotov, D. A. Subetto
Kazan (Volga region) Federal University, Kazan
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian
Academy of Sciences, Moscow
Herzen State Pedagogical University of Russia, St.Petersburg
E-mail: Ais5_ibragimova@mail.ru, Larissa.frolova@mail.ru,
Alexey-a-kotov@yandex.ru, Subetto@mail.ru

Донные отложения озер являются природными архивами многолетних экологических и климатических изменений, происходивших на всех этапах озерного седиментогенеза. Метод кладоцерной индикации позволяет на основе данных об экологических предпочтениях отдельных таксонов ветвистоусых ракообразных достоверно реконструировать условия геологического прошлого.

Bottom sediments of lakes are natural archives of long-term ecological and climatic changes of all stages of the lake sedimentogenesis. The method of Cladocera indication allows us to reconstruct the conditions of the geological past on the basis of data of individual taxa of Cladocera environmental preferences.

Ключевые слова: субфоссильные Cladocera, палеоиндикация, Заонежский полуостров

Key words: subfossil Cladocera, paleoindication, Zaonezhye Peninsula

Изучение динамики экосистем под влиянием естественных факторов и использование выявленных подобным образом закономерностей недавнего и удаленного прошлого для про-

гнозирования возможных изменений в будущем – важнейшее направление работ биологов и географов. Палеорекострукции климата и природных условий позднего плейстоцена и голоцена становятся все более популярными в связи с актуализацией проблемы изменения климата (Hoff et al., 2015; Solovieva et al., 2005). Инструментальные наблюдения за последние 100 лет свидетельствуют о повышении средних годовых температур, повышении уровня мирового океана, протайке многолетней мерзлоты и увеличении концентрации парниковых газов (Демежко, 2001). При этом подхваченная политиками идея о том, что причиной такового является человеческая деятельность, не является универсально принятой. Крайне востребованными в настоящее время являются работы по анализу климатических изменений в прошлом, поскольку на их основании делаются обобщения и строятся климатические модели, благодаря которым могут быть выявлены тренды развития климата в будущем.

Комплексные исследования донных отложений позволяют получить информацию об изменениях климата, экологического состояния, геомагнитного поля и других событиях за последние тысячелетия (см., например, Назарова, 2011).

Биологические объекты, такие, как диатомовые водоросли, споры и пыльца растений, раковинные амебы, хирономиды, хабориды, остракоды и ветвистоусые ракообразные (*Cladocera*), хорошо зарекомендовали себя в качестве палеоиндикаторов экологических условий прошлого (Смирнов, 2010; Kienast et al., 2011; Rudaya et al., 2012; Fritz et al., 2016). Широко известно, что ветвистоусые ракообразные являются значимой группой организмов современных водных экосистем и населяют все типы внутренних современных водоемов (Forro et al., 2008). Известно также, что отдельные виды *Cladocera* проявляют низкую толерантность к абиотическим факторам (температура, pH, содержание кислорода) и предпочитают строго определенный тип субстрата. Это позволяет синхронизировать изменения их таксономического состава с изменениями условий в конкретном водоеме и в регионе исследования в целом (Korhola et al., 2001; Hann, 1989; Frolova et al., 2016).

Метод реконструкции климатических и экологических условий прошлого на основе анализа рецентных остатков *Cladocera* является относительно молодым (хотя на такую возможность указывали еще российские биологи, работавшие в начале 20-ого века, см. Сукачев, 1906; Воронков, Троицкий, 1907; Россолимо, 1927). Он основывается на изучении хитиновых остатков ветвистоусых ракообразных (головные щиты, створки, мандибулы, постабдомены и др.), которые находятся в донных отложениях, часто – в очень хорошем состоянии, что позволяет идентифицировать их до уровня вида (Deevey, 1964; Frey, 1960; Frey, 1986; Korhola et al., 2001; Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen, 2007). Но имеется целый комплекс проблем (как методических, так и "идеологических"), которые предстоит решить палеоолимологам в сотрудничестве со специалистами по современным таксонам группы.

Следует отметить, что представители далеко не всех семейств *Cladocera* сохраняются одинаково хорошо в донных отложениях. К примеру, для палеоолимологических исследований наибольшую ценность представляют виды семейств Chydoridae и Bosminidae, различные скелетные компоненты которых широко представлены в донных отложениях (Frey, 1986; Hann, 1989). Однако различная сохранность экзоскелета – не единственная проблема, возникающая при изучении таксотанатоценозов ветвистоусых ракообразных. Систематика многих групп видов и родов по сей день остается неясной и нуждается в ревизии. Недостаточная изученность группы в целом, ее отдельных макротаксонов и локальных фаун (Смирнов, 2010) подтверждается современными находками новых как для науки, так и для фауны России, видов. В связи с отсутствием надежных определителей и очень малым числом специалистов, профессионально занимающихся систематико-фаунистическими исследованиями, информация по фоссилизированным остаткам *Cladocera* собирается зачастую каждым исследователем-палеоолимологом из различных литературных источников, таких как отдельные научные статьи, отчеты о научно-исследовательской работе, фаунистические резюме и иллюстрированные определительные ключи.

Для достоверной идентификации остатков ветвистоусых ракообразных с наибольшей точностью необходимо провести ревизию таксонов, остатки которых обнаружены в донных

отложениях, применяя для нее данные по морфологии современных представителей и по распределению этих животных по водоемам различного типа и в различных климатических зонах в настоящее время. К сожалению, многие авторы предыдущих публикаций игнорировали простую идею, что без точной идентификации остатков до вида невозможно получить адекватную информацию об эколого-климатических обстановках водоема в прошлом, что в значительной мере обесценивает результаты подобных реконструкций.

Помимо того, для использования отдельных видов в палеоэкологических реконструкциях необходим подробный анализ биологии современных таксонов, который должен быть проведен на основании информации о современных находках. Именно на основании привлечения данных по современным находкам оценивается широта различных климатических, экологических и прочих параметров, при которых встречается тот или иной вид. Подобная информация, в свою очередь, позволяет установить, в каком направлении происходили изменения в таксоценозе ветвистоусых ракообразных на протяжении эволюции разнотипных озер, определить, в связи с чем происходили изменения доминирующего комплекса, и какие основные факторы влияли на формирование структуры сообщества.

Цель данной работы – провести исследование двух озер Заонежского полуострова (район Онежского Озера, Республика Карелия) используя метод кладоцерной палеоиндикации с применением знаний об экологических предпочтениях отдельных таксонов ветвистоусых ракообразных.

Материалы и методы

Заонежский полуостров – уникальный регион Карелии, расположенный на северо-западном побережье Онежского озера. Его восточные берега омываются Заонежским заливом, на севере полуостров граничит с Повенетским заливом, а на западе омывается водами залива Лижма и заливом Большой Онеги (Lindholm, 2014). Заонежский полуостров находится в среднетаежной подзоне Карелии, в Северном Прионежском геоботаническом округе, растительность которого отличается большим своеобразием. Рельеф полуострова отличается наличием чередующихся длинных, узких хребтов и длинных, узких впадин, в настоящее время занимаемых озерами. Площадь Заонежского полуострова составляет 1900 км² и насчитывает на своей территории 251 озеро общей площадью 212 км², или 8% от общей площади полуострова. Озёрные звенья составляют 19% от общей площади региона, т.е. около 30% территории Заонежья покрыто водой. Поскольку зеркало ряда заонежских озер находится ниже уровня Онежского озера, водообмен между ними происходит на подземном уровне, а качество вод зависит от состава вмещающих комплексов пород (Golubev et al., 2014).

Климат Заонежья имеет свои характерные особенности, выделяющие его в целом от других экологически ценных районов Карелии. Положение полуострова между 62 и 63° с.ш. определяет количество солнечного тепла, получаемого в течение года: около 72 ккал/см²/г, при этом около 65% в мае–августе, а 35% – в осенне-зимние месяцы. Средние годовые температуры воздуха в Заонежье положительные и составляют 2,3°C. Самый холодный месяц – февраль (среднемесячная температура -10,2–11,0°C), самый теплый – июль (среднемесячная температура 15,8–16,7°C) (Материалы комплексного..., 2013).

В апреле 2015 г. была организована экспедиция на Заонежский полуостров, в ходе которой произведен отбор 4 м донных отложений оз. Гахкозеро (N 62° 19,807', E 35° 11,946', 79,5 м н.у.м., площадь – 0,125 км, глубина – 3,1 м) и 6,15 м безымянного озера (рабочее название – оз. Малое Шиброзеро) (N 62° 22,346', E 35° 12,660', 56,5 м н.у.м., площадь – 0,076 км, глубина – 3,1 м), некогда являвшихся частью Онежского озера. Экспедиционные работы проводились совместно с сотрудниками Института водных проблем Севера КарНЦ РАН (г. Петрозаводск), Казанского (Приволжского) федерального университета (г. Казань), Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена (г. Санкт-Петербург), Университета Тарту (Эстония, Тарту).

Проведен литостратиграфический анализ колонок донных отложений, анализ ионного состава, газового режима. Возраст горизонта розоватых ленточных глин («розовый горизонт»), являющегося стратиграфическим маркером отложений Онежского приледникового

озера и образовавшегося при диагенетических изменениях донных осадков в ходе резкого падения уровня Онежского озера, составляет около 11 300 лет (Демидов, 2004). «Розовый горизонт» в оз. Гахкозеро отмечается на глубине ниже 757 см от поверхности озера (с учетом глубины озера – 310 см), отложения которого в этом слое представлены ленточными глинами. Переход слабовыраженный, нечеткий. Средняя скорость осадконакопления составляет 0,4 мм в год. В оз. Малое Шиброзеро этот горизонт отмечается на глубине ниже 970 см от дна озера (с учетом глубины озера – 310 см), контакт резкий.

Для кладоцерного анализа в рамках полевых работ было отобрано 23 (Малое Шиброзеро) и 28 (Гахкозеро) пробы по всей длине колонок, с шагом в 10–20 см. Пробы просматривали под световым стереомикроскопом Axiostar Plus Carl Zeiss при увеличении $\times 100$ –400. В каждой пробе было идентифицировано минимум 100 остатков кладоцер. Для идентификации использовали как специализированные определители рецентных и субфоссильных Cladocera (Szeroczyńska et al., 2007), так и определители современных Cladocera (Котов и др., 2010). Анализ изменения разнообразия биотических групп выполнен с использованием индексов, определяющих степень видового богатства, разнообразия и доминирования сообществ ветвистоусых ракообразных. Статистический и стратиграфический анализы выполнены в программе C2 С. Джагенса.

Результаты и обсуждение

В результате кладоцерного анализа субфоссильных остатков в 28 пробах донных отложений оз. Малое Шиброзеро идентифицированы 38 таксонов ветвистоусых ракообразных, в большинстве случаев, до уровня вида, в некоторых случаях – только до уровня рода. Озеро Гахкозеро также характеризуется богатым таксономическим разнообразием – в 23 образцах донных отложений идентифицирован 41 таксон. Обнаруженные в двух озерах таксоны являются представителями 7 семейств – Bosminidae, Chydoridae, Daphnidae, Polyphemidae, Sididae, Leptodoridae, Macrothricidae.

Известно, что территория Фенноскандинавского щита площадью 1,7 млн. км² в четвертичном периоде неоднократно подвергалась мощным покровным оледенениям и являлась центром европейского материкового оледенения с толщиной льда 3,5–4 км. (Чувардинский, 2014). Переход от холодного и сухого климата позднего плейстоцена к относительно теплым и влажным условиям голоцена привел к изменению природной обстановки как на водосборах озер, так и в водных экосистемах (Субетто, 2009). Исследуемые озера, расположенные в одной географической зоне, благодаря различному положению относительно уровня моря и поступления в них талых вод в процессе дегляциации, сформировали различные кладоцерные таксоценозы. Озеро Гахкозеро, имеющее более высокое положение в рельефе по сравнению с оз. Малое Шиброзеро, не заливалось водами приледниковых водоемов и изначально представляло собой мелководное озеро. Об этом свидетельствует массовое развитие на начальном этапе формирования кладоцерного таксоценоза литорального *Chydorus* cf. *sphaericus* (Рис.1). Таксон обладает всеми морфологическими адаптациями к придонному образу жизни, в массе развиваясь в планктоне при наличии взвешенных водорослей и иных органических частиц (Fryer, 1968). Увеличение доли *Chydorus* cf. *sphaericus* может свидетельствовать и об увеличении трофности водоема. Широкий диапазон толерантности *Chydorus* cf. *sphaericus* позволил таксону в массе развиваться в неблагоприятных постплейстоценовых условиях, пришедших на ранние этапы формирования биоты оз. Гахкозеро. Напротив, в оз. Малое Шиброзеро его численность начинает расти только начиная с глубин 6,50–6,53, в то время как на более ранних этапах данный вид не отмечался в значительном количестве, в частности, поскольку в истории водоема не было длительного периода его существования как отдельного мелководного водоема, оно отделилось от более крупного водоема – Онежского озера.

В оз. Гахкозеро на глубине 702 см отмечается резкое увеличение доли *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina* – обитателя пелагиали крупных водоемов, доминирование которого наблюдается и на современном этапе развития водоема. Систематика ныне живущих босмин также остается крайне неясной и нуждается в ревизии. Согласно предыдущим исследованиям доминирование босмин с самого начала формирования танатоценоза отмечается в Онеж-

ском озере (Смирнов, 1971, 2010). Доминирование босмин на начальных этапах формирования озера отмечается и в оз. Малое Шиброзеро, где *Bosmina (Eubosmina)* cf. *longispina* составляет 43,8% от общего количества обнаруженных остатков. Однако, с продвижением вверх по колонке, на глубине 650–653 см, отмечается частичная замена *Bosmina (Eubosmina)* cf. *longispina* на *Bosmina (Eubosmina)* cf. *coregoni* - более крупную форму с коротким или полностью отсутствующим мукро (Котов и др., 2010). Ныне показано, *Bosmina (Eubosmina)* cf. *coregoni* - это не более чем морфа *Bosmina (Eubosmina)* cf. *longispina*, независимо формирующаяся в разных водоемах (Kotov et al., 2009; Faustová et al., 2011). Ранее смена одной формы другой неоднократно демонстрировалась в палеолимнологической литературе. Например, в ряде озер Германии (оз. Гроссер-Пленер-Зее, оз. Зегебергер и оз. Шозе) *Bosmina longispina* замещалась *B. coregoni kessleri*, а затем *B. coregoni coregoni* по мере эвтрофирования (Hofmann, 1978).

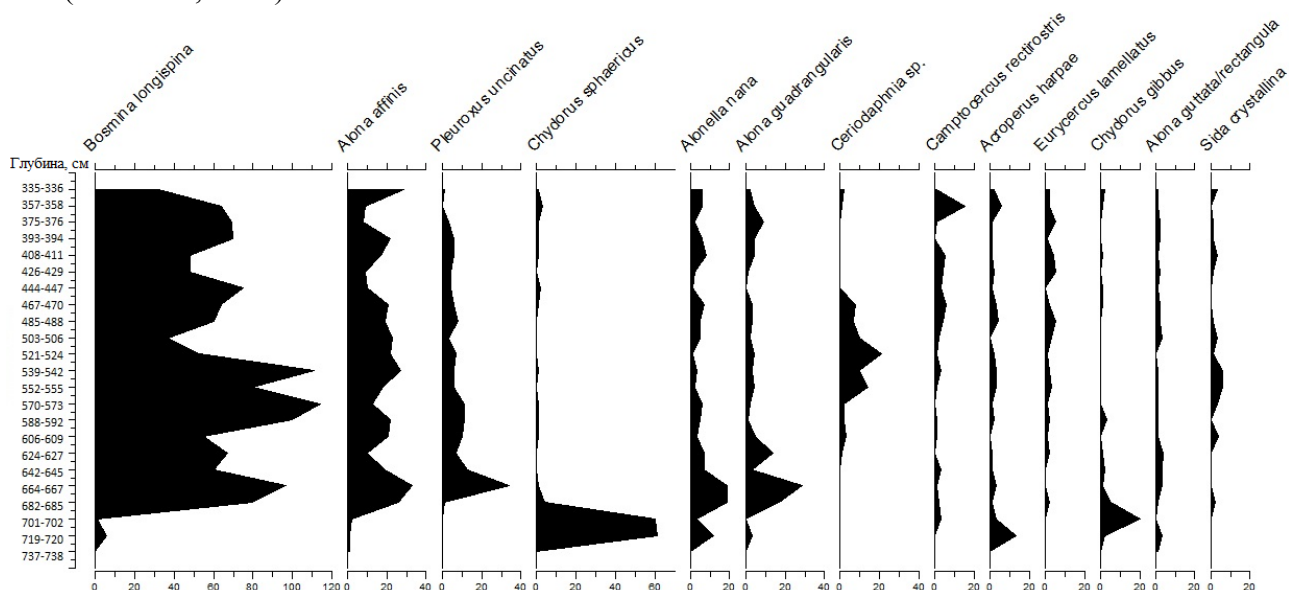


Рис. 1 Стратиграфия колонки донных отложений оз. Гахкозеро в соответствии с кладоцерным анализом.

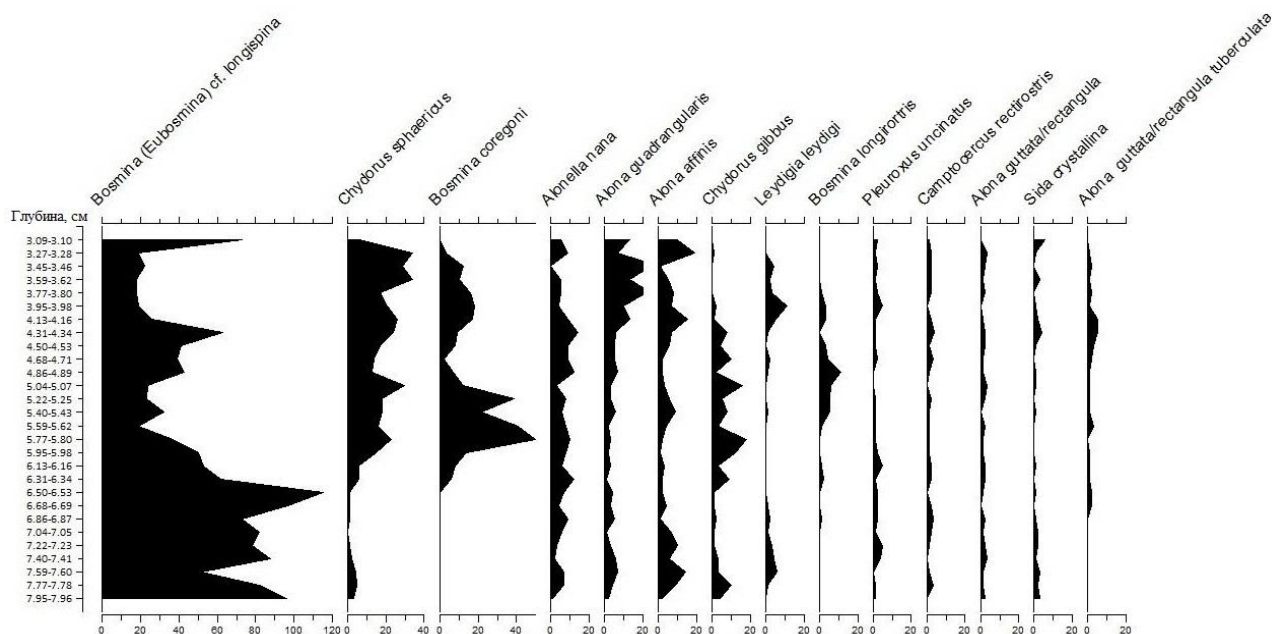


Рис. 2 Стратиграфия колонки донных отложений оз. Малое Шиброзеро в соответствии с кладоцерным анализом

Известно, что при эвтрофикации водоемов в биоценозах появляются или значительно увеличивают свою численность представители рода *Leydigia* (Фролова, 2011), что отмечается нами и в верхней части колонки донных отложений озера Малое Шиброзеро (395–398 см).

В обоих озерах широко представлены фитофильные виды. Так, субдоминантом сообщества оз. Гахкозеро является *Alona affinis* – обитатель зоны макрофитов, многочисленны также остатки *Alonella nana*, *Alona quadrangularis*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus uncinatus*.

Развитие *Alonella nana*, являющегося одним из пионерных вселенцев в обоих озерах, происходило без резких колебаний численности, относительное количество в оз. Гахкозеро составило 4,7%, в оз. Малое Шиброзеро – 5,7%. Известно, что *Alonella nana* населяет разнотипные северные водоемы, от олиго-дистрофных до эвтрофных (Chengalath et al., 1984; Neväläinen, 2008; Smirnov, 2010).

В срединной части колонки донных отложений оз. Гахкозеро наблюдается пик развития *Ceriodaphnia* sp. Эти виды предпочитают прибрежную часть и верхние прогреваемые слои водоемов (Черевичко, 2010). Фрагменты представителей Daphniidae – хотя это семейство и ключевой компонент водной экосистемы – сохраняются в отложениях относительно редко, так как их экзоскелет слишком хрупок, чтобы противостоять процессу разложения под воздействием микроорганизмов и грибов (Frey, 1986; Hann, 1989). Остатки представителей семейства представлены в донных отложениях большей частью покоящимися яйцами (эфиппиями), идентификация которых в настоящее время затруднена в связи с отсутствием специализированных определителей.

В нижних слоях колонки донных отложений обоих озер отмечено присутствие северных видов, ассоциированных с низкими температурами. Так, в оз. Малое Шиброзеро на глубине 769–686 м от поверхности озера обнаружены хитиновые остатки *Camptocercus liljeborji*, присутствие которого свидетельствует об относительно низких температурах в водоеме в это время (Szeroczynska, Zawisza, 2011). Вверх по колонке, на глубине 686 см, вид исчезает и полностью заменяется на *Camptocercus rectirostris*, который предпочитает теплые воды (Milan et al., 2017) и отмечается на всех этапах образования и формирования оз. Малое Шиброзеро.

Число обнаруженных остатков Cladocera, как и их таксономическое разнообразие, в нижних слоях низкое и возрастает по мере продвижения к верхней части колонки. С развитием хорошо выраженной пелагической зоны и появлением новых ниш в озере, происходит почти полная замена *Chydorus* cf. *sphaericus* на другие виды.

В обоих озерах отмечаются сукцессии с переходом от доминирования литоральных форм к доминированию пелагических форм, и наоборот. Так, на глубине 682 см от поверхности оз. Гахкозеро отмечается смена доминирования хидоруса на доминирование босмин, тогда как обратная сукцессия наблюдается в оз. Малое Шиброзеро на глубине 650 см. Органическое вещество донных отложений образуется преимущественно за счёт продуктов распада живущих в воде растительных и животных организмов. Вероятно, скорость осадконакопления в оз. Гахкозеро была несколько выше, чем в оз. Малое Шиброзеро, в связи с развитием растительности на начальных этапах развития озера, что подтверждается развитием фитофильной фауны в этот период.

Индекс Шеннона-Уивера колеблется в пределах 1,06–3,11, составляя в среднем $1,97 \pm 0,1$ для сообщества Гахкозера, тогда как его значения для сообщества оз. Малое Шиброзеро колебались в пределах 1,2–3,6 со средним значением $2,6 \pm 0,1$, характеризуя оба озера как умеренно-загрязненные. Индекс Пиелу для оз. Гахкозеро колебался в пределах 0,2–0,6, составляя в среднем 0,38, а для оз. Малое Шиброзеро – в пределах 0,23–0,69, составляя в среднем 0,5, что характеризует структуру сообщества обоих озер, как недостаточно выровненную.

Таким образом, согласно значениям индексов, определяющих степень видового богатства, разнообразия и доминирования сообществ ветвистоусых ракообразных, оба озера характеризуются как умеренно-загрязненные с недостаточной выравненностью экологических групп.

Заключение

Изменения при развитии биоты озер, находящихся в одном регионе под влиянием сходных климатических изменений, не всегда однонаправленны, что мы и наблюдаем на примере озер Гахкозеро и Малое Шиброзера в Карельском Заонежье.

Благодарности

Работа выполнена в рамках реализации Программы повышения конкурентоспособности Казанского федерального университета. Исследования Ибрагимовой А.Г. проводились при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 17-34-50129 мол_нр и № 18-35-00328 мол_а.

Авторы также благодарят РФФИ за поддержку проекта организации конференции, где данный доклад будет представлен (проект № 18-34-10006 мол_г).

Список литературы

1. Воронков Н., Троицкий В., 1907. Съёмка Голубого озера // Тр. Гидробиологической станции на Глубоком озере. Т. 2. С. 15–21.
2. Демежко Д.Ю., 2001. Реконструкция климата позднего плейстоцена-голоцена Урала по геотермическим данным: диссертация ... доктора геолого-минералогических наук : 25.00.10. Екатеринбург. 222 с.
3. Котов А.А., Синев А.Ю., Глаголев С.М., Смирнов Н.Н. 2010. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т.1. Зоопланктон. Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 151–276.
4. Материалы комплексного экологического обследования, обосновывающие организацию Государственного природного парка «Заонежский», 2013.
5. Назарова Л.Б., 2011. Методические подходы к использованию биологических индикаторов в палеоэкологии // Назарова Л.Б., Нургалиев Д.К.; под ред. Л.Б. Назаровой. Казань: Казан. гос. ун-т. С. 280.
6. Россолимо Л.Л., 1927. Атлас остатков животных организмов в торфах и сапропелях. М.: Жизнь и знания. 48 с.
7. Смирнов Н.Н., 1971. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Л.: Наука, Т. 1. Вып. 2. 531 с.
8. Смирнов Н.Н., 2010. Историческая экология пресноводных зооценозов. М.: Т-во научных изданий КМК. 225 с.
9. Субетто Д.А., 2009. Донные отложения озер: палеолимнологические реконструкции. СПб.:РГПУ им А.И. Герцена. 309 с.
10. Сукачёв В.Н., 1906. Материалы к изучению болот и торфяников степной полосы южной России / В.Н. Сукачёв // Известия СПб Лесного института. № 14. С. 166–186.
11. Фролова Л.А., 2011. Ветвистоусые ракообразные в палеоэкологических исследованиях // Методические подходы к использованию биологических индикаторов в палеоэкологии. Под ред. Л.Б. Назаровой. Казань: Казан. гос. ун-т. 280 с.
12. Черевичко А.В., 2010. Экология водных беспозвоночных // Сборник материалов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 30 октября – 2 ноября 2010 г. Ярославль: Принтхаус. 376 с. ISBN 978-5-904234-17-1
13. Чувардинский В.Г., 2014. Было ли материковое оледенение Европы. Мифы и реальность. Lambert Academic Publishing. 284 с.
14. Chengalath R., Bruce W. J., Scruton D. A., 1984. Rotifer and crustacean plankton communities of lakes in insular Newfoundland. Verh. Internat. Verein // Limnol. V. 22. P. 419–430.
15. Deevey, E. S., 1964. Preliminary account of fossilization of Zooplankton in Rogers Lake. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 15: 981–992.

16. Faustová M., Sacherová V., Svensson J.-E., Taylor D.J., 2011. Radiation of European Eubosmina (Cladocera) from Bosmina (E.) longispina – concordance of multipopulation molecular data with paleolimnology // *Limnol. Oceanogr.* V. 56(2). P. 440–450.
17. Forró L., Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Petrusek A., 2008. Global diversity of cladocerans // *Hydrobiologia.* V. 595. P. 177–184.
18. Fritz M., Wolter J., Rudaya N., Palagushkina O., Nazarova L., Obu J., Rethemeyer J., Lantuit H., Wetterich S., 2016. Holocene ice-wedge polygon development in the northern Yukon, Canada // *Quaternary Science Reviews.* Vol. 147. P. 279–297.
19. Frey D.G., 1960. The ecological significance of cladoceran remains in lake sediments. *Ecology* 41. P. 684–699.
20. Frey D.G., 1986 Cladocera analysis. *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology.* Great Britain: Wiley & sons. P. 667–701.
21. Frolova L., Ibragimova A., Fedorova I., 2016 Stratigraphy of Cladocera in a core from A Yamal Peninsula lake (Arctic Russia) // 16th International Multidisciplinary Scientific Geo-Conference SGEM 2016, Conference Proceedings. Book4. V. 2. P. 579–587.
22. Fryer G., 1987, A new classification of the branchiopod Crustacea // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 91. P. 357–383.
23. Golubev A., Rychanchik D., Romashkin A., Polin A., 2014. Geological description of Zaonezhye Peninsula in Reports of the Finnish environment institute // *Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Lake Onega, Russian Karelia.* Tapio Lindholm, Jevgeni Jakovlev & Alexey Kravchenko (eds.). Helsinki: Finnish Environment Institute, Natural Environment Centre. Vol. 40. 364 p.
24. Hann, B.J., 1989 Methods in Quaternary Ecology. Cladocera. *Geoscience Canada* 16. P. 17–26.
25. Hoff U., Biskaborn B., Dirksen V., Dirksen O., Kuhn G., Meyer H., Nazarova L., Roth A., Diekmann B., 2015. Holocene Environment of Central Kamchatka, Russia: Implications from a multi-proxy record of Two-Yurts Lake // *Global and Planetary Change.* Vol. 134. P. 101–117.
26. Hofmann W., 1978. Analysis of animal microfossils from the Grosser Segeberger See (F. R. G.) // *Archive für Hydrobiologie.* V. 82. P. 316–346.
27. Kienast F., Wetterich S., Kuzmina S., Schirrmeister L., Andreev A., Tarasov P., Nazarova L., Kossler A., Frolova L., Kunitsky V., 2011 Paleontological records prove boreal woodland under dry inland climate at today's Arctic coast in Beringia during the last interglacial // *Quaternary Science Reviews.* Vol. 30. 17/18. P. 2134–2159.
28. Korhola A., Rautio M., 2001. Cladocera and other branchiopod crustaceans. Tracking environmental change using lake sediments. *Zoological indicators.* Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. Vol. 4. P. 125–165.
29. Kotov A.A., Ishida S., Taylor D.J., 2009. Revision of the genus Bosmina Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies // *Zoological Journal of the Linnean Society.* V. 156 (1). P. 1–56.
30. Lindholm T., Jakovlev J., Kravchenko A., 2014. Zaonezhye Peninsula – The pearl of Lake Onega in Reports of the Finnish environment institute // *Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Lake Onega, Russian Karelia* Tapio Lindholm, Jevgeni Jakovlev & Alexey Kravchenko (eds.). Helsinki: Finnish Environment Institute, Natural Environment Centre. Vol. 40. 364 p.
31. Milan M., Bigler C., Tolotti M., Szeroczyńska K., 2017. Effects of long term nutrient and climate variability on subfossil Cladocera in a deep, subalpine lake (Lake Garda, northern Italy) // *Journal of Paleolimnology.* V. 58(3). P. 335–351.
32. Nevalainen L., 2008. Sexual reproduction in chydorid cladocerans (Anomopoda, Chydoridae) in southern Finland - implication for paleolimnology. University of Helsinki. 54 p.
33. Rudaya N., Nazarova L., Nourgaliev D., Palagushkina O., Papin D., Frolova L., 2012. Middle-Late Holocene environmental history of Kulunda, southwestern Siberia: vegetation, climate and humans // *Quaternary Science Reviews.* Vol. 48. P. 32–42.

34. Solovieva N, Jones V.J., Nazarova L, Brooks S.J., Birks H.J.B., Grytnes J.-A., Appleby P.G., Kaupila T., Kondratenok B., Renberg I., Ponomarev V., 2005. Palaeolimnological evidence for recent climate change in lakes from the Northern Urals, Russia // Journal of Palaeolimnology. Vol. 33. P. 463–482.
35. Szeroczyńska K., Sarmaja-Korjonen K., 2007. Atlas of Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe. Friends of the Lower Vistula Society, 84 pp.
36. Szeroczyńska K., Tatur A., Weckström J., Gąsiorowski M., Noryskiewicz A.M., Sienkiewicz E., 2007. Holocene environmental history in northwest Finnish Lapland reflected in the multi-proxy record of a small subarctic lake // Journal of Paleolimnology. V. 38. P. 25–47
37. Szeroczyńska K., Zawisza E., 2011. Records of the 8200 cal BP cold event reflected in the composition of subfossil Cladocera in the sediments of three lakes in Poland // Quaternary International. V. 233. P. 185–193.

УДК 575.852.1

ВЛИЯНИЕ ИНВАЗИЙНЫХ ПРОЦЕССОВ НА ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ (НА ПРИМЕРЕ АНАЛИЗА ВЛОЖЕННЫХ КЛАД У *DAPHNIA* *MAGNA*)

THE IMPACT OF INVASIVE PROCESSES ON PHYLOGEOGRAPHIC RECONSTRUCTIONS (ON EXAMPLE OF THE NESTED CLADE PHYLOGEOGRAPHIC ANALYSIS IN *DAPHNIA MAGNA*)

Д. П. Карабанов¹, Е. И. Беккер², А. А. Котов²

¹ Институт Биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия, 152742, пос. Борок, д. 109, e-mail: dk@ibiw.yaroslavl.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия,
119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33,
e-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

D. P. Karabanov¹, E. I. Bekker², A. A. Kotov²

¹ I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of
Sciences, Russia, 152742, Borok 109, IBIW RAS

² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Sciences,
Russia, 119071, Moscow, Leninskij prosp. 33, SIEE RAS

Проведена оценка влияния адвентивных популяций *Daphnia magna* на филогеографические реконструкции методом анализа вложенных клад (NCPA). Установлено, что инвазийные популяции характеризуются ошибочными значениями в дистанциях “конечных” (Dc) и “вложенных” (Dn) клад. Для устранения этого несоответствия предложено предварительно использовать алгоритм “филогенетического сокращения звёздчатых структур”.

Ключевые слова: *Daphnia magna*, биологические инвазии, филогеография

An assessment of the impact of adventive populations on phylogeographic reconstructions based on the method of nested clade phylogeographic analysis (NCPA) was carried out on example of *Daphnia magna*. It is demonstrated that the invasive populations are characterized by erroneous values of the distances of “within” (Dc) and “nested” (Dn) clades. For elimination of this inconsistency, we suggest to use the algorithm of “phylogenetic reduction of star structures”.

Key words: *Daphnia magna*, biological invasions, phylogeography

Алгоритмы филогеографического анализа вложенных клад (NCPA) являются гибким и мощным методом изучения филогенетики и биогеографии видов и популяций (Panchal, Beaumont, 2007). И если для целей восстановления филогении подход пересчёта географических дистанций междукладами порождает (во многом – обоснованную) критику

(Panchal, Beaumont, 2010), то его полезность не вызывает сомнений для целей реконструкции истории расселения и формирования современной популяционной структуры у животных (Williford, 2016).

Принцип воссоздания вложенных клад состоит из нескольких частично автоматизированных этапов и основан на первичной реконструкции сетей гаплотипов с последующим вычислением географических и генетических расстояний между вариантами, их объединением в более крупные агломерации и определением процессов, способных привести к наблюдаемым явлениям (изоляция расстоянием, аллопатрическая фрагментация и т.д.). Отдельно следует отметить, что введение поправки на множественное сравнение и использование последних ключей для интерпретации исходящих файлов в GeoDis v.2.6 существенно повышает точность филогеографических реконструкций методом NCPA (Templeton, 2009a). Работа с подобными дискретными вариантами позволяет избавиться от основной проблемы альтернативных методов – модель-зависимых реконструкций, основанных на дистанционных либо стохастических подходах (особенно – популярной сейчас Байесовой филогении, см. Templeton, 2009b).

В последней работе (Bekker et al., 2018), посвящённой филогеографическому анализу практически всего современного ареала *Daphnia magna* Straus, 1820 (Cladocera: Anomopoda), при проведении процедуры NCPA было выявлено несколько групп гаплотипов (популяций) с заметным рассогласованием между генетическими и географическими расстояниями, что выражается в отсутствие значимых различий в дистанциях конечных (Dc) и вложенных (Dn) клад и провал χ^2 теста как для клады низшего порядка, так и для объединяющей клад. При интерпретации анализа у подобных “странных” клад возникает парадоксальный вывод о формировании генетической структуры как результата ограниченного потока и рассеивания генов (RG), в совокупности с возможными процессами расселения на большие расстояния (LDC) и промежуточными областями, не занятыми видами (или результат исторических процессов, за которым следует исчезновение промежуточных популяций, PF). Иначе говоря, данная группа популяций должна характеризоваться как огромной пространственной протяжённостью, так и существенной изоляцией от других групп популяций (клад более высокого уровня), но при этом обладать низкой генетической вариабельностью на всём ареале. Конечно, нельзя вовсе исключить теоретическую возможность формирования такой популяционной структуры, но, в таком случае придётся принять предположение о крайне быстром панконтинентальном расселении дафний (что в голоцене без внешнего воздействия навряд ли было возможно). Не удивительно, что при этом процессы формирования прочих клад более высокого порядка не могут быть определены, а результат биогеографической реконструкции становится неубедительным (IO).

Однако филогеографическая реконструкция методом NCPA для европейских популяций *D. magna* (Gelas, Meester 2005), а также Байесова филогения и демографические тесты для евроазиатских популяций (Bekker et al., 2018) не поддерживают такое предположение. У другого широко распространённого в Голарктике рачка – *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) (Cladocera: Onychopoda) популяции тоже последовательно различаются друг от друга тем больше, чем более генетическая дистанция между ними (Xu et al., 2009). Ещё более интересная ситуация возникает при добавлении в анализ американских популяций *D. magna*, естественный (неинвазионный) статус которых не вызывает сомнений (клада “A2”, Bekker et al., 2018). Отделение этой клад от предковых евроазиатских форм, предположительно, произошло (при калибровке “медленных” молекулярных часов, по: Kotov, Taylor, 2011) более 20 млн.л. назад (примерно в тот же период, что и разделение между “европейскими” и “азиатскими” филогенетическими линиями “А” и “В” у *D. magna*). Это как раз вполне объяснимо геологическими особенностями миоцена, а именно существованием гигантского Берингийского перешейка, соединявшего Евразию и Северную Америку в единый суперконтинент. Здесь же можно отметить, что подобная “близость” ряда популяций Европы и Северной Америки наблюдается и у *P. pediculus* (Xu et al., 2009).

Конечно, может возникнуть справедливое замечание, что при анализе распространения и генетической изменчивости *D. magna* в “берингийской” группе популяций “В” (предположительно, имеющей эволюционный возраст сравнимый со временем существования клады “А2”) наблюдается значительное генетическое разнообразие, в отличие от “европейских” дафний. Для объяснения таких различий можно выдвинуть несколько предположений. Во-первых, как показывает NSRA, для достоверной реконструкции очень мало данных: имеются лишь 3 гаплотипа клады “А2”, что, несомненно, слишком мало. Во-вторых, геоклиматические изменения, а именно большое плейстоценовое оледенение могло привести к эффекту “бутылочного горлышка” для популяций Северной Америки. Возможно, подобные процессы протекали и на территории Европы что и наблюдается в значительно меньшем генетическом разнообразии клады “А1” против групп популяций клады “В”. Ну и, наконец, вовсе нельзя исключать наличия исторически закрепившихся механизмов поддержания низкого уровня генетического разнообразия у представителей *D. magna* филогенетической линии “А”.

Таким образом, на территории Северной Америки в настоящее время существуют популяции из двух филогенетических линий (рисунок), относящихся к кладам “А1” (тождественные современным европейским дафниям) и “А2” (вероятно, древняя группа, происходящая от европейских дафний, но генетически значительно отличающаяся от них в настоящее время). Без предположения об искусственности такой системы наблюдаемая ситуация будет полностью противоречить как основным филогеографическим постулатам (Avice, 2000), так и самой возможности биогеографических реконструкций при любом подходе (Bloomquist et al., 2010), т.к. при возрастании географических расстояний должны возникать и генетические различия между крайними группами (иначе полностью теряется любая возможность проследить историю расселения животных).



Рис. Распределение условных таксономических единиц (популяций) *D. magna* (только клада А) в Северном полушарии. Указана только топология восстановленной филогении. Сплошная линия – популяции Европы (и инвазийные популяции Америки), пунктирная – филогенетическая линия А2, исторически обитающая в Северной Америке. Реконструкция: GEO_SPHERE package in BEAST2 (Bouckaert, 2016).

Дальнейший анализ примечаний к последовательностям в NCBI GenBank и запрос к авторам сиквенсов позволил установить, что подобные “странные” гаплотипы (в частности, генетически идентичные европейским, но географически находящиеся на американском континенте) представляют собой в действительности лабораторные либо коммерческие культуры, вероятно, изначально происходящие из Европы и депонированные без прямого указания

этого факта. Более того, часть американских “природных” популяций оказалась также результатом случайной антропогенной интродукции. Вычленив подобные “сомнительные” гаплотипы и определив их геометрическое положение в узлах “полной” TCS-сети гаплотипов было установлено, что все они относятся к той или иной “звёздчатой” структуре. Для редукции числа наблюдений (гаплотипов) и дискриминации подобных “сомнительных” (=инвазийных) последовательностей была применён алгоритм “филогенетического сокращения звёздчатых структур” (Forster et al., 2001), который строго идентифицирует звездообразные узлы (кластеры), возникающие при историческом расширении ареалов видов и, в дальнейшем, позволяет заменить их на некоторые “центральные” группы. Опираясь на математические выкладки алгоритма и личные вычисления было установлено, что подобный коллапс структур до 5 эволюционных шагов (замен) не ведет к значимой потере филогенетического сигнала. В результате такого преобразования влияние всех имевшихся “чужеродных” последовательностей на вычисление географических и генетических дистанций было полностью нивелировано, а использование “сокращённых сетей” в качестве входящих данных позволило снизить неопределённость, созданную с влиянием биологических инвазий на биогеографическую структуру для популяций *D. magna* (Bekker et al., 2018).

Сокращение входящих данных при биогеографических исследованиях – довольно распространённый в практике филогеографического анализа метод. Так, в исследовании на американских куропатках (Williford et al., 2016) было проведено объединение особей по географическому принципу (популяции из одного графства учитывались как одна единица). Подобный подход очень логичен, но, как показано в нашей работе, совершенно не применим при попадании в анализ инвазийных популяций. С “биоинформатической” точки зрения разница между процессами исторического саморасселения видов и биологических инвазий – только в скоростях экспансии и накопления генетических различий в новых популяциях. Даже наша небольшая работа показывает, что, на сегодняшний день, роль подобных “новообразований” в филогеографических построениях сильно недооценена и требует отдельного изучения и разработки как понятийного аппарата, прежде всего – математических алгоритмов выявления и оценки вклада биологических инвазий в популяционно-генетическую структуру вида, так и создания специализированного программного обеспечения для выявления инвазийных процессов.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 17-05-00782-а. Авторы также благодарны РФФИ за поддержку проекта организации конференции, где данный доклад будет представлен (проект № 18-34-10006 мол_г).

