



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

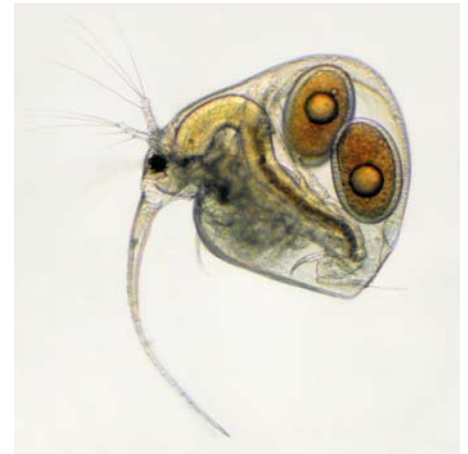


Научный совет по гидробиологии
и ихтиологии РАН



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

Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод



**АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ
РАКООБРАЗНЫХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД**

**Материалы лекций и докладов
Международной школы-конференции**

**Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия, Борок, 5–9 ноября 2012 г.**

УДК 595.3(28)+574.5(063)

Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод // Сборник лекций и докладов Международной школы-конференции. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 5–9 ноября 2012 г. – Кострома: ООО Костромской печатный дом, 2012. – 336 с. ISBN 978-5-91806-009-4.

В сборнике материалов Международной школы-конференции представлено содержание лекций и докладов участников по результатам изучения ракообразных континентальных вод. Сборник рассчитан на гидробиологов, ихтиологов и экологов широкого профиля.

Редакционная коллегия:

доктор биологических наук *Н.М. Коровчинский*
кандидат биологических наук *С.М. Жданова*
доктор биологических наук *А.В. Крылов* (отв. редактор)

Проведение конференции осуществлено при поддержке РАН и гранта РФФИ 12-04-06100-г.

Сборник издан за счет средств РФФИ (грант 12-04-06100-г).

ISBN 978-5-91806-009-4

© 2012 г. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, макет, оформление, верстка

© 2012 г. Коллектив авторов, текст

© 2012 г. ООО Костромской печатный дом

Предисловие

Изучение любого организма может быть столь многогранным, что он будет достоин проведения отдельной конференции. И любой таксон из представителей ракообразных не является исключением. Поэтому изначально идея проведения Международной школы-конференции «Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод» показалась неподъемной. Но энергия Николая Михайловича Коровчинского, всеобъемлющая поддержка Николая Николаевича Смирнова и Алексея Алексеевича Котова, понимание со стороны администрации Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН вселили однозначное убеждение в необходимости сбора исследователей, так или иначе связанных с изучением ракообразных в составе разнообразных морфо-экологических групп беспозвоночных континентальных вод.

Оргкомитет возглавил академик РАН *Юрий Юлианович Дгебуадзе* (ИПЭЭ РАН), в состав оргкомитета вошли *Н.М. Коровчинский* (ИПЭЭ РАН), *Н.Н. Смирнов* (ИПЭЭ РАН), *И.К. Ривьер* (ИБВВ РАН), *А.А. Котов* (ИПЭЭ РАН), *В.П. Семенченко* (ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»), *В.В. Вежновец* (ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»), *В.И. Лазарева* (ИБВВ РАН), *А.В. Крылов* (ИБВВ РАН), а сложнейшую работу секретаря конференции взяла на себя *С.М. Жданова* (ИБВВ РАН).

Представленные в настоящем сборнике материалы лекций и докладов свидетельствуют о том, что с изучением ракообразных связаны самые актуальные и самые вечные проблемы биологии и экологии континентальных вод.

Открывают сборник материалы лекций. Здесь представлен краткий очерк истории систематико-фаунистических исследований ракообразных внутренних водоемов России (*Н.М. Коровчинский*), результаты современных исследований десятиногих ракообразных (*Р.Р. Борисов*), мизид (*М.Е. Данелия, В.В. Петряшев, Ристо Ваинола (Risto Väinölä)*), конхострак (*Т.И. Добрынина*), ветвистоусых ракообразных (*Н.М. Коровчинский, А.А. Котов, А.Ю. Синёв, Е.И. Беккер*), эктопаразитических ракообразных (*В.Н. Михеев, А.Ф. Пастернак*), гарпактицид (*Е.Б. Фефилова*), амфипод (*В.В. Тахтеев, Д.А. Сидоров*) оценено современное состояние исследований физиологии кладоцер (*Н.Н. Смирнов*).