Список литературы

- Avice J.C., 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, MA. 447 p. ISBN 978-067-466-63-82
- Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Y.R., Haag C.R., Neretina T.V., Kotov A.A., 2018. Phylogeography of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Cladocera) in Northern Eurasia: Evidence for a deep longitudinal split between mitochondrial lineages // PLoS ONE. Vol. 13. No. 3. P. e0194045. DOI: 10.1371/journal.pone.0194045
- Bloomquist E.W., Lemey P., Suchard M.A., 2010. Three roads diverged? Routes to phylogeographic inference // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 25. No. 11. P. 626–632. DOI: 10.1016/j.tree.2010.08.010
- Bouckaert R., 2016. Phylogeography by diffusion on a sphere: whole world phylogeography // PeerJ. Vol. 4. P. e2406. DOI: 10.7717/peerj.2406
- Forster P., Torroni A., Renfrew C., Rohl A., 2001. Phylogenetic star contraction applied to Asian and Papuan mtDNA evolution // Molecular Biology and Evolution. Vol. 18. No. 10. P. 1864–1881. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a003728
- Gelas K., Meester L., 2005. Phylogeography of *Daphnia magna* in Europe // Molecular Ecology. Vol. 14. No. 3. P. 753–764. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2004.02434.x

- Kotov A.A., Taylor D.J., 2011. Mesozoic fossils (>145 Mya) suggest the antiquity of the subgenera of *Daphnia* and their coevolution with chaoborid predators // BMC Evolutionary Biology. Vol. 11. P. 129. DOI: 10.1186/1471-2148-11-129
- Panchal M., Beaumont M.A., 2007. The automation and evaluation of nested clade phylogeographic analysis // Evolution. V. 61. P. 1466–1480.
- Panchal M., Beaumont M.A., 2010. Evaluating Nested Clade Phylogeographic Analysis under models of Restricted Gene Flow // Systematic Biology. Vol. 59. No. 4. P. 415–432. DOI: 10.1093/sysbio/syq022
- Templeton A.R., 2009a. Why does a method that fails continue to be used? The answer. // Evolution. Vol. 63. No.4. P. 807–821.
- Templeton A.R., 2009b. Statistical hypothesis testing in intraspecific phylogeography: NCPA versus ABC // Molecular Ecology. Vol. 18. No. 2. P. 319–331. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2008.04026.x
- Williford D., Deyoung R.W., Honeycutt R.L., Brennan L.A., Hernandez F., 2016. Phylogeography of the bobwhite (*Colinus*) quails // Wildlife Monograph. Vol. 193. No. 1. P. 1–49. DOI: 10.1002/wmon.1017
- Xu S., Hebert P.D.N., Kotov A.A., Cristescu, M.E., 2009. The noncosmopolitanism paradigm of freshwater zooplankton: Insights from the global phylogeography of the predatory cladoceran *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) (Crustacea, Onychopoda) // Molecular Ecology. Vol. 18. No. 24. P. 5161–5179. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04422.x

К ОЦЕНКЕ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА ЯНЫЧКОВО (СВЕРДЛОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Н. Б. Климова

Уральский филиал ФГБНУ «Госрыбцентр», Екатеринбург, grc-ural@mail.ru

Изучение видового состава, структуры и обилия зоопланктона оз. Янычково проводилось с целью оценки биопродукционных возможностей водоема в рамках рыбохозяйственных исследований.

Отбор проб, их транспортировку, хранение и обработку проводили в соответствии с общепринятыми методиками [1]. Литературных данных о зоопланктоне оз. Янычково нет. Использовались материалы собственных (2016–2017 гг.) и архивных данных (2004–2015 гг.). Пробы отбирались ежегодно в конце августа – начале сентября на 5 постоянных станциях наблюдений. В целом для анализа материалов использовались результаты камеральной обработки 65 проб.

Озеро Янычково – один из главных «рыбных» водоемов Тавдинского района Свердловской области. Принадлежит к Сатыковской группе озер, характерной особенностью которых является их расположение среди крупных болотных массивов, связанных с р. Тавда общей водосборной площадью. Площадь водной поверхности озера 16 км², средняя глубина – 1,2 м, площадь водосбора – 200 км². Водоем проточный – в озеро впадает р. Арчинка. Имеет слабый сток в р. Карабашку, а также из озера берет начало р. Ольховка. Питание водоема происходит за счет вод местного поверхностного и подземного стока [2].

Воды оз. Янычково пресные, среднеминерализованные, от мягких до умеренно жестких, по водородному показателю – от нормальных до подщелочных, преимущественно гидрокарбонатного класса кальциевой группы. В отдельные годы изменения гидрологического режима приводят к формированию смешанного кальциево-натриевого состава воды. Гумифицированность вод в связи с высокой заболоченностью водосбора обуславливает повышенную цветность и перманганатную окисляемость воды. По большинству показателей качество воды в оз. Янычково соответствует требованиям, предъявляемым к рыбохозяйственным водоемам. В отдельные годы наблюдается превышение ПДКр/х по содержанию фосфат-ионов и рН. Повышение рН до 9,0–9,5 ед. наблюдается в периоды массового развития водорослей («цветения» воды). Незначительные глубины, богатая подводная растительность, иловые отложения, заболоченность водосбора, слабая проточность способствуют формированию пери-

одических заморов в водоеме. В целом гидрохимический режим озера характеризуется сезонной и многолетней неустойчивостью.

К настоящему времени сводный список зоопланктона оз. Янычково насчитывает 32 таксона из 3 отделов, 8 отрядов, 13 семейств и 19 родов. Наиболее многочисленны представители Rotifera – 15 таксонов. По видовому разнообразию выделяются отряд Anomopoda (Sars, 1865) – 11 видов, семейство Daphniidae (Straus, 1820) – 7 видов, роды *Brachionus* (Pallas, 1766) и *Daphnia* (O.F. Muller, 1785) – по 4 вида.

Состав сообщества формируют обычные пресноводные формы, преимущественно виды-индикаторы β-мезосапробных условий, предпочитающие временные мелкие водоемы.

В разные годы структура сообщества и количественные характеристики зоопланктона различались (рис. 1).

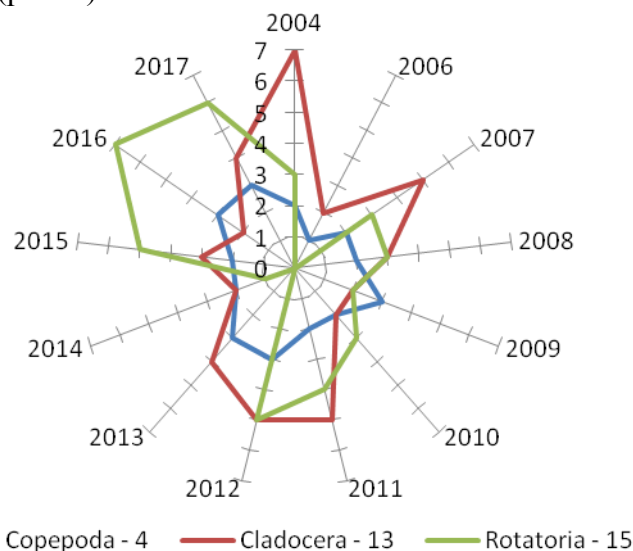


Рис. 1. Многолетняя динамика таксономической структуры зоопланктона оз. Янычково.

Наибольшее видовое разнообразие зоопланктона (13 видов) отмечено в 2017 г. Минимальное число видов (3) выявлено в 2006 г. Состояние сообщества зоопланктона в озере Янычково можно охарактеризовать как неустойчивое. Большинство видов относятся к редко и единично встречающимся. В разные годы для водоема характерны вспышки массового развития таких видов. Так, в 2013 г. в сообществе доминировали ветвистоусые рачки *Daphnia galeata* (Sars, 1864), впервые отмеченные в озере в 2012 г. (83,5% от общей биомассы). В 2014 г. место этого вида занял крупный, ценный в кормовом отношении вид *Daphnia pulex* (Leydig, 1860) (56% от общей биомассы), который в последующие годы в пробах не обнаруживался.

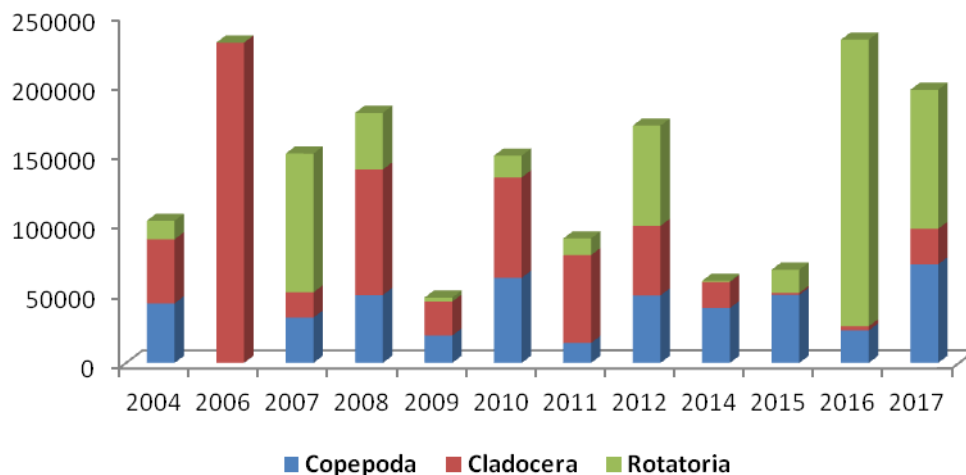
Обычными для озера представителями зоопланктона являются *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Cyclops vicinus* (Uljanin, 1875), *Chydorus sphaericus* (O.F. Muller, 1785), *Brachionus diversicornis* (Daday, 1883) *Filinia longiseta* (Ehrenberg 1834).

Состав ценологического комплекса зоопланктона также не отличается стабильностью (рис. 2). В 2006 г. для сообщества были характерны черты кладоцерного типа (99,6% от общей численности и биомассы). К 2016 г. значительно увеличилась роль Rotatoria, доля которых в структуре сообщества достигла 88,7% от общей численности и 85,3% от общей биомассы. Развитие Copepoda варьирует от полного отсутствия (2006 г. при $t = +2,9^{\circ}\text{C}$, самой низкой за весь период исследований) до 73% от общей численности и 92,5% от общей биомассы (2015 г., $t = +13^{\circ}\text{C}$).

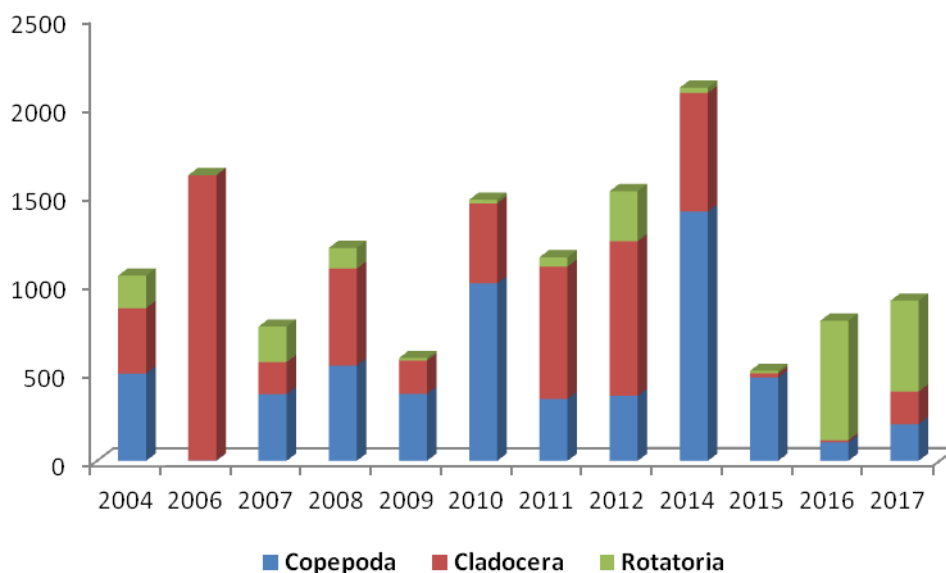
В среднем по показателям количественного развития зоопланктона оз. Янычково относится к малокормным водоемам (биомасса зоопланктона в пределах $0,1\text{--}1,5\text{ г/м}^3$).

В связи с изменчивостью условий обитания гидробионтов в оз. Янычково полученные данные нельзя считать исчерпывающими, однако они позволяют составить представление о видовом составе и количественных характеристиках развития зоопланктона в водоемах этого

типа в пределах Среднего Урала. Дальнейшие исследования позволят дополнить списки выявленных видов и уточнить показатели развития зоопланктона для этого водоема.



а)



б)

Рис. 2. Многолетняя динамика численности (а), экз./м³, и биомассы (б), мг/м³, зоопланктона в оз. Янычково.

Список литературы

- 1 Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1984. 34 с.
- 2 Черняева Л.Е., Черняев А.М., Еремеева М.Н. Гидрохимия озер (Урал и Приуралье). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 336 с.

**ВЫМИРАНИЕ ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРАЗИИ В
ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ-РАННЕМ ГОЛОЦЕНЕ КАК СВИДЕТЕЛЬСТВО
БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО КРИЗИСА В ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОЕМАХ В РЕГИОНЕ В
ЭТО ВРЕМЯ**

**EXTINCTION OF THE BRANCHIOPOD CRUSTACEANS OF THE NORTH-EAST OF
EURASIA IN LATE PLEISTOCENE-EARLY HOLOCENE AS A SIGN OF A
BIOCOENOTIC CRISIS IN THE CONTINENTAL WATER BODIES AT THAT TIME**

Аннотация: Сделано предварительное заключение об изменениях в фаунистическом составе жаброногих ракообразных на Северо-Востоке Российской Федерации в позднем голоцене-раннем плейстоцене, это касается, как минимум, представителей *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) (Cladocera: Daphniidae) и щитней (Notostraca: Triopsidae).

Abstract: We preliminarily concluded that faunistic composition of the branchiopod crustaceans of the North-East Russia was changed at late Pleistocene. This conclusions concerns at least representatives of *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) (Cladocera: Daphniidae) and tadpol shrimps (Notostraca: Triopsidae).

Ключевые слова: палеолимнология, историческая экология, Branchiopoda, Cladocera, Notostraca, плейстоцен

Key words: paleolimnology, histotical ecology, Branchiopoda, Cladocera, Notostraca, Pleistocene

Палеоэкология – это крайне востребованное на современном этапе направление биологических наук, проблематика которого лежит в русле научного обеспечения политэкономической концепции устойчивого развития (англ. *sustainable development*), которой в современном мире и в нашей стране уделяется большое внимание. В частности, она является основополагающим принципом формирования Стратегии НТР РФ (см. п. 1 Указа Президента РФ от 1 декабря 2016 г. № 2642 "О стратегии научно-технологического развития Российской Федерации"). Идея о том, что именно исследования прошлого экосистем является ключом к прогнозированию их будущих изменений и то, что последнее совершенно необходимо для эффективного менеджмента экосистем и природоохранных целей, прочно вошла в научный обиход. Актуальность подобных исследований не вызывает сомнений не только у ученых, но и у адекватных чиновников и политиков.

Палеоэкологические исследования в Северо-Восточной части Евразии имеют свою специфику. В частности, их проблематика часто сосредоточена вокруг так называемой "мамонтной фауны", что совершенно не случайно. Факт массового вымирания данных крупных животных широко известен не только ученым самых разных специальностей (Stuart et al., 2004; Kuzmin, 2010; MacDonald et al., 2012), но и ненаучной публике. Известно и то, что подобное вымирание есть результат климатических и ландшафтных изменений, происходивших в регионе за последние несколько десятков тысяч лет. Это "хорошо продаваемая" тематика, на которую гораздо более легко получить финансирование по сравнению с "рутинным" и "мало интересным" чиновникам и ненаучной публике анализом микроскопических остатков в колонках плейстоценовых-голоценовых отложений. Каждый образованный человек

представляет себе, как выглядел мамонт или шерстистый носорог, но мало кто знает, как выглядит раковинная амеба и даже дафния. Множество работ было посвящено реконструкции обстановки, в которой жила мамонтовая фауна, в первую очередь, растительности и климату (Mann et al., 2002; Украинцева, 2002; Тихонов, 2005; Kalke, 2014).

Однако мы очень далеки от понимания естественных процессов, приведших к серьезным перестройкам в наземных экосистемах, в свою очередь, приведших к вымиранию мамонтовой фауны. Существующие реконструкции биоты данного региона в различные периоды плейстоцена далеко не однозначны, что, в частности, проявляется в дискуссиях по поводу термина «тундростепь», ряд исследователей не принимает его и считает, что особый высокопродуктивный биом, сочетающий в себе виды современных тундр и степей, следует считать мозаичным сочетанием элементов этих ландшафтных зон (см. Берман, 2001). Однако, предположение о том, что именно изменения климата и ландшафтов привели к вымиранию мамонтовой фауны, не кажутся надуманными. Их изучение важно хотя бы из тех соображений, что подобное может повториться в будущем, и человечество должно быть готово к подобным вызовам (или даже должно бороться с антропогенным влиянием на экосистемы, потенциально могущим привести к подобным изменениям).

Гораздо меньше информации имеется об экосистемах континентальных водоемов региона и связи массового вымирания некоторых групп беспозвоночных с изменением климата и ландшафтов. Эта связь не столь очевидна, и ее выявление (или констатация отсутствия) представляется самостоятельной задачей, актуальной в условиях современных климатических изменений в высоких широтах (отметим, что если факт глобального потепления климата в связи с человеческой деятельностью очевиден только для части ученых, то потепление в Арктике подтверждено инструментальными методами, и не подлежит сомнению). Экосистемы континентальных водоемов наиболее уязвимы для климатических изменений и других неблагоприятных факторов, поэтому мероприятия по сохранению и изучению биоразнообразия континентальных водоемов рассматриваются в числе приоритетов в рамках Конвенции по биоразнообразию (<https://www.cbd.int/gti/pow.shtml> Planned Activity 11: Inland waters biological diversity).

Важнейший источник информации о климате и биоте северной части Голарктики – палеоолимологические реконструкции: послойные исследования колонок донных отложений, взятых из крупных озер. Чаще всего подобными работами затрагиваются отдельные группы растений и животных: проводится споро-пыльцевой, диатомовый, ризоподный (Bobrov, Wetterick, 2012), остракодный (Swain, 1963; Степанова и др., 2010), хирономидный (Nazarova et al., 2013) и кладоцерный (Sarmaja-Korjonen, 2003; Nevalainen et al., 2011; Nevalainen, Rautio, 2014; Frolova et al., 2014; Nevalainen et al., 2015) анализ.

В последнем преобладает изучение хидорид (Sarmaja-Korjonen et al., 2000; Bjerring et al., 2008; Nevalainen et al., 2011, 2015) и босминид (Deevey, 1942), причем исследователи исходят из предположения, что общий набор видов изменился в Голарктике мало в течение позднего плейстоцена-голоцена (Freu, 1982, 1987). Следует заметить, что под "видами" явным образом понимаются "морфовиды", поскольку применение к ситуации с субфоссильными и фоссилизированными остатками каких-либо концепций, помимо морфологической, несколько легковесно. При этом в систематике хидорид имеются явные проблемы, а именно, многие таксоны, для которых предполагается в настоящее время широкое распространение ("космополитическое", "транс-голарктическое", транс-палеарктическое) с большой степенью вероятности представляют собой группы криптических видов (Freu, 1982, 1987; Forró et al., 2008). Поэтому некие локальные изменения в фаунистическом составе хидорид интерпретируются как следствие экологических изменений исходя из континуальной модели связи подобных изменений с изменениями среды (Rautio et al., 2000; Rautio, 2007), что совершенно не очевидно. Ни разу не поднимался вопрос о вымирании того или иного таксона хидорид в каком-либо регионе. Сармайя-Корьёнен с коллегами (Sarmaja-Korjonen et al., 2000) нашли якобы вымерший таксон в отложениях из озер Финляндии, но впоследствии он был обнаружен и в рецентных пробах (Szeroczynska, Sarmaja-Korjonen, 2007).

Гораздо меньшее внимание в палеолимнологических исследованиях уделяется представителям другого обычного семейства кладоцер – *Daphniidae*, учитываются обычно их эфиппиумы. Эфиппиум – это видоизмененная, сильно хитинизированная и снабженная дополнительной скульптурой спинная часть раковинки самки рачка отряда Anomopoda, которая при откладке покоящихся яиц захлопывается вокруг них и защищает от неблагоприятного влияния внешней среды (Котов, 2013). Однако настоящее время определение эфиппиумов *Daphnia* до вида для севера Евразии разработано плохо. Глаголев (1983) заключил, что скульптура эфиппиумов дафний, скорее, может быть использована для различения групп видов, чем близких видов. Однако разработка ключа для определения видов подрода *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) по эфиппиумам была признана возможной (Mergeay et al., 2005). Эфиппиумы дафнид постоянно встречаются в отложениях самого различного возраста (Van Damme & Kotov, 2016), начиная с границы юры и мела (Smirnov, 1992; Kotov, Taylor, 2011). Они неоднократно упоминаются в работах по плиоценовым, плейстоценовым и раннеголоценовым слоям (Freu, 1964; Korhola & Rautio, 2001), см. также обзор в монографии Котова (2013). При этом никакого точного определения эфиппиумов в подавляющем большинстве случаев в этих публикациях не приводится, поэтому они и не имеют какого-то значения для палеореконструкций.

Если остатки как минимум части кладоцер интенсивно используются в палеолимнологических реконструкциях, то остатки крупных жаброногих ракообразных в литературе практически не упоминаются, за исключением нескольких находок мандибул щитней (Bennike, Böcher, 1992; Bennike, 1995) и упоминания о мандибулах дафний, найденных вместе с эфиппиумами в отложениях Антарктиды возрастом 130000 лет (Stromer et al., 2006). При этом у Notostraca морфология мандибул досконально изучена только у трех современных видов (Fryer, 1988; Richter, 2004), предприняты отдельные попытки изучения морфологии мандибул Anostraca (Mura, 1995, 1996; Richter, 2004) и некоторых Cladocera (Kotov, 2013).

Работы нашего коллектива привели к важному предварительному заключению об изменениях в фаунистическом составе жаброногих ракообразных на Северо-Востоке РФ в позднем голоцене-раннем плейстоцене, которые только в самом рудиментарном виде были затронуты в наших первых публикациях по результатам работ по предыдущему инициативному проекту РФФИ (Kirilova et al., 2016). В двух образцах шерсти мамонта были обнаружены эфиппиумы ветвистоусых ракообразных подрода *Daphnia* (*Ctenodaphnia*), современные ареалы которых отстоят от данного региона на тысячи километров. Какие-либо представители подрода отсутствуют на обширной территории от Якутска до дельты Юкона (северо-восточная Якутия, весь Чукотский АО, Камчатка, Магаданская обл., Командорские и Алеутские острова, вся Аляска и прилегающая часть Канады) (Benzie, 2005). Ареал подрода и его некоторых групп видов (например, *D. magna*) в настоящее время разорван. Мы показали, что в плейстоцене ктенодафнии встречались в этом регионе и предварительно назвали феномен их исчезновения "берингийским вымиранием".

Там же найдены мандибулы щитней (Notostraca), которые, по-видимому, принадлежали виду (видам?), отсутствующим ныне в регионе. Единственный вид, обитающий в данном регионе ныне, *Lepidurus arcticus*, отличается небольшими размерами, а некоторые из найденных нами мандибул явно принадлежали очень крупным животным. К сожалению, все вышеупомянутые объекты из шерсти невозможно продатировать, поскольку одного эфиппиума или одной мандибулы недостаточно даже для радиоуглеродного датирования, даже с использованием ускорительной масс-спектрометрии (АМС), а смесь заведомо разновозрастных эфиппиумов имеет весьма относительную ценность для датирования с целью понять время вымирания той или иной группы. Хронология и особенности "берингийского вымирания" – цель наших дальнейших исследований в рамках нового проекта, поддержанного РФФИ.

Изучение изменений фауны континентальных водоемов в прошлом – ключ к прогнозу изменений в будущем. Вымирание мамонтовой фауны на Северо-Востоке Евразии, про которое говорилось выше, позволяет говорить о биоценоотическом кризисе, который случился в позднем плейстоцене – раннем голоцене. Наши предварительные данные свидетельствуют о

вымирании в том же регионе, по крайней мере, нескольких таксонов пресноводных беспозвоночных в позднем плейстоцене, что ставит вопрос о возможном биоценотическом кризисе в континентальных водоемах в то же время. Его описание и изучение возможных причин представляет собой актуальную задачу для нужд охраны и менеджмента экосистем пресноводных водоемов региона, в частности, для понимания того, не случится ли нечто подобное в будущем в случае продолжения климатических изменений и интенсификации хозяйственной деятельности человека в регионе.

Обычно практика палеоэкологических исследований охватывает крупные палеоводоемы, в то время как мелкие, зачастую временные, водоемы, где обитают *Notostraca* и *Anostraca* и представители подрода *Daphnia* (*Ctenodaphnia*), остаются практически без внимания. Эти ракообразные обитают и в больших водоемах, однако при этом они являются индикаторами отсутствия рыбы – их основного врага, быстро уничтожающего популяцию после колонизации водоема (Kefoot, Lynch, 1987). Обычно безрыбность водоемов в тундре означает, что либо (1) водоёмы появились недавно, или (2) зимой они промерзают до дна. Наличие остатков вышеупомянутых групп, как минимум, свидетельствует об участии небольших пресноводных водоемов в формировании осадков, из которых они были извлечены. То есть, обнаруженные в арктических широтах остатки жаброногих ракообразных представляют новые возможности для палеоэкологических реконструкций. Однако для выполнения данных амбициозных задач требуются дальнейшие исследования морфологии как плейстоценовых, так и современных представителей жаброногих ракообразных.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 18-04-00398 а.

Автор также благодарит РФФИ за поддержку проекта организации конференции, где данный доклад будет представлен (проект № 18-34-10006 мол_г).

Список литературы

- Берман Д.И., 2001. Тундростепи – вымершие ландшафты плейстоценовой Берингии // Российская наука на заре нового века: Сборник статей лауреатов конкурса РФФИ. М.: Новый мир. С. 242–248.
- Глаголев С.М., 1983. Структура поверхности эфиппиума *Daphniidae* (Crustacea, Cladocera) по данным сканирующей электронной микроскопии // Зоол. журн. Т. 62. С. 1422–1425.
- Котов А.А., 2013. Морфология и филогения *Anomopoda* (Crustacea: Cladocera). М.: КМК. 638 с.
- Степанова А.Ю., Талденкова Е.Е., Баух Х.А., 2010. Четвертичные остракоды Арктики и их использование в палеореконструкциях // Палеонт. журн. № 1. С. 38–45.
- Тихонов А.Н., 2005. Мамонт // Разнообразие животных, вып. 3. М.: КМК. 90 с.
- Украинцева В.В., 2002. Растительность и климат Сибири эпохи мамонта // Тр. зап. «Таймырский. № 4. С. 191.
- Bennike O., 1995. Palaeoecology of two lake basins from Disko, West Greenland // J. Quatern. Sci. V. 10. P. 149–155.
- Bennike O., Böcher J., 1992. Early Weichselian interstadial land biotas at Thule, northwest Greenland // Boreas. V. 21. P. 111–118.
- Benzie J.A.H., 2005. Cladocera: the genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*). Kenobi Productions. Ghent, Leiden: Backhuys Publishers. 376 p.
- Bjerring R., Bradshaw E.G., Amsinck S.L., Johansson L.S., Odgaard B.V., Nielsen A.B., Jeppesen E., 2008. Inferring recent changes in the ecological state of 21 Danish candidate reference lakes (EU Water Framework Directive) using palaeolimnology // J. Appl. Ecol. V. 45. P. 1566–1575.
- Bobrov A., Wetherich S., 2012. Testate amoebae of arctic tundra landscapes // Protistology. V. 7. P. 51–58.
- Cromer L., Gibson J.A., Swadling K.M., Hodgson D.A., 2006. Evidence for a lacustrine faunal refuge in the Larsemann Hills, East Antarctica, during the Last Glacial Maximum // J. Biogeogr. V. 33. P. 1314–1323.

- Deevey E.S., 1942. Studies on Connecticut lake sediments. 3. The biostratonomy of Linsley Pond // Amer. J. Sci. V. 240. P. 233–264.
- Forró L., Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Petrusek A., 2008. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater // Hydrobiologia. V. 595. P. 177–184.
- Frolova L., Nazarova L., Pestryakova L., Herzsuh U., 2014. Subfossil Cladocera from surface sediment in thermokarst lakes in northeastern Siberia, Russia, in relation to limnological and climatic variables // J. Paleolimnol. V. 52. P. 107–119.
- Frey D.G., 1964. Remains of animals in quaternary lake and bog sediments and-their interpretation // Ergeb. Limnol. V. 2. P. 1–114.
- Frey D.G., 1982. Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera // Arch. Hydrobiol. V. 93. P. 484–502.
- Frey D.G., 1987. The taxonomy and biogeography of the Cladocera // Crustacean Biogeography (Crustacean issues 4). Rotterdam: A.A. Balkema. P. 237–256.
- Fryer G., 1988. Studies on the functional morphology and biology of the Notostraca (Crustacea: Branchiopoda) // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 321. P. 27–124.
- Kahlke R.D., 2014. The origin of Eurasian mammoth faunas (*Mammuthus–Coelodonta* faunal complex) // Quat. Sci. Rev. V. 96. P. 32–49.
- Kerfoot W.C., Lynch M., 1987. Branchiopod communities: associations with planktivorous fish in space and time // Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities. Hanover and London: Academic Press. P. 367–378.
- Kirillova I.V., Plicht J., Gubin S.V., Zanina O.G., Chernova O.F., Lapteva E.G., ... Van Kolfshoten T., 2016. Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions // Boreas. V. 45. P. 455–469.
- Korhola A., Rautio M., 2001. Cladocera and other branchiopod crustaceans // Tracking environmental change using lake sediments. Heidelberg: Springer. P. 5–41.
- Kotov A.A., Taylor D.J., 2011. Mesozoic fossils (> 145 Mya) suggest the antiquity of the subgenera of *Daphnia* and their coevolution with chaoborid predators // BMC Evol. Biol. V. 11. 129.
- Kuzmin Y.V., 2010. Extinction of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) in Eurasia: review of chronological and environmental issues // Boreas. V. 39. P. 247–261.
- MacDonald G.M., Beilman D.W., Kuzmin Y., Orlova L.A., Kremenetski K.V., Shapiro B., Van Valkenburgh B., 2012. Pattern of extinction of the woolly mammoth in Beringia // Nature Comm. V. 3, 893.
- Mann D.H., Peteet D.M., Reanier R.E., Kunz M.L., 2002. Responses of an arctic landscape to Lateglacial and early Holocene climatic changes: the importance of moisture // Quat. Sci. Rev. V. 21. P. 997–1021.
- Mergeay J., Verschuren D., Meester L., 2005. *Daphnia* species diversity in Kenya, and a key to the identification of their ephippia // Hydrobiologia. V. 542. P. 261–274.
- Mura G., 1995. Morphological features of the mandible related to feeding habits of some Anostraca species // Crustaceana. V. 68. P. 83–102.
- Mura G., 1996. Pattern of mandibular morphology in Anostraca with some taxonomical remarks // Crustaceana. V. 69. P. 129–154.
- Nevalainen L., Rautio M., 2014. Spectral absorbance of benthic cladoceran carapaces as a new method for inferring past UV exposure of aquatic biota // Quat. Sci. Rev. V. 84. P. 109–115.
- Nevalainen, L., Rantala M.V., Luoto T.P., Rautio M., Ojala A.E., 2015. Ultraviolet radiation exposure of a high arctic lake in Svalbard during the Holocene // Boreas. V. 44. P. 401–412.
- Nevalainen L., Sarmaja-Korjonen K., Luoto T.P., 2011. Sedimentary Cladocera as indicators of past water-level changes in shallow northern lakes // Quat. Res. V. 75. P. 430–437.
- Nazarova L., Lüpfer H., Subetto D., Pestryakova L., Diekmann B., 2013. Holocene climate conditions in central Yakutia (Eastern Siberia) inferred from sediment composition and fossil chironomids of Lake Temje // Quatern. Intern. V. 290. P. 264–274.

- Rautio M., 2007. The use of Cladocera in paleolimnology // Encyclopedia of Quaternary Sciences. Amsterdam: Elsevier. P. 2031–2039.
- Richter S., 2004. A comparison of the mandibular gnathal edges in branchiopod crustaceans: implications for the phylogenetic position of the Laevicaudata // Zoomorphology. V. 123. P. 31–44.
- Sarmaja-Korjonen K., 2003. Chydoid ephippia as indicators of environmental change biostratigraphical evidence from two lakes in southern Finland // Holocene. V. 13. P. 691–700.
- Sarmaja-Korjonen K., Hakojaervi M., Korhola A., 2000. Subfossil remains of an unknown chydorid (Anomopoda: Chydoridae) from Finland // Hydrobiologia. V. 436. P. 165–169.
- Smirnov N.N., 1992. Mesozoic Anomopoda (Crustacea) from Mongolia // Zool. J. Linn. Soc. V. 104. P. 97–116.
- Stuart A.J., Kosintsev P.A., Higham T.F.G., Lister A.M., 2004. Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth // Nature. V. 431. P. 684–689.
- Swain F.M., 1963. Pleistocene Ostracoda from the Gubik Formation, Arctic coastal plain, Alaska // J. Paleontol. V. 37. P. 798–834.
- Szeroczyńska K., Sarmaja-Korjonen K., 2007. Atlas of subfossil Cladocera from Central and Northern Europe. Świecie (Poland): Friends of the Lower Vistula Society. 83 p.
- Van Damme K., Kotov A.A., 2016. The fossil record of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): Evidence and hypotheses // Earth-Science Rev. V. 163. P. 162–189.

УДК 595.3:54

ЕСРАВНИТЕЛЬНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ РАКООБРАЗНЫХ К ДЕЙСТВИЮ ХИМИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ РАЗЛИЧНОЙ ПРИРОДЫ

Р. А. Ложкина, И. И. Томила

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.*

COMPARATIVE SENSITIVITY OF CRUSTACEANS UNDER THE EXPOSURE TO DIFFERENT CHEMICAL SUBSTANCES

R. A. Lozhkina, I. I. Tomilina

*P Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Yaroslavl region, Russian Federation
EEEE-mail: lozhkina.roza@yandex.ru*

Аннотация. Показано, что чувствительность 4 видов ракообразных к действию химических веществ различной природы зависит от токсиканта, местообитания тест-организма и влияния внешних факторов. При оценке токсичности солей редкоземельных элементов, необходимо учитывать не только влияние катиона, но и связанного с ним аниона.

Ключевые слова: ракообразные, токсичность, биотестирование, тяжелые металлы, редкоземельные элементы.

Abstract. It is shown that the sensitivity of four species of crustaceans under the exposure to different chemicals depends on toxicant, the habitats of the test organism, the effects of external factors. When assessing the toxicity of salts of rare earth elements, it is necessary to take into account not only the influence of cation, but also the associated anion.

Key words: crustaceans, toxicity, biotesting, heavy metals, rare earth elements.

Ракообразные морских, континентальных и наземных экосистем имеют важное значение, в первую очередь как звено большинства пищевых цепей. Многие группы ракообразных часто выбираются в качестве тест-организмов в различных исследованиях из-за их широкого распространения, простоты культивирования и, главное, их высокой чувствительности к загрязняющим веществам. Степень и характер токсичности воды, загрязненной биологически

опасными веществами, и оценка возможной опасности этой воды для водных и других организмов оценивается методами биотестирования [10].

Особенность информации, получаемой с помощью методов биотестирования, состоит в интегральном характере восприятия и отражения всех токсических воздействий, обусловленных совокупностью содержащихся в воде токсикантов и комплексных факторов их совместного присутствия. Эффективность биотестирования определяется, прежде всего, правильным выбором тест-организмов. Наиболее верное решение состоит в использовании нескольких тест-объектов, отвечающих определенным требованиям, в том числе уязвимость или чувствительность, экологическая значимость, массовость, широкая распространенность, доступность и простота содержания и применения в опытах [13].

По мнению многих исследователей мелкоразмерные ракообразные оказываются обычно менее устойчивыми к воздействию неблагоприятных факторов по сравнению с другими группами водных организмов [12, 14]. По характеру питания представители низших ракообразных являются фильтраторами, что и делает их чувствительными ко многим загрязняющим веществам, находящимся в водной среде [9]. Амфиподы в последние годы успешно применяются при оценке токсичности донных отложений как в эстуарных, так и в пресных экосистемах и адекватно отражают их состояние. Выбор амфипод в качестве тест-объектов определен их приуроченностью к донным местообитаниям, способностью активно зарываться в ил и потреблять осадочные частицы вместе с пищей [18].

Цель работы – сравнить чувствительность 4 видов ракообразных, используемых в практике биотестирования, к действию химических веществ различной природы.

Материалы и методы

В токсикологических экспериментах применяли лабораторные культуры ракообразных: *Ceriodaphnia dubia (affinis)* Lilljeborg, *Daphnia magna* Straus [7, 8, 10], *Hyalella azteca* Saussure [16, 18, 19] и *Gmelinoides fasciatus* Stebbing [11]. Эксперименты проводили в соответствии со стандартными методиками.

В качестве токсикантов использовали: соли тяжелых металлов, редкоземельных элементов (РЗЭ), нефтепродукты, фенол, линдан и бихромат калия $K_2Cr_2O_7$ – референтный токсикант. Чувствительность тест-объектов к $K_2Cr_2O_7$ находилась в допустимых методикой пределах, что является основанием дальнейшего использования ракообразных для оценки токсичности выбранных веществ. Исследуемые концентрации получали путем последовательного разведения отстоянной водопроводной водой насыщенного раствора веществ непосредственно перед экспериментом. Для опытов с дозированным внесением загрязняющих веществ в грунт использовали илистый песок с определенными физико-химическими характеристиками (потери при прокаливании – 1%, $C_{общ}$ – 0.8%, $C_{орг}$ – 0.7%, $N_{общ}$ – 0.1%, $P_{общ}$ – 0.06%). Влияние загрязненных донных отложений на планктонных ракообразных оценивали по токсичности водной вытяжки, которую готовили по стандартной методике [15]. Поддерживали оптимальные условия среды: температуру воды – 21 ± 3 °C, pH 7.5–8.0, растворенный кислород – на уровне насыщения, освещение лампами дневного света при фотопериоде 16+8 часов. Контрольную группу тест-животных содержали в отстоянной артезианской воде без добавления токсикантов.

Летальные концентрации исследуемых веществ определяли в остром опыте при экспозиции 48 часов в 3-х кратной повторности. Среднюю летальную концентрацию LC_{50} устанавливали графическим способом [7]. Данные представляли в виде средних значений и их ошибок ($\bar{x} \pm SE$).

Результаты исследования и их обсуждение

Для определения полуметальных концентраций LC_{50-48} химических веществ различной природы для исследуемых видов проводили острые токсикологические опыты. Установлено, что *Ceriodaphnia dubia (affinis)* более чувствительна к действию используемых в эксперименте токсикантов по сравнению с бентосными ракообразными и *Daphnia magna*, за исключением ионов кадмия (табл. 1).

Таблица 1. Полулетальные концентрации различных веществ LC₅₀₋₄₈ (мг/л) для ракообразных

Тест-объект Токсикант	K ₂ Cr ₂ O ₇	Cd ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	фенол	линдан
<i>Ceriodaphnia dubia (affinis)</i>	1.289	0.03	0.04	0.6	9.56	0.59
<i>Daphnia magna</i>	0.602	0.008	-	-	18.06	0.16
<i>Hyalella azteca</i>	>3	0.06	0.9	0.5	-	-
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	-	0.13	2.6	3.6	-	-

Установлено, что токсичность ионов металлов, ассоциированных с грунтом, снижается по сравнению с водными растворами (табл.1, 2). Так токсичность ионов меди снижается для *Ceriodaphnia dubia (affinis)* в 17, а для *Hyalella azteca* – в 14 раз. Вероятно, это связано с аккумуляцией субстратом внесенного токсиканта и его переходом в менее растворенную форму при экстракции водной вытяжки.

Амфиподы *Hyalella azteca* менее устойчивы к дизельному топливу и нефти, по сравнению с *Ceriodaphnia dubia (affinis)* (табл. 2). Возможными причинами таких различий среди ракообразных является их среда обитания. На цериодафний в большей степени влияют лишь водорастворимые компоненты загрязняющих веществ, адсорбированных грунтом, а на амфипод – как загрязняющие вещества, находящиеся в грунте, так и компоненты, перешедшие в воду. Чувствительность *Gmelinoides fasciatus* сравнима с таковой для *Ceriodaphnia dubia (affinis)*.

Таблица 2. Полулетальные концентрации различных веществ LC₅₀₋₄₈ (мг/л) при их внесении в грунт для ракообразных

Тест-объект Токсикант	Cd ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺	Дизельное топливо	нефть
<i>Ceriodaphnia dubia (affinis)</i>	8.0±0.3	27.3±1.7	10.2±0.6	19.9±0.9	25.7±1,0
<i>Hyalella azteca</i>	4.4±0.3	24.1±1.5	7.1±1.0	9.8±1.2	14.4±2.4
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	6.5±0.4	19.6±1.2	11.8±0.4	18.0±0.6	22.5±1.7

В последнее время активно разрабатываются технологии, в процесс которых включены редкоземельные элементы. Так, РЗЭ используются в различных отраслях техники: радиоэлектронике, приборостроении, машиностроении, химической промышленности, металлургии, сельском хозяйстве и др. [1]. В связи с этим возросли и масштабы их поступления в окружающую среду, в первую очередь в водоемы [20].

Исследование по определению полулетальных концентрации солей РЗЭ показало, что *Ceriodaphnia dubia (affinis)* оказалась более чувствительна к растворам лантана и церия сернокислого, а также к хлориду церия, а *Daphnia magna* – к нитрату церия и гадолиния. Стоит отметить, что при оценке влияния токсиканта, необходимо учитывать в какой форме он находится. Установлено, что токсичность РЗЭ зависит не только от катиона РЗЭ, но и от связанного с ним аниона (табл. 3). При использовании ракообразных в токсикологических экспериментах важно учитывать и внешние факторы, влияющие на жизненные функции ракообразных: температурный режим [2], количество и качество корма [6], режим освещения. Хотя поддержание условий на оптимальном уровне, рекомендованном методиками, не гарантирует постоянство продолжительности жизни [17], плодовитости и стабильность реакций гидробионтов на химическое воздействие. Так, в условиях лаборатории в зимний период у ветвистоусых ракообразных наблюдается изменение токсикорезистентности и снижение уровня репродукции [4, 5]. Помимо контролируемых факторов, на ракообразных могут влиять метеорологические и фенологические факторы, такие как атмосферное давление, солнечная активность, изменение геомагнитного фона, продолжительность светового дня.