Материалы докладов участников школы-конференции посвящены результатам самых разнообразных исследований, которые знакомят с новыми данными по биоразнообразию и структуре ракообразных планктона и бентоса, роли в функционировании экосистем внутренних вод, а также индикации экологического состояния водоемов и водотоков. Большая часть работ информирует о расширении ареалов ракообразных разных таксономических групп, их натурализации и отношениях с другими видами раков. Значение ракообразных в существовании сообществ толщи воды, по всей видимости, послужило основанием для ряда авторов представить материалы по всем таксономическим группам зоопланктона — Cladocera, Copepoda и Rotifera.

Хочется надеяться, что представленные в сборнике статьи помогут исследователям расширить собственные познания эволюции, биологии и экологии таких разнообразных, интереснейших и незаменимых для жизни внутренних вод организмов, какими являются ракообразные.

Оргкомитет конференции выражает искреннюю признательность администрации ИПЭЭ РАН и ИБВВ РАН за понимание и поддержку, Российскому фонду фундаментальных исследований за выделение гранта (12-04-06100-г), благодаря которому осуществлено издание настоящего сборника, а также подготовлена школа-конференция.

А. Крылов

МАТЕРИАЛЫ ЛЕКЦИЙ

ДЕСЯТИНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (DECARODA) КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Р.Р. Борисов

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
Россия, 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17, borisovrr@mail.ru

В работе рассмотрена фауна десятиногих ракообразных континентальных водоемов Северной Евразии. Видовое богатство пресноводных десятиногих ракообразных данного региона уступает большинству биогеографических районов мира. Современная структура фауны десятиногих ракообразных Северной Евразии сформировалась под действием двух основных факторов: последнего ледникового периода и деятельности человека. Сегодня основные изменения в фауне десятиногих ракообразных Северной Евразии связаны с инвазиями чужеродных видов, увеличением их ареалов, сокращением и исчезновением популяций некоторых нативных видов, а также распространением нативных видов на территориях, ранее недоступных для них из-за географических препятствий.

В данной работе мы рассматриваем фауну десятиногих ракообразных континентальных водоемов региона, включающего Европу, Турцию и страны, расположенные на территории бывшего СССР, что приблизительно соответствует границам Северной Евразии. Фактически за пределами нашего внимания оказывается север Китая, Японии, КНДР, а также Монголия. Это связано с тем, что основная масса публикаций по фауне данных регионов приведена в региональных журналах и не имеет полноценной версии на английском языке, кроме того, на юге Китая и Японии обитает богатая пресноводная фауна креветок и крабов, рассмотрение которой выходит за пределы целей данной работы, а выделение видов, занимающих северные регионы этих стран, вызывает существенные трудности.

Отряд десятиногих ракообразных (Decapoda) объединяет 14756 видов (Grave et al., 2009). Представители отряда освоили все виды водной среды от морской пелагиали до пресных и пещерных водоемов, а некоторые виды даже вторглись на сушу. Декаподы являются одними из самых крупных представителей пресноводных и сухопутных беспозвоночных. Виды, обитающие в пресноводных и солоноватоводных водоемах, относятся, преимущественно, к инфраотрядам: раки Astacidea; крабы Brachyura; настоящие креветки Caridea. Часть представителей инфраотряда крабоиды успешно ведет частично сухопутный образ жизни, а *Birgus latro* (пальмовый вор), длина тела которого может достигать 40 см, а масса — 4 кг, является одним из самых крупных наземных членистоногих.

Таблица 1. Географическое распределение пресноводных десятиногих ракообразных в мире (число видов/число родов)

Регион	Речные раки	Пресноводные креветки	Полностью пресноводные крабы
Мировая фауна	638/33 ¹	655/59 ²	1476/238 ³
Северная Евразия*	21/5 ⁴	32/11 ⁴	13/1 ⁴
Палеарктика	21/5 ⁴	47/14 ²	90/10 ³
Афротропика	9/1 ¹	92/17 ²	137/20 ³
Индомалайская зона	0/0 ¹	349/21 ²	714/117 ³
Неарктика	382/12 ¹	17/5 ²	16/2 ³
Австралия	151/9 ¹	87/15 ²	52/9 ³
Неотропика	64/7 ¹	109/17 ²	313/56 ³
Острова Океании	0/0 ¹	25/6 ²	0/0 ³

¹ — Crandall, Buhay, 2008; ² — Grave et al., 2008; ³ — Yeo et al., 2008;

⁴ — оригинальные данные (без учета видов-вселенцев);

* — Европа, Турция и страны, расположенные на территории бывшего СССР.

Среди обитающих в пресноводных водоемах креветок наиболее специализированным является семейство Atyidae, включающее практически исключительно пресноводных представителей, и семейство Palaemonidae (подсем. Palaemoninae), в которое, помимо пресноводных, входят также виды, предпочитающие солоноватоводные и морские водоемы.