Таблица 3. Острая токсичность РЗЭ для ветвистоусых рачков

Вещество		LC ₅₀₋₄₈ , мкгРЗЭ/л	
анион	катион	<i>Ceriodaphnia dubia (affinis)</i>	<i>Daphnia magna</i>
SO ₄ ²⁻	La ²⁺	64.27	84.73
	Ce ³⁺	34	60,46
NO ₃ ⁻	Ce ³⁺	17.58	10.12
	Gd ³⁺	17.03	0.78
Cl ⁻	Ce ³⁺	13.28	31.5

На протяжении 2008–2017 гг. были проанализированы изменения плодовитости *Ceriodaphnia dubia (affinis)* в контрольной воде в разные периоды времени (рис.). Температура воды колебалась в рамках экологической валентности вида (18–24°C). Наименьший показатель плодовитости отмечался в феврале и октябре, наибольший – в летние месяцы, что согласуется с результатами других авторов [3]. Полученная динамика может быть связана не только с колебаниями температуры, но и с изменением солнечной активности в течение года.

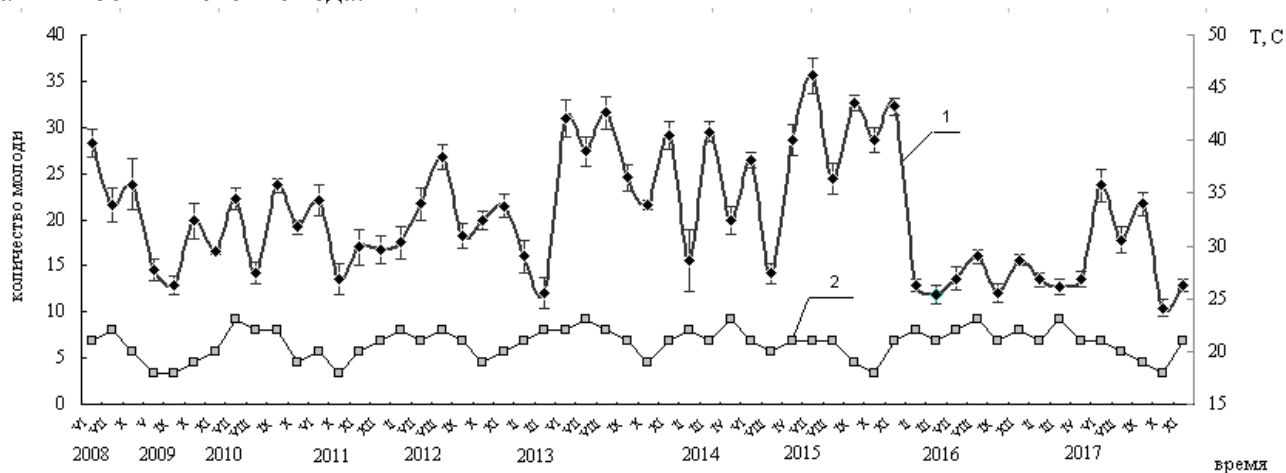


Рис. Изменения плодовитости цериодафний за период наблюдения. 1 – плодовитость цериодафний, выравненная методом скользящей средней (точками показаны величины, полученные в опыте); 2 – колебания температуры воды.

Четкой закономерности изменения плодовитости цериодафний в зависимости от сезона не прослеживается, т.к. динамика плодовитости лабораторной культуры корректируется условиями ее содержания. Можно отметить, что пики плодовитости и значительного ее снижения соответствуют литературным данным о пиках плодовитости естественных популяций, а стандартизация условий содержания лабораторных культур ракообразных в течение года не приводит к стабилизации основных физиологических показателей, таких как продолжительность жизни, плодовитость и реакция на химическое воздействие.

Выводы. Установлено, что *Ceriodaphnia dubia (affinis)* в острых опытах наименее устойчива к действию растворенных в воде токсикантов, а *Hyalella azteca* – к токсикантам, адсорбированным донными отложениями. На примере солей РЗЭ показано, что при оценке влияния катиона, также необходимо учитывать и связанный с ним анион. При проведении биотестирования и интерпретации полученных результатов необходимо учитывать временные различия в колебании числа молодежи. Стоит отметить, что до сих пор не удалось выявить факторы, оказывающие влияние на жизненные показатели и токсикорезистентность цериодафний в лабораторной культуре.

Список литературы

1. Баренбойм Г.М., Авандеева О.П., Коркина Д.А. Редкоземельные элементы в водных объектах (экологические аспекты) // Вода: химия и экология. 2014. № 5. С. 42–56.

2. Галковская Г.А., Морозов А.М. Формирование температурных адаптаций у дафний // Журнал Общей Биологии. 1981. Т. 42, № 1. С. 113–117.
3. Гершкович Д.М., Филенко О.Ф., Исакова Е.Ф. Факторы изменения жизненных функций и реакции цериодафний на химическое воздействие в культуре – сезонность или метеоусловия? // Сборник материалов V Всероссийской конференции по водной экотоксикологии, посвященной памяти Б.А. Флерова с приглашением специалистов из стран ближнего зарубежья; Современные методы исследования поверхностных вод в условиях антропогенной нагрузки: материалы школы-семинара для молодых ученых, аспирантов и студентов (Борок, 28 октября–1 ноября 2014 г.). Т. 2. Ярославль: Филигрань, 2014. С. 30–33.
4. Исакова Е.Ф. Сезонные изменения фактической плодовитости *Daphnia magna* Straus в лабораторной культуре // Гидробиологический журнал. 1980. Т. 16. № 4. С. 86–89.
5. Исакова Е.Ф., Юклеевских М.Ю. Сезонные изменения резистентности лабораторной культуры *Daphnia magna* Straus к бихромату калия // Биол. внутр. вод. 1998. № 3. С. 76–82.
6. Крючкова Н.М., Рыбак В.Х. Продолжительность развития дафний при разных пищевых условиях // Вестник Белорусского Университета. 1980. Т. 2. № 1. С. 44–47.
7. Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости цериодафний. Федеральный реестр (ФР). ФР.1.39.2007.03221. М., АКВАРОС, 2007. 56 с.
8. Методические указания по установлению эколого-рыбохозяйственных нормативов (ПДК и ОБУВ) загрязняющих веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 145 с.
9. Олькова А.С., Фокина А.И. *Daphnia magna* Straus в биотестировании природных и техногенных сред // Успехи современной биологии. 2015. Т. 135. № 4. С. 380–389.
10. Строганов Н.С., Исакова Е.Ф., Колосова Л.В. Биотестирование на дафниях (Методическое руководство). М., 1983. 71 с.
11. Томилина И.И. Эколого-токсикологическая характеристика донных отложений водоемов Северо-Запада России: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2000. 162 с.
12. Филенко О.Ф. Биотестирование: возможности и перспективы использования в контроле поверхностных вод // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. Л.: Гидрометеиздат, 1989. С. 185–193.
13. Черкашин С.А. Биотестирование: терминология, задачи, основные требования и применение в рыбохозяйственной токсикологии // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128, ч. III. С. 1020–1035.
14. Черкашин С.А., Блинова Н.К. Экспериментальные исследования токсичности фенола для ракообразных (обзор) // Гидробиологический журнал 2013. Т. 49. № 3. С. 61–74.
15. Щербань Э.П., Арсан О.М., Шаповал Т.Н., Цветкова А.М., Пищолка Ю.К., Кукля И. Г. Методика получения водных вытяжек из донных отложений для их биотестирования // Гидробиологический журнал 1994. Т. 30. № 4. С. 100–111.
16. Deckere E., Cooman W., Florus M., Devroede-Vander Linder M.P. Characterizing the sediments of Flemish Watercourses: a Manual produced by TRIAD. Brussel: AMINAL-Department Water, 2000. 110 p.
17. Filenko O.F., Isakova E.F., Gershkovich D.M. The lifespan of the Cladoceran Ceriodaphnia affinis Lilljeborg in a laboratory culture // Inland water biology. 2011. V. 4 (3). P. 283–286.
18. Ingersoll C.G., Ankley G.T., Benoit D.A., Burton G.A., Dwyer F.J., Greer I.E., Norberg-King T.J., Winger P.V. Toxicity and bioaccumulation of sediment-associated contaminants with freshwater invertebrates: A review of methods and applications // Environ. Toxicol. Chem. 1985. V. 14. P. 1885–1894.
19. Ingersoll C.G., Nelson M.K. Testing sediment toxicity with *Hyalella azteca* (Amphipoda) and *Chironomus riparius* (Diptera) // Aquat. Toxicol. and Risk Assessment. Philadelphia: Amer. Soc. Test. and Mater. 1990. V. 13. P. 93–109.
20. Pavlov D.F., Frontasyeva M.V., Pavlov S.S., Pancratova Yu. Distribution of trace elements in freshwater ecosystem compartments of man-made Rybinsk Reservoir (Central Russia) using epithermal neutron activation analysis // Ovidius University Annals of Chemistry. 2005. V. 16. N 1. P. 72–75.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИИ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ РОДА *PARATYA* MIERS, 1882 (ATYIDAE) НА ПРИМЕРЕ «СЕВЕРНОГО» ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО *PARATYA COMPRESSA* (DE HAAN, 1844)

MOLECULAR PHYLOGENY AND PHYLOGEOGRAPHY OF *PARATYA* MIERS, 1882 (ATYIDAE) WITH THE EXAMPLE OF THE "NORTHERN" FAR-EASTERN *PARATYA COMPRESSA* (DE HAAN, 1844)

Марин И.Н.

Институт Проблем Экологии и Эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

E-mail: coralliodecapoda@mail.ru

Marin I.N.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Moscow, Russia

E-mail: coralliodecapoda@mail.ru

Резюме. На примере анализа митохондриальных (COI) и рибосомальных (16S) маркеров ДНК показано, что представители рода *Paratya* Miers, 1882 не являются единой монофилетической группой. «Южная» группа видов хорошо отделяется от «северной» и, по-видимому, представляет собой два разных рода.

Abstract. An example of the analysis of mitochondrial (COI) and ribosomal (16S) DNA markers has shown that the representatives of the genus *Paratya* Miers, 1882 are not a single monophyletic group. The "southern" group of species is well separated from the "northern" and, apparently, represents two different genera.

Ключевые слова: Decapoda, *Paratya*, Atyidae, филогения, филогеография, биогеография
Key words: Decapoda, *Paratya*, Atyidae, phylogeny, phylogeography, biogeography

Российская фауна пресноводных десятиногих ракообразных довольно бедна и достаточно хорошо изучена. На западе страны, не считая видов-вселенцев, встречаются представители стигобионтного рода *Troglocaris* (1 вид), раки семейства *Astacidae* (3+ вида) и пресноводные крабы *Potamon* (1 вид) (например, Marin, 2013a). В тоже время большинство пресноводных десятиногих ракообразных, включая все известные виды пресноводных креветок, известны с юга Дальнего Востока России, из Приморья. Дальневосточная фауна представлены раками семейства *Cambaridae* (5 видов), крабами семейства *Varunidae* (2 вида), а также креветками семействам *Palaemonidae* (3+) и *Atyidae* (1 вид) (Виноградов, 1950; Vasilenko, Starobogatov, 1995; Marin, 2013; Sirenko, 2013; Марин и Корниенко, 2014). Самым богатым водоемом страны по разнообразию пресноводных декапод является озеро Ханка, в котором обитают почти все пресноводные представители семейства *Palaemonidae* (например, Виноградов, 1950; Василенко и Старобогатов, 1995; Марин, 2013; Марин и Корниенко, 2014). В то же время, креветка-атида *Paratya compressa* (De Haan, 1844) является единственным известным речным видом региона (Vinogradov, 1950; Marin & Kornienko, 2014). В настоящее время список видов десятиногих ракообразных, известных из Японского моря, включает 65 видов, относящихся к 22 семействам, включая некоторые недавно описанные виды (Anker et al., 2016; Marin, 2010, 2013b, c, 2015, 2016, 2017; Marin & Kornienko, 2014; Marin et al., 2011, 2012, 2013, 2018).

Представители рода *Paratya* являются среднего размера пресноводными креветками, встречающимися от чистых пресноводных ручьев и озер до эстуариев, при этом известные виды рода распределены антитропически (Carpenter, 1977), что характерно также для одного

из родов семейства Alpheidae - Betaeus. В развитии креветок рода *Paratya* есть обязательная фаза планктонной личинки, и большая часть видов описана как амфидромные (Nishino, 1981; Page et al., 2005), т.е. им необходима соленая вода для развития этой личиночной фазы. На данный момент в роде насчитывается 16 видов, распространенных по целому ряду наземных массивов, включая современные континенты (Евразия и Австралия), материка Лавразии - в Корею и российском Дальнем Востоке (Carpenter, 1977a, Walsh & Mitchell, 1995; Marin, 2018) и его остаточных островов (Япония и острова Рюкю), крупные и изолированные остаточные острова Гондваны (Новая Зеландия, Новая Каледония, остров Чатем), а также молодые вулканические острова (острова Лорд Хоу и Норфолк) (Carpenter, 1977, Walsh & Mitchell, 1995). Систематика данного рода обсуждалась множество раз (Kemp, 1917, Roux, 1926, Riek, 1953, Williams & Smith, 1979; Choy & Marquet, 2002; Smith & Williams, 1980), а также вопросы возникали по поводу такого странного распространения рода в высоких широтах обеих полушарий и практически отсутствие видов в тропической зоне (Page et al., 2005). Согласно последним филогенетическим представлениям внутри семейства Atyidae (Rintelen et al., 2012) группа родов, близкородственных к роду *Paratya* (*Paratya*-group), включает также рода *Atyaephyra*, *Dugastella*, *Gallocaris*, *Palaemonias* и *Troglocaris* s.l. (включает рода троглобионтных европейских креветок – *Troglocaris*, *Spealeocaris* и *Xiphocaridinella* (Marin, 2017b)), которые и будут рассмотрены в данном анализе

Материал и методы

Креветки были собраны вдоль российских берегов Японского моря в реках, впадающих в бухту Посыета (река Андреевка (= Улунча), 42°38'56.8"N 131°08'15.8" E, type locality, в июне 2009 г.) и заливе Петра Великого (река Рязановка, 42°46'34.7"N 131°15'33.9"E, в июне 2009 года и река Волчанка, 42°55'11.8"N 132°41'45.6"E, в июле 2017 года). Креветки из реки Волчанка, собранные в 2017 году, были зафиксированы в 90% растворе этанола и пригодны для анализа ДНК. Молекулярно-генетический анализ проводился на основе фрагментов гена мтДНК, кодирующего субъединицу I (COI) цитохромоксидазы, и рРНК, кодирующей участок субъединицы 16S. Геномную ДНК экстрагировали из ткани мышцы с использованием набора Kit innuPREP (AnalytikJena, Германия), следуя протоколу производителя. МТДНК митохондриального маркера COI амплифицировали с помощью «PCR Core» (изогенной лаборатории, Москва) с использованием универсальных праймеров. Продукты ПЦР выполняли на амплификаторе «Технология ДНК Tercik» при стандартных условиях. Полученные продукты ПЦР были упорядочены как в прямом, так и в обратном направлении на основе «ЕвроГен» (Москва, Россия). Однородность полученных последовательностей обрабатывали с использованием программы BioEdit v. 5.0.9. Полученные маркеры и последовательности из GenBank (NCBI) были использованы для филогенетического анализа в MEGA 7.0 с использованием алгоритма максимального правдоподобия (ML) с использованием Kimura-2 - параметром (K2P). Для сравнения, использовали данные ДНК видов рода *Paratya*, представленные Пэйжем и др. (Page et al., 2005) и депонированными в GenBank (NCBI).

Результаты и обсуждение

Анализ топологий 16S и COI (Рис. 1) во всех случаях показывает положение северных таксонов рода *Paratya* (*P. compressa* и *P. imrovisa*) как сестринского таксона к «южным» таксонам рода (*P. australiensis*, *P. curvirostris*, *P. intermedia*, *P. howensis* и *P. norfolkensis*). Ни одна из топологий не подтвердила того, что это две группы родственны и могут представлять единую монофилетическую кладу, т.е. относиться к одному роду. Ранее похожие данные были получены по 16S рРНК (Rintelen et al., 2012) и данным максимальной парсимонии по COI мтДНК (Page et al., 2005), но ввиду неполноты данных, они не были как-то представлены в обоснованном виде.

Пейж и др (Page et al., 2012) представлял *P. compressa* из северной части Тихого океана (Япония/Рюкю) как наиболее базальный таксон внутри рода, отделившийся от остальных примерно 12-19 миллионов лет назад. Также, ранее, на основании морфологических данных

Рукх (Roux, 1915 1926) помещал *P. compressa* из Японии и *P. curvirostris* из Новой Зеландии в номинальный подрод *Paratya*, а остальные виды в другой подрод *Xiphatyoida* Roux, 1915 (*Paratya (Xiphatyoida) typa* Roux, 1926).

Таким образом, проведенный нами анализ, с использованием родов, родственных *Paratya* (“*Paratya-group*” согласно (Rintelen et al., 2012), четко подтверждает, что род *Paratya* представляет собой как минимум два крупных таксона, которые следует рассматривать как самостоятельные (уровня рода). Эти данные крайне важны для понимания способов распространения и объяснения современного ареала многих видов декапод. Ранее предложенная гипотеза о распространении *Paratya* в Южное полушарие при помощи океанических течений после разделения Гондванны (Page et al., 2012) является несостоятельной, ввиду полученных данных. Однако распространение пресноводных представителей «северной» клады рода *Paratya* вдоль материкового побережья, по островам Японии и других регионах, по-видимому, связана с их амфидромностью и способностью личинок обитать в соленой воде.

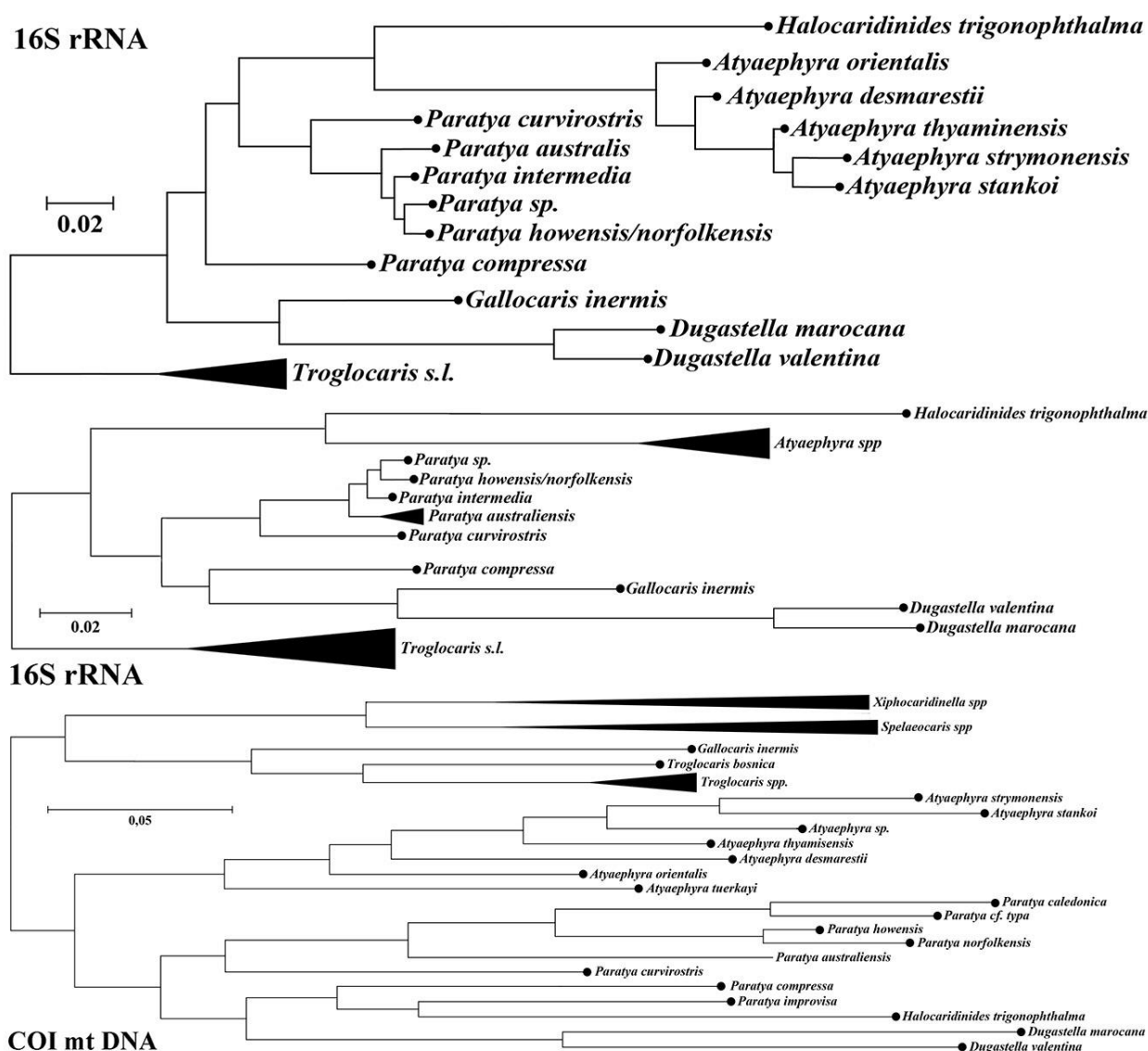


Рис. 1. Филогенетическая реконструкция максимального правдоподобия (на основе маркера гена 16S р РНК и COI мтДНК) изученных родов, родственных *Paratya* (“*Paratya-group*” согласно (Rintelen et al., 2012).

Благодарности

Автор очень благодарен сотрудникам Национального научного центра морской биологии (Владивосток) и, в особенности, PhD Анастасии Майоровой и Дарье Голубинской за помощь во время полевых работ. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 18-04-01093_А.

Список литературы

- Виноградов Л.Г. (1950) Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // *Изв. ТИНРО*, 33. 538 с.
- Марин И.Н., Корниенко Е.С. (2014) Десятиногие ракообразные (Decapoda) залива Восток Японского моря // *Biodiversity and Environment of Far East Reserves. Биота и среда заповедников Дальнего Востока*. №2. С. 50-72.
- Carpenter, A. (1977) Zoogeography of the New Zealand freshwater decapoda: a review. *Tuatara*, 23, 41–48.
- Choy, S. & Marquet, G. (2002) Biodiversity and zoogeography of Atyid Shrimps (Crustacea: Decapoda: Natantia) of New Caledonia. *Zoologia Neocaledonica* 5. *Systematique et endemisme en Nouvelle-Caledonie* (ed. by J. Najt and P. Grandcolas), pp. 207–222. Museum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Kemp, S.K. (1917) XVII. Notes on the Crustacea Decapoda in the Indian Museum: XI. Atyidae of the genus *Paratya* ($\frac{1}{4}$ Xiphocaridina). *Records of the Indian Museum*, 8, 293–306.
- Marin, I. (2010) Redescription of the alpheid shrimp *Betaeus levifrons* Vinogradov, 1950 (Crustacea, Decapoda, Alpheididae) from Peter the Great Bay, Russian coast of the Sea of Japan. *Zootaxa*, 2613, 51–60.
- Marin, I.N. (2013a) *Atlas of Decapod Crustaceans of Russia*. M.: KMK Scientific Press. 145 pp. [in Russian, with English abstract].
- Marin, I. (2013b) A new species of callianassid ghost shrimp of the genus *Nihonotrypaea* Manning & Tamaki, 1998 (Crustacea, Decapoda, Axiidea, Callianasidae) from southern Posiet Bay of the Russian coast of the Sea of Japan. *Zootaxa*, 3694 (5): 434–444.
- Marin, I.N. (2013c). New Data on the Distribution of Hairy Clawed Shore Crabs of the Genus *Hemigrapsus* (Decapoda: Varunidae) along the Russian Mainland Coast of the Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 39(4), 301–305.
- Marin, I. (2015) Complete morphological re-description of mud-dwelling axiid *Leonardsaxius amurensis* (Kobjakova, 1937) with remarks on Axiidae (Crustacea: Decapoda: Axiidea) from the Russian coast of the Sea of Japan. *Zootaxa*, 3937(3), 549–563.
- Marin, I.N. (2016) The species composition and ecological features of pea crabs of the genus *Pinnixa* White, 1846 (Brachyura: Pinnotheridae) in Peter the Great Bay, the Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 42(2), 139–145.
- Marin, I. (2017a) *Athanas alpheusophilus* sp. nov. (Decapoda: Alpheididae) – a new *Alpheus*-associated shrimp from the Russian coast of the Sea of Japan. *Zootaxa*, 4324(12), 50–62.
- Marin, I.N. (2017b) COXI based phylogenetic analysis of Caucasian clade of European *Troglocaris* s.l. (Crustacea: Decapoda: Atyidae) with the suggestion of a new taxonomic group structure. *Biosystems Diversity*, 25(4), 323–327.
- Marin, I. (2018) On the taxonomic status of amphidromous shrimp *Paratya borealis* Volk, 1938 (Crustacea: Decapoda: Atyidae) from the south of the Russian Far East. *Zootaxa* In press.
- Marin, I.N., Kornienko, E.S. (2014) The list of Decapoda species from Vostok Bay Sea of Japan. *Biodiversity and Environment of Far East Reserves*, 2, 50–72 [in Russian].
- Marin, I.N., Korn, O.M. & Kornienko, E.S. (2011) Symbiotic crab *Sestrostoma balssi* (Shen, 1932) (Varunidae: Gaeticinae) from Vostok Bay, Sea of Japan: a new species for the fauna of Russia. *Russian Journal of Marine Biology*, 37(6): 509–510.
- Marin I.N., Korn, O.M., and Kornienko, E.S. (2012) Hermit Crabs *Pagurus parvispina* Komai, 1997 and *Discorsopagurus macLaughlinae* Komai, 1995 (Decapoda: Paguridae): New Records for Russian Waters of the Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 38(3), 275–278.

- Marin, I.N., Korn, O.M., Kornienko, E.S. (2013) *Upogebia yokoyai* Makarov, 1938 (Decapoda: Upogebiidae): a gebiid shrimp species new to the fauna of the Sea of Japan. *Biologiya Morya*, 39(3), 221–226 [in Russian].
- Marin, I., Mayorova, A., Korn, O. (2018) Cryptic diversity of the rocky crab genus *Glebocarcinus* Nations, 1975 (Crustacea: Decapoda: Cancridae): description of a new species from Russian coastal waters of the Sea of Japan based on morphology, DNA and distribution. *Zootaxa*, 4415(3), 473–497.
- Nishino, M. (1981) Brood Habits of Two Subspecies of a Freshwater Shrimp, *Paratya compressa* (Decapoda, Atyidae) and their Geographical Variations. *Japanese Journal of Limnology (Rikusuigaku Zasshi)*, 42(4), 201–219.
- Page, T.J., Baker, A.M., Cook, B.D., Hughes, J.M. (2005) Historical transoceanic dispersal of a freshwater shrimp: the colonization of the South Pacific by the genus *Paratya* (Atyidae). *Journal of Biogeography*, 32, 581–593.
- Rintelen K, Page TJ, Cai Y, Roe K, Stelbrink B, Kuhajda BR, Iliffe T, Hughes JM, von Rintelen T (2012) Drawn to the dark side: a molecular phylogeny of freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea: Atyidae) reveals frequent cave invasions and challenges current taxonomic hypotheses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63, 82–96.
- Riek, E.F. (1953) The Australian freshwater prawns of the family Atyidae. *Records of the Australian Museum*, 23, 111–121.
- Roux, J. (1915) La famille des Atyidae. *Actes de la Société helvétique des Sciences naturelles*, 2, 225–226.
- Roux, J. (1926) An account of the Australian Atyidae. *Records of the Australian Museum*, 15, 237–254.
- Sirenko, B.I., ed. (2013) *Check-list of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas. In seria: Explorations of the fauna of the seas*, 75 (=83). Russian Academy of Sciences, Zoological Institute, St. Petersburg, Russia, 258 pp.
- Smith, M.J. & Williams, W.D. (1980) Intraspecific variation within the Atyidae: a study of morphological variation within a population of *Paratya australiensis* (Crustacea: Decapoda). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 31, 397–407.
- Vasilenko, S.V., Starobogatov, Y.I. (1995) Otryad Decapoda (Order Decapoda). In: Alekseev VR (ed), *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territori, torn 2: rakoobraznye (Key to Freshwater Invertebrates of Russia and adjacent lands, vol. 2: Crustacea)*. Zoologicheskii Institut RAN, Saint-Petersbourg, 174–183+538–551. [in Russian].
- Walsh, C.J. & Mitchell, B.D. (1995) The freshwater shrimp *Paratya australiensis* (Kemp, 1917) (Decapoda: Atyidae) in estuaries of south-western Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 46, 959–965.
- Williams, W.D. & Smith, M.J. (1979) A taxonomic revision of Australian species of *Paratya* (Crustacea: Atyidae). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 30, 815–832.

**ВЛИЯНИЕ СОЧЕТАННОГО ДЕЙСТВИЯ ДОЗ ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ И УРОВНЕЙ
СОЛЕНОСТИ НА РАЗВИТИЕ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ARTEMIA (ANOSTRACA)**

**THE INFLUENCE OF THE COMBINED EFFECT FROM THE GAMMA-RADIATION
DOSES AND LEVELS OF SALINITY ON THE DEVELOPMENT AND SURVIVAL RATE
OF ARTEMIA (ANOSTRACA)**

Н. Ю. Мирзоева

ФГБУН «Институт морских биологических исследований
имени А.О. Ковалевского РАН» (ИМБИ), Севастополь,

N. Yu. Mirzoyeva

FSBIS «Institute of Marine Biological Research
named by A.O. Kovalevsky RAS» (IMBR),

E-mail: natmirz@mail.ru

Е. В. Ануфриева

ФГБУН «Институт морских биологических исследований
имени А.О. Ковалевского РАН» (ИМБИ), Севастополь,

E. V. Anufrieva

FSBIS «Institute of Marine Biological Research
named by A.O. Kovalevsky RAS» (IMBR), Sevastopol,

E-mail: lena_anufrieva@mail.ru

Н. В. Шадрин

ФГБУН «Институт морских биологических исследований
имени А.О. Ковалевского РАН» (ИМБИ), Севастополь,

N. V. Shadrin

FSBIS «Institute of Marine Biological Research
named by A.O. Kovalevsky RAS» (IMBR), Sevastopol,

E-mail: snickolai@yandex.ru

Аннотация. Результатами эксперимента по сочетанному влиянию гамма-облучения в диапазоне малых доз и восьми уровней солености среды на выклев, развитие и пострадиационную выживаемость партеногенетических Artemia при постоянной температуре показано, что облучение цист в дозах 2.5 и 5.5 Гр стимулировало выживаемость рачков по сравнению с контролем в средах с соленостью: 9, 36 и 88‰. Степень стимуляции последовательно уменьшалась по мере увеличения дозы облучения.

Abstract. By the results of the experiment on the combined effect of gamma irradiation in the range of small doses and eight levels of salinity on the emergence, development and post-radiation survival rate of parthenogenetic Artemia at constant temperature it was showed, that irradiation of cysts at doses of 2.5 and 5.5 Gy stimulated the survival of crustaceans compared to control in media with salinity: 9, 36 and 88‰. The degree of stimulation consistently decreased as the dose of irradiation increased.

Ключевые слова: Artemia spp., дозы облучения, соленость, выклев, развитие, выживаемость.

Key words: Artemia spp., dose of irradiation, salinity, hatching, development, survival rate.

Artemia spp. (Anostraca) относятся к наиболее галотолерантным животным на планете и часто играют ключевую роль в экосистемах гиперсоленых водоемов в различных регионах

Земли [12, 16]. Их цисты являются ресурсом развития современной аквакультуры, т.к. науплии из них выходящие – наиболее широко используемые живые корма для личинок рыб и коммерческих ракообразных [17]. Широко используются они и как модельные организмы в различных разделах биологии [12, 16]. Знание влияния различных факторов на них является актуальной задачей. Радиационная обстановка окружающей среды является важным фактором, влияющим на различные стороны жизнедеятельности организмов [1, 15]. В современных условиях антропогенного радиоактивного загрязнения среды знание закономерностей его влияния на жизнедеятельность организмов становится все более актуальным [4].

Одним из основных искусственных долгоживущих радионуклидов, определяющих радиоактивное загрязнение биосферы, является ^{137}Cs [3, 8, 10, 11]. Атмосферное выпадение ^{137}Cs на поверхность Черного моря и Крыма сразу после аварии на Чернобыльской АЭС (ЧАЭС) составило 1700-2400 ТБк, что в 3.3–4.7 раза превышало эти значения, регистрируемые в доаварийный период [5, 9]. В послеаварийные годы со стоками рек Днепр и Дунай в Черное море и регион Крыма поступило свыше 23 ТБк ^{137}Cs [5]. Поступление днепровской воды по Северо-Крымскому каналу являлось до апреля 2014 г. существенным фактором загрязнения черноморскими радионуклидами прибрежных акваторий Черного моря, а также орошаемых территорий и водоемов Крымского полуострова [2].

В Крыму расположено свыше 50 солёных озёр континентального и морского типа [6, 13, 18]. Солёные озера Крыма представляют собой уникальные экосистемы со своеобразным гидрохимическим режимом, структурой сообществ живых организмов среди которых жаброногие рачки *Artemia* представляют весьма перспективную группу беспозвоночных с точки зрения использования их в качестве биоиндикаторов радиоактивного загрязнения среды [7]. Уровень знаний о влиянии гамма-излучения на ракообразных, включая *Artemia* spp., все еще недостаточен [14, 15].

Экспериментальное изучение сочетанного действия солёности в широком диапазоне и гамма-облучения в малых дозах на развитие *Artemia* является актуальным, т.к. позволяет выявить и объяснить тенденции влияния современной радиоэкологической ситуации в солёных озерах Крыма на обитающих в них гидробионтов, прежде всего, на жаброногого рачка *Artemia*. Это даст возможность интегрально оценивать состояние популяций и экосистем, прогнозировать возможные их изменения, разработать теоретические основы и практические методы, направленные на повышение продуктивности биоресурсов солоноватоводных и солёных водоемов Крыма, эффективность использования которых до настоящего времени недостаточна.

Целью эксперимента было изучить влияние гамма-облучения в дозах 2.5; 5.5; 7.5 Гр и восьми уровней солёности среды культивирования (дистиллированная вода; 9‰; 18‰; 36‰; 54‰; 62‰; 78‰; 88‰) при постоянной температуре ($26 \pm 1^\circ\text{C}$) на реализацию выклева ртемии из цист озера Акташское (Керченская группа солёных озёр) и пострадиационную выживаемость рачков в течение 44 суток.

Определяли следующие параметры: общий (суммарный, включающий все стадии развития рачков) выклев в течение трех суток; количество рачков, находящихся на разных стадиях развития (стадий предличинок E_1 (являет собой частичный выход личинки из цисты) и E_2 (личинка полностью вышла из цисты, неподвижна) и науплиальной N_1 (плавающая личинка)), соотношение указанных параметров; скорость выклева *Artemia* из контрольных и облученных во всем диапазоне доз цист; количество рачков, находящихся на разных стадиях развития (от науплиальной N_1 до половозрелой особи) при рассмотрении пострадиационной выживаемости рачков время, в течение которого рачки, культивируемые в указанном диапазоне уровней солёности и выклев которых произошел из облученных и контрольных цист, достигают половой зрелости (время, необходимое для полового созревания рачков во всех указанных вариантах), число выживших рачков, процент выживаемости рачков от первоначального количества *Artemia*.

Эксперимент проводили в отделе радиационной и химической биологии ИМБИ РАН. Материал – сухие яйца *Artemia* из популяции озера Акташское. Цисты *Artemia* облучали на установке «Исследователь» (источник ^{137}Cs , мощность $3.00 \text{ Гр} \cdot \text{мин}^{-1}$) в дозах: 2.5; 5.5; 7.5 Гр.

В эксперименте использовали среды с диапазоном солёности от 0 до 88‰. Так как ежедневно в аквариумы отсаживали вновь выклюнувшихся и находящихся на науплиальной стадии развития рачков, то потенциальный (суммарный за трое суток) выклев артемий в каждом варианте рассчитывали, как сумму числа предличинок E_1 и E_2 , присутствующих на третьей сутки, и общего количества науплиусов, выклев которых произошёл в течение трех суток (табл. 1).

Таблица 1. Суммарное количество предличинок и науплиусов *Artemia*, вышедших из цист за три дня при разных уровнях солёностей и дозах гамма-облучения

Доза, Гр	Солёность, ‰							
	0	9	18	36	54	62	78	88
0	25.1	74.8	63.4	77.2	49.5	36.5	33.8	12.8
2.5	28.6	82.0	77.4	84.4	47.5	32.3	33.5	6.4
5.5	31.0	70.4	67.0	69.6	38.5	34.0	37.0	3.8
7.5	22.0	78.6	67.0	67.4	27.8	35.8	32.0	18.2

Полученные показали, что солёность 9–36‰ является оптимальной для выклева рачков из необлученных цист. В этом диапазоне солёности выклюнулось наибольшее количество артемий – 63.4–77.2%. Отклонение солёности среды в сторону повышения или понижения этого диапазона снижало количественный выклев рачков из цист до 12.8% в среде с солёностью 88‰ и 25.1% в среде «дистиллированная вода» (табл. 1, рис. 1).

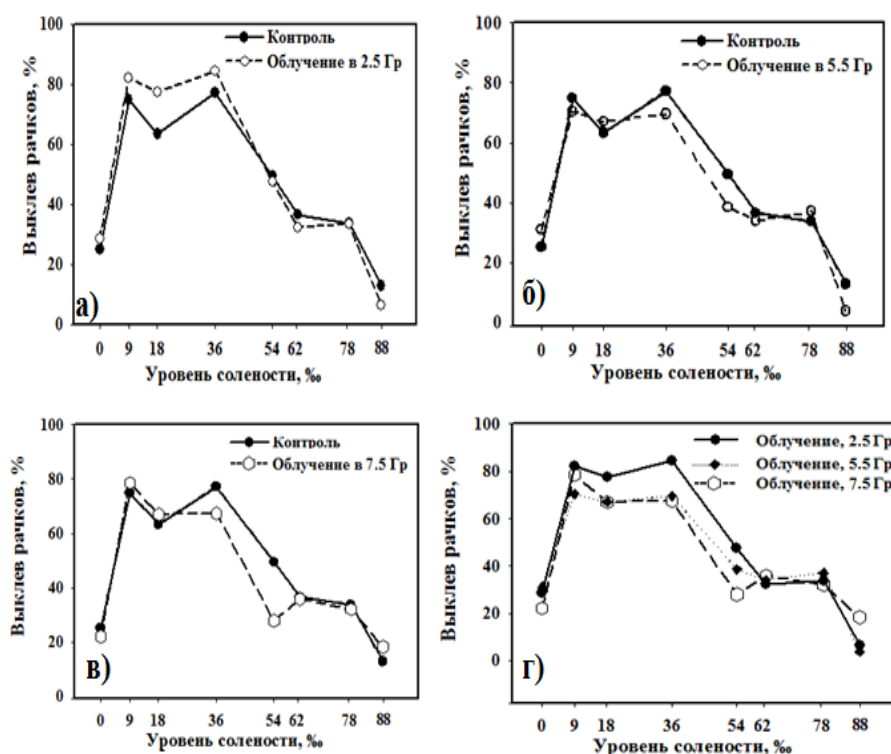


Рис. 1. Суммарное количество личинок *Artemia*, вышедших из контрольных и облученных цист

В целом, так же, как и в контроле, картина выклева рачков из облученных цист соответствует таковой для контрольного варианта (рис. 1 (а–в)). Отмечено, что из цист, которые были облучены в дозе 2.5 Гр, выклев личинок артемий в диапазоне солёности 9–36 ‰ был на 7.2–14% выше контрольного выхода рачков. При солёности 9‰ из контрольных и облученных в дозах 2.5 Гр и 7.5 Гр цист вышло одинаковое количество личинок рачка. При

других диапазонах солености такие значительные уровни мощностей доз, в целом, уменьшали выклев артемий из облученных цист (рис. 1 б–г).

Таким образом, было получено, что облучение цист в дозах 2.5 Гр, 5.5 Гр, 7.5 Гр при постоянной температуре способствовало довольно значительному выходу личинок, особенно в диапазоне солености 9–36‰. При этом облучение цист в дозе 2.5 Гр стимулировало (до 14% по сравнению с контролем) выклев рачков при постоянной температуре и соленостях 9–36‰. Солености среды, такие как «дистиллированная вода» и 88‰ угнетали выход личинок из цист, как контрольных, так и облученных вариантов.

Наряду с изучением пострадиационной выживаемости артемий акташской расы прослеживали сроки развития и достижения половой зрелости рачков в средах с соленостями от 9 до 88‰ включительно. Плавающие личинки в среде «дистиллированная вода» были вялыми и нежизнеспособными уже на третьи сутки. Поэтому отсадку рачков в аквариумы из этой среды во всех вариантах не производили. Выживаемость рачков во всех вариантах контролировали на 12, 14 и 21 сутки (табл. 2, рис. 2).

Таблица 2. Выживаемость (% от общего числа отсаженных науплиусов) на 12, 14 и 21 сутки артемий, вышедших из облученных и не облученных цист в среде с разной соленостью

Доза/‰	сутки	9‰	18‰	36‰	54‰	62‰	78‰	88‰
К (контроль)	1	100	100	100	100	100	100	100
	12	6.2	30.8	19.8	98.1	84.5	70.7	33.3
	14	6.2	28.7	15.9	53.2	77.0	61.0	33.3
	21	5.0	2.2	10.9	0	51.5	46.3	26.6
2.5	1	100	100	100	100	100	100	100
	12	9.2	6.2	27.4	11.9	51.2	56.0	50
	14	9.2	0	27.4	0.6	48.1	46.6	50
	21	7.7	0	20.2	0	48.1	42.2	50
5.5	1	100	100	100	100	100	100	100
	12	12.2	20.5	39.5	2.8	78.1	53.3	55.5
	14	12.2	10.8	37.4	0.7	65.7	46.8	55.5
	21	7.3	6.3	28.2	0	31.3	42.9	55.5
7.5	1	100	100	100	100	100	100	100
	12	7.0	15.8	38.6	0.7	80.0	53.4	0
	14	3.1	0.1	31.0	0.7	75.8	50.0	0
	21	0.6	0	28.4	0	25.3	45.5	0

Отмечено (табл. 2, рис. 2), что наиболее оптимальными уровнями солености среды для выживаемости рачков, выклев которых произошел из интактных цист на первые сутки, является соленость среды 62–78‰. На 21 сутки здесь был еще довольно высокий процент выживаемости (51.5 и 46.3% выживших рачков от всего числа посаженных в среду рачков). Понижение уровня солености до 54‰; 36‰; 18‰; и 9‰ способствовало уменьшению количества выживших рачков. Несмотря на то, что соленость 9‰ является одним из оптимальных уровней для выхода рачков из цист, выживаемость артемий в этой среде низкая: уже на 12 сутки выжило всего лишь 6.2% рачков, это количество сохраняется и на 14 сутки, уменьшаясь на 21 сутки до 5.0% (рис. 2). Дальнейшее наблюдение за выживаемостью рачков показало, что продолжительность жизни оставшихся в данной среде рачков довольно высока: их отмечали еще на 33 сутки.

В контрольном варианте (табл. 2, рис. 2) в среде 18‰ на 12 сутки выжило 30.8% рачков, посаженных в среду, всего на 2% уменьшился этот параметр на 14 сутки. Однако уже к 21-ым суткам погибло значительное количество рачков, в среде 18‰ их осталось всего 2.2% (это была последняя точка наблюдения за выживаемостью рачков в данном варианте). Среда с соленостью 36‰ способствовала тому, что выживаемость рачков от 12 до 21 суток

изменялась от 19.5 до 10.9% от всего количества артемий, высаженных в среду (табл. 2, рис. 2). Рачки жили в течение 30 суток (в этот день отмечали 1.7% выживших особей). Интересен тот факт, что, несмотря на высокую (98.1%) выживаемость рачков на 12-ые сутки в среде с соленостью 54‰, их количество резко уменьшается до 53.2 % за двое последующих суток. Последний раз рачков (5.3%) отмечали в данной среде на 18-ые сутки. Повышение уровня солености среды для выживаемости артемий до 88‰ способствовало более высокой выживаемости рачков в данной среде по сравнению в средах с соленостью 9–54‰. Здесь на 12-ые сутки выжило 33.3% рачков, на 21-ые сутки их количество уменьшалось всего на 6.7% (табл. 2, рис. 2).

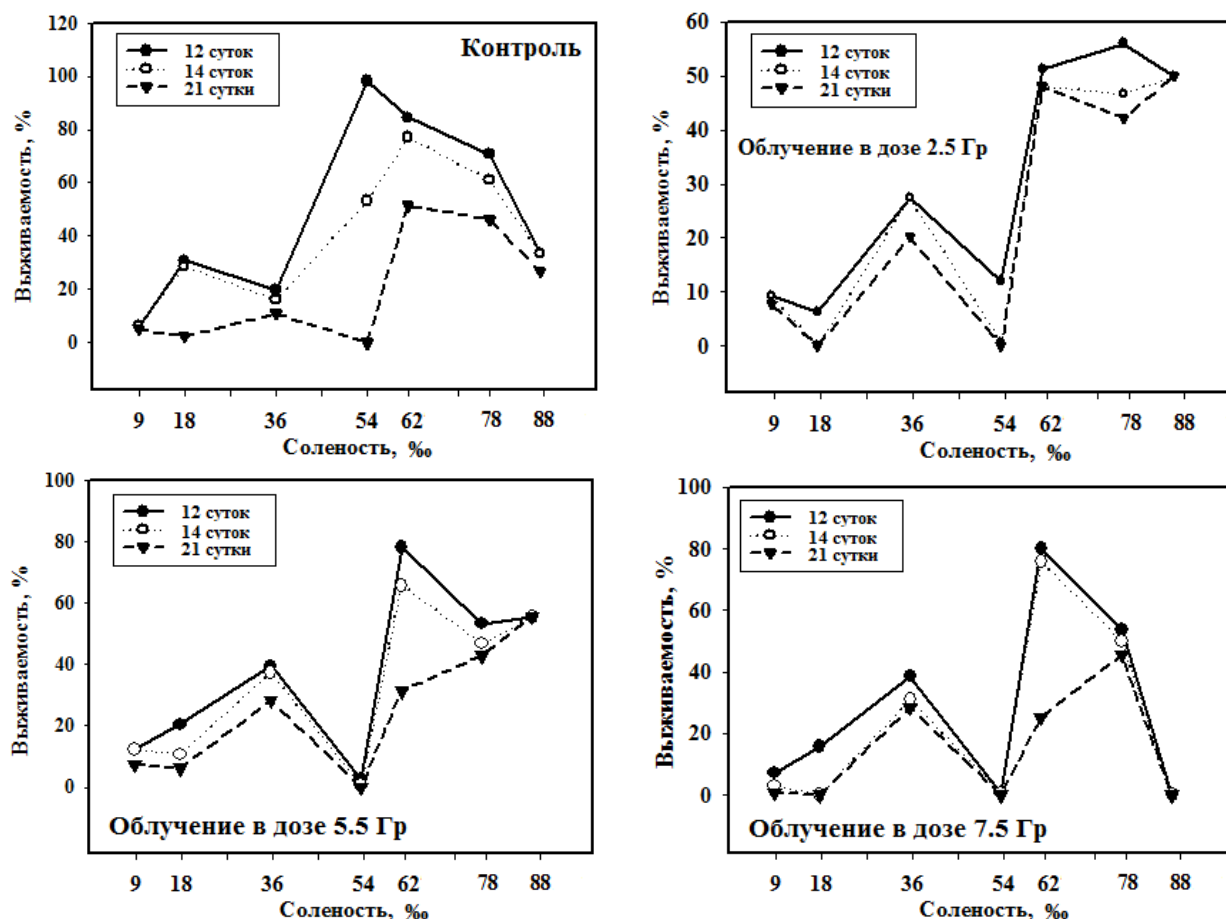


Рис. 2. Выживаемость (%) *Artemia*, вышедших из облученных и не облученных цист на 12, 14 и 21 сутки в среде с разной соленостью

Диапазон оптимальных соленостей для выживания рачков, выклев которых произошел из облученных цист, по сравнению с контролем расширяется (табл. 2, рис. 2). Выживаемость рачков, выклев которых произошел из облученных цист в дозах 2.5; 5.5 Гр была наиболее высокой в средах с соленостью 62–88 ‰. Отмечали также, что облучение цист в дозах 2.5 и 5.5 Гр обеспечивало более высокую выживаемость рачков (на 3–20%) по сравнению с контролем в средах с соленостью 9, 36 и 88‰. Причем этот эффект понижается по мере увеличения дозы облучения цист до 5.5 Гр (рис. 2). При облучении цист в дозе 7.5 Гр количество выживших рачков, выклюнувшихся цист в средах 9–18‰, 54–78‰ было значительно ниже, как в контроле, так и при облучении цист в более низких дозах (табл. 2, рис. 2).

Таким образом, получены экспериментальные данные сочетанного влияния гамма-облучения в диапазоне малых доз и различных уровней солености среды на выклев, развитие и пострадикационную выживаемость в течение 44 суток партеногенетических *Artemia* при постоянной температуре. Определено, что оптимальная соленость среды для выклева рачков из

контрольных и облученных цист лежит в диапазоне 9–36‰. Облучение цист в указанном диапазоне доз стимулирует как суммарный выход (две стадии предличинок и плавающие науплии), так и реальный выклев науплиев артемии при солености 0 до 36‰ (по сравнению с контролем). Выявлено, что соленость от 54 до 88‰ угнетает выклев рачков из облученных цист.

Оптимальной соленостью среды для выживаемости рачков, выклев которых произошел из контрольных цист и цист, облученных в дозе 7.5 Гр являются солености среды 62–78‰, этот диапазон расширяется до 88‰ для выживаемости рачков, выклюнувшихся из облученных цист в дозах 2.5 и 5.5 Гр. Соленость среды 9, 18 и 54‰ являются неблагоприятными для выживаемости артемий на 21 сутки во всех экспериментальных вариантах. Наиболее критичной для выживаемости явилась соленость в 54 ‰, где полную гибель рачков наблюдали уже на 12 сутки эксперимента. Облучение цист в дозах 2.5 и 5.5 Гр стимулировало выживаемость рачков по сравнению с контролем в средах с соленостью: 36 и 88‰. Т.е. сочетанное действие различных уровней солености, постоянной температуры, модифицируют пострadiационные характеристики выклева акташской расы артемии при гамма-облучении гидратированных цист. Основную роль в этом случае играет фактор солености среды для экспериментального изучения выклева и выживаемости рачков.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований - грант № 16-05-00134.

Список литературы

1. Гудков И.Н., Кудяшева А.Г., Москалёв А.А., 2015. Радиобиология с основами радиоэкологии: учебное пособие. Сыктывкар: Изд-во СыктГУ. 512 с.
2. Гулин С.Б., Мирзоева Н.Ю., Лазоренко Г.Е., Егоров В.Н., Трапезников А.В., Сидоров И.Г., Проскурнин В.Ю., Поповичев В.Н., Бей О.Н., Родина Е.А., 2016. Северо-Крымский канал как радиоэкологический фактор // Радиационная биология. Радиоэкология. Т.56, № 6. С. 1–8.
3. Израэль Ю.А., 1998. Радиоактивное загрязнение земной поверхности // Вестн. РАН. Т.68, № 10. С. 898.
4. Кулепанов В.Н., 2017. Ионизирующее излучение в гидросфере. Введение в радиобиологию и радиоэкологию гидробионтов. М.: ФОРУМ; ИНФРА-М. 88 с.
5. Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н., Гулин С.Б., Стокозов Н.А., Лазоренко Г.Е., Мирзоева Н.Ю., Терещенко Н.Н., Цыцугина В.Г., Кулебакина Л.Г., Поповичев В.Н., Коротков А.А., Евтушенко Д.Б., Жерко Н.В., Малахова Л.В., 2008. Радиоэкологический отклик Черного моря на чернобыльскую аварию / Под ред. Г.Г. Поликарпова и В.Н. Егорова. Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика. 667 с.
6. Понизовский А.М., 1965. Соляные ресурсы Крыма. Симферополь: Крым. 166 с.
7. Радченко Л.А., 1982. Влияние гамма-облучения на выживаемость артемии // Радиобиология. Т. 22, вып. 3. С. 423–426.
8. Рихванов Л.П., 1997. Общие и региональные проблемы радиоэкологии. Томск: Изд-во ТПУ, 384 с.
9. Стокозов Н.А., 2004. Долгоживущие радионуклиды ^{137}Cs и ^{90}Sr в Черном море после аварии на Чернобыльской АЭС и их использование в качестве трассеров процессов водообмена. Автореф. дис... канд. геогр. наук. Севастополь: Морской гидрофизический институт. 193 с.
10. Эйзенбад М., 1967. Радиоактивность внешней среды. М.: Атомиздат. 332 с.
11. Aarkrog A., 1994. Source terms and inventories of anthropogenic radionuclides // Radioecology. Lectures of Environmental Radioactivity. E. Holm (Ed). Lund (Sweden): World Scientific Publishing. P. 21–38.
12. Anufriieva E.V., Shadrin N.V., 2014. The swimming behavior of *Artemia* (Anostraca): new experimental and observational data // Zoology. V. 117. № 6. P. 415–421.

13. Anufriieva E.V., Shadrin N.V., 2016. Current invasions of East Asian cyclopoids (Copepoda, Cyclopoida) in Europe: new records from eastern Ukraine // Turkish Journal of Zoology. V. 40(2). P. 282–285.
14. Dallas L.J., Keith-Roach M., Lyons B.P., Jha A.N., 2012. Assessing the impact of ionizing radiation on aquatic invertebrates: A critical review // Radiat. Res. V. 177. P. 693–716.
15. Fuller N., Lerebours A., Smith J.T., Ford A.T., 2015. The biological effects of ionising radiation on Crustaceans: A review // J. Aquatic Toxicology. 167. P. 55–67.
16. Gajardo G.M., Beardmore J.A., 2012. The brine shrimp *Artemia*: adapted to critical life conditions // Front. Physiol. V. 3. P. 185.
17. Leger P., Bengtson D.A., Simpson K.L., Sorgeloos P., 1986. The use and nutritional value of *Artemia* as a food source // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 24. P. 521–623.
18. Shadrin N.V., Anufriieva E.V., Belyakov V.P., Bazhora A.I., 2017. Chironomidae larvae in hypersaline waters of the Crimea: diversity, distribution, abundance and production // The European Zoological Journal. V. 84(1). P. 61–72.

A. N. Неретина, П. Г. Гарибян

A. N. Neretina, P. G. Garibian

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow
neretina-anna2017@yandex.ru; petr.garibyan21@mail.ru

СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ЦИРКУМТРОПИЧЕСКИХ АРЕАЛОВ ПРЕСНОВОДНЫХ МИКРОАКООБРАЗНЫХ НА ПРИМЕРЕ CLADOCERA: ДОСТИЖЕНИЯ И ПРОБЛЕМЫ

MODERN APPROACHES TO THE INVESTIGATION OF CIRCUMTROPICAL DISTRIBUTION RANGES OF FRESHWATER MICROCRUSTACEANS ON THE EXAMPLE OF CLADOCERA: ACHIEVEMENTS AND PROBLEMS

Аннотация. Значительное число видов пресноводных микроскопических ракообразных, описанных к настоящему времени, известно только из тропических регионов. Многие из этих таксонов имеют циркумтропические ареалы. В рамках концепции «не-космополитизма» такие таксоны рассматриваются как группы близких видов, нуждающихся в специальных ревизиях. В данном сообщении мы рассматриваем некоторые современные подходы к изучению циркумтропических ареалов на примере ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Branchiopoda) и подводим основные итоги их использования.

Abstract. A significant number of freshwater microcrustaceans, described to date, are known only from tropical regions. Many of these taxa have circumtropical distribution ranges. In the frame of a “none-cosmopolitanism concept” such taxa are considered as groups of sibling species and need special revision. Here we consider some modern approaches to investigation of circumtropical distribution ranges on the example of cladocerans (Crustacea: Branchiopoda) and summarize main results of their applying.

Ключевые слова: ветвистоусые ракообразные, морфология, генетика, систематика, биогеография.

Key words: cladocerans, morphology, genetics, taxonomy, biogeography.

Исследования биоразнообразия внутренних водоемов тропических регионов Земли имеют богатую историю (Abell et al., 2008). С момента открытия и освоения европейцами первых маршрутов в Африку, Америку, тропическую Азию и Океанию в XV–XVII веках до

настоящего времени идет планомерное накопление данных по видовому разнообразию тропической биоты. Но если в Эпоху Великих Географических открытий описание биоразнообразия тропиков проводилось исключительно европейцами в свете последних достижений науки того времени, то сегодня значительная часть работ по инвентаризации биоты проводится местными исследователями. Однако, как и почти четыре века назад, основное внимание специалистов в области инвентаризации биоразнообразия привлекают макроскопические животные, главным образом, рыбы (Abell et al., 2008). В то же время невзрачные, едва различимые невооруженным глазом, микроскопические беспозвоночные исследованы значительно менее полно. Одним из примеров таких слабо изученных групп беспозвоночных животных являются микроракообразные (Dumont, Negrea, 2002). Значительное число видов микроракообразных, описанных к настоящему времени, известно только из тропических регионов, причем среди разных групп (Cladocera, Copepoda, Ostracoda) традиционно высока доля таксонов с циркумтропическими ареалами. Многие из таких циркумтропических таксонов нуждаются в переописании в соответствии с современными стандартами, принятыми в систематике каждой группы, и в свете концепции «некосмополитизма» рассматриваются не как самостоятельные виды, а как группы видов с более локальным распространением (Frey, 1987). В последние годы изучение закономерностей формирования и возраста происхождения циркумтропических ареалов в различных группах организмов – одно из самых популярных направлений биогеографических изысканий (например, Nie et al., 2013; Toussaint et al., 2017 a, b; Ye et al., 2017). Однако нередко такие работы сталкиваются с объективными методическими трудностями. В данном обзоре мы рассматриваем некоторые современные подходы к изучению циркумтропических ареалов пресноводных микроракообразных на примере ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) как одной из модельных групп, задействованных в биогеографическом районировании внутренних водоемов Земли (Котов, 2013; Bekker et al., 2016; Kotov et al., 2016).

На данный момент изучение циркумтропических ареалов ветвистоусых ракообразных сводится к таксономическим ревизиям, выполняемым при помощи морфологических (например, Rajapaksa, Fernando, 1986, 1987a, b; Neretina, Sinev, 2016; Neretina, Kotov, 2017a, b; Neretina et al., 2018) и молекулярно-генетических методов (например, Petrusek et al., 2004; Sharma, Kotov, 2013). Как правило, с точки зрения достижения таксономически значимых результатов, таких как переописание несправедливо забытых таксонов и описание новых для науки видов, такие ревизии выглядят абсолютно бесприоритетно и могут быть выполнены за относительно короткий срок. Сегодня концепция «не-космополитизма» (или континентального или даже регионального эндемизма) стала мощным инструментом проведения таксономических ревизий (Котов, 2013). Эта концепция задает стандартный алгоритм проведения исследований. В первую очередь, тщательному анализу (в идеале, при помощи комплекса морфологических и генетических методов) подлежат типовые популяции исследуемого вида. И лишь затем проводят исследования популяций из нетиповых местообитаний. Затем полученные данные сравнивают, выбирают признаки, значимые для разграничения видов внутри группы, а также отмечают признаки, которые значимыми не являются, поскольку подвержены изменчивости. Ясно, что для полного выполнения описанного алгоритма необходимо иметь хорошую выборку по каждому циркумтропическому виду из большого числа регионов. Также желательно, чтобы в материале присутствовали не только партеногенетические самки, но и эфиппийные самки и самцы (поиск которых в тропиках – отдельная и далеко не самая простая задача), а сам материал был зафиксирован как минимум двумя типами фиксаторов: в формалине (для исследования морфологии) и этиловом спирте (для проведения молекулярно-генетических исследований).

На практике применение такого комплексного подхода сталкивается с целым рядом трудностей. Большинство тропических кладоцер, для которых впоследствии было постулировано циркумтропическое распространение, описаны из Старого Света (Африки и тропической Азии), а также Австралии. Далеко не для всех этих видов в музейных коллекциях сохранился типовой материал. Однако если такой материал и имеется в распоряжении, то, как пра-

вило, он представлен только формалиновыми пробами, не пригодными для проведения молекулярно-генетических исследований. А сбор и исследование материала из типовых местобитаний (особенно в ряде стран Африки и Австралии) затруднен из-за жестких ограничений, накладываемых законодательством некоторых стран на сбор и вывоз биологических проб, а также политической обстановки в ряде стран Африки. В инвентаризации тропических ветвистоусых ракообразных в целом сложилась довольно парадоксальная ситуация: значительные усилия направлены на сбор и анализ материала в тропической Азии и ряде стран Нового Света. При этом Африка и Австралия из-за трудностей, связанных с отбором и вывозом проб, а также практически полном отсутствии квалифицированных местных специалистов в области систематики кладоцер, остаются настоящими «белыми пятнами» на карте исследований циркумтропических ветвистоусых ракообразных. Недостаток данных по популяциям циркумтропических видов кладоцер из Африки и Австралии накладывает определенные ограничения на проведение полных таксономических ревизий и, как следствие, обесценивает попытки крупных биогеографических обобщений (Котов, 2013; Frey, 1987). Образцовыми выглядят исследования циркумтропических кладоцер в некоторых странах Нового Света, особенно Мексике. Кроме морфологических описаний (например, Elías-Gutiérrez et al., 2006), выполненных на очень высоком уровне, ряд видов был исследован молекулярно-генетическими методами в ходе реализации нескольких государственных программ по баркодингу живых организмов (Elías-Gutiérrez et al., 2008). Результатом реализации таких программ стало накопление большого массива оригинальных данных, которые, однако, практически не могут быть задействованы для сравнения с тропическими регионами Старого Света и Австралии.

Таким образом, из-за целого ряда объективных трудностей, два подхода к ревизиям циркумтропических кладоцер, морфологический и молекулярно-генетический, практически не увязаны друг с другом, хотя перспективность комплексного использования этих двух подходов неоднократно была продемонстрирована в исследовании ветвистоусых ракообразных, например, ряда групп, обитающих в Голарктике (Котов, 2013; Bekker et al., 2016; Kotov et al., 2016). Многие ревизии циркумтропических ветвистоусых ракообразных проведены только для наиболее доступных тропических регионов и лишь с использованием морфологических подходов (например, Rajapaksa, Fernando, 1986, 1987a, b; Neretina, Kotov, 2017a, b). Другие работы выполнены только на основе молекулярно-генетических данных, но на весьма ограниченном числе популяций (например, Petrusek et al., 2004; Sharma, Kotov, 2013). До сих пор не было предпринято никаких попыток хоть как-то увязать выделенные генетические клады с морфологическими видами. В конечном счете, успех проведения таксономической ревизии той или иной группы циркумтропических кладоцер полностью определяется материалом, доступным для анализа.

В наших работах по исследованию циркумтропических ареалов ветвистоусых ракообразных основной упор мы делали на углубленный морфолого-систематический анализ доступного материала по пяти группам бентосно-фитофильных кладоцер (*Disparalona hamata*, *Grimaldina brazzai*, *Moinodaphnia macleayi*, виды родов *Leberis* Smirnov, 1989, *Notoalona* Rajapaksa & Fernando, 1987) и одной группе планктонных видов (*Ceriodaphnia cornuta*). Морфологические особенности популяций перечисленных видов были исследованы при помощи светового микроскопа Olympus BX41 (Olympus Corporation, Япония) и растровых электронных микроскопах Jeol JSM-840A (JEOL Ltd., Япония), Tescan Vega TS5130MM (CamScan MV 2300) (TESCAN, Чехия) в режимах вторичных и обратно-рассеянных электронов при ускоряющем напряжении 15 или 20 кВ, соответственно.

Основные результаты пересмотра таксономического статуса популяций перечисленных групп на основе сравнительно-морфологического подхода (с учетом литературных данных, полученных другими авторами) сводятся к следующему (Neretina, Sinev, 2016; Neretina, Kotov, 2017a; Neretina et al., 2018):

(1) Популяции перечисленных видов из тропических регионов Нового Света принадлежат, соответственно к видам: *Ceriodaphnia cornuta* sp. 1, *Disparalona hamata* (Birge, 1879),

Grimaldina freyi Neretina & Kotov, 2017, *Leberis davidi* (Richard, 1895), *Moinodaphnia alabamensis* Herrick, 1887, *Notoalona sculpta* (Sars, 1901) и *N. freyi* Rajapaksa & Fernando, 1987.

(2) Популяции перечисленных видов из тропических регионов Африки, Южной и Юго-Восточной Азии принадлежат, соответственно к видам: *Ceriodaphnia cornuta* sp. 2, *Disparalona chappuisi* Brehm, 1934, *Grimaldina brazzai* Richard, 1892, *Leberis punctatus* (Daday, 1898), *Moinodaphnia submucronata* (Brady, 1886), *Notoalona globulosa* s.l. (Daday, 1898), *N. pseudomacronyx* Van Damme, Maiphae & Sa-Ardrit, 2013.

(3) Популяции перечисленных видов из тропических регионов Австралии принадлежат, соответственно к видам: *Leberis diaphanus* (King, 1853), *Moinodaphnia macleayi* (King, 1853), *Notoalona globulosa* s.l. (Daday, 1898).

На основе выборки бентосно-фитофильных кладоцер мы показали, что даже по морфологическим признакам партеногенетических самок виды из водоемов Нового Света надежно отличаются от видов из Старого Света и Австралии, хотя такие отличия, как правило, касаются лишь нескольких «тонких» («мелкоразмерных») признаков. Проанализировать морфологические особенности *Disparalona* и *Grimaldina*, известных из Австралии, не удалось из-за отсутствия материала. Для планктонных видов из группы *Ceriodaphnia cornuta* ожидаемо оказалось, что партеногенетические самки из разных регионов по морфологическим признакам (включая особенности строения торакальных конечностей) не различаются, в то время как гамогенетические самки надежно отличаются по особенностям строения эфиппиев. К сожалению, популяции *C. cornuta* из Австралии не удалось включить в анализ, поскольку в наших пробах присутствовали только партеногенетические самки. Интересно, что для тех немногих бентосно-фитофильных кладоцер (*Leberis*, *Notoalona*), для которых в нашем распоряжении имелся массовый материал из тропиков Старого Света и Австралии, а также с привлечением надежных литературных данных, удалось показать, что в тропической Азии совместно могут встречаться *L. punctatus* и *N. pseudomacronyx*, распространенные от Африки до Южной и Юго-Восточной Азии, и *L. diaphanus* и *N. globulosa*, распространенные от тропической части Австралии до Юго-Восточной Азии. По-видимому, основная долготная биогеографическая граница в тропиках Старого Света проходит по территории Южной и Юго-Восточной Азии, в водоемах которой близкие виды могут встречаться совместно. Однако это предположение нуждается в тщательной проверке на более массовой выборке циркумтропических видов из разных экологических и таксономических групп.

Использованный сравнительно-морфологический метод имеет очевидные ограничения. Кроме того, он требует определенной квалификации и тщательного анализа всех доступных признаков, так как невозможно предсказать заранее, какой именно признак окажется значимым для разграничения близких видов. На фоне небольшого числа морфологических признаков, выявляемых для разграничения близких видов внутри групп с циркумтропическими ареалами, использование молекулярно-генетических методов выглядит закономерным шагом, особенно для планктонных видов, партеногенетические самки которых из разных регионов практически идентичны.

Выполненные морфолого-систематические ревизии пока также не позволяют вплотную подойти к решению вопроса о путях формирования циркумтропических ареалов ветвистоусых ракообразных. В биогеографических построениях, основанных на изучении кладоцер с циркумтропическими ареалами, прочно утвердилась схема, детально разработанная Н.М. Коровчинским (Korovchinsky 2006). Хотя кладоцеры имеют крайне древнее происхождение (Van Damme, Kotov 2016), их современное распространение связано в основном не с распадом древних прото-континентов (в первую очередь, Гондваны), а с последующими кайнозойскими событиями, в том числе, вымираниями, носившими массовый характер. Однако зачастую полученные биогеографические данные по той или иной группе ветвистоусых ракообразных (например, Van Damme, Sinev 2013) могут быть объяснены альтернативными биогеографическими сценариями, апеллирующими к геологическим и историческим событиям более раннего или более позднего возраста.

Авторы признательны А.А. Котову за научное руководство, советы и поддержку на всех этапах работы, а также коллегам и друзьям за предоставленные коллекционные материалы. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00389 мол_а.

Список литературы

- Kotov A.A., 2013. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera). М.: Товарищество научных изданий КМК, 638 сс.
- Abell R., Thieme M.L., Revenga C., Bryer M., Kottelat M., Bogutskaya N., ... & Stiassny M. L., 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation // BioScience. V. 58(5). P. 403–414.
- Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Y.R., Kotov A.A., 2016. DNA barcoding reveals high cryptic diversity in the North Eurasian *Moina* species (Crustacea: Cladocera) // PloS one. V. 11(8): e0161737.
- Dumont H.J., Negrea S.V., 2002. Introduction to the class Branchiopoda // Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 19. Leiden: Backhuys Publishers. 398 p.
- Elias-Gutiérrez M., Kotov A.A., Garfias-Espejo T., 2006. Cladocera (Crustacea: Ctenopoda, Anomopoda) from southern Mexico, Belize and northern Guatemala, with some biogeographical notes // Zootaxa. V. 1119. P. 1–27.
- Elias-Gutiérrez M., Martínez Jerónimo F., Ivanova N.V., Valdez Moreno M., Hebert P.D.N., 2008. DNA barcodes for Cladocera and Copepoda from Mexico and Guatemala, highlights and new discoveries // Zootaxa. V. 1839. P. 1–42.
- Frey D.G., 1987. The taxonomy and biogeography of the Cladocera // Hydrobiologia. V. 145. P. 5–17.
- Kotov A.A., Karabanov D.P., Bekker E.I., Neterina T.V., Taylor D.J., 2016. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic // PLoS ONE. V. 11(12): e0168711.
- Korovchinsky N.M., 2006. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) as a relict group // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 147. P. 109–124.
- Neretina A.N., Kotov A.A., 2017a. Old World-New World differentiation of so-called “circumtropical” taxa: the case of rare genus *Grimaldina* Richard, 1892 (Branchiopoda: Cladocera: Macrothricidae) // Zootaxa. V. 4291(2). P. 295–323.
- Neretina A.N., Kotov A.A., 2017b. Diversity and distribution of the *Macrothrix paulensis* species group (Crustacea: Cladocera: Macrothricidae) in the tropics: what can we learn from the morphological data? // Annales de Limnologie-International Journal of Limnology. V. 53. P. 425–465.
- Neretina A.N., Sinev A.Y., 2016 A revision of the genus *Leberis* Smirnov, 1989 (Cladocera: Chydoridae) in the Old World and Australia // Zootaxa. V. 4079(5). P. 501–533.
- Neretina A.N., Garibian P.G., Sinev A.Y., Kotov A.A., 2018. Diversity of the subgenus *Disparalona* (*Mixopleuroxus*) Hudec, 2010 (Crustacea: Cladocera) in the New and Old World // Journal of Natural History. Vol. 52(3-4). P. 155–205.
- Nie Z.L., Deng T., Meng Y., Sun H., Wen J., 2013. Post-Boreotropical dispersals explain the pantropical disjunction in *Paederia* (Rubiaceae) // Annals of botany. V. 111. P. 873–886.
- Petrusek A., Černý M., Audenaert E., 2004. Large intercontinental differentiation of *Moina micrura* (Crustacea: Anomopoda): one less cosmopolitan cladoceran? // Hydrobiologia. V. 526(1). P. 73–81.
- Rajapaksa R., Fernando C.H., 1986. Tropical species of *Kurzia* (Crustacea, Cladocera), with a description of *Kurzia brevilabris* sp. nov. // Canadian Journal of Zoology. V. 64. P. 2590–2602.
- Rajapaksa R., Fernando C.H., 1987a. Redescription and assignment of *Alona globulosa* Daday, 1898 to a new genus *Notoalona* and a description of *Notoalona freyi* sp. nov. // Hydrobiologia. V. 144. P. 131–153.

- Rajapaksa R., Fernando C.H., 1987b. Redescription of *Dunhevedia serrata* Daday, 1898 (Cladocera, Chydoridae) and a description of *Dunhevedia americana* sp. nov. from America // Canadian Journal of Zoology. V. 65. P. 432–440.
- Sharma P., Kotov A.A., 2013. Molecular approach to identify sibling species of the *Ceriodaphnia cornuta* complex (Cladocera: Daphniidae) from Australia with notes on the continental endemism of this group // Zootaxa. V. 3702(1). P. 79–89.
- Toussaint E.F., Hendrich L., Hájek J., Michat M.C., Panjaitan R., Short A.E., Balke M., 2017a. Evolution of Pacific Rim diving beetles sheds light on Amphi-Pacific biogeography // Ecography. V. 40. P. 500–510.
- Toussaint E.F., Bloom D., Short A.E., 2017b. Cretaceous West Gondwana vicariance shaped giant water scavenger beetle biogeography // Journal of Biogeography. V. 44(9). P. 1952–1965.
- Van Damme K., Sinev A.Y., 2013. Tropical Amphi-Pacific disjunctions in the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) // Journal of Limnology. V. 72(s2). P. 209–244.
- Van Damme K., Kotov A.A., 2016. The fossil record of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): Evidence and hypotheses // Earth-Science Reviews. V. 163. P. 162–189.
- Ye Z., Zhen Y., Zhou Y., Bu W., 2017. Out of Africa: Biogeography and diversification of the pantropical pond skater genus *Limnogonus* Stål, 1868 (Hemiptera: Gerridae) // Ecology and evolution. V. 7. P. 793–802.

УДК 574.583

А. А. Новичкова, Е. С. Чертопруд
МГУ им. М.В. Ломоносова,
ИПЭЭ РАН,
Москва

A.A. Novichkova, E.S. Chertoprud
Lomonosov Moscow State University,
Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Moscow
E-mail: anna.hydro@gmail.com, horsax@yandex.ru

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАКООБРАЗНЫХ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ ОСТРОВОВ РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ

NEW DATA ON THE CRUSTACEANS OF THE INNER WATER BODIES OF THE RUSSIAN ARCTIC ISLANDS

Аннотация. В работе представлены новые сведения о микроракообразных (Cladocera, Copepoda), населяющих водоемы некоторых островов Российской Арктики. Обнаружено большое число новых для территорий видов, а также значительно расширены ареалы распространения некоторых из них.

Abstract. The article provides new data on the microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) inhabiting water bodies of some Russian Arctic islands. A great number of species is reported for the exploring territories for the first time; moreover, the distributional ranges of some species are notably expanded.

Ключевые слова: Cladocera, Copepoda, Арктика, островная фауна

Key words: Cladocera, Copepoda, Arctic, insular fauna

Введение

Степень изученности фауны внутренних водоемов высоких широт носит весьма фрагментарный характер – данные об отдельных арктических регионах и островах зачастую полностью отсутствуют или представлены только по отдельным группам организмов наиболее крупных озер и рек. Так, острова Российской Арктики являются одними из наиболее слабо изученных территорий, а сведения о фауне пресноводных ракообразных большинства из них известны лишь по единичным работам, проводившимся почти век назад (Петовский, 1935; Scott, 1899; Scott, Scott, 1901; Вехов, 1974, 1988; Lilljeborg, 1887). В последнее время все возрастающий интерес исследователей к Арктике позволил получить новые данные из этих труднодоступных регионов, и восполнить некоторые пробелы. Но до сих пор провести комплексные исследования по инвентаризации фауны удаленных островов крайне тяжело из-за их труднодоступности, ограниченной логистики и очень суровых условий. Поэтому даже разрозненные пробы из небольшого числа водоемов чрезвычайно ценны и могут существенно изменить устаревшие представления о фауне. Все эти данные совершенно необходимы не только для расширения информации о региональной фаунистике, но и для понимания характера распространения видов и истории их расселения и происхождения.

Высокоширотные экосистемы – чрезвычайно хрупкие и сильно обедненные, однако зачастую такие представления бывают сильно преувеличены и создаются по причине отсутствия данных и недостаточной изученности отдельных регионов. Так, большинство арктических островов – это чрезвычайно слабо изученные изолированные участки суши, которые порой просто недостижимы для исследователей. Существует очевидный дисбаланс в наших знаниях о биоте материковой Арктики и островной, хотя именно данные о последней может дать нам представления не только о возможности организмов выживать в суровых арктических условиях, но и об их способности к распространению и колонизации новых территорий.

В данной работе мы приводим результат анализа проб зоопланктона и мейобентоса пресных и солоноватоводных водоемов трех различных арктических островов – Южного острова архипелага Новая Земля, о. Врангеля (Чукотка) и о. Шокальского (Карское море). Имея в своем арсенале различные серии проб с островов, будь то небольшая выборка, отобранная в единичных водоемах в течение нескольких дней, или комплексная инвентаризация всего острова, мы получили списки видов ракообразных, которые значительно расширили имеющиеся в литературе сведения. Эти территории различаются и по степени изученности – от вовсе неизведанного острова Шокальского до Новой Земли, где на протяжении века периодически встречаются отдельные разрозненные данные подобного рода.

Материалы и методы

Район исследований. Остров Шокальского – маленький участок суши площадью менее 500 км² в южной части Карского моря на территории Ямало-Ненецкого автономного округа, отчлененный лишь узким проливом от Гыданского полуострова, и таким образом, имеющим достаточно близкую связь с сушей. Остров Врангеля – остров площадью более 7,5 тыс. км² на границе Восточно-Сибирского и Чукотского морей. Отчленен от материковой Чукотки проливом Лонга, шириной в самой узкой части 140 км. Южный остров – второй по величине остров архипелага Новая Земля и третий по величине во всей России (более 33 тыс. км²), который удален на 50 км от ближайшей к материку земли – острова Вайгач. Все исследованные островные территории относятся к арктической зоне, отличаются суровым холодным климатом и коротким вегетационным сезоном, скудной тундровой растительностью, а также наличием очень большого числа пресных водоемов, большинство из которых представляют мелкие тундровые, часто термокарстовые, озера.

Методика сбора и первичной обработки проб. Пробы отобрали в различные годы с 2014 по 2017 гг. по стандартным гидробиологическим методикам с берега водоемов при помощи малой качественной сети Апштейна (диаметр ячеи 50 мкм) для зоопланктона и трубчатого пробоотборника (диаметр 1,5 см, площадь 1,77 см²) для мейобентоса.

Материал с острова Врангеля собран в 2016 году в период с 15 апреля по 9 сентября, всего обследовано 170 водных объектов и охвачена практически вся территория острова, в

анализ включены крупные озера, мелкие тундровые озера-пруды, а также несколько солоноватоводных водоемов участков эстуариев и лагун. На острове Шокальского было проведено три гидробиологические съемки – в 2014, в 2015 и в 2016 гг. В первые два года исследования пробы зоопланктона были отобраны в ряде пресноводных водоемов острова, большинство из которых представляют маленькие тундровые озера и лужи с глубиной 0,2–1,5 м, а в 2016 г. также была исследована фауна мейобентоса нескольких солоноватоводных эстуариев. Всего было отобрано 45 проб из 33 водных объектов. Материал с Новой Земли был менее обширным – было изучено 10 проб, взятых в июле 2017 г. в нескольких тундровых озерах побережья губы Безымянная на северной оконечности Южного острова.

Результаты и обсуждение

Подробный анализ проб из всех трех регионов позволил выявить большое количество новых для территории видов.

Остров Врангеля. В материалах, собранных в 2016 г. во внутренних водоемах острова Врангеля отмечено 17 новых видов ракообразных, ранее не указывавшихся для данной территории: 1 представитель Cladocera и 16 Copepoda (4 Calanoida, 5 Cyclopoida, 7 Harpacticoida). Всего зоопланктона и мейобентоса в пробах было обнаружено 38 таксонов микроракообразных. Учитывая все предыдущие исследования, общий список микроракообразных, известных во внутренних водоемах острова Врангеля был существенно расширен – 47 таксонов (в том числе солоноватоводные).

Фауна беспозвоночных, населяющих территорию острова Врангеля, изучена очень слабо. Существует ряд публикаций, содержащих сведения о некоторых отдельных группах бентосных организмов, состав же пресноводных зоопланктонных беспозвоночных острова Врангеля долгое время оставался совершенно не изученным. В литературе существовала лишь одна работа о фауне солоноватоводных водоемов острова Врангеля (Яшнов, 1935), в которой указаны 12 таксонов различных экологических группировок. Впервые комплексное исследование планктонных ракообразных острова было проведено авторами лишь в 2013 г. (Novichkova, Chertoprud, 2015).

В 2016 г. удалось существенно расширить число исследованных водоемов, а также продолжительность периода работ, тем самым охватив практически весь вегетационный период, что позволило обнаружить большое число новых для территории видов. Для пресных водоемов острова Врангеля указано 11 новых таксонов микроракообразных, что чрезвычайно много для высокоширотных территорий. Для сравнения – за период исследований 2013 г. всего было обнаружено 25 видов зоопланктона и мейобентоса.

Среди всех обнаруженных видов всего 1 представитель Cladocera. Это вид *Eurycercus (Teretifrons) glacialis* (ранее достоверно отмечался лишь *E. lamellatus*). Среди новых для острова видов копепоид встречены представители как каляноид, так и циклопов и гарпактицид. Однако точная видовая принадлежность многих из них пока остается до конца не выясненной и требует более тщательного исследования их тонкой морфологии, а при возможности – и генетического анализа. В настоящий момент эта работа еще ведется с привлечением специалистов по отдельным группам.

В большинстве водоемов наиболее многочисленными ракообразными, доминирующими как по численности, так и по биомассе, оказались представители семейства Diaptomidae: впервые обнаруженные *Arctodiaptomus* cf. *laticeps*, *Arctodiaptomus wierzejskii* и *Leptodiaptomus angustilobius*, а также уже ранее отмечавшийся на острове *Eudiaptomus gracilis*. Помимо семейства Diaptomidae в пресных водах острова Врангеля также встречаются и другие каляноиды – семейства Temoridae, представленный крупным рачком *Hetercope borealis*, довольно редко встречающийся в водоемах, а также несколько видов рода *Eurytemora*: *E. canadensis*, *E. raboti*, а также, вероятно, еще один пока не установленный вид. Среди циклопоидных веслоногих ракообразных также было отмечено несколько новых находок. Это виды *Acanthocyclops* cf. *americanus*, *Diacyclops crassicaudis*, не идентифицированные *Thermocyclops* sp., а также два представителя рода *Eucyclops*: *E. speratus* и вид группы *serrulatus*.

Среди гарпактикоидных копепод обнаружено лишь три пресноводных представителя (семейство Canthocamptidae), из которых новый для острова – *Bryocamptus (Bryocamptus) subarcticus*.

Также на острове Врангеля в 2016 г. дополнительно было обследовано несколько солоноватоводных объектов – лагун и озер, лежащих в прибрежной полосе, где были отобраны пробы мейобентоса, как наиболее богато представленной группы организмов в таких типах водоемов. При обработке проб из данных местообитаний оказалось, что фауна гарпактикоид (Copepoda: Harpacticoida) солоноватых вод острова Врангеля отличается довольно высоким разнообразием – 8 видов, только 2 из которых были отмечены ранее, 6 видов – новые для острова (*Ectinosoma melaniceps* Boeck, 1865, *Geeopsis incisipes* (Klie, 1913), *Halectinosoma chislenki* Clément & Moore, 1995, *Halectinosoma curticorne* (Boeck, 1873), *Nannopus didelphis* Fiers & Kotwicki, 2013, *Pseudobradya arctica* (Oloffson, 1917).

E. melaniceps – обычный вид для илистой литорали морей (Боруцкий, 1952), и обитает в широком диапазоне широт от Тропиков до Арктики (Chertoprud et al., 2010). На острове Врангеля *E. melaniceps* отмечена впервые, однако, был ранее обнаружен в Чукотском море. *G. incisipes* имеет широкое циркумарктическое распространение по побережью Северного Ледовитого океана (Боруцкий, 1952), встречается в эстуариях Дальнего Востока России и Корейского полуострова (Chertoprud et al. 2015). Этот вид типичен для солоноватых вод, обитает на мягких грунтах эстуариев и лагун вблизи моря (Боруцкий, 1952; Фефилова 2015; Lang 1948). Отмечен впервые для острова Врангеля. Относительно недавно описанный вид. *H. chislenki* – вид обитает на илистой литорали и верхней сублиторали (Корнев, Чертопруд, 2008). Встречен в ряде арктических морей: Белое, Баренцево, Чукотское. Типичен для высокой Арктики, например, отмечен у побережья Земли Франца Иосифа (Clément, Moore, 1995). Для острова Врангеля *H. chislenki* отмечена впервые. *H. curticorne* – обычный вид для илистой литорали морей, иногда встречается в эстуариях и лагунах (Корнев, Чертопруд, 2008). Вид имеет широкий космополитный ареал, охватывающий как арктические акватории, так и Средиземноморье, Бенгальский залив и центральную часть тихоокеанского побережья США (Chertoprud et al. 2010). На острове Врангеля вид обнаружен впервые, в Чукотском и Восточно-Сибирском морях он также не отмечен. *N. didelphis* ранее отмечен для литорали и лагун Шпицбергена (Fiers, Kotwicki, 2013). Вид впервые обнаружен за пределами типового локалитета. С большой вероятностью *N. didelphis* характерен для солоноватых вод именно Высокой Арктики. *P. arctica* – является аркто-бореальным видом. Ее ареал охватывает опресненные заливы Баренцева, Карского, Лаптевых морей, а также Балтийское моря (Боруцкий, 1952; Abramova, Tuschling, 2005; Garlitska, Azovsky, 2016; Lang, 1948). На Шпицбергене вид часто встречается в солоноватоводных лагунах (Боруцкий, 1952). На острове Врангеля вид обнаружен впервые, в Чукотском и Восточно-Сибирском морях он также ранее отмечен не был.