Из 6559 видов (De Grave et al., 2009), объединяемых в инфраотряд Brachyura, в пресных водоемах зарегистрированы в общей сложности 1476 видов, а 1306 являются исключительно пресноводными (то есть ведут пресноводный, полуводный или сухопутный образ жизни, а их онтогенез проходит полностью вне морской воды) (Yeo et al., 2008). Восемь семейств брахиурных крабов считаются исключительно пресноводными (Pseudothelphusidae, Trichodactylidae, Potamonautidae, Deckeniidae, Platythelphusidae, Potamidae, Gecarcinucidae and Parathelphusidae), кроме того, крабы, обнаруживаемые в пресноводных водоемах, включают в себя эвригалльные или физиологически пресноводные виды (Хлебович, Комендантов, 1985) из преимущественно морских семейств (например, Sesarmidae, Varunidae, Hymenosomatidae) (Yeo et al., 2008).

Обитающих в континентальных водоемах десятиногих ракообразных можно разделить на две группы: Полностью пресноводные, способные обитать на всех стадиях жизненного цикла вне морских или солоноватоводных водоемов, при этом для этих видов в подавляющем большинстве характерно наличие прямого развития, при котором из богатых желтком яиц вылупляются сразу ювенильные особи. К этой группе относятся, в пер-

Инфраотряд Astacidea насчитывает более 650 видов (De Grave et al., 2009), подавляющее большинство которых принадлежит к двум надсемействам речных раков: Astacoidea и Parastacoidea, обитающим преимущественно в пресноводных водоемах (табл. 1). Надсемейство Astacoidea состоит из двух семейств Astacidae и Cambaridae, представители которых населяют водоемы Северного полушария. Надсемейство Parastacoidea включает одно приуроченное к Южному полушарию семейство Parastacidae. Интересно, что речные раки полностью отсутствуют в Азии, где достигают максимума видового богатства пресноводные крабы и креветки (табл. 1).

Инфраотряд Caridea в настоящее время состоит из 3268 видов (De Grave et al., 2009), из которых более 655 видов пресноводных (De Grave et al., 2008) (табл. 1).

вую очередь, таксоны, давно перешедшие к обитанию в пресных водоемах, такие как, например, речные раки, пресноводные крабы, креветки семейства *Atyidae*.

Частично пресноводные и солоноватоводные — это эвригалинные виды из преимущественно морских семейств и виды, лишь часть жизненного цикла проводящие в пресных водоемах. Эти виды могут быть очень хорошо приспособлены к обитанию в пресных водоемах, однако большинство из них не имеют прямого развития и проходят хотя бы в сокращенном виде (1–2 стадии) личиночное развитие, которое чаще всего проходит в море, эстуариях или солоноватоводных водоемах.

Естественно, что представители трех инфраотрядов осваивали пресные воды абсолютно независимо. Кроме того, внутри инфраотрядов переход к жизни в пресных водоемах происходил чаще всего в нескольких независимых друг от друга группах. Так, например, для креветок предполагается, как минимум, три (*Palaemonidae*, *Atyidae*, *Alpheoidea*) независимых вторжения в пресные водоемы (De Grave et al., 2008). Пресноводные крабы и креветки не являются монофелитическими группами (Grave et al., 2008; Yeo et al., 2008), в отличие от речных раков, которые вместе с *Nephropoidea* образуют единую группу *Astacidea* (Crandall, Buhay, 2008). Вместе с тем нельзя не отметить схожесть некоторых приспособленческих черт, возникших параллельно в разных группах пресноводных декапод: эмбрионизация развития, полное или частичное исчезновение стадии планктонной личинки, увеличение размера яиц и сокращение их числа.

Речные раки и пресноводные крабы, несмотря на внешние различия, в большинстве занимают очень близкие экологические ниши (ведут бентосный образ жизни, роют норы, преимущественно всеядны), что отчасти объясняет незначительное пересечение территорий, занимаемых этими группами (табл. 1).

Связь с морем на личиночной стадии «частично пресноводных» видов в ряде случаев не мешает проводить им глубокую экспансию пресноводных водоемов. Таким примером может служить китайский мохнорукий краб *Eriocheir sinensis*. Китайский мохнорукий краб — катадромный вид, взрослые особи которого проникают в реки на сотни километров выше устья, а на нерест возвращаются в море, где проходит личиночное развитие. Более того, успешному расселению этот вид во многом обязан возможности на личиночной стадии использовать для расселения морские водоемы. Завезенный в Европу в 1920 г. этот вид на данный момент зарегистрирован в большинстве приморских стран (Макаров, 2004), и даже проник в водоемы стран, не имеющих выхода к морю, например, он отмечен в Венгрии (Puky et al., 2005) в Чешской Республике (Хлебович, Комендантов, 1985). В России этот вид обитает в Калининградской области и Финском заливе (Старобогатов, 1995), отмечен в Ладожском озере (Panov, 2006) и Волге (Shakirova et al., 2007).

Во многих таксонах десятиногих ракообразных даже на уровне одного рода зависимость от солоноватоводных водоемов проявляется в разной степени. Например, гигантская пресноводная креветка *Macrobrachium rosenbergii* имеет 11 личиночных стадий, для нормального развития которых необходима вода с соленостью 10–20‰, а креветка *Macrobrachium nipponense* — 9, развитие которых может проходить как в пресной, так и в солоноватой (до 5–7‰) воде (Uno, Kwon, 1969; Хмелева и др., 1997).

С другой стороны, в таксонах, которые представлены практически исключительно пресноводными видами, отдельные представители могут обитать в эстуариях, солоноватоводных или морских водоемах. Например, в Каспийском море и в лиманах Черного моря живут речные раки *Caspiastacus pachipus* и *Pontastacus eichwaldi* (Старобогатов, 1995).

Можно сделать предположение, что переход к обитанию в пресной воде происходил и происходит постепенно или ступенчато у близких видов независимо друг от друга. Стимулом для перехода может являться изменение экологических условий, например «пульсация солености» в отдельных водоемах. В частности, Я.А. Бирштейн и Л.Г. Виноградов (Бирштейн, Виноградов, 1934) сформулировали теорию, согласно которой центр видообразования Европейских речных раков находился в Понто-Каспийском бассейне, а их вселение и распространение в пресных водоемах Европы происходило тремя «волнами»: 1-я «волна» — *Astropotamobius torrentinus* и *Astropotamobius pallipes*; 2-я «волна» — (широкопалые раки) виды родов *Astacus* и *Caspiastacus*; 3-я «волна» — (длиннопалые раки) виды рода *Pontastacus*.

В таблице 2 представлен список видов и ареалы распространения десятиногих ракообразных, обитающих в континентальных водоемах, расположенных в Северной Евразии (Европа, Турция и страны, расположенные на территории бывшего СССР). В ряде случаев относительно таксономического статуса вида или группы ракообразных исследователями выражались разные мнения. В таких случаях для видов, обитающих преимущественно на территории Европейского союза, приоритет отдавался мнению европейских исследователей, тогда как для видов, обитающих преимущественно на территории России и стран бывшего СССР, мы придерживались точки зрения, высказываемой Российскими исследователями, в частности Я.И. Старобогатовым (1995).

В целом видовое богатство пресноводных десятиногих ракообразных Полярктики меньше, чем в большинстве других биогеографических регионах (табл. 1). Еще более скромно выглядит фауна Северной Евразии (табл. 1), на фоне мировой фауны пресноводных креветок и крабов она представляется скудной окраиной мировых центров разнообразия.

Описывая фауну декапод Северной Евразии, следует отметить два важных момента.

Во-первых, на значительной территории Северной Евразии (север Европы и Дальнего Востока, Камчатка, большая часть территории Сибири) представители десятиногих ракообразных в континентальных водоемах отсутствуют. Населяющие западный и восточный регионы десятиногие ракообразные оказываются в значительной степени изолированы друг от друга. Это выражается, в том числе, в таксономических различиях фаун этих двух регионов. В частности, нативные виды речных раков, обитающие на территории Европы и прилежа-

щих к ней территориях, относятся к семейству Astacidae, а обитающие на Востоке Евразии виды — к семейству Cambaridae. В Европе и Передней Азии нативные виды пресноводных крабов принадлежат исключительно к роду *Potamon*, представители которого отсутствуют на Востоке. Креветки, населяющие пресные водоемы Европы, относятся преимущественно к семейству Atyidae, представители которого ведут практически исключительно пресноводный образ жизни. На Востоке, напротив, в пресных водоемах преобладают представители семейства Palaemonidae, в которое входят как исключительно пресноводные, так и преимущественно морские виды.