Остров Шокальского. Всего на острове было обнаружен 31 вид ракообразных, как пресноводных, так и солоноватоводных, в том числе 13 видов 12 родов ветвистоусых Cladocera и 18 видов 16 родов веслоногих Copepoda. Поскольку ранее гидробиологических исследований на острове не проводилось, все эти виды указаны впервые. Однако среди них есть и те, что отмечены впервые для всего региона Ямала в целом. Так, стоит отметить виды *Latona setifera* (Muller, 1776), *Diaptomus cf. castor* (Jurine, 1820), *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1848) и *Eudiaptomus vulgaris* (Schmeil, 1896).

Упоминания находок первых двух видов на территории Ямало-Ненецкого АО в литературе встречены не были, а другие два ранее отмечен был лишь в районе Нижней Оби и Обской губы (Боруцкий, 1991, Семенова и др., 2000). Все они были встречены в единичных экземплярах в отдельных водоемах. Для *L. setifera* остров Шокальского – самая северная находка. Данный вид также никогда ранее не отмечался и на соседних территориях – ни в восточной Сибири, ни в на севере Европейской России. Есть еще один вид этого рода, *L. glacialis*, более широко распространенный в северных регионах, в то время как *L. setifera* обычен в более умеренных областях Голарктики на широтах 63-65°N (Коровчинский, 2004). Вид *Diaptomus cf. castor* также является новой находкой для региона. Этот вид обычно рас-

пространен в более европейских областях, проникая довольно далеко на север до Гренландии и Северной Норвегии, но ранее не встречавшийся на территории Сибири (Reid and Williamson 2010).

Среди гарпактицид виды *Attheyella nordenskioldii* и *Canthocamptus staphylinus*, впервые отмеченные на острове Шокальского, являются типичными для арктических водоемов. Ареал *A. nordenskioldii* охватывает арктические области Европы и Азии от Фенноскандии до Берингова пролива (Fefilova 2015). Вид характерен для мелких тундровых водоемов и луж (Borutsky 1952). *C. staphylinus* имеет широкий палеарктический ареал и населяет водоемы разных типов от озер, до солоноватоводных лиманов. Данный вид является холодолюбивым и, в частности, указан для Большеземельской Тундры (Borutsky 1966) и архипелага Новая Земля (Вехов 2000). Три солоноватоводных вида *Nannopus procerus*, *Microarthridion littorale*, *Tachidius discipes*, типичные для эстуариев и лагун, широко распространены в Арктике. Их обнаружение на острове Шокальского вполне предсказуемо. Относительно недавно описанный вид *Nannopus procerus* ранее отмечен для эстуариев Белого, Баренцева и Северного морей (Fiers, Kotwicki 2013). Два других вида являются космополитами. Их ареалы охватывают как Арктику (Белое, Баренцево, Лаптевых и Восточно-Сибирское моря), так субтропики и тропики (Средиземное, Желтое, Южно-Китайское моря и Бенгальский залив) (Chertoprud et al. 2014, Borutsky 1952). Впервые отмеченные для острова Шокальского *Halectinosoma curticorne*, *Delavalia arctica* и *Archisenia sibirica* населяют морские акватории, но иногда встречаются в солоноватоводных водоемах. *H. curticorne* и *A. sibirica* ранее не были встречены в Карском море. *D. arctica* специфична для морей Северного Ледовитого Океана (Lang 1948). *A. sibirica* кроме арктических морей отмечена еще в Охотском море и северной части акватории Атлантики (Chertoprud et al. 2015). *H. curticorne* имеет широкий космополитный ареал, охватывающий как арктические акватории, так и Средиземноморье, Бенгальский залив и центральную часть тихоокеанского побережья США (Chertoprud et al. 2010).

Однако таксономический статус видов из семейства Tachidiidae на острове Шокальского не очевиден. Популяции этих видов населяют изолированные солоноватоводные водоемы в пределах огромного ареала, что позволяет предположить присутствие значительных генетических различий между ними. Ранее в со Шпицбергена было описано два вида *Tachidius* (Olafsson 1918), которые, несмотря на некоторые морфологические различия (Lang 1948), все же были сведены к одному. Анализ генетической структуры изолированных популяций *M. littorale*, обитающих в эстуариях на атлантическом побережье США выявил, что в действительности вид является группой криптических таксонов (Schizas et al. 1999, Schizas et al. 2002). Для арктических акваторий подобных исследований межпопуляционной генетической изменчивости не проводилось. Возможно, детальный молекулярно-генетический анализ особей этих вида из разных районов Арктики позволит прояснить эту ситуацию.

Южный остров, Новая Земля. Среди всех обследованных островов, этот, несомненно, является наиболее хорошо изученным, здесь не раз проводились гидробиологические исследования, в том числе комплексные, однако, большая часть из них была довольно давно (Вехов, 1997, 2000; Горбунов, 1925, 1928, 1929; Яшнов, 1925) и на ограниченном количестве водоемов. По этой причине даже незначительное число обработанных нами проб позволило выявить новые для территории виды.

Всего было обнаружено 14 видов ракообразных – 3 Calanoida, 9 Cyclopoida и 2 Harpacticoida. Из них 5 видов новых для региона. Это *Arctodiaptomus acutilobatus* (Sars, 1903), *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1839), *Diacyclops abyssicola* (Lilljeborg, 1901), *D. languidoides* (Lilljeborg, 1901) и *Moraria duthiei* (Scott, 1896). Вид гарпактикоид *M. duthiei* (Scott, 1896) ареал занимает арктическую подобласть Палеарктики и заходит немного в Бореальную. Обитает в водоемах различного типа., особенно характерен для сфагновых болот. на литорали озер, на илистых грунтах, в родниках. Распространение: Норвегия, Швеция, Польша, Шотландия, Франция, Германия, Австрия, Бельгия, Карелия, северо-восток России, дельта Лены.

Все новые и новые находки видов ракообразных в водоемах арктических островов связаны, по всей видимости, с целым рядом причин. В первую очередь это, несомненно, слабая

изученность региона. Несмотря на то, что фауна подобных водоемов очень обеднена и не отличается высоким видовым разнообразием, только тщательный анализ большого числа водоемов с различного типа местообитаниями позволит выявить редкие виды. Кроме того, не стоит недооценивать сезонные колебания. Зачастую, как, например, на острове Врангеля, один вид сменяет другой в течение короткого вегетационного сезона, и выявить их позволят только сборы материала в разные периоды.

Кроме того, стоит принимать во внимание характер изменения климата в последние годы. Общее потепление и «улучшение» условий местообитания может приводить к появлению в арктических водоемах видов, проникающих из более умеренных широт. Такие тенденции в межгодовой динамике можно выявить при длительных исследованиях в течение нескольких лет.

Исследования таксономии, экологии и биогеографии гарпактикоид поддержаны грантом РФФИ (17-04-00337-а). Исследование ветвистоусых ракообразных (Cladocera) выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 18-14-00325).

Список литературы

- Боруцкий Е.В., 1952. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. Вып. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 425 с.
- Вехов Н.В., 1974. Зоопланктон небольших озер восточной части Большеземельской тундры // Биологические науки. Т. 54. № 2. С. 7–13.
- Вехов Н.В., 1997. Низшие ракообразные (Crustacea, Entomostraca) водоемов полярных пустынь и арктических тундр на островах восточной части Баренцева моря // Вестник зоологии. Т. 31. № 1–2. С. 25–32.
- Вехов Н.В., 2000. Ракообразные водоемов полярных пустынь архипелага Новая Земля // Вестник зоологии. Т. 34. № 3. С. 17–22.
- Вехов Н.В., 1988. Calanoida (Copepoda) водоемов арктического побережья Якутии, юга Новосибирских островов и архипелага Северная Земля // Биология внутренних вод. № 78. С. 28–32.
- Горбунов Г.П., 1925. Гидробиологические исследования пресных водоемов Новой Земли, произведенные летом 1923 г. Новоземельским отрядом Северной Научно-Промысловой Экспедиции // Труды I Всероссийского гидрологического съезда. № 9. С. 470–471.
- Горбунов Г.П., 1928. Исследования пресных вод Новой Земли в 1923, 1924, 1925 и 1926 // Труды III Всесоюзного съезда зоологов, анатомов и гистологов. С. 361–362.
- Корнев П.Н., Чертопруд Е.С., 2008. Веслоногие ракообразные отряда Harpacticoida фауны Белого моря: Морфология, Систематика, Экология Москва: КМК. 379 с.
- Коровчинский Н.М., 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) М.: Товарищество научных изданий КМК. 410 с.
- Ретовский, Л.О., 1935. Микрофауна пресных водоемов Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Труды Арктического Института. № 14. С. 3–72.
- Семенова Л.А., Алексюк В.А., Дергач С.М., Лелеко Т.И., 2000. Видовое разнообразие зоопланктона водоемов обского севера // Вестник Зоологии. Т. 1. С. 127–134.
- Фефилова Е.Б., 2015. Копеподы (Copepoda). Веслоногие раки (Copepoda) // Фауна европейского Северо-Востока России. Москва: КМК. Т. 12. 319 с.
- Яшинов В.А., 1935. Фауна солоноватоводных водоемов острова Врангеля // Тр. Гос. океанограф. ин-та 22: 119–134.
- Abramova E., Tuschling K., 2005. A 12-year study of the seasonal and interannual dynamics of mesozooplankton in the Laptev Sea: Significance of salinity regime and life cycle patterns // Global Planet Change 48(1): 141–164.
- Chertoprud E.S., Frenkel S.E., Kim K., Lee W., 2015. Harpacticoida (Copepoda) of the northern East Sea (the Sea of Japan) and the southern Sea of Okhotsk: diversity, taxocenes, and biogeographical aspects // J. of Natural History. 49(45–48): 2869–2890.

- Chertoprud E.S., Garlitskaya L.A., Azovsky A.I., 2010. Large-scale patterns in marine benthic harpacticoid diversity and distribution // *Marine Biodiversity*. Vol. 40, Iss. 4. P. 301–315.
- Chertoprud E.S., Frenkel S.E., Novichkova A.A., Vodop'yanov S.S., 2014. Harpacticoida (Copepoda) fauna and the taxocenoses structure of brackish lagoons and estuaries of the Far East // *Oceanol.* 54: 791–804.
- Clément M., Moore C.G., 1995. A revision of the genus *Halectinosoma* (Harpacticoida: Ectinosomatidae): a reappraisal of *H. sarsi* (Boeck) and related species // *Zool J Linn Soc, London* 114(3):247–306.
- Fiers F., Kotwicki L., 2013. The multiple faces of *Nannopus palustris* auct. reconsidered: Amorphological approach (Copepoda: Harpacticoida: Nannopodidae) // *Zoologischer Anzeiger* 253: 36–65
- Garlitska L.A., Azovsky A.I., 2016. Benthic harpacticoid copepods of the Yenisei Gulf and the adjacent shallow waters of the Kara Sea // *J Nat Hist* 50: 2941–2959.
- Lang K., 1948. Monographie der Harpacticiden, I & II. Stockholm: Nordiska Bokhandeln.
- Lilljeborg W., 1887. On the Entomostraca collected by Mr. Leonard Stejeneger on Bering Island 1882–1883 // *Proceedings U S N Museum*. V. 10. P. 154–156.
- Novichkova A.A., Chertoprud E.S., 2015. Fauna of microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) of shallow freshwater ecosystems of Wrangel Island (Russian Far East) // *Journal of Natural History* 49(45–48): 2955–2968
- Olofsson O.H., 1918. Beitrag zur Kenntnis der Harpacticiden-Familien Ectinosomidae, Canthocamptidae (gen. *Maraenobiotus*) und Tachidiidae nebst Beschreibungen einiger neuen und wenig bekannten, arktischen Brackwasser- und Süßwasser-Arten. *Zoologiska Bidrag Från Uppsala*. 6: 1–39.
- Reid J.W., Williamson C.E., 2010. Copepoda // *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. New York: Academic Press; p. 829–899.
- Schizas N.V., Coull B.C., Chandler G.T., Quattro J.M., 2002. Quattro Sympatry of distinct mitochondrial DNA lineages in a copepod inhabiting estuarine creeks in the southeastern USA. Thorp J.H., Covich A.P. (eds). *Mar Biol.* 140: 585–594.
- Schizas N.V., Street G.T., Coull B.C., Chandler G.T., Quattro J.M., 1999. Molecular population structure of the marine benthic copepod *Microarthridion littorale* along the southeastern and Gulf coasts of the USA // *Mar Biol.* 135: 399–405.
- Scott T., Scott A., 1901. On some Entomostraca collected in the Arctic Seas in 1898 by William S. Bruce, FRSGS // *Journal of Natural History*. V. 8. № 47. P. 337–356.
- Scott T., 1899. Report on the marine and freshwater Crustacea from Franz Josef Land, collected by Mr. William S. Bruce, of the Jackson Harmsworth Expedition // *Journal of the Linnean Society London. Zoology*. V. 27. № 174. P. 60–126.

Л. В. Павлова
ФГБУН «Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН»
г. Мурманск

L. V. Pavlova
Murmansk Marine Biological Institute KSC RAS
Murmansk
e-mail: sea1234@mail.ru

**О ЗАРАЖЕННОСТИ БАРЕНЦЕВОМОРСКИХ КРАБОИДОВ СЕМ. LITHODIDAE
(ANOMURA, DECAPODA) ЭНДОСИМБИОНТАМИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА**

**ABOUT INFESTATION OF BARENTS SEA'S KING CRABS OF FAMILY LITHODIDAE
(ANOMURA, DECAPODA) BY GUT-ASSOCIATED SYMBIONTS**

Аннотация. Впервые сообщается о встречаемости внутрикишечных симбионтов отряда Eccrinida (Mesomycetozoea, Protozoa) в баренцевоморских крабоидах *Paralithodes camtschaticus* и *Lithodes maja* (Anomura, Decapoda). Эккриновые начали встречаться в кишечниках камчатских крабов с 2005 г. Приводятся краткое описание симбионтов и данные по их частоте встречаемости. Обсуждаются возможные причины распространения эккриновых среди крабов.

Abstract. This is the first report of the presence of gut-associated symbionts Eccrinida (Mesomycetozoea, Protozoa) in Barents Sea's king crabs *Paralithodes camtschaticus* and *Lithodes maja* (Anomura, Decapoda). Eccrinids have started to be found in red king crab's gut since 2005. The short description of the found species of gut-associated symbionts is provided. Frequency of occurrence of Eccrinida is given in crabs and the reasons of infection are discussed.

Ключевые слова: *Paralithodes camtschaticus*, *Lithodes maja*, симбионты кишечника, Mesomycetozoea, Eccrinida, Баренцево море

Key words: *Paralithodes camtschaticus*, *Lithodes maja*, gut-associated symbionts, Mesomycetozoea, Eccrinida, Barents Sea

В Баренцевом море обитает 2 вида крабоидов семейства Lithodidae. Первый вид – камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), успешно прижившийся и теперь массовый в южной части Баренцева моря дальневосточный интродуцент, один из важнейших промысловых видов. Второй – *Lithodes maja* (Linnaeus, 1758), редко встречающийся представитель аборигенной фауны, в Баренцевом море не имеющий коммерческой ценности из-за низкой численности. Как эврифаги, данные ракообразные отличаются широким пищевым спектром, однако предпочитают в качестве корма живых донных беспозвоночных.

Биология камчатского краба давно интенсивно изучается в нативном ареале. В новом месте обитания ее различные важнейшие аспекты также активно исследуются, в том числе и формирование симбиотических ассоциаций с другими видами или паразиты (Бакай, 2003; Дворецкий, Дворецкий, 2012). Ведь чужеродные виды, каким является камчатский краб в Баренцевом море, могут вносить в аборигенную экосистему новые ассоциированные с ними виды. С другой стороны, они же могут служить причиной всплеск численности местных видов, которые нашли в них подходящих хозяев. Сведений о биологии второго представителя сем. Lithodidae немного, что объясняется слабым интересом рыбопромысловой науки к *L. maja* (Дворецкий, Дворецкий, 2012).

Ранее никогда не сообщалось об обнаружении у *P. camtschaticus* и *L. maja* крупных симбионтов отряда Eccrinida (Mesomycetozoea, Protozoa), обитающих в их кишечниках. Эти волосовидные микроорганизмы с тонким талломом, достигающим в отдельных случаях длины до 1.5 см (Lichtwardt et al., 2001), населяют пищеварительные тракты морских, пресно-

водных и наземных членистоногих – многоножек, насекомых и ракообразных. Представителей отряда Ectocarpida раньше долгое время считали грибами класса Trichomycetes (отдел Zygomycota). Трихомицеты также колонизируют пищеварительные тракты наземных и водных членистоногих. Результаты молекулярного филогенетического анализа выявили более тесное родство эккриновых с протистами, чем с грибами или животными (Ustinova et al., 2000; Mendoza et al., 2002; Cafaro, 2005). По этой причине уже в начале XXI века отряд Ectocarpida перенесли в класс Mesomycetozoea царства Protozoa, хотя в научной литературе их часто по-прежнему называют трихомицетами, подразумевая под этим названием уже не формальный таксон, а особую экологическую группу (Roa et al., 2009).

Специфика занимаемой эккриновыми экологической ниши (кишечник членистоногих) обуславливает их морфологическую схожесть с грибами отдела Zygomycota. Длинный неразветвленный многоядерный таллом данных микроорганизмов прикрепляется к кутикуле кишечника хозяина клеткой-присоской (рис. Б). Клеточная оболочка большинства эккриновых состоит из целлюлозы. Насколько известно, эккриновые не способны расти, питаться или размножаться в естественной окружающей среде, для этого необходим хозяин. Заселение заднего отдела кишечника и, реже, желудка возможно только в межличиночный период ракообразных. Во время линьки эккриновые сбрасываются вместе с кутикулой задней кишки. Размножаются они с помощью спорангиоспор, которые формируются в виде цепочки спорангиол на вершине таллома (рис. В, Г). Эккриновые питаются осмотротрофно, через клеточную оболочку. Полагают, что своим хозяевам они не причиняют ни вреда, ни пользы. Для трихомицет же известны случаи гибели хозяев (личинок комаров) при обильном заселении их кишечника (Sweeney, 1981).

В морских ракообразных встречаются представители 5 родов – *Arundinula*, *Enterobrius*, *Enteromyces*, *Taeniella* и *Palavascia* (Lichtwardt et al., 2001). Морские хозяева эккриновых – литоральные и сублиторальные изоподы, амфиподы, крабы и крабоиды. Известны находки эккриновых на глубине свыше 2500 м (Lichtwardt et al., 2001). По типу питания хозяева являются преимущественно дитритофагами или растительноядными, находки эккриновых в кишечниках хищников редки (Lichtwardt et al., 2001). О распространении морских Ectocarpida известно пока не очень много, большинство описаний сделано в субтропической и тропической зонах. Известно об их встречаемости в черноморских крабах и изоподах (Найденова, Мордвинова, 1998; Мордвинова, Лозовский, 2009). Информация о видовом разнообразии и распространении Ectocarpida в морях российского сектора Арктики отсутствует.

В данном сообщении впервые отмечается встречаемость представителей эккриновых в Баренцевом море у *P. camtschaticus* и *L. maja*. Это – новые хозяева для представителей отряда Ectocarpida. Цель данного исследования – проанализировать динамику встречаемости эккриновых у исследуемых видов крабоидов и возможные причины их появления в Баренцевом море.

С 2002 г. крабоидов *P. camtschaticus* и *L. maja* почти ежегодно собирали в окрестностях губы Дальнезеленецкая Кольского полуострова и в Кольском заливе с целью изучения биологии. В губе Долгая сбор материала проводился только один раз. Все крабы были собраны с глубины до 35 м с использованием легководолазной техники. Фиксированные кишечника крабоидов просматривались под бинокулярным микроскопом. Всего было проанализировано 1057 экз. камчатского краба и 16 экз. литодеса. Эндосимбионты кишечника были зарегистрированы у 87 экз. *P. camtschaticus* и 1 экз. *L. maja*. Минимальный размер камчатского краба с талломами эккриновых – 16.6 мм по ширине карапакса (ШК), максимальный – 140.0 мм, ШК литодеса с эндосимбионтами – 117.0 мм.

Внутренняя поверхность кишечника зараженных крабов выглядит волосатой (рис. А). Все обнаруженные эккриновые имели неразветвленные прямые талломы. У камчатского краба микроорганизмы заселяли дистальную треть кишечника, их талломы росли особенно плотно в анальной области.

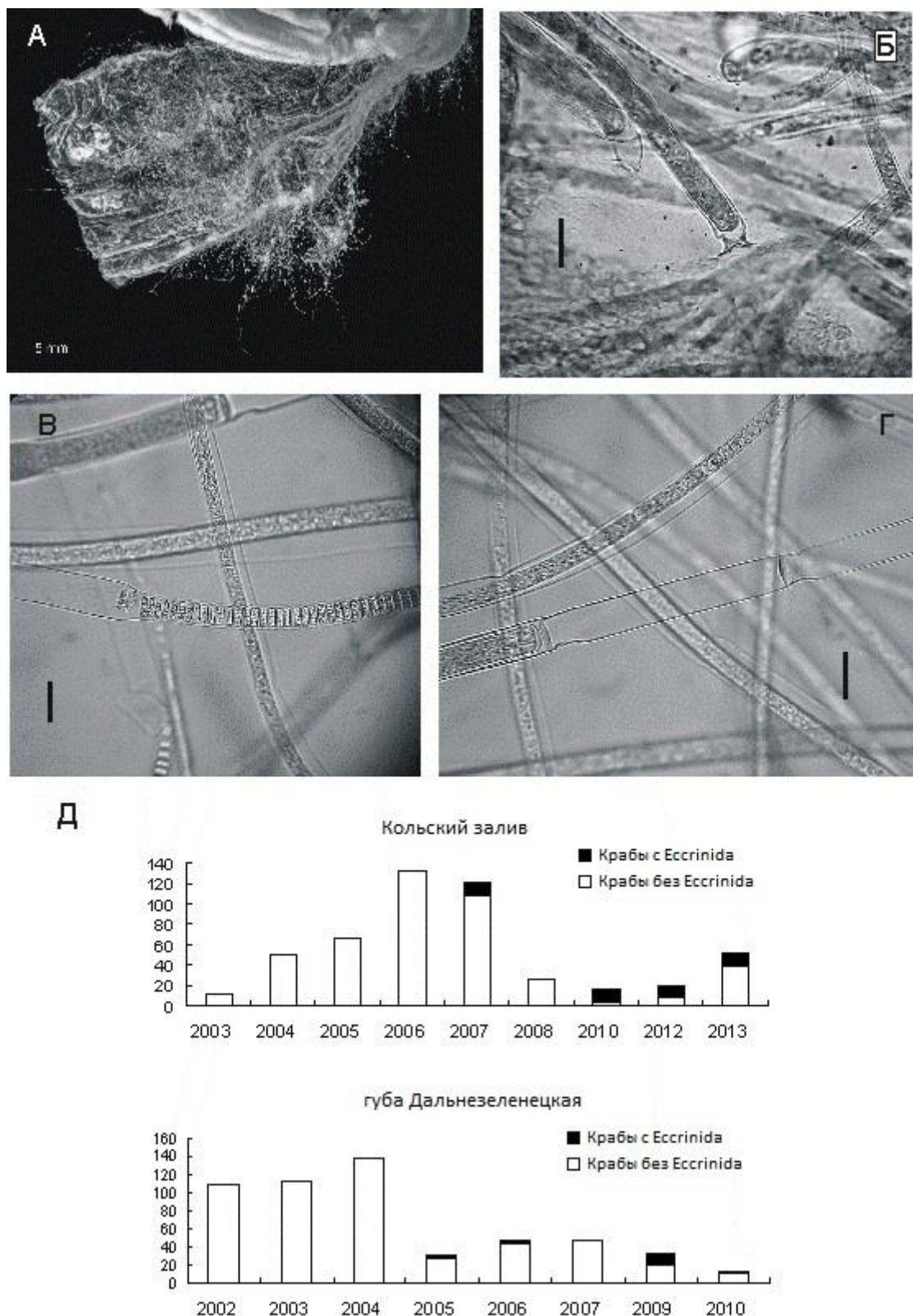


Рис. А – часть кишечника взрослого камчатского краба с талломами *Eccrinida*; Б – клетка-присоска на кутикуле кишечника *Lithodes maja*; В – споры первичной инвазии; Г – споры вторичной инвазии (видны отверстия для выхода спор). Масштаб на рис. Б, В, Г – 50 мкм; Д – динамика встречаемости *Eccrinida* у камчатских крабов (по оси ординат – количество, экз., по оси абсцисс – года).

Максимальная длина таллома варьировала от 4 мм у молоди до 40 мм у взрослых особей, длина же большинства слоевищ была намного меньше. У *L. maja* талломы эндосимбионтов росли почти по всей длине задней кишки, их максимальная длина составила 50 мм. У камчатских крабов талломы диаметром от 70 до 182 мкм (в средней части) образовывали споры первичной инвазии (рис. В), служащие для заражения других хозяев, размером 24–38×8–15 мкм. Талломы диаметром 21–63 мкм формировали споры вторичной инвазии (рис. Г), прорастающие в кишечнике своего же хозяина, размером 266–308×28–49 мкм у одних крабов или 217–252×35–52 мкм у других. У *L. maja* талломы морфологически также различались, их диаметр варьировал от 21 до 238 мкм. В кишечнике литодеса были найдены пока только споры вторичной инвазии размером 154–245×28–34 мкм. Диаметр основания клетки-присоски изменялся от 13 до 94 мкм, а высота – от 8 до 63 мкм. По дисковидной форме спор первичной инвазии можно предположить, что обнаруженные эккриновые относятся к роду *Arundinula*, но по морфометрическим признакам они не соответствуют известным описаниям видов, приводимых в литературе (Lichtwardt et al., 2001).

Несмотря на достаточно большое число камчатских крабов (422 экз.), проанализированных за период 2002–2004 гг., эккриновые в их кишечниках не были обнаружены. Впервые симбионты *Есциниды* были найдены у крабов *P. camtschaticus* в 2005 г. в поселениях из губы Дальнезеленецкая (рис. Д). Через 2 года эккриновых обнаружили и в Кольском заливе. Встречаемость в поселениях крабов сначала была невысока (7–12%), но после 2008 г. эккриновые стали встречаться чаще. Среди взрослых крабов Кольского залива и губы Дальнезеленецкая частота встречаемости в 2009 г. достигала 40–80%. В губе Долгая Восточного Мурман в том же 2009 г. эккриновые были найдены у 40% крабов. В последующем частота встречаемости симбионтов в выборках варьировала в пределах 20–25%. В целом, уровень зараженности камчатских крабов немного ниже, чем наблюдается в поселениях тепловодных крабов, таких как *Emertia talpoida* и *E. portoricensis* – соответственно 66–100% и 32–75% (Cronin, Jonhson, 1958; Roa, Cafaro, 2012).

Пока не известно, являются ли данные эккриновые местными или чужеродными видами. Баренцевоморский регион совершенно не исследован на предмет симбиотических отношений между *Есциниды* и аборигенными морскими ракообразными. Поэтому вопрос, от кого заразились баренцевоморские камчатские крабы и почему эндосимбионты стали встречаться в их поселениях именно со второй половины нулевых годов, пока остается открытым. Распространение эккриновых среди *P. camtschaticus* могло произойти вследствие изменения спектра питания из-за роста численности последних, значительное увеличение которой произошло в начале 2000-х гг. Этот же период характеризовался преобладанием теплых аномалий в баренцевоморских водных массах, причем своего пика они достигли к 2006 г. (Матишов и др., 2010). Поскольку у эккриновых часть жизненного цикла проходит вне тела хозяина, условия окружающей среды, в частности температура воды, могут влиять как на выживаемость спор, так и на динамику зараженности крабов. Кроме того, температурный режим может быть важен и при производстве спор внутри хозяев, поскольку они являются пойкилотермными животными и температура внутри тела близка к температуре окружающей среды (Lichtwardt et al., 2001). Если сохранится дальнейшая тенденция широкого распространения камчатского краба в южной части Баренцева моря, то это может привести к такому же широкому распространению внутрикишечных симбиотических простейших, характер воздействия которых на организм хозяина все же до конца не исследован.

Список литературы

- Бакай Ю.И., 2003. Паразитологические исследования камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 203–218.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г., 2012. Эпифауна крабов-литодид в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 410 с.
- Матишов Г.Г., Дженьюк С.Л., Моисеев Д.В., Жичкин А.П., 2010. Климатические изменения морских экосистем Европейской Арктики // Проблемы Арктики и Антарктики. № 3 (86). С. 7–21.

- Мордвинова Т.Н., Лозовский В.Л., 2009. Фауна паразитов и комменсалов некоторых десятиногих раков (Decapoda, Reptania) у побережья Севастополя // Экология моря. Вып. 79. С. 21–24.
- Найденкова Н.Н., Мордвинова Т.Н., 1998. Комменсальные грибы *Palavascia* (Eccrinales) у *Sphaeroma serratum* (Isopoda) в Черном море // Паразитология. Т. 32, вып. 1. С. 96–98.
- Lichtwardt R.W., Cafaro M.J., White M.M., 2001. The Trichomycetes: fungal associates of Arthropods. Revised Edition. Available from: <http://www.nhm.ku.edu/~fungi>
- Cafaro M.J., 2005. Eccrinales (Trichomycetes) are not fungi, but a clade of protists at the early divergence of animals and fungi // Mol. Phylogenet. Evol. V. 35. P. 21–34.
- Cronin T., Jonhson T.W., 1958. A halophilic *Enterobryus* in the mole crab *Emerita talpoida* Say // J. of the Mitchell Society. V. 74. P. 167–172.
- Mendoza L., Taylor J.W., Ajello L., 2002. The class Mesomycetozoea: a heterogeneous group of microorganisms at the animal–fungal boundary // Ann. Rev. Microbiol. V. 56. P. 315–344.
- Roa J.H., Virella C.R., Cafaro M.J., 2009. First survey of arthropod gut fungi and associates from Vieques, Puerto Rico // Mycologia. V. 101(6). P. 896–903.
- Roa J.H., Cafaro M.J., 2012. Seasonality and prevalence of the protistan trichomycete *Enterobryus halophilus* (Ichthyosporea: Eccrinales) in the mole crab *Emerita portoricensis* // Mycologia. V. 104(2). P. 337–344.
- Sweeney A.W., 1981. An undescribed species of *Smittium* (Trichomycetes) pathogenic to mosquito larvae in Australia // Trans. Br. Mycol. Soc. V. 77. P. 55–60.
- Ustinova I., Krienitz L., Huss V.A.R., 2000. *Hyaloraphidium curvatum* is not a green alga, but a lower fungus; *Amoebidium parasiticum* is not a fungus, but a member of the DRIPS // Protist. V. 151. P. 253–262.

УДК 574.583

ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA, CLADOCERA) РЕКИ СУРА (Г. ПЕНЗА)

Ю. А. Пастухова, В. А. Сенкевич

CLADOCERANS (CRUSTACEA, CLADOCERA) OF THE RIVER SURА (PENZA)

Yu. A. Pastukhova, V. A. Senkevich

Пензенский государственный университет, Пенза, 440026, Россия

Penza State University, Penza 440026, Russia

E-mail: Yuliya.pastukhova.98@mail.ru

Аннотация. Настоящее исследование посвящено изучению сообщества ветвистоусых ракообразных р. Суры в черте г. Пензы на трех створах: до города, в черте и ниже города в мае-октябре 2017 г, а также оценке их экологического состояния и качества вод. Всего за период исследований отмечено 34 вида и форм кладоцер, относящихся к 7 семействам. Число видов кладоцер достоверно больше до города. Сообщество кладоцер ниже города становится беднее, что свидетельствует о негативном влиянии городской среды.

Ключевые слова: сообщество кладоцер, сапробность, трофический тип водотока

Abstract. The present work is devoted to the study of the cladoceran community of the river Sura in the boundaries of the city of Penza in three points (prior to the city, within and below the city) in May and October, 2017 and the assessment of their ecological status and water quality. During the period of research we revealed 34 species and forms of Cladocera (belonging to 7 families). The number of cladoceran species is significantly richer prior to the city. Community of Cladocera below the city becomes poorer, which demonstrates the negative impact of the urban environment.

Key words: community Cladocera, saprobiont, trophic type of watercourse

Город Пенза расположен на р. Сура, главной водной артерии Пензенской области, на которой создано в 10 км от города Пензенское водохранилище. В городской черте сооружена плотина ТЭЦ-1, которая также повлияла на облик реки. Река испытывает значительное антропогенное воздействие, которое сказывается на жизнедеятельности гидробионтов. Специальные исследования зоопланктонных сообществ в черте города проводили в 1994–1997 гг. (Милованова, 2000). Цель настоящей работы – изучить сообщества кладоцер р. Суры в черте г. Пензы, а также оценить их экологическое состояние и качество вод.

Материал и методы

Исследования проводили на трех створах: I – выше г. Пенза, в районе с. Засечное (53.1132° с. ш., 45.0827° в. д.), II – в черте города за плотинной ТЭЦ-1 (53.2338° с. ш., 45.028° в. д.), III – ниже города, после очистных сооружений (53.2703° с. ш., 45.0445° в. д.). На I створе левый берег крутой поросший ольхой. В прибрежной зоне водная растительность почти отсутствует. Правый берег – пологий, песчаный, расположен недалеко от зоны отдыха и понтонного моста. Станции II створа с пологими берегами, прибрежная растительность в основном представлена рогозом. На станциях III створа сильно развита водная растительность, со множеством островков из рогоза.

Поверхностную воду объемом 100 л процеживали через сеть Апштейна (размер ячеек 67 мкм). Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Количественный подсчет зоопланктона осуществляли в камере Богорова обычным счетным методом (Методы биологического анализа пресных вод, 1976). Организмы идентифицировали с использованием «Определитель зоопланктона...», 2010». Всего обработано по общепринятым в гидробиологии методам 54 пробы, которые отбирали ежемесячно в мае–октябре 2017 г. На каждом створе измеряли температуру воды, которая в мае и июне была на 2°С ниже на створе I. Постепенно на всех створах температура повысилась до 26–27°С в августе, а в октябре снизилась до 8°С.

Для характеристики зоопланктонных сообществ использовали такие показатели как численность (тыс. экз. /м³), число видов, их встречаемость (отношение числа проб, где вид был обнаружен, к общему числу проб), трофические и топические характеристики (Чуйков, 2000). Доминантными считали виды, доля которых от общей численности организмов в пробе составляет 10% и более (Абакумов, 1992). Отличия между средними значениями показателей сообщества за весь период исследования на створах оценивали с помощью t-критерия Стьюдента. Различия считали достоверными при 95%-ном пороге вероятности ($p \leq 0.05$). Рассчитывали индекс сапробности по методу Пантле и Букк в модификации Сладечека (Sladeček, 1973). Трофический тип водоема оценивали с использованием индекса видового разнообразия Шеннона, рассчитанного по численности (Андроникова, 1996). Данные обрабатывали с помощью программ MS Excel 2010 и Past 2.15 (Hammer et al., 2001).

Результаты и обсуждение

Ветвистоусые ракообразные р. Сура представлены 34 видами и формами, относящимися к 7 семействам: Chydoridae – 17, Daphniidae – 9, Sididae – 3, Bosminidae – 2, Pycnogonidae, Eurycercidae и Polyphemidae – по 1. Число видов снижается от I к III створу – 27, 23 и 21 соответственно. На всех створах отмечены следующие кладоцеры: *Acroperus angustatus* (Sars, 1863), *Bosmina* (B.) *longirostris* (O.F. Müller, 1785), *Bosmina* (E.) cf. *coregoni* (Baird, 1857), *Ceriodaphnia pulchella* (Sars, 1862), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785), *Daphnia* (D.) *cucullata* (Sars, 1862), *Disparalona rostrata* (Koch, 1841), *Polyphaemus pediculus* (Linnaeus, 1761), *Pleuroxus truncatus* (O.F. Müller, 1785), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776), *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776), *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776).

До города в более чем 30% проб встречались 7 видов – *A. angustatus*, *B. longirostris*, *B. coregoni*, *C. sphaericus*, *S. mucronata*, а также *Alona costata* (Sars, 1862), *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820). В черте города таких видов 5 – *B. longirostris*, *B. coregoni*, *C. sphaericus*, *S. mucronata* и *Daphnia* (D.) *cucullata* (Sars, 1862), а ниже города 4 – *B. longirostris*, *C. sphaericus*, *P. truncatus*, *S. mucronata*.

На всех исследуемых участках число первичных фильтраторов одинаково (8 видов), еще один вид – активно захватывающий добычу (*Polyphaetus pediculus*), а число сочетающих плавание с ползанием и вторичной фильтрацией больше всего на I створе (15), и почти одинаково на II и III створах – 10 и 9 соответственно. Еще по три вида на всех створах первичных фильтраторов, которые плавают и прикрепляются к субстрату. В сообществе 29 видов индикаторов сапробности: 15 – олигосапробов, 8 – α - β -мезосапробов, 5 – β -мезосапробов, 1 – β - α -мезосапроб.

Число видов кладоцер во все месяцы выше на станциях, расположенных на I створе (рис. А). В черте города (II) до середины лета биоразнообразие было ниже, чем в пробах на III створе, а в августе-октябре повысилось, и после города стало самым низким. Средние значения числа видов также достоверно выше на I створе, чем на II и III ($t = 2-2,1$, при $p < 0,05$) (рис. Б).

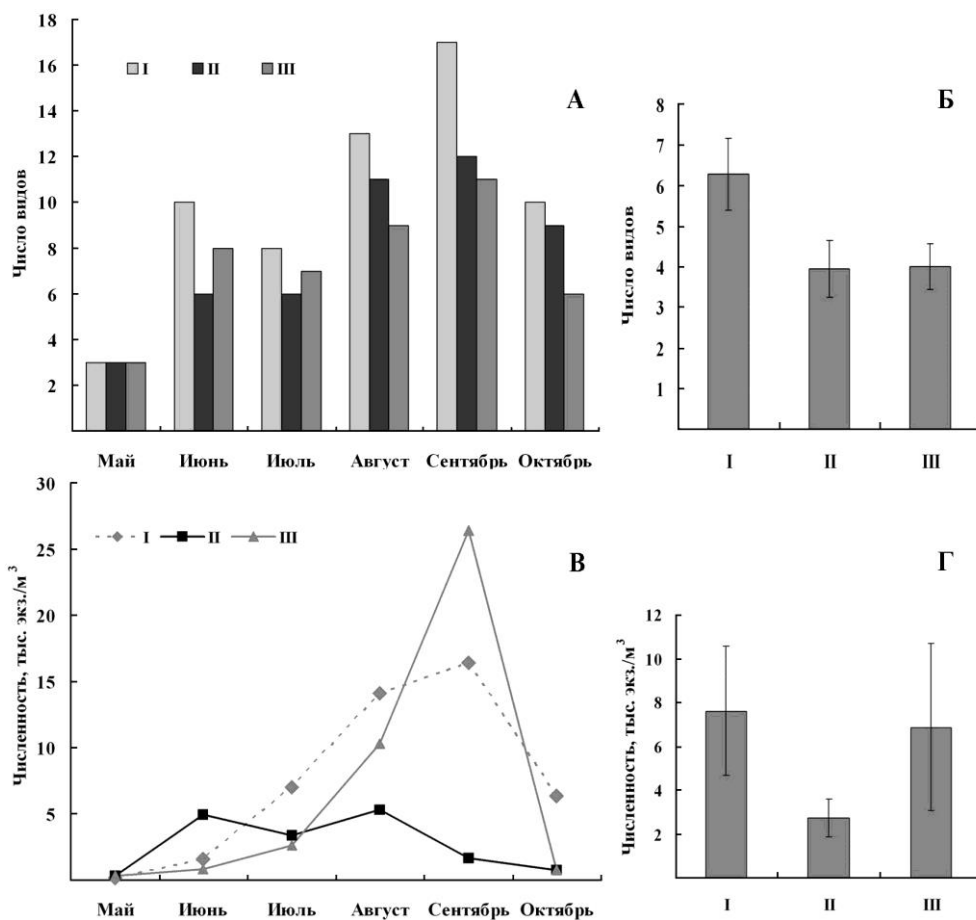


Рис. Число видов (А), численность, тыс. экз./м³ (В) кладоцер в р. Суре в мае–октябре 2017 г. и средние значения этих показателей (Б, Г) на трех створах (I – выше г. Пензы, II – в черте города, III – ниже города).

Численность видов постепенно возрастала к началу осени, когда самая высокая температура в августе начала снижаться (рис. В). При этом самая высокая численность в сентябре на III створе 26,4 тыс. экз./м³, в то время как на I створе ее значение ниже – 16,4 тыс. экз./м³. На II створе численность была низкой в течение всего периода исследования, с небольшим повышением в июне и августе, не более 5 тыс. экз./м³. Средние значения численности, а также биомассы на I и III створах почти одинаковы, и примерно в два раза выше, чем на II створе, но отличаются недостоверно (рис. Б).

На I створе доминировали 2 вида: *Acroperus angustatus* (Sars, 1863) и *S. mucronata*. Доля олигосапробов на данном участке составляла 37%. На II створе доминировали также 2 вида *S. mucronata* и мелкая кладоцера *B. longirostris*. Доля олигосапробов на данном участке составляла 48%. Возможно, на сообщество влияет расположенная выше плотина, которая за-

медляет течение реки и в водотоке появляются озерные виды. Ниже города преобладал всего один вид *S. mucronata* (73%). Доля олигосапробных видов снизилась (38%).

Значения индекса видового разнообразия Шеннона к участку ниже города упали, но различия по критерию Стюдента не достоверны (табл.). Снижение этого показателя свидетельствует о повышении сапробности водотока. По индексу Пантле и Букк воды в реке на участке выше и в черте г. Пензы можно оценить, как мезосапробные, а ниже города – полисапробные.

Таблица. Пространственное распределение индексов Шеннона (H), Пантле и Букк (S), в сообществах кладоцер исследуемых участков р. Суры

Створы	I	II	III
Индекс Шеннона (H)	1,3±0,2	0,97±0,3	0,87±0,16
Индекс Пантле и Букк (S)	1, 64	2,54	4,88

Таким образом, сообщество кладоцер ниже города становится беднее, что свидетельствует о негативном влиянии городской среды. Трофический тип данного участка характеризуется как эвтрофный (водоток загрязненный).