Таблица 2. Список видов десятиногих ракообразных континентальных водоемов Северной Евразии (Европа, Турция и страны, расположенные на территории бывшего СССР)

Таксоны	Распространение	Источник	Прим.
Инфраотряд Astacidea			
Надсем. Astacoidea			
Сем. Astacidae			
<i>Astacus astacus</i> (L., 1758)	Австрия, Албания, Англия, Андорра, Белоруссия, Бельгия, Болгария, Босния-Герцеговина, Венгрия, Германия, Греция, Грузия, Дания, Латвия, Литва, Македония, Молдова, Нидерланды, Норвегия, Польша, Россия, Румыния, Словакия, Словения, Украина, Финляндия, Франция, Хорватия, Чешская Республика, Швейцария, Эстония, Югославия. Недавно интродуцирован: Италия, Кипр, Лихтенштейн, Люксембург, Украина, Великобритания, возможно, Турция и Крит.	Старобогатов, 1995; Edsman et al., 2010; Füreder, et al., 2002; Holdich, 2002	П И ¹
<i>A. colchicus</i> Kessler, 1876	Западная Грузия. Входит в группу широкопалых раков (<i>Astacus astacus</i>)	Старобогатов, 1995; Holdich, 2002	П И ¹
<i>Astopotamobius torrentium</i> (Schranck, 1803)	В основном горные районы Западной Европы. Албания, Австрия, Англия, Болгария, Босния-Герцеговина, Венгрия, Германия, Греция, Италия, Люксембург, Македония, Румыния, Сербия, Словакия, Словения, Турция, Франция, Хорватия, Чешская Республика, Черногория, Швейцария, Югославия.	Старобогатов, 1995; Füreder et al., 2010; Holdich, 2002; Kozák et al., 2002; Martin et al., 2008; Petrescu, Petrescuthe, 2010; Puky et al., 2005	П И ¹
<i>A. pallipes</i> (Lereboullet, 1858)	Австрия, Босния-Герцеговина, Германия, Италия, Лихтенштейн, Черногория, Словения, Испания, Франция, Хорватия, Швейцария, Великобритания, Северная Ирландия	Chiesa et al., 2011; Füreder et al., 2010; Holdich, 2002	П И ¹
<i>Pontastacus leptodactylus</i> (Eschscholtz, 1823)	<i>P. l. leptodactylus</i> (Eschscholtz, 1823) По всей Восточной Европе, кроме севера, интродуцирован в большинстве стран Европы. <i>P. l. boreoorientalis</i> (Birstein & Winogradow, 1934) По северу Восточной Европы и по Западной Сибири Группа <i>длиннопалых раков</i> (<i>Astacus leptodactylus</i>) включает в себя все виды рода <i>Pontastacus</i> . Раки из этой группы обитают: Австрия, Азербайджан, Беларусь, Болгария, Босния-Герцеговина, Хорватия, Грузия, Греция, Венгрия, Иран, Израиль, Казахстан, Киргизстан, Молдова, Румыния, Россия, Сербия, Словакия, Турция, Туркменистан, Украина, Узбекистан. Интродуцированы: Армения, Бельгия, Великобритания, Германия, Дания, Италия, Латвия, Литва, Люксембург, Нидерланды, Польша, Финляндия, Франция, Чешская Республика, Швейцария	Старобогатов, 1995; Яковлева, Яковлев, 2010; Gherardi, Souty-Grosset, 2010; Harlioglu, Harlioglu, 2006; Kozák et al., 2002; Martin et al., 2008; Petrescu, Petrescuthe, 2010; Puky et al., 2005; Бирштейн, Виноградов, 1934	П И ¹
<i>P. intermedius</i> Brodsky, 1981	Малоазиатские и европейские реки Мраморного моря, возможен в западном Закавказье	Старобогатов, 1995	П
<i>P. salinus</i> (Nordmann, 1842)	Реки, впадающие в северо-западную часть Черного моря, юг Белоруссии	Старобогатов, 1995	
<i>P. pylzovi</i> (Skorikov, 1911)	Бассейн Куры, Туркменистан В начале 20-го века был пересажен в окрестности Шымкента (Казахстан) и Ташкента (Узбекистан)	Бирштейн, Виноградов, 1934 Старобогатов, 1995	П И ¹
<i>P. kessleri</i> (Schimkewitsch, 1884)	Нижняя часть бассейна Сыр-Дарьи и реки системы Иргиз-Тургая (Казахстан)	Старобогатов, 1995	П
<i>P. cubanicus</i> (Birstein & Winogradow, 1934)	Бассейны Кубани и Дона, река Ингулец	Старобогатов, 1995	П И ¹
<i>P. danubialis</i> Brodsky, 1981	Водоемы Килийской дельты Дуная; интродуцирован в окрестности Киева	Старобогатов, 1995	П И ¹
<i>P. eichwaldi</i> (Bott, 1950)	<i>P. e. eichwaldi</i> (Bott, 1950) Дельта Волги, Каспий <i>P. e. bessarabicus</i> Brodsky, 1981 Днестровский и Кучурганский лиманы	Старобогатов, 1995	П Э
<i>Caspiastacus pachipus</i> (Rathke, 1837)	Эстуарии рек Черного и Азовского морей, Каспий. Азербайджан, Казахстан, Россия, Туркменистан, Украина.	Старобогатов, 1995; Gherardi, Souty-Grosset, 2010	П Э
<i>C. daucinus</i> (Brodsky, 1981)	Низовья Дуная (в том числе озера Килийской дельты) и Прута.	Старобогатов, 1995	П