В р. Суры за 20 лет произошли значительные изменения в сообществе кладоцер. Прежде всего, увеличилось число видов и состав. В 1994–97 гг. в зоопланктоне р. Суры обнаружено 26 видов кладоцер (Милованова, 2000). 7 видов ветвистоусых рачков исчезли и в наших пробах не обнаружены: *Alona rectangula* Sars, 1862, *Alonella exigua* (Lilljeborg, 1901), *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, 1900, *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine, 1820), *Ceriodaphnia setosa* Matile, 1890, *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), *Pleuroxus trigonellus* (O.F. Müller 1785). В то же время появились 14 новых видов: *Acroperus angustatus* (Sars, 1863), *Alona affinis* (Leydig, 1860), *A. costata* (Sars, 1862), *A. guttata* (Sars, 1862), *Daphnia* (D.) *cucullata* (Sars, 1862), *D. (D.)* *pulex* (Leydig, 1860), *Disparalona hamata* (Birge, 1879), *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller, 1776), *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851), *Ilyocryptus agilis* (Kurz, 1874), *Leydigia leydigi* (Schoedler, 1863), *Paralona pigra* (Sars, 1862), *Polyphaemus pediculus* (Linnaeus, 1761), *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820), из которых 11 видов вторичные фильтраторы (Монаков, 1998). Двадцать лет назад, когда исследования зоопланктона проводили на 24 станциях бассейна р. Суры в июле–августе, в черте города наиболее часто встречались те же виды кладоцер, что и в настоящее время *B. coregoni*, *B. longirostris*, *C. sphaericus*, *D. longispina*. В этот период на исследуемых створах число видов кладоцер изменялось мало, а численность вниз по течению уменьшалась, т.е. ниже города рачковый планктон становился малочисленнее по сравнению с городом. Индекс Шеннона на створах снижался почти так же, как в настоящее время: 1,33; 1,12 и 0,86.

Следовательно, несмотря на изменения видового состава, на которые, возможно, отчасти повлияли особенности методики взятия проб, трофическое состояние водоема изменилось не значительно.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 17-04-00320) и РНФ (проект № 14-14-00891).

Список литературы

- Абакумов В.А., 1992. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб: Гидрометеиздат. 318 с.
- Андроникова И.Н., 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб: Наука. 189 с.
- Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1976. 168 с.
- Милованова Г.Ф., 2000. Экологический мониторинг зоопланктона р.Суры и Сурского водохранилища. Диссер. ...канд. биол. наук. М.: МГУ, 2000. 189 с.
- Монаков А.В., 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН. 319 с.

- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Зоопланктон. 2010. / Под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолихина. М.-СПб: Товарищество научных изданий КМК. Т. 1. 495 с.
- Чуйков Ю.С., 2000. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). Тольятти: ИЭВБ РАН. 196 с.
- Hammer Ø, Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica electronica. Vol. 4. Iss. 1. Art. 4. 9 pp.
- Sladeczek V., 1973. System of water quality from biological point of view // Arch. Hydrobiol. Ergeb. Limnol. № 7. 218 p.

УДК 574

АНАЛИЗ РАЗМЕРНЫХ СПЕКТРОВ НАСЕЛЕНИЯ ПЕЛАГИАЛИ И ДРУГИХ БИОТОПОВ: ПРАВИЛО ЭКВИВАЛЕНТНОСТИ БИОМАССЫ

Л. В. Полищук

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра общей экологии, 119991 Москва, Воробьевы горы*

E-mail: leonard_polishchuk@hotmail.com

SIZE SPECTRA ANALYSIS FOR THE PELAGIAL AND BEYOND: BIOMASS EQUIVALENCE RULE

L. V. Polishchuk

*M.V. Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of General Ecology,
119991 Moscow, Vorobyovy Gory*

Аннотация. В контексте макроэкологии рассмотрено правило эквивалентности биомассы. Показано, что приоритет в открытии этого правила принадлежит М.С. Гилярову (1944). Это правило выполняется для населения как почвы, так и пелагиали. Установление границ применимости этого правила, как и анализ размерных спектров в целом может быть одним из перспективных направлений развития фаунистического анализа.

Ключевые слова: анализ размерных спектров, макроэкология, пелагические организмы, почвенные организмы

Abstract. Biomass equivalence rule is considered in the context of macroecology. It is shown that the priority of the discovery of this rule belongs to M.S. Ghilarov (1944). The rule holds for organisms inhabiting the soil as well as the pelagial. Defining the limits of applicability of this rule and the analysis of size spectra in general can be a promising avenue for faunistic research.

Key words: macroecology, pelagic organisms, size spectra analysis, soil organisms

Размер тела является важнейшей характеристикой живых организмов (Peters, 1983), поэтому при обработке количественных проб, помимо определения таксономической принадлежности организмов и подсчета их численности, естественно находить их линейные размеры, по которым можно затем рассчитать массу отдельных особей и биомассу популяций. Возникает вопрос, можно ли извлечь из этих все же довольно ограниченных данных какую-то интересную, с экологической точки зрения, информацию. Ограниченных в том смысле, что мы не предполагаем знания, например, рождаемости и смертности – показателей, необходимых для изучения динамики численности (Полищук, 1986) или же скорости роста особей – показателей, необходимых для изучения динамики биомассы популяций и скорости трансформации вещества и энергии в экосистемах (Винберг, 1968; Полищук, Романовский, 1980; Алимов, 1989).

Если в нашем распоряжении имеются результаты обработки только отдельных локальных проб, то ответ на поставленный вопрос будет, скорее всего, отрицательным. В контексте современной экологии локальные численность и биомасса, взятые сами по себе и не сопря-

женные с дополнительной информацией о функциональных характеристиках популяций (рождаемости, смертности, скорости продуцирования), по-видимому, не представляют большого интереса. Располагая только данными по численности и биомассе, невозможно ответить на вопрос о том, почему обилие данного вида в данном месте выше, чем в каком-либо другом месте, или почему обилие в следующий момент времени оказывается выше (или ниже), чем в предыдущий. А между тем поиск ответов на эти вопросы представляет собой одну из главных задач экологии (Гиляров, 1990).

Ситуация радикально меняется, если в нашем распоряжении имеются данные многочисленных проб (или учетов), собранных на большой территории или акватории и включающих виды в широком диапазоне размеров тела (как правило, не меньше нескольких порядков по линейным размерам). В этом случае мы ищем – и нередко находим – устойчивые закономерности в распределении численности или биомассы по размерам тела. Эти закономерности не выполняются локально, в масштабе отдельных местообитаний, например, в конкретном озере или на небольшом участке леса. Вообще говоря, пространственный масштаб, в котором имеет смысл вести поиск этих закономерностей, зависит от размеров тела: для мелких организмов он меньше, для крупных – больше (Azovsky, 2002). Однако, поскольку в рассмотрение включаются организмы в широком диапазоне размеров тела, характерные значения численности и биомассы (плотности обилия) нередко получают усреднением по пространству, сравнимому по размерам с размерами континентов или океанических акваторий.

Раздел экологии, изучающий в глобальном пространственном масштабе характеристики видов и их размерных объединений (размерных групп, к которым относят организмы независимо от их таксономической принадлежности), называется макроэкологией. Хотя само это слово появилось относительно недавно (Brown, Maurer, 1989), поиск макроэкологических зависимостей ведется уже давно. Первоначально он касался в основном аллометрических зависимостей, то есть межвидовых зависимостей от массы тела, которые описываются степенными функциями. Классический пример такой зависимости – обнаруженная в 1930-х гг. зависимость скорости основного обмена от массы тела, известная как кривая «от мыши до слона» (эта зависимость включала не только млекопитающих, но и птиц). Другой, более поздний пример – зависимость средней плотности популяции травоядных млекопитающих от массы тела (Damuth, 1981). В первой из указанных зависимостей показатель степени при массе равен примерно $\frac{3}{4}$, а во второй – минус $\frac{3}{4}$, так что произведение скорости обмена на плотность популяции не зависит от массы тела. Это произведение отождествляют с потоком энергии через популяцию, а тот факт, что поток энергии не зависит от массы тела, называют правилом энергетической эквивалентности (Damuth, 1981). Смысл этого правила состоит в том, что все популяции, находящиеся на одном трофическом уровне и, таким образом, конкурирующие за общие ресурсы, независимо от размеров составляющих их организмов получают одинаковую долю «энергетического пирога». Это, в свою очередь, приводит к важному общеэкологическому обобщению: никто не выигрывает и не проигрывает в конкурентной борьбе только на основании своих размеров.

Как видим, макроэкология – одна из (на самом деле немногих) областей экологии, в которой исследователь, наделенный интуицией или, возможно, просто везением, может найти устойчивые (то есть действительно существующие в природе) и при этом количественные (хотя и выполняющиеся только в макромасштабе) экологические зависимости. Такая зависимость, известная теперь как правило эквивалентности биомассы (ПЭБ), была обнаружена Меркурием Сергеевичем Гиляровым на материале почвенных организмов в 1944 году (Гиляров, 1944). В современной формулировке это правило звучит так: в равных логарифмических интервалах размеров тела (то есть в равных интервалах на логарифмической шкале размеров), в диапазоне линейных размеров тела, охватывающем несколько порядков, биомассы организмов примерно равны. М.С. Гиляров дал ясное и недвусмысленное описание этой закономерности: «[Б]иомасса почвенных организмов различных естественных размерных групп представляет величины приблизительно одного порядка: величина произведения общего числа организмов данных размеров на их линейные размеры, возведенные в куб, колеблется в

небольших пределах» (Гиляров, 1944: 284; рис.). В работе М.С. Гилярова не было представлено статистического обоснования обнаруженной закономерности. Последнее было впервые дано В.Б. Цейтлиным (1986). И лишь в 2018 г. было показано, что «естественные» размерные группы М.С. Гилярова занимают примерно равные диапазоны на логарифмической шкале размеров (Полищук, 2018). Таким образом, можно утверждать, что обнаруженная М.С. Гиляровым закономерность действительно представляет собой правило эквивалентности биомассы. Вслед за В.Б. Цейтлиным (1986) мы предлагаем называть ее «принципом М.С. Гилярова» (Полищук, 2018).

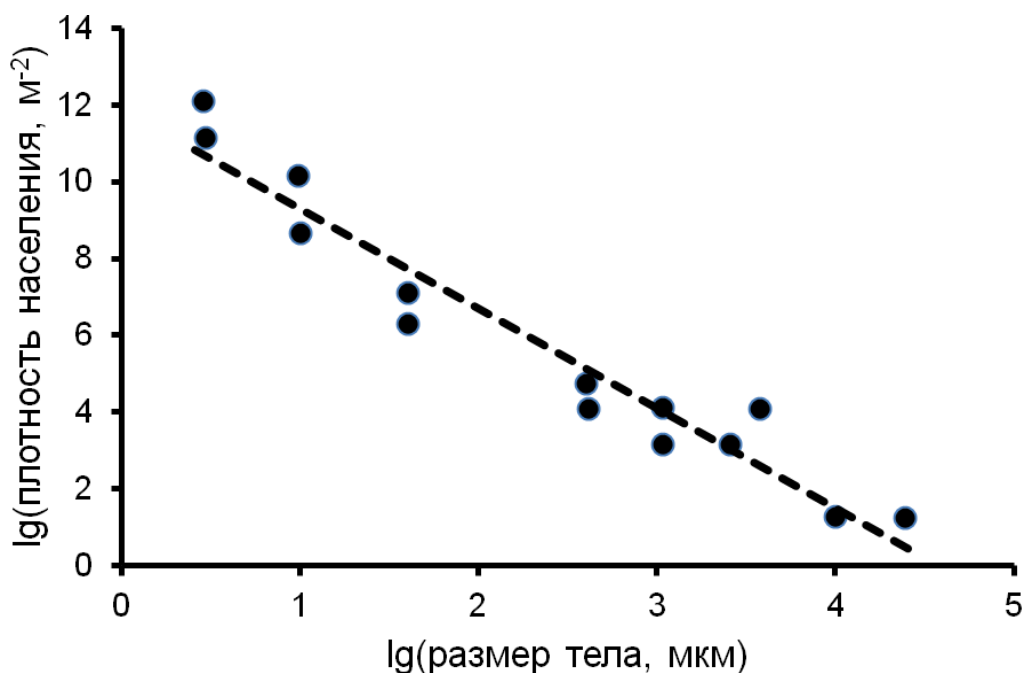


Рис. Численность (под м² в слое глубиной около 25 см) размерных групп почвенных организмов в зависимости от их линейных размеров (мкм) по данным М.С. Гилярова (1944). Поскольку показатель степени в зависимости численности от линейных размеров (пунктирная линия на графике) составляет -2.60 ± 0.20 (Полищук, 2018), а показатель степени в зависимости массы тела от линейных размеров равен 2.69 ± 0.04 (Цейтлин, 1986), показатель степени в зависимости численности от массы тела равен -0.97 ± 0.09 . Поскольку последняя величина достоверно не отличается от -1 , биомассы размерных групп примерно равны (подробнее см. Полищук, 2018).

Открытие М.С. Гиляровым правила эквивалентности биомассы прошло совершенно незамеченным. Эта закономерность была переоткрыта лишь в 1972 г. на материале населения океанической пелагиали (Sheldon et al., 1972). Затем она многократно подтверждалась для водных организмов – как морских (например, Цейтлин, 1986), так и пресноводных (Sprules et al., 1983; обзоры: Gutelmacher, Heerkloss, 2010, с. 108–111; Blanchard et al., 2017). Однако, за исключением В.Б. Цейтлина (1986) и А.М. Макарьевой и др. (Makarieva et al., 2004), никто, по-видимому, не обращал внимание на то, что эта закономерность выполняется не только в воде, но и в почве. Между тем факт такого согласия трудно переоценить, поскольку количественные аспекты даже, казалось бы, хорошо изученных макроэкологических зависимостей нередко вызывают споры (см. Makarieva et al., 2004). На наш взгляд, в отношении ПЭБ сомнения снимаются именно в силу того, что оно было независимо обнаружено для двух совершенно разных биотопов и для совсем разных организмов. В почве эти организмы, упорядоченные по размерам от мелких к крупным, таковы: бактерии – жгутиковые простейшие – инфузории – нематоды – энхитреиды – клещи и ногохвостки – многоножки, насекомые и дождевые черви, всего 7 размерных групп (Гиляров, 1944); в океане это фитопланктон – мел-

кий зоопланктон – криль – микронектон – тунцы – киты, всего 6 размерных групп (Sheldon et al., 1972). Мы полагаем, что независимое обнаружение этой закономерности разными, никак не связанными между собой исследователями на разных группах организмов, населяющих разные биотопы, представляет своего рода триумф макроэкологии. Несмотря на быстрое развитие анализа размерных спектров (так теперь называется это направление макроэкологии), этот замечательный результат остается недооцененным.

Многие вопросы, связанные с ПЭБ, остаются нерешенными. Во-первых, неясно, каким должен быть минимальный диапазон размеров организмов, при обращении к которому все еще выполняется указанное правило. Слишком узкий диапазон не позволяет построить надежную регрессионную зависимость, в данном случае зависимость численности размерных групп от размеров организмов (см. рис.). Об этой неопределенности в связи с зависимостью скорости обмена от массы тела говорил еще Георгий Георгиевич Винберг. Во-вторых, не установлен минимальный пространственный масштаб, на котором выполняется ПЭБ (это замечание, как и первое, относится и к другим макроэкологическим зависимостям). Как уже было отмечено, это правило выполняется не локально, а лишь в макромасштабе. Отсюда следует, что с увеличением размера «пробы» ПЭБ должно выполняться с увеличивающейся точностью. Однако зависимость степени выполнения ПЭБ от размера пробы остается неизвестной. Поэтому трудно даже приблизительно оценить, на каком пространственном рубеже проходит граница между локальным и глобальным масштабами. В-третьих, ПЭБ выполняется не для всех равных логарифмических интервалов размеров тела. В одних интервалах наблюдаются сгущения биомассы (для них, строго говоря, и выполняется ПЭБ), в других – разрежения или пустоты. Вопрос о том, имеется ли какая-то закономерность в расположении сгущений и «пустот» (разрывов) на размерной оси, остается, насколько нам известно, почти неизученным. Мы полагаем, что анализ размерных спектров вообще и установление границ применимости ПЭБ в частности может быть одним из перспективных направлений развития фаунистического анализа.

Я благодарю Илью Копнина, выполнившего оцифровку графика из работы М.С. Гилярова (1944). Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научно-го проекта № 18-04-01143.

Список литературы

- Алимов А.Ф., 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Винберг Г.Г. (ред.), 1968. Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа. 245 с.
- Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ. 191 с.
- Гиляров М.С., 1944. Соотношение размеров и численности почвенных животных // Докл. АН СССР. Т. 43. № 6. С. 283–285.
- Полищук Л.В., 1986. Динамические характеристики популяций планктонных животных. М.: Наука. 128 с.
- Полищук Л.В., 2018. Принцип М.С. Гилярова, или правило эквивалентности биомассы, как один из законов сохранения в экологии // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 3. С. 17–34.
- Полищук Л.В., Романовский Ю.Э., 1980. Теоретический подход к расчету продукции водных животных // Журн. общ. биологии. Т. 41. № 5. С. 645–654.
- Цейтлин В.Б., 1986. Энергетика глубоководных пелагических сообществ. М.: Наука. 113 с.
- Azovsky A.I., 2002. Size-dependent species-area relationships in benthos: is the world more diverse for microbes? // *Ecography*. V. 25. P. 273–282.
- Blanchard J.L., Heneghan R.F., Everett J.D., Trebilco R., Richardson A.J., 2017. From bacteria to whales: using functional size spectra to model marine ecosystems // *Trends Ecol. Evol.* V. 32. No. 3. P. 174–186.
- Brown J.H., Maurer B.A., 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents // *Science*. V. 243: P. 1145–1150.
- Damuth J., 1981. Population density and body size in mammals // *Nature*. V. 290. P. 699–700.

- Gutelmacher B., Heerkloss R., 2010. Experimental ecology of aquatic animals. Göttingen: Cuvillier. 142 p.
- Makarieva A.M., Gorshkov V.G., Li B.-L., 2004. Body size, energy consumption and allometric scaling: a new dimension in the diversity–stability debate // *Ecological Complexity*. V. 1. P. 139–175.
- Peters R.H., 1983. The ecological implications of body size. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 344 p.
- Sheldon R.W., Prakash A., Sutcliffe W.H., Jr., 1972. The size distribution of particles in the ocean // *Limnol. Oceanogr.* V. 17. No. 3. P. 327–340.
- Sprules W.G., Casselman J.M., Shuter B.J., 1983. Size distribution of pelagic particles in lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 40. No. 10: P. 1761–1769.

УДК: 595.351.6

О. П. Полтаруха

ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН»,
Москва

O.P. Poltarukha

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS,
Moscow

E-mail: poltarukha@rambler.ru

УСОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CIRRIPEDIA, THORACICA) ИЗ РАЙОНА ПОДВОДНЫХ ГОР ЭКВАТОРА

THE BARNACLES (CIRRIPEDIA, THORACICA) FROM THE EQUATOR SEAMOUNT AREA

Исследованы усоногие ракообразные (Cirripedia Thoracica), собранные в районе подводных гор Экватор (северо-западная часть Индийского океана) в ходе 2-го рейса НИС «Рифт», 33-го и 34-го рейсов НИС «Одиссей». В исследованных пробах определены следующие виды: Megalasma lanceata, M. minus, Metaverruca recta, Brochiverruca cf. marguliseae, Brochiverruca sp. nov.

Ключевые слова: усоногие раки, глубоководная фауна, Индийский океан, подводные горы Экватор

The barnacles (Cirripedia Thoracica) taken in the Equator seamount area (North-Western Indian ocean) during 2 voyage of R/V “Rift”, 33, and 34 voyages of R/V “Odyssey”, are investigated. In studied samples the following species were found: Megalasma lanceata, M. minus, Metaverruca recta, Brochiverruca cf. marguliseae, Brochiverruca sp. nov.

Key words: Barnacles, deep-sea fauna, Indian Ocean, Equator seamount

Данная статья написана на основе исследования ранее не определенных сборов усоногих ракообразных из района подводных гор Экватор в северо-западной части Индийского океана. Несмотря на то, что опубликовано большое число работ по фауне этой группы северо-западной части Индийского океана, глубоководная фауна Cirripedia Thoracica исследована значительно слабее. Из важнейших публикаций, в которых встречаются сведения об усоногих раках батии и абиссали обсуждаемого региона, отметим статьи по фауне Cirripedia Thoracica прибрежных вод Мадагаскара и прилегающих акваторий западной и центральной части Индийского океана (Ren, 1989; Foster, Buckeridge, 1995), в том числе отечественных исследователей (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994; Полтаруха, 2012). Некоторые посвященные усоногим ракообразным работы более общей тематики также содержат сведения по глубоководной фауне.

водной фауне этой группы северо-западной части Индийского океана (Stubbings, 1936; Зевина, 1973а; 1973б; 1981; 1982; 1993; Newman, 1980; Buckeridge, 1997; Young, 2007 и др.).

Ниже приводится краткая характеристика станций, а данные по найденным в исследованных пробах усоногим ракообразным. Систематическое положение обсуждаемых видов дается в соответствии с работой Ньюмана (Newman, 1996).

НИС «Одиссей», 34 рейс, драга, проба 40, 07.04.1985, 0°02'0N, 55°41'0E, 1235 м., *Brochiverruca* cf. *margulisiae* Zevina, 1993 – 1 экземпляр (пустой домик без мягких частей и оперкулярных табличек)

НИС «Одиссей», 33 рейс, трал Сигсби, 05.06.1984, 01°04'1N, 56° 31'3E, 900-960 м., *Megalasma minus* (Annandale, 1906) – 12 экземпляров, *Metaverruca recta* (Aurivillius, 1898) – 1 экземпляр.

НИС «Рифт» рейс 2, станция 2, 16.03.1983, трал, 800-840 м., *Megalasma lanceata* Zevina & Schreider, 1992 – 2 взрослых и 5 ювенильных экземпляра, *Brochiverruca* sp. nov. – 8 экземпляров.

Надотряд Thoracica Darwin, 1854

Отряд Pedunculata Lamarck, 1818

Подотряд Lepadomorpha Pilsbry, 1916

Семейство Pocilasmataceae Annandale, 1909

Род *Megalasma* Hoek, 1883

Megalasma lanceata Zevina & Schreider, 1992

Megalasma (*Megalasma*) *lanceata* Зевина, Шрейдер, 1992: 42, рис. 2.

Megalasma lanceata Полтаруха, 2012: 31, рис. 3.

Описание данного вида в настоящей работе не приводится ввиду сходства исследованных экземпляров с описанными в литературе.

Распространение. *M. lanceata* была описана из района с координатами 12°31'S, 48°05'E – 12°25'S, 48°08'E с глубины 700 м (Зевина, Шрейдер, 1992). В дальнейшем была обнаружена автором в сборах из районов с координатами приблизительно 10°N, 56°E и 25°S, 35°E с глубин 410–420 и 660–680 м, соответственно (Полтаруха, 2012). Отмеченное в настоящей работе нахождение свидетельствует в пользу распространенности данного вида в северо-западной части Индийского океана, а также увеличивает максимально известную глубину его обитания до 840 м.

Обсуждение. Морфология исследованных в настоящей работе экземпляров сходна с предыдущими описаниями (Зевина, Шрейдер, 1992; Полтаруха, 2012).

Megalasma minus (Annandale, 1906)

Megalasma striatum minus Annandale, 1906: 399.

Синонимы см. *Megalasma minus* Jones et. al., 2000.

Megalasma minus Chan et. al., 2009: 37, figs. 28-30; Полтаруха, 2010: 18, рис. 2.

Описание данного вида в настоящей работе не приводится ввиду сходства исследованных экземпляров с описанными в литературе.

Распространение. *M. minus* указывается для тропических вод Индо-Восточной Пацифики (Малайский архипелаг, Филиппины, южная Япония, прибрежные воды восточной Африки - Занзибар) и Атлантики, (Jones et al, 2000), в дальнейшем была обнаружена также у берегов Тайваня (Chan et. al., 2009) и Вьетнама (Полтаруха, 2010). Обитает на глубинах 295–2050 м (Jones et al, 2000). Отмеченное в настоящей работе нахождение находится в границах ранее известного ареала данного вида.

Обсуждение. Исследованные нами особи данного вида в целом соответствовали описанным в литературе. При этом в отличие от ряда экземпляров из Тихого океана (Rosell, 1981; Chan et. al., 2009; Полтаруха, 2010), наши экземпляры не имели радиальной исчерченности на скутуме, чем напоминали описания в некоторых других публикациях (Broch, 1922; Зевина, 1982). Также для исследованных нами животных не характерна зазубренность верхней части карины, хорошо заметная у некоторых особей из Тихого океана (Rosell, 1981; Chan et. al., 2009; Полтаруха, 2010).

Отряд Sessilia Lamarck, 1818
Подотряд Verrucomorpha Pilsbry, 1916
Семейство Verrucidae Darwin, 1854
Род *Metaverruca* Pilsbry, 1916
Metaverruca recta (Aurivillius, 1898)
Verruca recta Aurivillius, 1898: 195.

Синонимы см. *Metaverruca recta* Young, 1998a: 52–54; 1998b: 35–38, fig. 23–25; Chan, 2009: 71, figs. 2E, 20.

Metaverruca recta Poltarukha, Zevina, 2006a: 158–159, fig. 8; 2006b: 174; Chan et al, 2009: 277–278, figs. 242–244; 2010: 36, figs. 2G, 25, 26; Полтаруха, 2013: 42, рис. 6; 2014: 32, рис. 5.

Описание данного вида в настоящей работе не приводится ввиду сходства исследованных экземпляров с описанными в литературе.

Распространение. Обсуждаемый вид относится к числу широко распространенных в Мировом океане, где обитает в диапазоне глубин 160–2110 м (Buckeridge, 1994). Известен в Атлантике от южного побережья Исландии до 20⁰ ю.ш., в том числе обнаружен в Карибском море. В Индийском океане найден у Мадагаскара. В Тихом океане известен от Гавайских островов до Филиппин и от Южной Японии до Новой Зеландии (Young, 1998b; 1999; Poltarukha, Zevina, 2006a). Отмеченные в данной работе находения *M. recta* незначительно расширяет ареал этого вида в Индийском океане.

Обсуждение. Поскольку данный вид имеет обширный ареал, охватывающий три океана, он часто описывался под разными названиями, которые впоследствии были сведены в синонимы – *Verruca sculpta* Aurivillius, 1898; *V. linearis* Gruvel, 1900; *V. magna* Gruvel, 1901; *V. halotheca* Pilsbry, 1907; *V. capsula* Hoek, 1913; *V. coraliophila* Pilsbry, 1916; *V. cookei* Rosell, 1989 (Buckeridge, 1994; Young, 1998b; 1999). Не исключено, однако, что последующие исследования докажут обоснованность выделения ряда видов, считающихся в настоящее время синонимами *M. recta*. Морфология исследованных в настоящей статье экземпляров сходна с таковой экземпляров *M. recta* из других частей ареала (Buckeridge, 1994; 1997; Young, 1998b; 1999; Poltarukha, Zevina, 2006a; Chan, 2009; Chan et al, 2009; 2010; Полтаруха, 2013; 2014).

Род *Brochiverruca* Zevina, 1993
Brochiverruca cf. margulisiae Zevina, 1993
Brochiverruca cf. margulisiae Зевина, 1993: 10, рис.

Описание. Домик с хорошо заметными многочисленными тонкими гребнями, а также линиями роста. Пупки рострума и карины располагаются ниже верхнего края табличек, выступая на их боковую поверхность. Крылышки и радиусы на табличках домика не выражены. Неподвижный скutum четырехугольной формы, сравнительно крупный. Неподвижный tergum узкий, ромбовидной формы. Карина и рострум ромбовидной формы.

Распространение. Исследованный вид был обнаружен на глубине 935–950 м, в районе 22°22'S, 42°59'E (Зевина, 1993). Отмеченное в данной работе нахождение расположено на несколько большей глубине и значительно севернее.

Обсуждение. Как отмечается в первоописании (Зевина, 1993), *B. margulisiae* сходна с *B. dens* (Broch, 1932), отличаясь от нее более низкими неподвижными скutum и tergum, формой мандибулы и максиллы I, а также числом каудальных придатков. Поскольку в исследованных пробах был обнаружен только один экземпляр без оперкулярных табличек и мягких тканей, единственным признаком, позволяющим идентифицировать его как *B. margulisiae* была высота неподвижного скutum и tergum. Хотя данный признак и соответствовал описанию *B. margulisiae*, это представляется недостаточным для уверенной идентификации исследованного экземпляра.

Brochiverruca sp. nov.

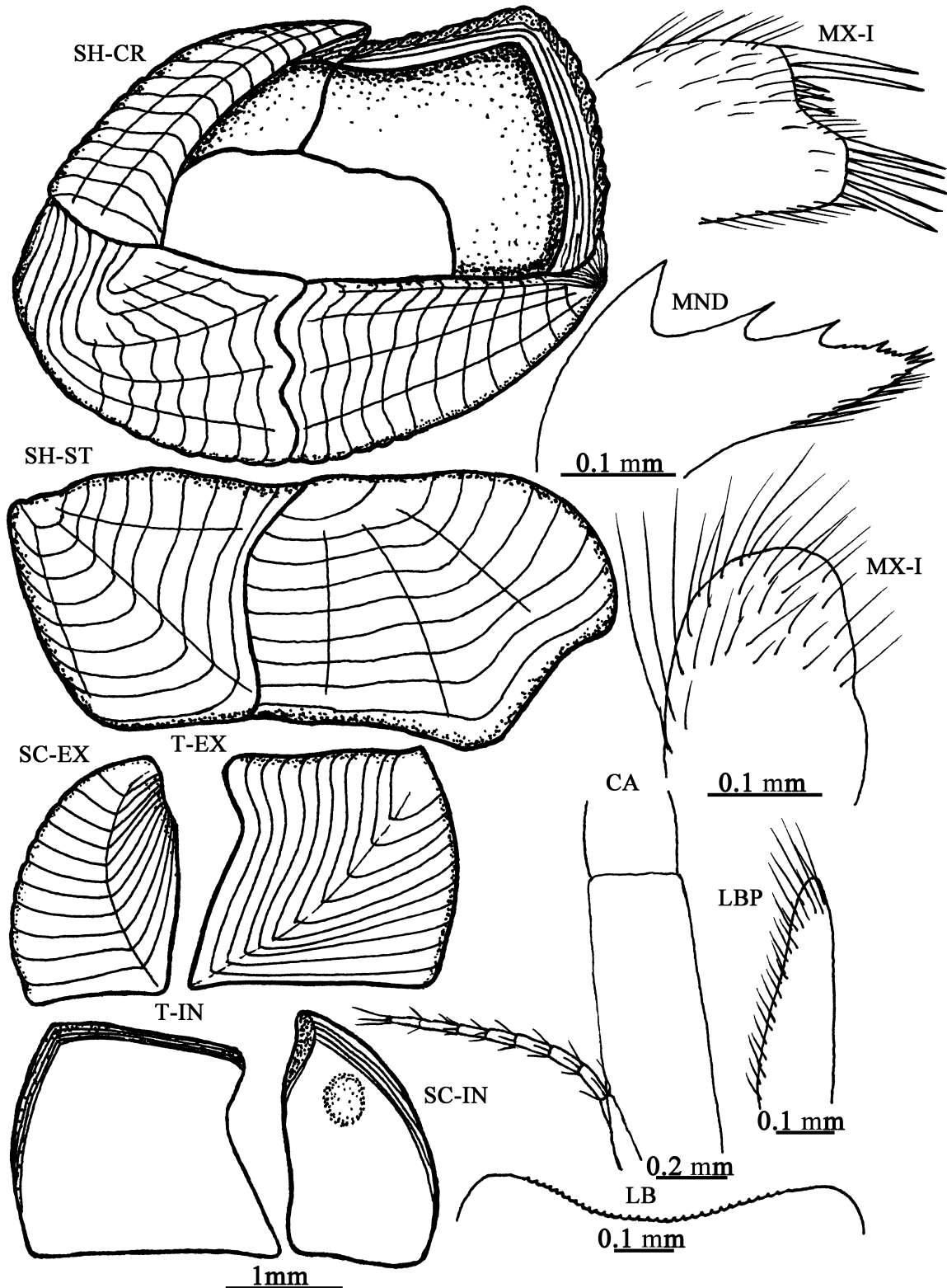


Рис. 1. *Brochiverruca* sp. nov.

SH-CR – внешний вид со стороны карины и рострума; SH-ST – внешний вид со стороны неподвижного скутума и тергума; SC-IN – скutum изнутри; T-IN – тергум изнутри; SC-EX – скutum снаружи; T-EX – тергум снаружи; LB – лабрум; LBP – лабиальный щупик; MND – мандибула; MX-I – максилла I; MX-II – максилла II; CA – каудальный придаток.

Диагноз. Домик белый, таблички покрыты тонкими линиями роста, часто с очень слабой радиальной исчерченностью. Пупки карины и рострума прямые, отстоят от верхнего

края табличек на расстояние, не превышающее 1/3 расстояния до их базального края. Каудальные придатки немного длиннее протоподита VI пары усоножек.

Описание. Домик белый, за исключением оперкулярных табличек, весь оброс кораллом. Таблички гладкие, покрыты тонкими, но отчетливыми линиями роста, иногда заметна очень тонкая радиальная исчерченность. Крылышки и радиусы на табличках домика не выражены. Пупки рострума и карины прямые, располагаются немного ниже верхнего края табличек, выступая на их боковую поверхность. Оперкулярные таблички расположены под небольшим углом к основанию домика. Подвижный тергум неправильно квадратной формы с широкой прямой верхушкой. Базискутальный гребень невысокий, Помимо этого гребня от верхушки к скутальной стороне отходит еще один крупный гребень, ниже которого скутальный край образует хорошо различимую выемку. Изнутри подвижный тергум плоский. Подвижный скутум довольно широкий, треугольной формы, с затупленной, клювовидно загнутой верхушкой. Тергальный край с одним широким сглаженным сочленовным гребнем. С внутренней стороны заметна крупная ямка аддуктора. Неподвижный тергум широкий, почти достигает размера неподвижного скутума, четырехугольный. Неподвижный скутум неправильно-четырехугольной формы. Миофор отсутствует. Карина и рострум примерно одинаковы по размеру.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, режущий край с многочисленными небольшими треугольными зубцами. Лабиальные щупики узкие, несут щетинки. Мандибула трехзубая с длинным нижним углом. Нижний угол мандибулы неравномерно пильчатый. Максилла I с далеко выступающей вперед нижней частью. Верхняя часть несет пару крупных и несколько мелких зубцов. Нижняя часть несет группу длинных, но более тонких зубов, чем два верхних зуба. Максилла II округлой формы, неотчетливо разделена небольшой выемкой на две доли, каждая покрыта щетинками.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
10/12	10/12	14/20	23/25	25/27	27/27

Каудальные придатки немного длиннее протоподита VI пары усоножек, у исследованной в настоящей статье особи состоят из 8 члеников.

Распространение. К сожалению, найти координаты исследованного местонахождения нового вида не удалось.

Обсуждение. Своими небольшими размерами, а также гладкой поверхностью табличек с редуцированными до тонкой радиальной исчерченности гребнями новый вид напоминает *B. crosnieri* (Buckeridge, 1997). Вместе с тем новый вид отличается от *B. crosnieri* не столь далеко отстоящими от верхнего края табличек и не загнутыми кверху пупками карины и рострума, более длинными и многочленистыми каудальными придатками, а также рядом других признаков. Кроме того, новый вид был обнаружен на мадрепоровом коралле, а не на антипатарии, как *B. crosnieri*.

Заключение

Проведенное исследование позволило обнаружить в исследованных пробах 5 видов усоногих ракообразных - *Megalasma lanceata*, *M. minus*, *Metaverruca recta*, *Brochiverruca* cf. *margulisiae*, *Brochiverruca* sp. nov. Второй и третий виды из этого списка являются достаточно широко распространенными в Индовестпацифике, а *Metaverruca recta*, во всяком случае, в нынешнем понимании объема данного вида, вообще известна практически во всех тропических областях Мирового океана. Таким образом, обнаружение этих видов в районе подводных гор Экватор не представляется чем-то принципиально новым. Что касается *Megalasma lanceata*, наша работа позволила расширить известный ареал и глубину обитания данного вида и свидетельствует в пользу его более широкого, чем представлялось ранее, распространения в северо-западной части Индийского океана. Наиболее интересными представляются результаты, полученные по представителям рода *Brochiverruca*. Морфология нового вида хорошо соответствует таковой ранее известных видов *Brochiverruca*, позволяя рассматривать этот род как группу, объединяющую верруцид, специализированных к

симбиозу с коралловыми полипами, главным образом с мадрепоровыми кораллами, и объединенных целым рядом особенностей внешнего строения. В пределах рода наблюдается вариабельность наружного рельефа оперкулярных и париетальных табличек от отчетливо выраженной ребристости, сформированной поперечно исчерченными линиями роста продольными гребнями, до почти гладкой поверхности с тонкими линиями роста и слабо различимой радиальной исчерченности. Ниже приведена таблица для идентификации видов *Brochiverruca*.

Определительная таблица для идентификации видов *Brochiverruca*

- 1 (2). Внешняя поверхность домика, включая оперкулярные таблички, отчетливо ребристая.....3
- 2 (1). Внешняя поверхность домика гладкая с тонкой радиальной исчерченностью и линиями роста.....7
- 3 (4). Миофор имеется.....*B. polystriata*
- 4 (3). Миофор отсутствует.....5
- 5 (6). Мандибула трехзубая с округлым нижним углом, выемка максиллы I неглубокая, ее нижняя часть слабо выступает вперед, каудальные придатки состоят из примерно 15 члеников.....*B. margulisae*
- 6 (5). Мандибула четырехзубая с прямым нижним углом, выемка максиллы I очень глубокая, ее нижняя часть сильно выступает вперед, каудальные придатки состоят из примерно 25 члеников.....*B. dens*
- 7 (8). Пупки карины и рострума загнуты кверху, отстоят от верхнего края табличек на расстояние, превышающее 1/3 расстояния до их базального края. Каудальные придатки доходят примерно до середины протоподита усонжек VI пары..... *B. crosnieri*
- 8 (7). Пупки карины и рострума прямые, отстоят от верхнего края табличек на расстояние, менее, чем 1/3 от расстояния до их базального края. Каудальные придатки немного длиннее протоподита усонжек VI пары..... *Brochiverruca* sp. nov.

Список литературы

- Зевина Г.Б., 1973а. Scalpellidae (Cirripedia) Индийского океана. 1. Виды подродов *Scalpellum* и *Arcoscalpellum* рода *Scalpellum* // Зоологический журнал. Т. 52. Вып. 6. С. 842–848.
- Зевина Г.Б., 1973б. Scalpellidae (Cirripedia) Индийского океана. 2. Виды подродов *Annandaleum*, *Mesoscalpellum* и *Neoscalpellum* рода *Scalpellum* // Зоологический журнал. Т. 52. Вып. 7. С. 1000–1007.
- Зевина Г.Б., 1981. Усони́е раки подотряда Lepadomorpha Мирового океана. Часть I. Семейство Scalpellidae. Л.: Наука. 407 с.
- Зевина Г.Б., 1982. Усони́е раки подотряда Lepadomorpha Мирового океана. Часть II. Л.: Наука. 223 с.
- Зевина Г.Б., 1993. Новый род и вид Verrucomorpha (Cirripedia) // Зоологический журнал. Т. 72. Вып. 7. С. 9–12.
- Зевина Г.Б., Шрейдер М.Ю., 1992. Новые виды усонюгих раков (Cirripedia) Индийского океана // Зоологический журнал. Т. 71. Вып. 10. С. 39–46.
- Полтаруха О.П., 2010. Глубоководные усони́е раки (Cirripedia, Thoracica) южного Вьетнама // Биология моря, Т. 36, №1 С. 17–25.
- Полтаруха О.П., 2012. К глубоководной фауне усонюгих раков (Cirripedia, Thoracica) западной части Индийского океана // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 117. №2. С. 29–42.
- Полтаруха О.П., 2013. Усони́е раки (Cirripedia Thoracica), собранные в ходе 9-го рейса НИС "Академик Мстислав Келдыш" в экваториальной зоне Восточной Пацифики // Биология моря. Т. 39. №1. С. 37–43.
- Полтаруха О.П., 2014. К фауне глубоководных усонюгих раков (Cirripedia, Thoracica) южной части Тихого океана // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 119. № 5. С. 28–35.

- Шрейдер М.Ю.*, 1994. Донные морские уточки (Lepadomorpha) западной части Индийского океана // Труды Института океанологии. Т. 129. С. 156–164.
- Annandale N.*, 1906. Natural history notes from the R.I.M.S. ship “Investigator”, Capt. I.H. Heming, R.N. commanding. Ser. III. № 12. Preliminary report on the Indian stalked barnacles // Ann. Mag. Nat. Hist. V. 17. №17. P. 389–400.
- Aurivillius C.W.S.*, 1898. Cirrhipèdes nouveaux provenant des Campagnes Scientifiques de S.A.S. le Prince de Monaco // Bull. Soc. Zool. France. V. 23. P. 189–198.
- Broch H.*, 1922. Studies on Pacific Cirripedes. Papers from Dr. Th. Mortensen’s Pacific Expedition 1914–1916. V. 10 // Vidensk. Medd. Dan. naturhist. Foren. V. 73. P. 215–358.
- Buckeridge J.S.*, 1994. Cirripedia Thoracica: Verrucomorpha of New Caledonia, Indonesia, Wallis and Futuna Islands. Resultats des Campagnes Musorstom, V. 12 // Memoirs Museum National d’Histoire Naturelle. Paris. V. 161. P. 87–125.
- Buckeridge J.S.*, 1997. Cirripedia Thoracica: New ranges and species of Verrucomorpha from the Indian and Southwest Pacific Ocean. Resultats des Campagnes Musorstom, V. 18 // Memoirs Museum National d’Histoire Naturelle. Paris. V. 176. P. 125–149.
- Chan B.K.K.*, 2009. Shallow water and deep-sea barnacles (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) collected during the Philippine Pangalo 2005 Expedition, with description of two new species // The Raffles Bulletin of Zoology. Suppl. 20. P. 47–82.
- Chan B.K.K., Prabowo R.E., Lee K.-S.*, 2009. Crustacean fauna of Taiwan: barnacles, volume I – Cirripedia: Thoracica excluding the Pyrgomatidae and Acastinae. Taiwan. 298 p.
- Chan B.K.K., Prabowo R.E., Lee K.-S.*, 2010. North West Pacific deep-sea barnacles (Cirripedia, Thoracica) collected by the Taiwan expeditions, with descriptions of two new species // Zootaxa. V. 2405. P. 1–47.
- Foster B.A., Buckeridge J.S.*, 1995. Barnacles (Cirripedia: Thoracica) of seas off Reunion Island and East Indies // Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris. Ser. 4. V. 16. P. 345–382.
- Jones D.S., Melissa A.H., Sampley A.*, 2000. A checklist of the Cirripedia of the South China Sea // The Raffles Bulletin of Zoology. V. 8. P. 233–309.
- Newman W.A.*, 1980. A review of extant *Scillaelepas* (Cirripedia: Scalpellidae) including recognition of new species from the North Atlantic, Western Indian Ocean and New Zealand // Tethys. V. 9. №4. P. 379–398.
- Newman W.A.*, 1996. Sous-Classes des Cirripèdes (Cirripedia Burmeister, 1834) Superordres des Thoraciques et des Acrothoraciques (Thoracica Darwin, 1954 – Acrothoracica Gruvel, 1905 // Traite de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie. T. 7. Crustaces, Fasc. 2 Generalities (suite) et Systematique Paris: Masson. P. 453–540.
- Poltarukha O.P., Zevina G.B.*, 2006a. Barnacles (Cirripedia, Thoracica) of the Reykjanes Ridge // Biogeography of the North Atlantic seamounts. Moscow: KMK Scientific Press. P. 152–161.
- Poltarukha O.P., Zevina G.B.*, 2006b. Barnacles (Cirripedia, Thoracica) of the north-eastern Atlantic // Biogeography of the North Atlantic seamounts. Moscow: KMK Scientific Press. P. 162–176.
- Ren X.*, 1989. On a collection of Cirripedia Thoracica from Madagascar and adjacent waters // Bulletin of the Museum national d’Histoire naturelle, Paris, 4e ser. Section A. №2. P. 431–468.
- Rosell N.C.*, 1981. Crustacea: Cirripedia In: Résultats des Campagnes MUSORSTOM 1, Philippines 18–28 mars 1976. V. 1 (12) // Mém. ORSTOM. V. 91. P. 277–307.
- Stubbings H.G.*, 1936. Cirripedia. The John Murray Expedition 1933–34 // Science Reports of the British Museum (Natural History). V. 4. №1. P. 1–70.
- Young P.S.*, 1998a. Cirripedia (Crustacea) from the «Campagne Biaiscores» in the Azores region, including a generic revision of Verrucidae // Zoosystema. V. 20. №1. P. 31–90.
- Young P.S.*, 1998b. The Cirripedia (Crustacea) collected by the «Fisheries Steamer Meteor» in the Eastern Atlantic // Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro. V. 58. P. 1–54.
- Young P.S.*, 1999. Cirripeds (Crustacea) collected by the RV Marion Dufresne along Vitória-Trindade seamounts (Brazil) // Zoosystema. V. 21. №4. P. 607–624.
- Young P.S.*, 2007. The Scalpellomorpha (Crustacea, Cirripedia), with a list of extant species (except the Calanticidae) // Galathea Report. V. 21. P. 7–73.