Таблица 2. (продолжение)

Таксоны	Распространение	Источник	Прим.
<i>Pacifastacus leniusculus</i> (Dana, 1852)	Нативный ареал вида находится на западе США и Канады. Интродуцирован в Европе: Австрия, Бельгия, Великобритания, Венгрия, Германия, Греция (?), Дания, Испания, Италия, Крит, Латвия, Литва, Люксембург, Нидерланды, Польша, Португалия, Россия (водоемы Псковской и Калининской областей), Швеция, Чешская республика, Швейцария, Шотландия (?), Украина, Финляндия,	Старобогатов, 1995; Füreder, et al., 2002; Holdich, 2002; Martin et al., 2008; Puky et al., 2005; Schuster et al., 2010; Taugbøl et al., 2004	П И ²
Сем. Cambaridae			
<i>Cambaroides similis</i> (Koelbel, 1892)	Китай, Корейский полуостров, возможен на юге Приморского края	Старобогатов, 1995; Kawai, Machino, 2010	П
<i>C. wladivostokiensis</i> Birstein & Winogradow, 1934	Юг Приморского края	Барабанщиков, 2003; Старобогатов, 1995	П
<i>C. dauricus</i> (Pallas, 1773)	Китай, Корейский полуостров Бассейн Амура выше Буреинского хребта; Север Приморского края	Барабанщиков, 2003; Старобогатов, 1995; Kawai, Machino, 2010	П
<i>C. koshevníkowi</i> Birstein & Winogradow, 1934	Нижняя часть Амура; в реках	Старобогатов, 1995	П
<i>C. japonicus</i> (de Haan, 1842)	Хоккайдо (Япония), возможен на юге Сахалина	Старобогатов, 1995; Kawai, Machino, 2010	П
<i>C. sachalinensis</i> Birstein & Winogradow, 1934	Нижний Амур и реки Сахалина, впадающие в Амурский лиман	Старобогатов, 1995	П И ²
<i>C. schrencki</i> Kessler, 1874	Китай. В России - Амур от Буреинского хребта до Богородского, Уссури. Вселен в южную и восточную часть Приморья, где успешно прижился и местами заменяет нативные виды <i>C. dauricus</i> и <i>C. Wladivostokiensis</i>	Старобогатов, 1995; Барабанщиков, 2003; Kawai, Machino, 2010	П И ²
<i>Orconectes limosus</i> (Rafinesque, 1817)	Нативный ареал вида находится в Канаде и США. Интродуцирован в Европе: Австрия, Белоруссия, Бельгия, Великобритания, Венгрия, Германия, Италия, Литва, Люксембург, Нидерланды; Польша; Россия (Калининградская обл.), Румыния, Швейцария, Франция, Черногория, Чешская Республика	Старобогатов, 1995; Adams et al., 2010; Füreder, et al., 2002; Holdich, Black, 2007; Holdich, 2002; Martin et al., 2008; Petrescu et al., 2010; Puky et al., 2005; Taugbøl et al., 2004	П И ²
<i>O. immunis</i> (Hagen, 1870)	Нативный ареал вида находится в Канаде и США. Интродуцирован в Европе: Германия, Франция	Adams et al., 2010; Holdich et al., 2009; Holdich, 2002	П И ²
<i>O. juvenilis</i> (Hagen, 1870)	Нативный ареал вида находится в США. Интродуцирован в Европе: Франция	Adams et al., 2010; Holdich et al., 2009	П И ²
<i>O. virilis</i> (Hagen, 1870)	Нативный ареал вида находится в Канаде и США. Интродуцирован в Европе: Франция, Швеция	Adams et al., 2010; Holdich et al., 2009	П И ²
<i>Procambarus clarkii</i> (Girard, 1852)	Нативный ареал вида находится в Мексике и на юге США. Интродуцирован в Европе: Бельгия, Великобритания, Германия, Грузия, Испания, Италия, Кипр, Нидерланды, Португалия, Франция, Швейцария. Кроме того вселен и активно культивируется в Китае, а также многих других странах	Crandall, 2010; Holdich, 2002; Holdich et al., 2009	П И ²
<i>P. acutus</i> (Girard, 1852)	Нативный ареал вида находится в США. Возможно интродуцирован в Европе	Crandall, 2010; Holdich et al., 2009	П И ²
<i>Procambarus sp.</i> Партеногенетическая форма (Мраморный рак)	Вероятно партеногенетическая форма <i>Procambarus fallax</i> (Hagen, 1870) (Martin et al., 2010). Интродуцирован в Европе: Германия, Италия, Нидерланды	Holdich et al., 2009; Martin et al., 2010	П И ²
Сем. Parastacidae			
<i>Cherax destructor</i> Clark, 1936	Австралийский вид речных раков. Интродуцирован в Испании	Holdich, 2002	П И ²
<i>C. quadricarinatus</i> (Von Martens, 1868)	Австралийский вид речных раков. Культивируется в ряде стран Европы, возможно его появление в дикой природе. В России культивируется в Астраханской области	Holdich et al., 2009	П И ²

Таблица 2. (продолжение)

Таксоны	Распространение	Источник	Прим.
Инфраотряд Caridea			
Надсем. Atyoidea			
Сем. Atyidae			
<i>Paratya borealis</i> Wolk, 1938	Известен только из речки, впадающей в бухту Витязь залива Посъета (Приморский край)	Старобогатов, 1995	П
<i>Neocaridina denticulata</i> De Haan, 1841	В Амуре ниже устья Сунгари (подвид <i>N. d. sinensis</i> Kemp, 1918). Общее распространение вида: от Сингари до низовьев Янцзыцзян и острова Тайвань.	Старобогатов, 1995	П
<i>Troglocaris anophthalmus</i> (Kollar, 1848)	Подземные воды южной Европы. <i>T. a. anophthalmus</i> (Kollar, 1848) – Словения <i>T. a. intermedia</i> Babić, 1922 – Хорватия <i>T. a. sspp.</i> – Босния и Герцеговина, Словения, Хорватия	Старобогатов, 1995; Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>T. planinensis</i> Birstein, 1948	Италия, Словения, Хорватия	Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>T. bosnica</i> Sket & Zakšek, 2009	Босния и Герцеговина	Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>T. hercegovinensis</i> (Babić, 1922)	Босния и Герцеговина, Черногория	Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>T. pretneri</i> (Matjašič, 1956)	Босния и Герцеговина, Хорватия	Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>T. presence</i> Sket & Zakšek, 2009	Босния и Герцеговина, Черногория	Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>T. neglecta</i> Sket & Zakšek, 2009	Хорватия	Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>T. kapelana</i> Sket & Zakšek, 2009	Хорватия	Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>Troglocaris</i> sp.	Босния и Герцеговина	Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>T. ablaskiri</i> Birstein, 1939	Абхазия	Fransen, 2011; Holthuis, 1956	П Т
<i>T. fagei</i> Birstein, 1939	Абхазия	Fransen, 2011; Holthuis, 1956	П Т
<i>T. jusbaschjani</i> Birstein, 1948	Краснодарский край	Fransen, 2011; Holthuis, 1956	П Т
<i>T. kutaissiana</i> (Sadovsky, 1930)	Западное Закавказье	Старобогатов, 1995; Fransen, 2011	П Т
<i>T. osterloffii</i> Juzbaš'jan, 1940	Абхазия	Fransen, 2011	П Т
<i>T. birsteini</i> Mugue, Zueva & Ershov, 2001	Абхазия	Mugue, et al., 2001	П Т
<i>Atyaephyra desmarestii</i> (Millet, 1831)	Бельгия, Великобритания, Германия, Греция, Испания, Италия, Нидерланды, Португалия, Франция	Fransen, 2012; Muñoz et al., 2004; Sket, Zasek, 2009	П Э И ¹
<i>A. orientalis</i> Bouvier, 1913	Турция, часто рассматривается в качестве подвида или фенотипа <i>A. desmarestii</i> (Anastasiadou et al., 2004)	Fransen, 2011; Özbek et al. 2009	П
<i>A. stankoi</i> Karaman, 1972	Греция, часто рассматривается в качестве подвида или фенотипа <i>A. desmarestii</i> (Anastasiadou et al., 2004)	Fransen, 2011; Muñoz et al., 2004	П
<i>Dugastella valentina</i> (Ferrer Galdiano, 1924)	Испания	Fransen, 2011; Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>Gallocaris inermis</i> (Fage, 1937)	Франция	Fransen, 2011; Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>Typhlatya miravetensis</i> Sanz & Platvoet, 1995	Испания	Fransen, De Grave, 2012; Sket, Zasek, 2009	П Т
<i>T. arfeae</i> Jaume & Brehier, 2005	Франция	Fransen, De Grave, 2012; Sket, Zasek, 2009	П Т
Надсем. Palaemonoidea			
Сем. Palaemonidae			
Подсем. Palaemoninae			
<i>M. asperulum</i> (Von Martens, 1868)	В России – в озере Ханка, в Китае от Пекина до юга страны, Япония.	Старобогатов, 1995; Fransen, 2011	П
<i>M. nipponense</i>	Нативный ареал вида находится в Китае, Корее, Японии, Вьетнаме,	Fransen, 2011;	П И ²