ФАУНА ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Фауна ветвистоусых ракообразных отдельных крупных водоемов и водотоков Калининградской области, исследования в которых проводятся на протяжении длительного периода времени, довольно хорошо изучена, других, вследствие их слабой изученности, остается недоисследованной, также в последние годы появились как новые современные определители, так и активизировались процессы расселения видов в другие местообитания, все это в целом обуславливает необходимость проведения ревизии фауны ветвистоусых ракообразных Калининградской области на современном уровне.

Материалом для данной работы послужили пробы, собранные в разнотипных водоемах и водотоках Калининградской области в 1995–2018 гг. Исследованные водоемы и водотоки значительно варьировали по величине, солености, а также имели различный трофический статус. В ходе исследований были изучены как юго-восточная часть Балтийского моря и Вислинский и Куршский заливы в пределах территориальных вод РФ, так и крупнейшие внутренние водоемы и водотоки Калининградской области: озеро Виштынецкое, Правдинское водохранилище, реки Неман, Преголя, Дейма, Анграпа, Шешупе, Инструч, Писса, Красная и Прохладная, также исследования были выполнены в небольших по площади водоемах и водотоках, в основном расположенных в черте города Калининграда и малых реках впадающих в Балтийское море Светлогорка, Медвежья, Чистая и Отраденка. Среди изученных крупных водоемов Куршский залив и Правдинское водохранилище можно отнести к гиперэвтрофным, Вислинский залив к эвтрофным, а озеро Виштынецкое к олиго-мезотрофным водоемам. Среди изученных рек наиболее загрязнены и эвтрофированы реки Неман и Преголя. Водоемы и водотоки города Калининграда и его окрестностей условно можно подразделить на те, которые находятся непосредственно в городе Калининграде и испытывают значительную антропогенную нагрузку, и те, которые расположены на окраинах г. Калининграда или за его пределами и являются либо купальными, либо питьевыми водоемами. Питьевой пруд Филиппов, питьевой канал вытекающий из него, купальные водоемы оз. Форелевое и оз. Большое Голубое, расположенные на окраине города по показателям зоопланктона относились к мезотрофным водоемам; купальные озера Шенфлиз и Пилавское – к мезотрофным водоемам с переходом в эвтрофную стадию, купальный пруд Карповский – к эвтрофным водоемам. Расположенные в г. Калининграде пруды в парке Южном, оз. Лесное, питьевой канал в районе ул. Катина, ручей Лесной пруды Верхний, Мельничный, Поплавок (оз. Хлебное) и Южновокзальный относились к эвтрофным водоемам; Нансенские пруды, река Голубая, пруд Воздушный (в р-не стадиона Молот) – к эвтрофным с переходом в гиперэвтрофную стадию; оз. Пеньковское, пруды Нижний, Гвардейский, Школьный, ручьи Мюллен (Мельничный) и Парковый – к гиперэвтрофным водным экосистемам.

В юго-восточной части Балтийского моря пробы отбирали на 16–35 станциях 1–4 раза в год. Отбор проб в Куршском и Вислинском заливах выполняли с марта-апреля по октябрь-ноябрь 2007–2018 гг. 1 раз в месяц на 5–10 стандартных станциях АтлантНИРО, а также 1–4 раза в месяц на 1–2 станциях на протяжении всего года в прибрежной зоне Куршского залива на НЭБ «АтлантНИРО» в районе пос. Лесной. В других водоемах и водотоках пробы, как правило, отбирали один раз в сезон.

В Балтийском море пробы отбирали сетью Джели (диаметр 37 см, газ № 70) вертикальным обловом столба воды 0–100 м (дно). В других водоемах пробы зоопланктона в пелагиали отбирали батометром, в литоральной зоне процеживая 50–300 л через

планктонную сеть. Для концентрации зоопланктона использовали планктонную сеть с размером ячеи 64 мкм. Камеральную обработку проб проводили стандартным методом, биомассу рассчитывали по размерной структуре и численности видов (Методические ..., 1984). Таксономические списки приведены в соответствии с современной синонимией, заимствованной прежде всего из Integrated Taxonomic Information System (ITIS) (<http://www.itis.gov/>), а при отсутствии там некоторой части видов из World Register of Marine Species (WoRMS) (<http://www.marinespecies.org>).

В юго-восточной части Балтийского моря видовое разнообразие ветвистоусых ракообразных невелико постоянно встречаются, живут и размножаются в этой части моря только 7 видов кладоцер: *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891), *Evadne anonyx* G.O. Sars, 1897, *Evadne nordmanni* Lovén, 1836, *Pleopsis polyphemoides* (Leuckart, 1859), *Podon intermedius* Lilljeborg, 1853, *Podon leuckartii* (G. O. Sars, 1862) и *Eubosmina maritima* (P. E. Müller, 1867), из них два первых вида – это виды-вселенцы натурализация которых произошла сравнительно недавно в 2000-х годах, не смотря на это они являясь хищниками и сильными конкурентами могут оказывать существенное влияние на структуру и функционирование планктонных сообществ исследованного района. Другие виды ветвистоусых ракообразных, которые единично встречаются в пробах на прибрежных мелководных станциях такие как *Chydorus sphaericus* (O.F. Mueller, 1785), *Eubosmina coregoni* (Baird, 1857), *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1776), *Daphnia galeata* Sars, 1864 и ряд других попадают в море с затоками рек, либо через проливы из заливов, вследствие разности в солености быстро погибают и поэтому не могут считаться видами, которые обитают в этой части моря. Из семи видов кладоцер в юго-восточной части Балтийского моря только *Evadne nordmanni* имеет два пика развития весной и осенью, все другие виды достигают максимального развития в летний период, как правило, в августе.

В Вислинском заливе согласно литературным данным (Vanhöffen, 1917; Różańska, 1963; Крылова, 1985; Науменко, 2008, 2010; Науменко, Судник, 2016) зарегистрировано 32 вида ветвистоусых ракообразных, часть из которых, в основном фитофильных, в настоящее время не встречаются в пелагиали залива (Дмитриева, Семенова, 2012; Науменко, Судник, 2016). В 2008–2018 гг. при исследовании зоопланктона Вислинского залива нами был отмечен ряд видов, не указывавшихся предыдущими исследователями: *Camptocercus rectirostris* Schöedler, 1862, *Daphnia galeata* Sars, 1864, *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938, *Evadne anonyx* Sars, 1897, *Ilyocryptus agilis* Kurz, 1878, *Leydigia leydigi* (Schöedler, 1863), *Podon leuckarti* (Sars, 1862) и представитель *Moina* gr. *micrura*, филогенетической ветви видов, выделяемой как по морфологическим, так и по молекулярно-генетическим данным (Bekker et al., 2016). До настоящего времени для Вислинского залива указывалась лишь *Moina* sp. (Науменко, 2008, 2010; Науменко, Судник, 2016), что, возможно, соответствует единичным находкам. С учетом этих видов в Вислинском заливе на протяжении всего периода его исследований было зарегистрировано 40 видов кладоцер. Из них доминантами в отдельные периоды времени были только 5 видов: *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848), *Cercopagis pengoi* и *Moina micrura*. Часть видов *Evadne anonyx*, *Evadne nordmanni*, *Pleopsis polyphemoides* и *Podon leuckartii* отмеченных в Вислинском заливе, как правило, встречаются при более высокой, чем в этом водоеме солености, они обычно встречаются только в районе пролива, соединяющего залив с открытым Балтийским морем и вероятно периодически попадают в Вислинский залив с затоками морских вод. Виды-вселенцы *Cercopagis pengoi*, *Evadne anonyx* в Вислинском заливе также как и в юго-восточной части Балтийского моря появились сравнительно недавно, а *Moina micrura* была впервые зафиксирована в 2014 году (Семенова, Чугунов, 2018).

В Куршском заливе согласно литературным данным отмечено 45 видов ветвистоусых ракообразных (Schmidt-Ries, 1940; Киселите, 1959; Печюлене, 1963; Мажейкайте, 1978; Крылова, 1985; Науменко, 2008, 2010; Науменко, Судник, 2016), часть из которых, в основном фитофильных, в настоящее время не встречаются в пелагиали залива (Dmitrieva, Semenova, 2011; Науменко, Судник, 2016). В 2007–2018 гг. при исследовании зоопланктона Куршского

залива нами был отмечен ряд видов, не указывавшихся предыдущими исследователями: *Cercopagis pengoi*, *Coronatella rectangula* (Sars, 1862), *Daphnia galeata*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Ilyocryptus agilis*, *Macrothrix hirsuticornis* Norman and Brady, 1867 и *Simocephalus serrulatus* (Koch, 1841), с учетом этих видов в Куршском заливе на протяжении всего периода его исследований было отмечено 52 вида ветвистоусых ракообразных. Из них в состав комплекса доминирующих видов в отдельные периоды входили *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia galeata*, *Daphnia cucullata* G.O. Sars, 1862, *Diaphanosoma mongolianum*, *Eubosmina coregoni* и *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (Семенова, 2010; Dmitrieva, Semenova, 2011). Находки вида-вселенца *Cercopagis pengoi*, который в более массовом количестве встречается в северной литовской части Куршского залива, единичны, по-видимому, условия существования в российской части Куршского залива для этого вида неблагоприятны.

Во внутренних водоемах и водотоках Калининградской области согласно литературным данным (Биологические сообщества..., 2013; Шибаева и др., 2013) отмечено 83 вида ветвистоусых ракообразных, помимо этих видов по результатам наших исследований были найдены такие виды как *Diaphanosoma mongolianum*, *Daphnia galeata*, *Moina gr. micrura*, *Diaphanosoma orghidani* Negrea 1982, с учетом этих видов во внутренних водоемах и водотоках в настоящее время встречаются 87 видов кладоцер. Наибольшее число видов характерно для наиболее крупных и хорошо изученных водоемов и водотоков: озеро Виштынецкое, Правдинское водохранилище, реки Неман и Преголя, минимальное число видов отмечено в малых и средних реках с высокой скоростью течения.

В водоемах города Калининграда и окрестностей, которые до сих пор остаются практически неизученными, и сведения о составе зоопланктона в которых отсутствуют в доступных источниках найдено 72 вида ветвистоусых ракообразных. К видам с наибольшей частотой встречаемости в водоемах и водотоках Калининградской области, включая водоемы города Калининграда и его окрестностей, относятся *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia galeata*, *Daphnia cucullata*, *Eubosmina coregoni*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella* G.O. Sars, 1862, *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776) и *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1848). В наиболее загрязненных и нарушенных экосистемах отмечается минимальное число ветвистоусых ракообразных, как правило, это такие виды как *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris* и *Ceriodaphnia pulchella*, в более чистых водоемах и водотоках, как правило, отмечаются более крупные ветвистоусые ракообразные родов *Daphnia*, *Diaphanosoma*, другие крупные фитофильные виды, а также *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761).

Всего по литературным данным и данным наших исследований в водоемах и водотоках Калининградской области включая Куршский и Вислинский заливы и юго-восточную часть Балтийского моря отмечено 105 видов ветвистоусых ракообразных, наименьшее число видов было встречено в юго-восточной части Балтийского моря, малых и средних быстро текущих реках и в наиболее загрязненных и нарушенных экосистемах, наибольшее число видов – в наиболее хорошо изученных крупных водоемах и водотоках: Куршском и Вислинском заливах, озере Виштынецком, Правдинском водохранилище, реках Неман, Дейма и Преголя.

Список литературы

1. Биологические сообщества реки Преголи (бассейн Вислинского залива, Балтийское море). Калининград: «Старбукс», 2013. 246 с.
2. Дмитриева О.А., Семенова А.С., 2012. Сезонная динамика и трофические взаимоотношения фито- и зоопланктона в Вислинском заливе Балтийского моря // Океанология. Вып. 52. № 6. С. 851–856.
3. Киселите Т., 1959. Зоопланктон залива Куршю Марес // Куршю Марес. Итоги комплексного исследования /под ред. К. Янкевичюса. Вильнюс. С.169–185.
4. Крылова О.И., 1985. Функционирование планктона и бентоса Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря в связи с их экологическими различиями; АтлантНИРО. Калининград 225 с. Деп. в ЦНИИТЭИРХ. 21.10.85; № 714-рх.

5. Мажейкайте С.И., 1978. Зоопланктон северной части залива Куршю. Марес в 1974 и 1975 годах. Сезонные изменения численности и видового состава многоклеточного зоопланктона // Тр. АН ЛитССР. Т. 84. №4. С.55–66.
6. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
7. Науменко Е.Н., 2008. Видовой состав зоопланктона Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Труды зоологического института РАН. Т. 312. № 1/2. С. 155–164.
8. Науменко Е.Н., 2010. Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря: монография. Калининград: АтлантНИРО. 198 с.
9. Науменко Е.Н., Судник С.А., 2016. Видовое разнообразие ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera Latreille, 1829) эстуариев Калининградской области (обзор) // Известия КГТУ. № 40. С. 23–33.
10. Печюлене О., 1963. Зоопланктон Балтийского моря у берегов Литвы и его связь с северной частью залива Куршю Марес// Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Прибалтики. Рига: Зинатне. № 7. С. 58–63.
11. Семенова А.С., 2010. Систематическое положение массовых видов Cladocera Куршского залива Балтийского моря на современном этапе // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. Т. 115. № 3. С. 28–31.
12. Семенова А.С., Чугунов В.К., 2018. Распространение *Moina micrura* Kurz, 1875 (Crustacea: Moinidae) в российской части Вислинского залива Балтийского моря // Российский журнал биологических инвазий. Т. 11. № 1. С. 103–113.
13. Шибаева М.Н., Масюткина Е.А., Матвеева Е.П., Охупкина А.А., 2013. Видовое разнообразие зоопланктона как показатель экологического состояния водоемов Калининградской области // Известия КГТУ. № 28. С. 153–163.
14. Bekker, E. I., Karabanov, D. P., Galimov, Y. R., & Kotov, A. A., 2016. DNA barcoding reveals high cryptic diversity in the North Eurasian *Moina* species (Crustacea: Cladocera) // PloS one. V. 11. № 8. P. e0161737.
15. Dmitrieva O.A., Semenova A.S., 2011. Seasonal dynamics of phyto- and zooplankton and their interactions in the hypereutrophic reservoir // Inland water biology. Vol. 4. No. 3. P. 308–315.
16. Róžańska Z., 1963. Zooplankton Zalewu Wislanego // Zeszyty Naukowe Wysej Szkoły Rolniczej w Olsztynie. V. 16. № 278. P. 41–57.
17. Schmidt-Ries H., 1940. Untersuchungen zur Kenntniss des Pelagials eines Strangewassers (Kurisches Haff) // Zeitschriften fuer Fischerei und deren Hilfswissenschaften. Bd.6, H.2. S. 183–322.
18. Vanhöffen E., 1917. Die niedere Tierwelt des Frischen Haffs // Sitzungbericht der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. № 2. P. 113–147.

Н. Н. Смирнов, А. А. Котов
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

N.N. Smirnov, A.A. Kotov
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of
Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
*E-mail: smirnov08520@mail.ru, alexey-a-
kotov@yandex.ru*

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ РАДИАЦИИ CLADOCERA (CRUSTACEA)

ON THE MORPHOLOGICAL RADIATION IN THE CLADOCERA (CRUSTACEA)

В литературе можно найти много ценных наблюдений и важных обобщений по поводу адаптивной радиации Cladocera. Данное сообщение развивает идеи Н.Н. Смирнова о том, что морфологическая радиация предшествует адаптивной радиации. Примеры, подтверждающие подобное положение, получены в результате изучения Cladocera.

Ключевые слова: морфология, адаптивная радиация, морфологическая радиация

We can find in previous literature many valuable and important generalizations concerning adaptive radiation in the Cladocera. This communication develops the ideas of N.N. Smirnov that the morphological radiation proceeds the adaptive radiation with reference to the Cladocera as a model.

Key words: morphology, adaptive radiation, morphological radiation

Развитие современной науки приводит к значительной, а часто – крайней, специализации исследователей различных групп животных и перенесению тяжести исследований в сторону технологичных "модных" подходов. Но многие аспекты "классической" сравнительной морфологии еще далеко не полностью исследованы и представляют значительный интерес для широкого круга зоологов, в том числе, и использующих самые современные подходы. К настоящему времени накопилось немало новых данных по морфологии современных и вымерших ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Cladocera), которые требуют обобщения в сравнительном аспекте. В литературе можно найти много ценных наблюдений и важных обобщений по поводу адаптивной радиации кладоцер (Smirnov, 1968, 1999; Смирнов, 1971; Fryer, 1968, 1974, 1991). Данное сообщение развивает идеи Н.Н. Смирнова о том, что морфологическая радиация предшествует адаптивной радиации (см., в частности, Smirnov, Kotov, 2009, 2010).

Следует отметить, что адаптивная радиация – это процесс приспособления к определенным условиям среды, которые могут значительно меняться со временем. Морфологическая радиация происходит на основе неопределённо большого числа особей и в течение неопределённо длительного времени. Морфологическая радиация даёт как полезные, так бесполезные формы и даже уродства (Мейен, 1987). Темпы морфологической радиации могут меняться от весьма быстрой до крайне медленной или даже ее полного отсутствия. Последняя ситуация получила название "морфологического стазиса" и широко известна для многих организмов (Charlesworth, Lande, 1982; Sturmbauer, Meyer, 1992).

Стремительная, взрывная морфологическая эволюция была характерна для некоторых немногочисленных таксонов кладоцер, например, европейских представителей подрода *Bosmina* (*Eubosmina*) (Faustová et al., 2011). Однако у большинства кладоцер процессы видообразования, по-видимому, протекают крайне медленно и занимают, как минимум у некоторых представителей, миллионы лет. Представляется, что приспособление к новым условиям среды не может проходить в течение столь продолжительного времени. Ветвистоусые ракообразные – это очень древняя группа, и в ее истории неоднократно бывали моменты относи-

тельно резкой смены условий в водоемах, биоценологических кризисов. Реакция на такие изменения должна быть более оперативной из-за угрозы вымирания, хотя последние явно имели место (Korovchinsky, 2006).

Ранее высказывалось мнение, что древние кладоцеры были животными относительно крупного размера, и его уменьшение в последующем связано, в частности, с усилением пресса планктоноядных рыб на крупноразмерные формы беспозвоночных (Kerfoot, Lunch, 1987). Однако анализ накопившихся к настоящему моменту палеонтологических данных показывает, что за геологически длительное время размер кладоцер не уменьшился (Van Damme & Kotov, 2016). Уменьшение размера, возможно, проходило в пределах отдельных родов независимо друг от друга, захватывало только отдельные группы, в то время как у большинства родов размер в целом изменялся мало. Кладоцеры изначально обособились как группа мелко-размерных ракообразных, и их мелкие размеры – это результат морфологической радиации бранхиопод, причем эта морфологическая радиация явно предшествовала адаптации к различным "современным" биотопам в континентальных водоемах. Последние в палеозое имели облик, абсолютно не соотносящийся с таковым современных водоемов (Пономаренко, 2012; Van Damme & Kotov, 2016).

Предполагается, что подсемейства семейства Chydoridae дифференцировались в среднем палеозое, а роды семейства Daphniidae – в раннем мезозое (Lehman et al., 1995; Sacherová, Hebert, 2003; Котов, 2013). В это время еще не существовало ни планктона, ни литоральной зоны в их современном облике (хотя, конечно, в водоемах присутствовали в некотором виде субстрат и толща воды). Большая часть мезозойских водоемов не имела современных аналогов (Жерихин, 2003; Пономаренко, 2012). Возникновение общего плана строения и жизненной формы планктона и обитателя литорали не может быть объяснено изначальной адаптивной радиацией.

Среди ветвистоусых ракообразных есть как роды с многочисленными видами (*Daphnia*, *Bosmina*, *Chydorus*), так и с немногими. Последнее состояние может как указывать на морфологический стазис, так и на элиминацию промежуточных форм, образовавшихся в результате морфологической радиации. Формирование многочисленных мало различающихся форм, каждая из которых, по крайней мере у кладоцер, может не иметь адаптивных преимуществ, представляется одним из результатов морфологической радиации. С позиций адаптивной радиации достаточно трудно описать формирование в симпатрических условиях множества видов дафний или алоноподобных хидорид, с самыми минимальными морфологическими отличиями между ними.

В пользу изначальной неадаптивности изменений говорят многочисленные случаи конвергенции в морфологической эволюции у разных групп кладоцер. Действительно, каждая гомологическая структура подвергается широкому диапазону изменений – от полной редукции до гипертрофированного укрупнения (Smirnov, Kotov, 2009, 2010). Общие тенденции изменений формы тела кладоцер сводятся к переходу от исходной овальной формы к шарообразной, уплощенной с боков или уплощенной дорзо-вентрально (*Graptoleberis*). Мы склонны видеть в таких случаях, скорее, "ограниченность дизайна" ("design limitation" по: Wake, 1991, см. также Котов, 2013). Лишь впоследствии признаки, приобретенные в рамках морфологической радиации "подогоняются" под конкретные условия среды в ходе адаптивной радиации разных групп.

Следует также принять во внимание тот факт, что часто при анализе адаптивных изменений авторы сосредотачиваются только на одной или нескольких немногочисленных морфологических структурах, в то время как очевидно, что эти структуры эволюционируют во взаимной связи. Причем совершенно не очевидно, что морфологическое видоизменение одной из них не скажется негативным образом на функционировании другой. В некоторых случаях приспособленность к одной из сторон жизнедеятельности прямо приносится в жертву успешности в другой. Например, различные защитные структуры гораздо слабее развиты у самцов по сравнению с самками (Kotov et al., 2009). Эффективность размножения оказывает-

ся важнее, чем защищенность от хищника, успешность в пищедобывательной активности и пр. (Котов, 2013), аналогичные компромиссы описаны также Гливичем (Gliwicz, 2003).

Взаимное формообразующее влияние торакальных конечностей особенно очевидно, оно разобрано подробно на ряде семейств Джеффри Фрайером (Fryer, 1968, 1974, 1991). В ходе эволюции каждой конечности в столь сложной ситуации имело место множество видоизменений, от летальных до нейтральных и полезных (Мейен, 1988), и имела место массовая элиминация множества промежуточных форм. Хотя нам мало понятны филогенетические взаимоотношения между отдельными родами в пределах подсемейств Aloninae и Chydorinae, создается впечатление, что в ходе длительной эволюции ветвистоусых ракообразных в географически удаленных районах происходили аналогичные преобразования морфологии у представителей отдаленно-родственных групп. К настоящему времени у ряда родов хидорид, не являющихся близкими родственниками, имеется гипертрофированный рострум, например у *Leydigiopsis*, ныне обитающего в основном в Неотропической зоне, *Rhynchochydorus* из Австралии и ряда видов рода *Disparalona* (Smirnov & Timms, 1983; Sinev, 2004; Neretina et al., 2018). Данный признак ни в коем случае не может быть признан плезиоформным, имели место явные параллельные преобразования из предкового состояния с коротким рострумом. К сожалению, нам неизвестно время дифференциации отдельных родов хидорид, но не лишено основания предположения, что, по крайней мере, у части хидорид независимые преобразования рострума происходили параллельно на отдельных материках, и морфологическая радиация имела некий предопределенный вектор. В такой процесс вовлекались различные морфологические структуры. Мало того, на отдельных материках, возможно, шла независимая морфологическая радиация формы – появлялись представители с шарообразным, эллипсоидным, удлинённым и латерально уплощенным телом, причем зачастую подвергались аналогичным изменениям таксоны из разных групп, например, возникали параллелизмы между хидоринами и алонинами.

В заключении мы можем сделать вывод о том, что ветвистоусые ракообразные представляют нам явные примеры того, как адаптивная радиация подгоняет под конкретные условия морфологические преобразования, которые появились в ходе морфологической радиации как изначально неадаптивные и элиминирует промежуточные формы с неудачными сочетаниями морфологических признаков.

Авторы благодарят РФФИ за поддержку проекта организации конференции, где данный доклад будет представлен (проект № 18-34-10006 мол_г).

Список литературы

- Жерихин В.В., 2003. Избранные труды по палеоэкологии и фитоценологии. М.: КМК. 542 с.
- Котов А.А., 2013. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera). М.: КМК. 638 с.
- Мейен С.В., 1987. Основы палеоботаники: Справочное пособие. М.: Недра. 403 с.
- Пономаренко А.Г., 2012. Ранние этапы эволюции экосистем континентальных водоемов // Рожнов С.В. (отв. ред.). Ранняя колонизация суши. Гео-биологические системы в прошлом. М.: ПИН РАН. С.92–119.
- Смирнов Н.Н., 1971. Chydoridae фауны мира. – Фауна СССР. Ракообразные. V. 1. N. 2. Л.: Наука. 531с.
- Charlesworth, B., & Lande, R. (1982). Morphological stasis and developmental constraint: no problem for Neo-Darwinism // Nature. V. 296. P. 610–610.
- Faustová M., Sacherová V., Svensson J.-E., Taylor D.J., 2011. Radiation of European *Eubosmina* (Cladocera) from *Bosmina* (E.) *longispina* — concordance of multipopulation molecular data with paleolimnology // Limnol. Oceanogr. V. 56. P. 440–450.
- Frey D.G., 1988. Separation of *Pleuroxus laevis* Sars, 1861 from two species in North America: *Pleuroxus straminius* Birge, 1879 and *Pleuroxus chiangi* n. sp. (Cladocera, Chydoridae) // Can. J. Zool. V. 66. P. 2534–2563.

- Fryer G., 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. V. 254. P. 221–385.
- Fryer G., 1974. Evolution and adaptive radiation in the Macrothricidae (Crustacea, Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. V. 269: 137–274.
- Fryer G., 1991. Functional morphology and the adaptive radiation of the Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda) // Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. V. 331: 1–99.
- Gliwicz Z.M., 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals // Exell. Ecol. V. 12. P. 1–379.
- Kerfoot W.C., Lynch M., 1987. Branchiopod communities: associations with planktivorous fish in space and time // Kerfoot W.C., Sih A. (eds), Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities. Hanover and London: Academic Press. P. 367–378.
- Korovchinsky N.M., 2006. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) as a relict group // Zool. J. Linn. Soc. V. 147. P. 109–124.
- Kotov A.A., Ishida S., Taylor D.J., 2009. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies // Zool. J. Linn. Soc. V. 156. P. 1–56.
- Lehman, N., Pfrender, M. E., Morin, P. A., Crease, T. J. & Lynch, M., 1995. A hierarchical molecular phylogeny within the genus *Daphnia* // Mol. Phyl. Evol. V. 4. P. 395–407.
- Neretina A.N., Garibian P.G., Sinev A.Y., Kotov A.A., 2018. Diversity of the subgenus *Disparalona* (*Mixopleuroxus*) Hudec, 2010 (Crustacea: Cladocera) in the New and Old World // J. Nat. Hist. V. 52. P. 155–205.
- Sacherová V., Hebert P.D.N., 2003. The evolutionary history of the Chydoridae (Crustacea: Cladocera) // Biol. J. Linn. Soc. V. 79. P. 629–643.
- Sinev A.Y., 2004. Redescription of two species of the genus *Leydigiopsis* Sars, 1901 (Branchiopoda, Anomopoda, Chydoridae) // Invert. Zool. V. 1. P. 75–92.
- Smirnov N.N., 1968. On comparative functional morphology of limbs of Chydoridae (Cladocera) // Crustaceana. V. 14. P. 76–96.
- Smirnov N.N., 1999. Morpho-functional grounds of life mode of "Cladocera". X. Specialized "Cladocera" (Phyllopoda: Crustacea) as victims of morphological radiation // Arthropoda Sel. V. 8. N. 1. P. 35–41.
- Smirnov N.N., Kotov A.A., 2009. Morphological radiation with reference to the carapace valves of the Anomopoda (Crustacea: Cladocera) // Int. Rev. Hydrobiol. V. 94. P. 580–594.
- Smirnov N.N., Kotov, A.A., 2010. The morphological radiation of setae of the Cladocera (Crustacea) and their potential for morphogenesis // Int. Rev. Hydrobiol. V. 95(6): 482–519.
- Smirnov N.N., Kotov A.A., Coronel J., 2006. Partial revision of the *aduncus*-like species of *Pleuroxus* Baird, 1843 (Chydoridae, Cladocera) from the southern hemisphere with comments of subgeneric differentiation within the genus // J. Nat. Hist. V. 40. P. 1617–1639.
- Smirnov N.N., Timms B.V., 1983. A revision of the Australian Cladocera (Crustacea) // Rec. Austral. Mus., Suppl. V. 1. P. 1–132.
- Sturmbauer C., Meyer A., 1992. Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes // Nature. V. 358. P. 578.
- Van Damme K., Kotov A.A., 2016. The fossil record of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): Evidence and hypotheses // Earth-Sci. Rev. V. 163. P. 162–189.
- Wake D.B., 1991. Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? // Amer. Nat. V. 138. P. 543–567.

Н. М. Сухих

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург.

N. M. Sukhikh

Federal state budgetary institution of science Zoological institute of Russian academy of sciences,
Saint Petersburg
Susikh1@mail.ru

Е. Н. Абрамова

Федеральное государственное бюджетное учреждение Государственный природный заповедник "Усть-Ленский", Тикси.

E. N. Abramova

Federal state budgetary institution "Lena-Delta Nature Reserve",
Tiksi
abramova-katya@mail.ru

В. Р. Алексеев

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург.

V. R. Alekseev

Federal state budgetary institution of science Zoological institute of Russian academy of sciences,
Saint Petersburg
valekseev2@yahoo.com,

***EUCYCLOPS SERRULATUS* (FISHER, 1851) (CRUSTACEA: COPEPODA: CYCLOPIDAE) В РАМКАХ ЕСТЕСТВЕННОГО АРЕАЛА**

***EUCYCLOPS SERRULATUS* (FISHER, 1851) (CRUSTACEA: COPEPODA: CYCLOPIDAE) WITHIN THE NATURAL RANGE**

Аннотация. Исследования генов CO1 и nITS выявили, что вид *Eucyclops serrulatus* представлен двумя генетическими кладами. Клада 1 включает последовательности *E. serrulatus* из Западной Европы. Клада 2 включает последовательности ракообразных Днестровского лимана и популяций обитающих восточнее Санкт-Петербурга. Морфологические исследования частично подтверждают наличие этих клад, но не в типовой популяции г. Санкт-Петербурга, где обнаружены обе клад, а внешние признаки крайне изменчивы.

Abstract. According to the results of CO1 and nITS genes studies a species *Eucyclops serrulatus* is represented by two genetic clades now. Clade 1 includes the sequences of *E. serrulatus* from Western Europe. Clade 2 contains sequences from the populations inhabiting Russia east of St. Petersburg and crustaceans from Dniester Liman. Morphological studies partially confirm the presence of these clades. But in a typical population in the pond of St. Petersburg both clades have found. At the same time the external features of this population are extremely variable.

Ключевые слова: CO1, ITS, морфометрия; систематика циклопов; *Eucyclops serrulatus*

Keywords: CO1, ITS, morphometrics; *Cyclopoida* systematics; *Eucyclops serrulatus*

Eucyclops serrulatus (Fischer 1851) – широко распространенный в палеарктике вид [1]. Анализ участка митохондриального гена цитохром оксидазы 1 (CO1) показал, что популяция *E. serrulatus* из типового местообитания в Санкт-Петербурге представляет собой две генетические линии, удаленные друг от друга на 27% нуклеотидных замен [2]. Морфологически популяция выглядит более или менее однородной, в связи с чем предполагалось, что это гибридная популяция. Одна из указанных линий рачков была обнаружена также в озере села Голубиное (Клада 1) Закарпатской области Украины, вторая - в Днестровском лимане (Клада

2) Одесской области Украины. Озеро Голубиное принадлежит водосборному бассейну реки Дунай, а Днестровский лиман - водосборному бассейну реки Днестр. Указанные украинские популяции значительно различаются между собой и по морфологическим признакам. Для популяций, принадлежащих разнымкладам, были установлены качественные и количественные морфологические различия. Было обнаружено, что две данных популяции различаются по строению коксальной пластинки P4, у Днестровских особей ее опушение скудное или его может не быть совсем (в т.ч. у самцов), тогда как у особей из Закарпатья мы наблюдаем длинные волосы, достигающие 1/3 длины коксальной щетинки. Вооружение коксоподитов, если и различается, то незначительно. Также различия наблюдались и по вооружению базального сегмента антенн II: днестровские особи обладают более длинными и многочисленными щетинками, хотя количество групп щетинок было одинаково у обеих популяций, что указывает на их принадлежность к одному виду *E. serrulatus*. Из количественных различий были выявлены следующие: соотношение внутренней и наружных щетинок фуркальных ветвей, соотношение длин первого шипа и конечного сегмента экзоподита и соотношение внутренней щетинки к длине конечного сегмента эндоподита P4. Большая часть выявленных морфологических различий на остальных исследованных популяциях не работают. Рачки Клады 1 также были обнаружены в водоемах Франции, Италии и Норвегии. 1 рачок вида *E. serrulatus*, найденный в Удмуртии, принадлежал Кладе 2.

Более ранние исследования типовой популяции из Старого Петергофа под Санкт-Петербургом выявили присутствие морфологических типов А, В и С, различающихся по строению каудальных щетинок, плавательных ног и расположению пор на карапаксе. Типы А и В были также выявлены в популяциях западной Сибири (Тюмень) и Бельгии (Гент) [3]. Эксперименты по скрещиванию не выявили репродуктивных барьеров между этими типами [3].

Материалом для данной работы послужили сборы из водоемов Удмуртской республики (май 2015г.), Архангельска (август 2015г.), дельты реки Лены (август 2014г.) и типового местообитания в Орловском пруду близ Санкт-Петербурга (ноябрь 2015 г.). Был проведен анализ участка гена CO1 для всех указанных популяций и анализ ядерных генов *rITS* для типовой популяции и популяции из Удмуртии и *18S rRNA* только для типовой популяции. Несколько последовательностей *E. serrulatus* было использовано из базы данных GenBank: gb|KC986941, gb|KC986942 (Италия, ген CO1), L81940 (США, ген 18SrRNA), JX134400 (Великобритания, ген 18SrRNA).

Анализ гена CO1 показал, что все исследованные популяции вида *E. serrulatus*, населяющего континентальные водоемы от самой западной точки во Франции до самой восточной точки в дельте Лены, представлены двумя кладами, удаленными на 28% нуклеотидных замен (Рисунок 1). Гибридная зона между двумя этими кладами приходится, по всей видимости, на северо-запад России и захватывает типовое местообитание вида в Орловском пруду Санкт-Петербурга, где наблюдается присутствие обеих клад. Клада 1 включает популяции вида из Западной Европы и Закарпатья. Клада 2 объединяет популяции из Удмуртии, Архангельска и дельты реки Лены.

Можно предположить, что данная филогеографическая картина отражает расселение вида в послеледниковый период. Вероятно, одним из рефугиумов для данного вида был Балканский рефугиум, откуда шло расселение в сторону западной части северной Европы [4, 5]. Для Днестровской группы, можно предположить существование ледникового рефугиума в западной части Черного моря, который был отмечен и для некоторых видов рыб [5, 6], а оттуда шло распространение в сторону Азии и к восточной части северной Европы. Картина, наблюдаемая в районе Санкт-Петербурга, где мы получили смесь гаплотипов, принадлежащих к двум группам, вероятно, является результатом того, что в данной области произошла встреча данных групп. Хотя в целом морфологические различия, выявленные для двух украинских популяций, принадлежащих разным кладам, не работают на остальных популяциях. Такие качественные признаки, как строение коксальной пластинки четвертой пары плавательных ног с некоторыми оговорками скорее подтверждают деление вида на генетические клады. Попытки соотнести клады 1 и 2 и морфологические типы А и В, выделенные ранее в типовой популяции, а также в западной

Сибири (Тюмень) и Бельгии (Гент) [3] также не привели к успеху. Анализ гена COI для нескольких рачков типов А и В показал, что оба типа принадлежали Кладе 1.

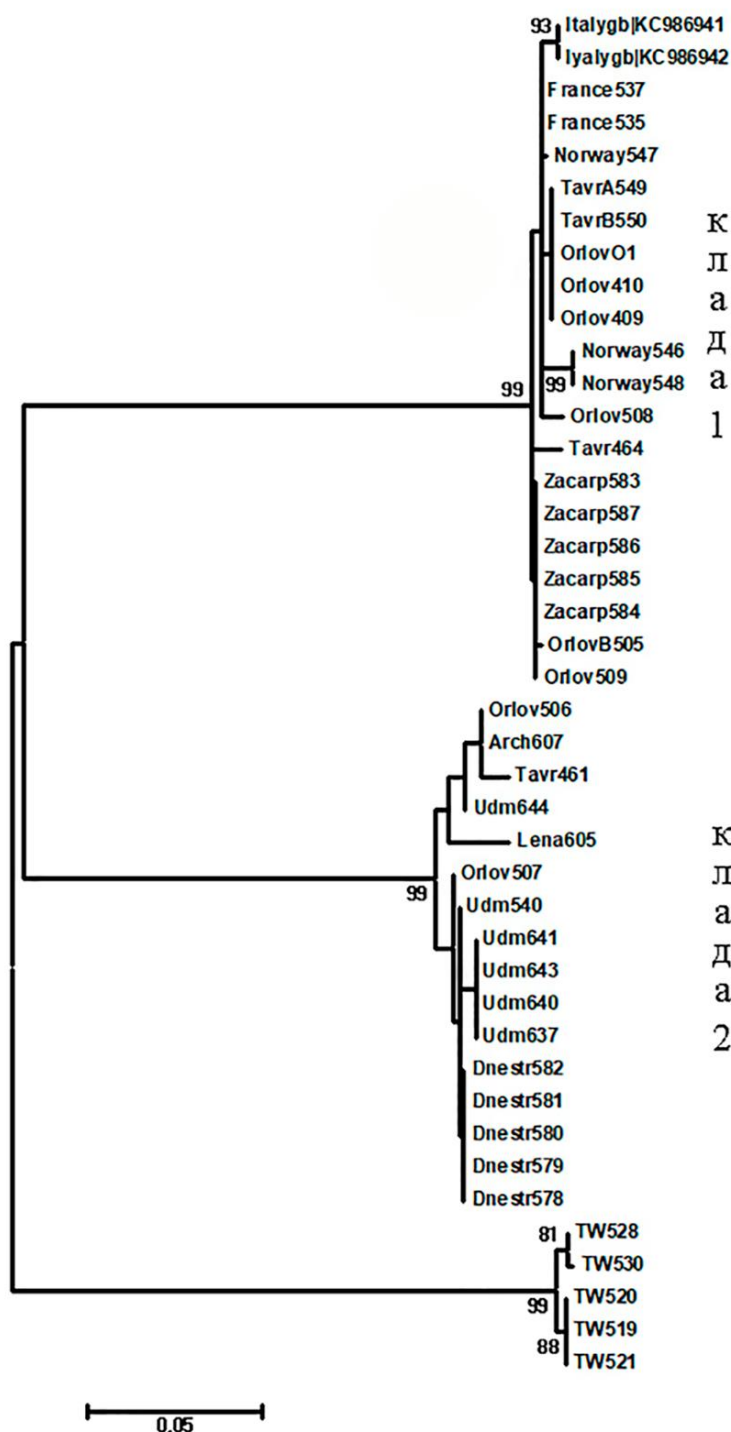


Рис. Филогенетическое дерево, построенное по 42 последовательностям митохондриального гена цитохром с оксидазы 1 (COI, 651 п.о.) вида *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) методом максимального правдоподобия с использованием модели Тамура Неи. В узлах указаны проценты бутстрепа (значения менее 75 не показаны). В качестве внешней группы использованы последовательности *Eucyclops taiwanensis* Sukhikh Alekseev, 2015. Клада 1 включает последовательности *E. serrulatus* из Орловского и Таврического прудов Санкт-Петербурга, пруда в Закарпатской области Украины, озер в Норвегии, Франции и Италии. Клада 2 включает последовательности из Орловского и Таврического прудов Санкт-Петербурга, водотоков в Удмуртской республике и Архангельской области, озера в дельте Лены республики Якутия и Днестровского лимана Одесской области Украины.

Последовательности генов *pITS* также, как и ген *CO1* показали присутствие двух клад в типовом местообитании с различиями в нуклеотидном составе 1,7%, что соответствует шести нуклеотидным заменам. Соответствие этих *pITS* клад кладам, выявленным по гену *CO1*, подтверждено по нескольким рачкам из типового местообитания и из Удмуртии.

Анализ участка гена *18S rRNA* не показал достоверных различий среди проанализированных рачков из типового местообитания, Западной Европы и Сибири. Сравнение с участками последовательностей *18S rRNA* эуциклопсов из США, Восточной Европы также не показало различий. Попытки других авторов использовать данный ген для внутривидовых исследований видов рода *Eucyclops*, также не увенчались успехом [7].

Таким образом, на сегодняшний день вид *E. serrulatus* представлен двумя генетическими линиями, различающимися по митохондриальному и ядерному геномам. Морфологические различия удалось установить для двух Украинских популяций из разных клад. В популяции из типового местообитания вида на генетические различия не удалось найти морфологических, хотя признаки очень изменчивы от рака к раку. Первоначальное предположение о гибридной природе популяции на сегодняшний день не подтвердилось, поскольку анализ ядерных генов выявил наличие двух клад полностью соответствующих митохондриальным кладам. Возможно, на сегодняшний день не удалось установить подходящие морфологические признаки, и со временем на генетические различия будут выявлены и морфологические. Возможно, типы А и В, установленные ранее для типовой популяции на самом деле соответствуют генетическим кладам, а в их идентификации была сделана ошибка (идентификация велась по нескольким ракам). Дальнейшие исследования помогут нам решить эти вопросы и определить, один вид обитает на самом деле в типовом местообитании для вида *E. serrulatus* или два.

Работа была выполнена в соответствии с гостемой АААА-А17-117041910019-2 и поддержана грантом РФФИ АААА-А17-117041010078-8. В ходе исследований была использована федеральная коллекция N 96-03-16 ЗИН РАН. Часть последовательностей гена *CO1* была получена в Канадском Центре баркодинга (Институт Биоразнообразия в г. Онтарио, Канада).

Список литературы

1. Alekseev V.R., Defaye D., 2011. Taxonomic differentiation and world geographical distribution of the *Eucyclops serrulatus* group (Copepoda, Cyclopidae, Eucyclopinae) // Studies on Freshwater Copepoda. Defaye D. et al (Ed.). Leiden: Brill E-Books. P. 41–72.
2. Sukhikh N., Alekseev V., 2015. Genetic and morphological heterogeneity within *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) (Crustacea: Copepoda: Cyclopidae) // Journal of Natural History. V. 49. P. 45–48.
3. Alekseev V.R., Dumont H.J., Pensaert J., Baribwegure D., Vanfleteren J.R., 2006. A redescription of *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) (Crustacea: Copepoda: Cyclopoida) and some related taxa, with a phylogeny of the *E. serrulatus*-group // Zoolgica Scripta. V. 35. P. 123–147.
4. Махров А., Болотов И., 2006. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. Т. 42, № 10. С. 1–16.
5. Costedoat C., Gilles A., 2009. Quaternary Pattern of Freshwater Fishes in Europe: Comparative Phylogeography and Conservation Perspective // The Open Conservation Biology Journal. V. 3. P. 36–48.
6. Hewitt G.M., 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary // Philosophical transactions - Royal Society. Biological sciences. V. 359. P. 183–95.
7. Hamrova E., Krajicek M., Karanovic T., Cerny M., Petrussek A., 2012. Congruent patterns of lineage diversity in two species complexes of planktonic crustaceans, *Daphnia longispina* (Cladocera) and *Eucyclops serrulatus* (Copepoda), in East European mountain lakes // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 166. P. 754–767.

Л. А. Фролова, Н. М. Нигматуллин
Казанский (Приволжский) федеральный университет, г.Казань

L. A. Frolova, N. M. Nigmatullin
Kazan (Volga region) Federal University, Kazan
E-mail: Larissa.frolova@mail.ru, niyaz.nigmatullin.1995@mail.ru

**ПАЛЕОЛИМНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ТУНДРОВОГО ОЗЕРА В ДЕЛЬТЕ
Р. ПЕЧОРЫ НА ТЕРРИТОРИИ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО
ЗАПОВЕДНИКА «НЕНЕЦКИЙ» НА ОСНОВЕ КЛАДОЦЕРНОГО АНАЛИЗА
ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ**

**PALEOLIMNOLOGICAL STUDIES OF TUNDRA LAKE IN THE PECHORA DELTA IN
THE NATIONAL NATURE RESERVE "NENETS" ON THE BASE OF RESEARCH OF
CLADOCERA FROM BOTTOM SEDIMENTS**

Сведения о естественной эволюции озер, удаленных от прямого влияния промышленных объектов, являются фоном для изучения антропогенной динамики водных экосистем, а изучение сообществ гидробионтов в течение длительного временного отрезка с привлечением данных ретроспективного анализа позволяет описать динамику развития водных экосистем под влиянием глобальных климатических изменений. Особую важность представляют для исследований полярные и приполярные регионы в силу того, что воздействие климатических и других экологических изменений имеет тенденцию к усилению в высоких широтах а также в силу крайне малой изученности полярных областей) в палеоэкологическом и палеоклиматическом отношении. Недостаточная изученность отложений озер арктической зоны на границе Европы и Азии затрудняет как воссоздание непрерывного хода ландшафтно-климатических изменений в позднеледниковье в голоцене, так и получение качественных и количественных характеристик климата и экологических условий прошлого. Нами были получены данные для реконструкции климатических и экологических изменений голоцена по результатам исследований колонок донных отложений пяти тундрового озера труднодоступного региона с ограниченным антропогенным воздействием (Государственного природного заповедника "Ненецкий"), на основе применения кладоцерного анализа.

In recent years the negative tendencies of anthropogenic influence on environmental and the climatic changes which are closely connected with it considerably amplified. The weather cataclysms observed in recent years draw attention to a problem of change and forecasting of the climate of more and more representatives from various areas of science and policy. As climatic changes have not only huge ecological, but also economic value, with all importance rises a question of the accuracy of both long-term, and short-term forecasting of the climate of the Earth. Special importance have polar and subpolar regions as impact of climatic and other ecological changes tends to strengthening in high latitudes, and also owing to the lack of studies in polar regions. Extensive continental areas of the Russian Arctic, not only play the leading role in world climatic system, but also quickly, with high sensitivity react to climatic changes. Quantitative reconstruction of ecological and climatic changes in Holocene using results of investigation of sediment cores of five tundra lake from the extremely remote arctic region located behind the polar circle with restricted anthropogenic influence (The national natural park "Nenets") using a subfossil Cladocera.

Ключевые слова: субфоссильные Cladocera, палеоиндикация, тундровые озера, Ненецкий заповедник

Key words: subfossil Cladocera, paleoindication, tundra lake, National nature reserve "Nenets"

Осадки современных озер являются важными палеоэкологическими и палеоэкологическими архивами – в них с хорошим разрешением записаны изменения климата, геомагнитного поля, и других событий эволюции окружающей среды в целом за последние тысячелетия. Исследование донных осадков озер Арктики различными методами, включая методы палеобиологические анализа, является важной задачей при палеоклиматических реконструкциях региона. Важность исследований климата вызвана в первую очередь широким распространением противоречивых катастрофических прогнозов – от предстоящего глобального потепления климата Земли до наступления нового ледникового периода. Мы располагаем большим объемом информации полученной прямыми наблюдениями в гидрометеобсерваториях, распределенных на большей части суши и океанов. Однако эти ряды очень короткие и охватывают в лучшем случае несколько десятков лет. Наблюдения за 100–200 лет имеются по очень ограниченному числу обсерваторий и не могут дать необходимую пространственную детальность. Большие временные интервалы (более 300 лет) могут быть охарактеризованы только косвенными данными («прокси-записи, био- и геопрокси»)

Для понимания современной природной обстановки важно знать ее динамику прежде всего в голоцене (последние 11–12 тыс. лет), так как именно в это время формировались окончательные черты рельефа и гидрографической сети, современное состояние фауны и флоры, а также происходило формирование человеческого общества. Среди этих данных необходимо отдельно выделить исторические записи, а также записи, полученные для всего Голоцена (последние 10–12 тысяч лет) по донным отложениям современных озер.

В качестве биологических палеоиндикаторов на протяжении достаточно длительного времени служат диатомовые водоросли, пыльца, остатки хирономид, ракушковые раки, кремниевые и хитиновые структуры которых, как правило, хорошо сохраняются в донных отложениях (Kienast et. al, 2011). Наиболее «молодой» вид палеобиологического анализа – кладоцерный, на основе рецентных и субфоссильных остатков *Cladocera*, который основывается на идентификации хитиновых структур экзоскелета (головные щиты, карапаксы, постабдомены, постабдоменальные коготки и др.) этой группы водных беспозвоночных (Frolova, 2017; Frolova et al, 2017).

Целью настоящей работы была реконструкция истории возникновения и развития термокарстового озера, существующего на территории государственного природного заповедника «Ненецкий» на основе применения кладоцерного анализа.

Материалы и методы

Район исследования находится за Полярным кругом, на севере Печорской низменности в дельте р. Печоры и на прилегающих территориях и уникален с многих точек зрения. Дельтовые комплексы Печоры, расположенные на территории Ненецкого государственного природного заповедника, представляют собой ценнейшие водно-болотные угодья, богатейшие на северо-востоке европейской части России, согласно Рамсарской конвенции. Ландшафты представлены уникальными северными тундрами, единственными нетронутыми, ненарушенными в Европе равнинными арктическими тундры (Коробка, 2008). В тоже время на территории наблюдается усиление антропогенного воздействия со стороны геологоразведочных компаний, осваивающих многочисленные на территории Печорской низменности газовые и нефтяные месторождения, что может привести в ближайшее время к утрате ненарушенных архивов донных отложений ряда арктических озер.

Климат региона арктический, континентальный, зима суровая, продолжительная и многоснежная; лето короткое и прохладное. Средняя температура воздуха в январе -20°C и ниже, в июле $+8-12^{\circ}\text{C}$. Годовая сумма осадков 400–500 мм, средняя высота снежного покрова 20–30 см, число дней со снежным покровом – около 220 (Гаврилова, 1998).

В рамках совместной научно-исследовательской экспедиции НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии и палеомагнетизма» Института геологии и нефтегазовых технологий Казанского федерального университета (руководитель Фролова Л.А.) и Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (руководитель Фефилова Е.Б.) летом 2017 г. было организована и проведена экспедиция по

изучению арктических озер, расположенных на территории Ненецкого заповедника (Ненецкий АО, дельта Печоры). Большинство озер региона являются малопригодными для проведения палеоэкологических и палеоклиматических реконструкций в силу их географических (например, невысокое положение на уровне моря и, как следствие, значительное воздействие гидрографической сети) и гидрологических особенностей (большинство озер региона характеризуются незначительными глубинами, что приводит к разрушительному для донных архивов ветровому перемешиванию и промерзанию донных осадков). В результате разведочных работ были отобраны колонки донных отложений трех тундровых озер 17-PE-01, 17-PE-02, 17-PE-03, глубина которых превышала глубину максимального промерзания в регионе (>1.2 м).

Для кладоцерного анализа была использована колонка донных отложения безимянного озера 17-PE-03 (Рис.).

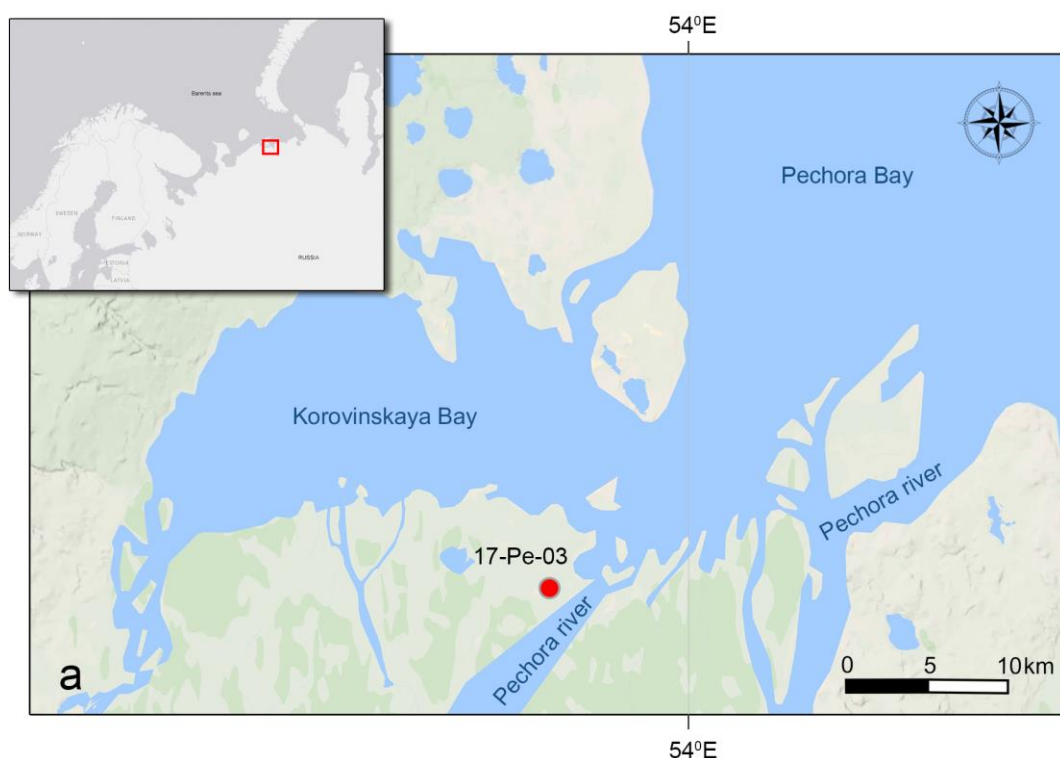


Рис. Карта-схема расположения исследованного тундрового озера 17-Ре-03.

в 1 см где образцы были подвергнуты сублимационной сушке. Для анализа субфоссильных Общая длина колонки составила 48 см. Колонка была нарезана в полевых условиях с высоким разрешением хитиновых структур Cladocera из донных отложений 17-PE-03 использовали методику, описанную А. Корхола и М. Раутио [Korhola, Rautio, 2001]. В лабораторных условиях сухую навеску весом 1–5 г растворяли в 150 мл 10% раствора КОН и нагревали до 75°C в течение 30 минут, аккуратно помешивая деревянной палочкой. Затем суспензию осадков фильтровали через сита с ячейей 50 и 32 мкм, переносили в пластмассовые контейнеры объемом 12,5 мл и окрашивали 0,5% раствором сафранина. Для фиксации проб использовали 96% этанол. Пробы просматривали под световым стереомикроскопом Carl Zeiss Axiolab при увеличении 100-400. Подсчет количества экземпляров определенного таксона проводился на основе максимального количества обнаруженных в пробе остатков определенных структур: головных щитов, постабдоменов или створок раковины. При подсчете остатков карапаксов за один экземпляр Cladocera принимались две обнаруженные в грунте створки раковины. Из каждой пробы были идентифицированы остатки более 100 экземпляров Cladocera. Видовое богатство сообщества оценивалось по числу обнаруженных в горизонте таксонов ветвистоусых ракообразных. Для идентификации использовали как специализированные определители рецентных и

субфоссильных Cladocera (Szeroczyńska et al., 2007), так и определители современных Cladocera (Котов и др., 2010).

Результаты и обсуждение

Тундровое озеро 11-Ре-03 (68°11'30.8"N, 53°47'36.2"E) имеет термокарстовое происхождение (Рис.). Воды озера характеризуются низкой степенью минерализации и преобладанием в ионном составе гидрокарбонатов натрия. Активная реакция среды нейтральная, pH=7,2. Во время нашей экспедиции в конце июля температура воды в озере колебалась в пределах 15.0–15.5°C. Максимальная глубина озера (2.0 м) была зарегистрирована в южной части озера, но большая часть озера характеризуется глубинами в 1–1.5 м.

В результате кладоцерного анализа субфоссильных остатков в пробах донных отложений озера 11-Ре-03 идентифицированы 27 таксонов ветвистоусых ракообразных, в большинстве случаев, до уровня вида, в некоторых случаях – только до уровня рода. Обнаруженные в двух озерах таксоны являются представителями 7 семейств - Bosminidae, Chydoridae, Daphniidae, Polyphemidae, Sididae, Leptodoridae, Macrothricidae. Кроме того, интересно отметить находки в составе кладоцерных сообществ вида *Phreatalona protzi* (Hartwig, 1900), ранее не отмеченного для данного региона России. Вид, как правило, обитает в ручьях и реках на промытом речном песке (Котов, 2010). То есть находки данного вида свидетельствует о перидическом поступлении речных вод в акваторию озер.

Наиболее часто встречающимися таксонами в колонке донных отложений были: *Chydorus sphaericus*, *Alona guttata/rectangula*, *Bosmina (Eubosmina) longispina* (частота встречаемости 100%). Нижняя часть колонки донных отложений характеризуется доминированием холодноводного пелагического таксона *Bosmina (Eubosmina) longispina*, *Chydorus* cf. *sphaericus*, а также мелкими таксонами алон (*guttata/rectangula*). В верхней части колонки донных отложений отмечаются значительные изменения в составе кладоцерного сообщества, наиболее значимыми и часто встречающимися таксонами становятся наряду с *Chydorus sphaericus* s.l., *Pleuroxus uncinatus*, *Alonella nana*. Т.е. изменения в составе кладоцерного сообщества отражают более высокий трофический статус водоема, увеличение количества органической составляющей и процесс зарастания водоема.

Изменения в составе кладоцерного сообщества подтверждаются данными геохимического анализа состава донных отложений, в частности, отмечено увеличение абсолютных значений такого показателя, как потери при прокаливании (ППП). Структура донных отложений характеризуется увеличением пропорции органического материала. PPP варьируется между 0.9 и 2.9% в нижней части колонки донных отложений и последовательно увеличивается до 30.2–32.8% к поверхностным донным отложениям.

Заключение

В составе субфоссильного кладоцерного сообщества тундрового озера 11-Ре-03, расположенного на территории Государственного природного заповедника "Ненецкий", отмечены значительные изменения за исследованный временной промежуток, отражающие, по всей видимости, в первую очередь, изменение трофического статуса водоема и увеличение степени зарастания водоема высшей водной растительностью.

Благодарности

Авторы благодарят всех участников полевых работ на территории государственного природного заповедника «Ненецкий». Кроме того, авторы выражают признательность Синеву А.Ю. и Кею Ванн Дамму за помощь в идентификации представителей рода *Alona*. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-05-00406) и в рамках реализации Программы повышения конкурентоспособности Казанского федерального университета.

Список литературы

Kienast F., Wetterich S., Kuzmina S., Schirrmeister L., Andreev A., Tarasov P., Nazarova L., Kossler A., Frolova L., Kunitsky V., 2011 Paleontological records prove boreal woodland under dry

- inland climate at today's Arctic coast in Beringia during the last interglacial // Quaternary Science Reviews. Vol. 30. 17/18. P. 2134–2159.
- Frolova L.A.* Cladocera from bottom deposits as an indicator of changes in climate and ecological conditions // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2017. Vol. 107, Issue 1. – No 012084. DOI: 10.1088/1755-1315/107/1/012084.
- Frolova L., Frolova A.*, 2017 Implification of ephippium analysis (Cladocera, Branchiopoda, Crustacea) for reconstruction of past environmental changes in Central Yakutia, Russia // 17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM, Conference Proceedings Volume 17, Energy and Clean Technologies, Issue 41, pp. 481–486.
- Szeroczyńska K., Tatur A., Weckström J., Gąsiorowski M., Noryśkiewicz A.M., Sienkiewicz E.*, 2007. Holocene environmental history in northwest Finnish Lapland reflected in the multi-proxy record of a small subarctic lake // Journal of Paleolimnology. V. 38. P. 25–47
- Korhola A., Rautio M.* Cladocera and other branchiopod crustaceans // Tracking environmental change using lake sediments. Vol. 4. Zoological indicators. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 125–165
- Котов А.А., Синев А.Ю., Глаголев С.М., Смирнов Н.Н.* 2010. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т.1. Зоопланктон. Под ред. В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолихина. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 151–276.

УДК 574.58

Е. С. Чертопруд

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия;
Институт экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва, Россия

E. S. Chertoprud

Biological Faculty, Moscow State University Moscow, Russia;
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Moscow, Russia
E-mail: horsax@yandex.ru

НОВЫЕ ДАННЫЕ О HARPACTICOIDA (COPEPODA) СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ (РАЙОН ЗЕМЛИ ФРАНЦА-ИОСИФА)

NEW DATA ABOUT HARPACTICOIDA (COPEPODA) OF NORTHERN PART OF THE BARENTS SEA (FRANTZ JOSEF LAND REGION)

Фауна Harpacticoida (Copepoda) северной части Баренцева моря, является малоизученной. Проанализирован состав гарпактикоид в планктонных пробах из прибрежных вод архипелага Земля Франца-Иосифа и острова Виктория. Выявлено десять новых для региона видов. Составлен общий список фауны группы для северной части Баренцева моря. Оценен биогеографический статус данного района и сходство его фауны с соседними арктическими акваториями на основании состава гарпактикоид.

The studies of fauna of Harpacticoida (Copepoda) of the Northern part of the Barents Sea are scarce. Here we analyzed composition of harpacticoids in plankton samples from neretic water areas of the Frantz Josef Land Archipelago and the Victoria Island. Ten new species for the region were found. Total species list of the harpacticoids fauna of northern part of Barents Sea was composed. The biogeographical position of Northern part of Barents sea has been estimated. Comparative analysis of the harpacticoids faunas of studied region and neighboring Arctic water areas was conducted.

Ключевые слова: Harpacticoida, Copepoda, Баренцево море, видовое богатство, биогеография

Key words: Harpacticoida, Copepoda, Barents Sea, species richness, biogeography

Архипелаг Земля Франца-Иосифа и остров Виктория находятся в самой северной части Баренцева, вблизи границы с Арктическим бассейном Северного Ледовитого океана. Фауна гарпактикоид (Harpacticoida, Copepoda) этого труднодоступного района малоизученна, и представляет интерес, как с экологической, так и с биогеографической точек зрения. В прибрежной зоне этих арктических островов гарпактикоиды обитают при постоянных отрицательных температурах в биоценологических обедненных местообитаниях, характерных для полярных широт (Численко, 1977). В биогеографическом аспекте исследования группы дают новую информацию, необходимую при уточнении статуса фауны высокоширотной Арктики.

Длительное время сведения о разнообразии гарпактикоид прибрежных вод Земли Франца-Иосифа были основаны только на статьях Т. Скотта (Scott, 1898), С.С. Смирнова (1932), а также данных обобщенных в монографии К. Ланга (Lang, 1948). Несколько позже Л.Л. Численко (1977) была подробно описана фауна шельфа архипелага, обитающая на губках и, в меньшей степени, окружающем их грунте. Для острова Виктория исследования гарпактикоид никогда ранее не проводили.

Целью настоящей работы являлось описание состава гарпактикоид в прибрежных водах архипелага Земля Франца-Иосифа и острова Виктория. Параллельно была проведена инвентаризация фауны, и составлен общий список группы для северной части Баренцева моря. На основании анализа ареалов отмеченных гарпактикоид было оценено биогеографическое положение данного района высокоширотной Арктики и проведено сравнение его фауны с прилежащими арктическими акваториями.

Материалы и методы

Район исследований. Сбор материала выполнен в августе 2016 г. в ходе экспедиции «Открытый Океан: Архипелаги Арктики – 2016», организованной Ассоциацией «Морское наследие» на малом парусно-моторном судне «Alter Ego».

Архипелаг Земля Франца-Иосифа, расположенный в северной части акватории Баренцева моря, включает более 192 островов и имеет общую площадь более 16 тыс. км². Архипелаг вместе с окружающей акваторией входит в состав национального парка «Русская Арктика». Сбор материала проходил на двух станциях около самого большого острова архипелага – Земли Георга (в заливе Грея) и острова Ева-Лив, в самой северной части архипелага. Выбранные участки отбора проб находились в зоне зарослей макрофитов на глубинах от 7 до 30 м.

Остров Виктория расположен на границе Баренцева моря и Арктического бассейна Северного Ледовитого океана и находится в 170 км к западу от Земли Франца-Иосифа. Общая площадь острова составляет около 10 км². Сбор материала был выполнен на двух станциях в прибрежной зоне на глубине 30 м.

Методика отбора и первичная обработка проб. Хотя гарпактикоиды являются преимущественно бентосной группой, но их регулярно встречают в пробах придонного слоя воды (Armonies 1989; Nauspie, Polk, 1974). Наиболее часто выходят в толщу воды виды, характерные для зарослей макрофитов (Chertoprud et al., 2017). Появление гарпактикоид в планктонном сообществе является как пассивным, связанным с волновой турбуленцией субстратов, так и активным, при питании микроводорослями. Данный факт делает возможным сбор материала по фауне группы с помощью планктонных сетей. Однако, очевидно, что при такой методике не все жизненные формы гарпактикоид попадают в пробы в равной степени.

Для сбора проб в прибрежной зоне Земли Франца-Иосифа и острова Виктория использовали планктонную сеть Джели с фильтрующим конусом из капронового сита с размером ячеей 100 мкм. На каждой станции было выполнено 3–4 лова сетью от дна до поверхности воды. В дальнейшем собранный материал фиксировали 4% раствором формальдегида.

При камеральной обработке проводили идентификацию всех половозрелых гарпактикоид из проб. Определение выполняли, как по тотальным препаратам, так и по отпрепарированным особям.

Литературные данные. Для составления общего списка фауны гарпактикоид района Земли Франца-Иосифа дополнительно использовали информацию из доступных публикаций по северной части Баренцева моря (Численко, 1977; Смирнов, 1932; Lang, 1948; Scott, 1898).

При сравнении фауны прибрежных вод Земли Франца-Иосифа и острова Виктория с другими регионами, а также анализе ареалов видов использованы материалы базы данных по мировой фауне гарпактикоид (Chertoprud et al., 2010).

Таксономия и жизненные формы. При составлении фаунистических списков была использована таксономическая система, примененная в каталоге гарпактикоид фауны Европы (Costello et al., 2001). Для разделения гарпактикоид на жизненные формы использовали классификацию на основании эколого-морфологических признаков видов и родов (Чертопруд и др., 2006), которая включает: фитальные, планктонные, эпибентосные, роющие и интерстициальные группы форм.

Типология ареалов. К *космополитам* были отнесены виды, отмеченные не менее чем в трех океанах, и распространенные от тропиков до Арктики (Finlay, Fenchel, 2004). *Эндемитами* считали виды с узкими ареалами, приуроченные к одному из изученных локусов. В дальнейшем ареалы этих видов могут оказаться значительно шире, чем известно на настоящий момент, поэтому корректнее называть эту группу «условными эндемиками». Ареалы представителей, встречающихся в бореальной зоне и Арктике или только в Арктике, отнесены к группам *бореально-арктических* и *арктических*, соответственно.

Статистический анализ данных. Сходство таксономической структуры фаун по видовым спискам (качественные данные) было оценено индексом Кульчинского (K):

$$K(x, y) = (a / (a + b) + a / (a + c)) / 2,$$

где *a* число общих видов в фаунах *x* и *y*, *b* и *c* число видов отсутствующих в одной из них. Этот индекс часто используется при проведении биогеографического анализа современных фаун (Murray et al., 2002).

Результаты и обсуждение

Видовое богатство и таксономическая структура фауны. В изученном материале обнаружен 31 вид гарпактикоид (табл.). В прибрежных водах Земли Франца-Иосифа найдено 18 видов, а около острова Виктория 22 вида. Половина (51% от общего видового богатства) этих видов относится к ассоциированным с макрофитами, а 30% – являются эпибентосными. Впервые для северной части Баренцева моря отмечено десять гарпактикоид: *Arthroposyllus serratus* Sars, 1909, *Halectinosoma elongatum* (Sars, 1904), *H. herdmani* (T. & A. Scott, 1894), *Parabradya dilatata* (Sars, 1904), *Amphiascoides debilis* (Giesbrecht, 1881), *Amphiascoides* cf. *proximus*, *Alteutha interrupta* (Goodsir, 1845), *Porcellidium fimbriatum* Claus, 1863, *Tisbe ensifer* Fischer, 1860 и *T. tenera* (Sars, 1905). Практически все они были ранее известны для более южных районов Баренцева моря и других арктических морей. Исключение составляют только *A. cf. proximus* и *P. fimbriatum*, найденные рядом с островом Виктория.

Таблица 1. Состав Harpacticoida, собранных в экспедиции «Открытый Океан: Архипелаги Арктики – 2016» в районе Земли Франца-Иосифа и острова Виктория (Ф – фитальная, Э – эпибентосная, И – интерстициальная, П – планктонная жизненная форма; * – виды впервые обнаруженные для северной части Баренцева моря)

Вид	Жизненная форма	Земля Франца-Иосифа	Остров Виктория
Ancorobolidae			
* <i>Arthroposyllus serratus</i> Sars, 1909	Э		+
Dactylopusiidae			
<i>Dactylopusia tisboides</i> (Claus, 1863)	Ф		+
Ectinosomatidae			
<i>Bradya typica</i> Boeck, 1872	Э	+	
<i>Ectinosoma melaniceps</i> Boeck, 1865	Э	+	
<i>Halectinosoma clavatum</i> (Sars, 1920)	Э		+

<i>H. curticorne</i> (Boeck, 1872)	Э	+	
* <i>H. elongatum</i> (Sars, 1904)	Э	+	+
* <i>H. herdmani</i> (T. & A. Scott, 1894)	Э		+
* <i>Parabradya dilatata</i> (Sars, 1904)	Э	+	
<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1865)	П	+	+
Harpacticidae			
<i>Harpacticus alevtinae</i> Chislenko, 1977	Ф		+
<i>H. flexus</i> Brady & Robertson, 1873	Ф		+
<i>H. uniremis</i> Krøyer, 1842	Ф	+	+
<i>Zaus abbreviatus</i> Sars, 1904	Ф	+	
Laophontidae			
<i>Echinolaophonte horrida</i> (Por, 1964)	Ф	+	+
<i>Paralaophonte hyperborea</i> (Sars, 1909)	Ф	+	
Miraciidae			
* <i>Amphiascoides debilis</i> (Giesbrecht, 1881)	И		+
<i>A. koltunui</i> Chislenko, 1977	И		+
* <i>A. cf. proximus</i>	И		+
<i>Sarsamphiascus minutus</i> (Claus, 1863)	И		+
<i>S. tenuiremis</i> (Brady & Robertson, 1880)	И	+	
Peltidiidae			
* <i>Alteutha interrupta</i> (Goodsir, 1845)	Ф		+
Porcellidiidae			
* <i>Porcellidium fimbriatum</i> Claus, 1863	Ф		+
Pseudotachidiidae			
<i>Danielssenia typica</i> Boeck, 1872	Э	+	+
Tisbidae			
<i>Scutellidium arthuri</i> Poppe, 1884	Ф	+	
* <i>Tisbe ensifer</i> Fischer, 1860	Ф	+	+
<i>T. furcata</i> (Baird, 1837)	Ф	+	+
<i>T. minor</i> (T. & A. Scott, 1896)	Ф	+	
* <i>T. tenera</i> (Sars, 1905)	Ф	+	+
Thalestridae			
<i>Thalestris gibba</i> (Krøyer, 1845)	Ф	+	+
<i>Parathalestris jacksoni</i> (Scott T., 1899)	Ф		+
Общее число видов		18	22

Первый из них *A. proximus* (Scott, 1914) был ранее известен только из прибрежных вод Фолклендских островов (Lang, 1948), расположенных в южной части акватории Атлантического океана. Строение особей, найденных в северной части Баренцева, полностью совпадает с первоописанием вида. Однако, поскольку рисунки описания имеют низкое качество, а типовой локалитет находится в другом полушарии, однозначная идентификация особей из сублиторали острова Виктория на настоящий момент не возможна. Возможно, *A. cf. proximus* в действительности является новым для науки видом. Неожиданной оказалась находка в высокоширотной Арктике *P. fimbriatum*, относящегося к семейству Porcellidiidae, характерному для бореальных широт, а также тропиков и субтропиков (Chertoprud et al., 2010). Вид *P. fimbriatum* ранее был известен из фитальной зоны Индийского океана, северо-востока Атлантического океана, Северного моря, а также юго-восточной части побережья Гренландии (Lang, 1948), что являлось самой северной распространения семейства Porcellidiidae. Находка *P. fimbriatum* в районе острова Виктория значительно расширяет ареал семейства, и ставит под сомнение широко распространенное мнение о приуроченности его распространения к южным тепловодным регионам.

На базе оригинальных и литературных данных составлен список известной фауны Harpacticoida северной части Баренцева моря, включающий 101 вид гарпактикоид (53 рода и 21 семейство). Наибольшее число представителей объединяют три типичных для арктических вод семейства: Ectinosomatidae (16 видов), Miraciidae (15 видов) и Laophontidae (13 видов). Видовое богатство фауны гарпактикоид в этого района относительно невелико по сравнению с Белым морем и прилегающей к материку частью Баренцева моря, фауны которых составляют около 200 видов (Chertoprud et al., 2010). Однако, видовое богатство прибрежной зоны Земли Франца-Иосифа и острова Виктория заметно выше, чем в морях сибирского сектора Арктики (Карское море – 82 вида, море Лаптевых – 75 видов, Восточно-Сибирское море – 40 видов). Данный факт обусловлен как низкой изученностью сибирских морей, так и их климатическими, гидрологическими и биотопическими особенностями, которые будут рассмотрены ниже.

Биогеографическая структура фауны. Отмеченных в северной части Баренцева моря гарпактикоид можно разделить на четыре группы по типам их ареалов.

1. **Бореально-арктические ареалы.** Гарпактикоиды с таким типом ареалов являются наиболее разнообразными в рассматриваемом регионе, и составляют 59% от общей фауны. Сходные данные о преобладании бореально-арктических видов в районе Земли Франца-Иосифа получены в работе Л.Л. Численко (1977). Способность одних и тех же видов обитать как при отрицательных (Земля Франца-Иосифа), так и при плюсовых (например, Белое море не ниже 8 °C) температурах, подчеркивает высокую эвритермность гарпактикоид (Численко, 1977). Кроме того образованию относительно широких ареалов гарпактикоид, несомненно, способствуют их высокие расселительные способности, особенно у эпибентосных и фитальных форм (Chertoprud et al., 2010).

2. **Космополиты.** Данная группа видов объединяет 30% фауны северной части Баренцева моря. Значительная доля космополитов в арктических широтах согласуется с правилом Рапопорта (Stevens, 1989), и отмечена ранее для мировой фауны гарпактикоид (Chertoprud et al., 2010).

3. **Арктические ареалы.** Только четыре вида (*Bradya dubia* Smirnov, 1932, *Halectinosoma chislenki* Clément & Moore, 1995, *Tigriopus incertus* Smirnov, 1932, *Idomenella paracoronata* Huys, 2016), найденных в северной части Баренцева моря, не встречаются за пределами Арктики и субарктики. Редкость гарпактикоид, приуроченных только к высоким широтам, вероятно, в первую очередь, обусловлена низкой изученностью фауны Арктики (Численко, 1977).

4. **Эндемики (условные эндемики).** Все специфические для региона виды (7% от общей фауны) описаны с глубок из сублиторали Земли Франца-Иосифа: *Ameira parascotti* (Chislenko, 1977), *Ectinosoma wiesei* (Chislenko, 1977), *Harpacticus alevtinae* (Chislenko, 1977), *Laophonte aldonae* (Chislenko, 1977), *Paralaophonte innae* (Chislenko, 1977), *Amphiascoides golikovi* (Chislenko, 1977), *A. koltuni* (Chislenko, 1977). Возможно, с повышением изученности региона число локальных эндемиков возрастет.

Сходство фаун разных арктических регионов. Сравнительный анализ фаунистических списков арктических морей показал, что они четко разделяются на две группы (рис.). Первая группа включает сибирские (восточные) моря: Карское, Лаптевых и Восточно-Сибирское. Вторая группа объединяет западные регионы: Белое и Баренцево моря, море Бофорта, прибрежные районы Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Гренландии. Внутри группы западных морей, состав гарпактикоид Земли Франца-Иосифа наиболее близок к фаунам Белого моря и прилегающей к материку части Баренцева моря. Существенное перекрывание списков видов Земли Франца-Иосифа и Белого моря отмечали и ранее (Численко, 1977). Значительная часть различий между фаунами гарпактикоид сибирских (восточных) и западных арктических морей обусловлена разной степенью развитости в них зоны макрофитов. В восточных морях видовое богатство и обилие макрофитов на литорали и в сублиторали очень низкие, что обусловлено гидрологическими и климатическими особенностями регионов (Зинова, Петров, 1970). Литоральная зона морей Сибирского шельфа часто полностью

лишена макрофитов из-за лежащего на ней и перетирающего верхний слой грунта ледяного покрова в зимний период (Виноградова, 1999). Фитальная зона в сублиторали также обеднена, поскольку отсутствуют твердые субстраты, на которых происходит закрепление водорослей. Вынос неорганической взвеси и ила крупными сибирскими реками приводит к заилению шельфа и повышению мутности воды (Зинова, Петров, 1970). В западной группе морей, напротив разнообразие флоры макрофитов и, как следствие, ассоциированной с ней фауны относительно высоки (Виноградова, 1999).

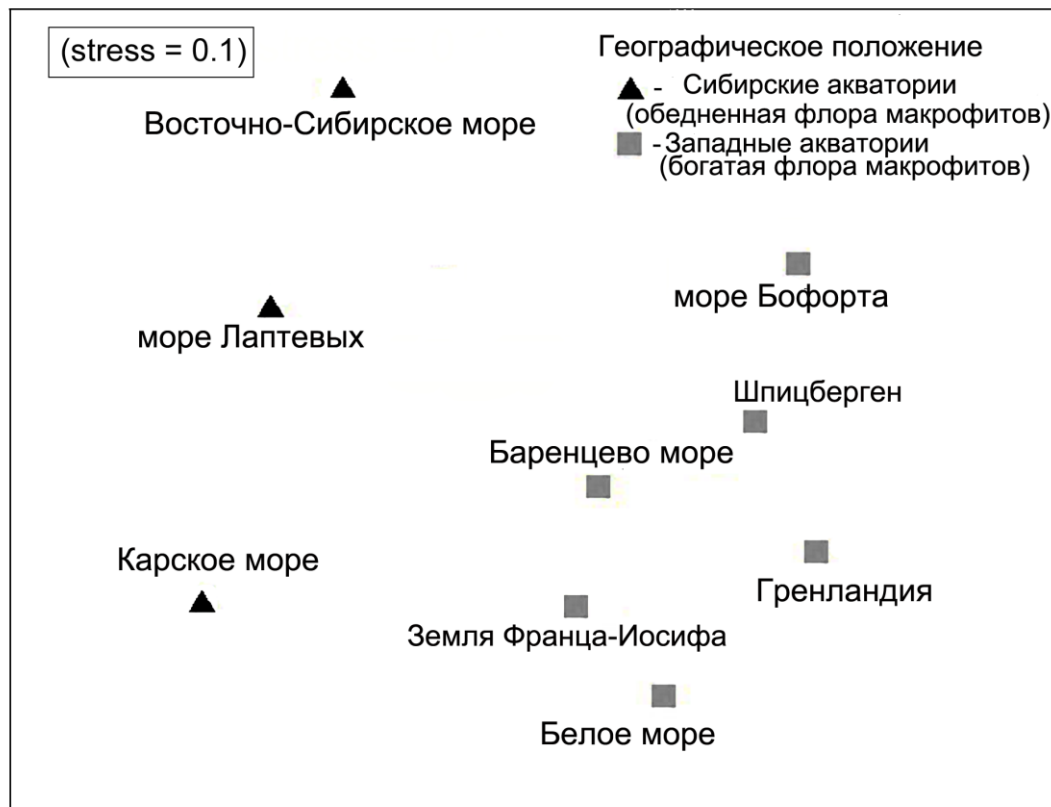


Рис. Сходство фаунистических списков гарпактикоид из различных морских акваторий Арктики, представленное в виде двумерного шкалирования (MDS) на основании индекса Кульшинского (MDS) (stress = 0.1).

Таким образом, фауна гарпактикоид северной части акватории Баренцева моря является относительно богатой и разнообразной не смотря на суровые климатические условия высокоширотной Арктики. Наличие в сублиторали региона зарослей макрофитов положительно сказывается на видовом богатстве фауны. В настоящее время, видовое богатство гарпактикоид в районе Земли Франца-Иосифа и острова Виктория уступает Белому морю и приматериковым участкам акватории Баренцева моря, но является более высоким, чем в сибирских морях, лишенных выраженной зоны макрофитов.

Благодарности

Экспедиция к архипелагу Земля Франца-Иосифа и острову Виктория была поддержана грантом проекта ПРООН/ГЭФ Минприроды России «Задачи сохранения биоразнообразия в политике и программах развития энергетического сектора России». Исследования таксономии, экологии и биогеографии гарпактикоид поддержаны грантом РФФИ (17-04-00337-а). Автор приносит глубокую благодарность А.Б. Крашенинникову, Е.М. Кузьмину, Д.С. Моисееву собравшим материал, а также научному руководителю рейса М.В. Гаврило.

Список литературы

- Виноградова К.Л. 1999. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России // Новости систематики Низших Растений. Т. 33. С. 14–24.
- Зинова А.Д., Петров И.Е. 1970. Пути формирования флоры морских макроскопических водорослей Арктического бассейна // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л: Гидрометеиздат. С. 162–165
- Смирнов С.С. 1932. К фауне Copepoda, Harpacticoida Земли Франца-Иосифа // Труды Арктического Института. Т. 2. С. 195–214.
- Чертопруд Е.С., Чертопруд М.В., Кондарь Д.В., Корнев П.Н., Удалов А.А. 2006. Разнообразие таксоценов Harpacticoida (Copepoda) песчано-илистой литорали Кандалакшского залива Белого моря // Океанология. Т. 46. № 4. С.10–19.
- Численко Л.Л. 1977. Гарпактициды (Copepoda, Harpacticoida) с губок Земли Франца-Иосифа // Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий. Исследования фауны морей. 1977. Т. 44. № 22. С. 237–276.
- Armonies W. 1989. Meiofauna emergence from intertidal sediment measured in the field: significant contribution to nocturnal planctonic biomass in shallow water // Marine Ecol. Prog. Ser. V. 43. P. 29–43.
- Chertoprud E.S., Garlitskaya L.A., Azovsky A.I. 2010. Large-scale patterns in marine benthic harpacticoid diversity and distribution // Marine Biodiv. V. 40. Iss. 4. P. 301–315.
- Chertoprud E.S., Frenkel S.E., Sokolova A.M., Dimante-Deimantovica I. 2017. Harpacticoida (Copepoda) from neritic zone of the Sea of Okhotsk: are meiobenthic copepods diverse in the plankton? // Materials of 13-th International Conference on Copeopoda. Los Angeles: WAC. P. 100.
- Costello M.J., Embrow C., White R. 2001. European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification // Coll. Patrimoine Naturels. 2001. V. 50. 463 p.
- Finlay B.J., Fenchel T. 2004. Cosmopolitan metapopulation of free-living microbial eucariotes // Protist. V. 155. P. 2376–244.
- Hauspie R., Polk P.H. 1974. Swimming behaviour patterns in certain benthic harpacticoids (Copepoda) // J. Marine Biol. Ass. U K. V. 76. P. 95–103.
- Lang K. Monographi der Harpacticiden. Lund: Hakan Ohlssons Boktryckery, 1948. V. 1, 2. 1682 pp.
- Murray K.G., Winnett-Murray K., Hertel L 2002. Species diversity, island biogeography, and the design of nature reserves. In: Donnell MAO' (ed) Tested studies for laboratory teaching. ABLE, Oklahoma, 23:125–143
- Scott T. 1898. Report on the marine and freshwater Crustacea from Franz-Josef Land, collected by Mr. William S. Bruce, of the Jackson-Harmsworth expedition // Journal of Linnean Society. Zoology. V. 27. P. 60–126.
- Stevens G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics // American Naturalist. 133. P. 240–256.