Таблица 2. (продолжение)

Таксоны	Распространение	Источник	Прим.
(De Haan, 1849)	Мьянме, Тайване. Интродуцирован: Белоруссия, Иран (вдоль побережья Каспийского моря), Казахстан (бассейн р. Сыр-Дарья и водохранилище Капчагай), Молдова, Россия (Куйбышевское водохранилище, в водоемах охладителей Курской, Смоленской и Калининской АЭС и др.), Татарстан, Узбекистан Указанный Старобогатовым Я.И. (Старобогатов, 1995) вид <i>Macrobrachium asper</i> (Stimpson, 1860), ранее относившийся к роду <i>Palaemon</i> , на данный момент считается синонимом вида <i>Macrobrachium nipponense</i>	Хмелева и др. 1997; Яковлева, Яковлев, 2010	
<i>M. superbum</i> (Heller, 1862)	Нативный ареал вида находится в Южной Азии. Интродуцирован в Приморском крае.	Fransen, 2011; Барабанщиков, 2003	П И ¹
<i>Palaemon macrodactylus</i> Rathbun, 1902	В России эстуарии и пресные бухты Японского моря. На данный момент широко распространен практически по всему миру. Интродуцирован в Европу: Испания, Англия, Бельгия, Нидерланды, Германия, Франция.	Старобогатов, 1995; Beguer et al. 2007; Fransen, De Grave, 2012; Spivak et al., 2006	Э И ²
<i>P. paucidens</i> De Haan, 1844	От севера Сахалина и Итурупа до Японских островов. Низовья рек и эстуарии.	Старобогатов, 1995; Fransen, De Grave, 2011	Э
<i>P. longirostris</i> H. Milne Edwards, 1837	Морской вид, но выдерживает низкую соленость. Отмечается в устьях рек от северной Африки до Западной Германии и Северо-восточной Англии. Распространен очень широко: Атлантика, Средиземное и Черное моря, в том числе в Великобритании, Бельгии, Германии, Греции, Испании, Нидерландах, Португалии	Cartaxana, 1994; Fransen et al., 2012; Sezgin et al., 2007	Э И ¹
<i>P. elegans</i> Rathke, 1837	Морской вид, но выдерживает низкую соленость. Распространен очень широко, в том числе: Атлантика, Аральское, Балтийское, Каспийское, Черное, Средиземное моря	Аладин и др., 2006; Fransen, Türkay, 2012	Э И ¹
<i>P. adspersus</i> Rathke, 1937	Морской вид, но выдерживает низкую соленость. Распространен очень широко, в том числе: Атлантика, Балтийское, Каспийское, Черное, Средиземное моря	Fransen, Türkay, 2012	Э И ¹
<i>Palaemonetes sinensis</i> (Sollander, 1911)	В озерах от нижнего Амура до низовьев Янцзыцзян и на южных Курилах	Старобогатов, 1995; Барабанщиков, 2003; Fransen, 2011	П И ¹
<i>P. antennarius</i> (H. Milne-Edwards, 1837)	В бассейне Средиземного моря встречается в некоторых внутренних озерах, низовьях рек и прибрежных солоноватых лагунах. Греция, Испания, Италия, Словения, Турция, Франция, Хорватия, Югославия	Fransen et al., 2012; Matocec et al., 2006	П Э
<i>P. zariquieyi</i> Sollaud, 1939	Морской вид, но выдерживает низкую соленость. В Испании во внутренних водоемах на побережье Средиземного моря.	Fransen, Türkay, 2012; Sanz, 1984	Э
<i>P. varians</i> (Leach, 1813)	Морской, обитающий в прибрежье, вид. Имеет очень широко распространение. Может жить в очень широком диапазоне солености включая пресноводные водоемы и водоемы с соленостью выше океанической.	Fransen, Türkay, 2012	Э
<i>Exopalaemon modestus</i> (Heller, 1862)	Корея, Китай, Тайвань, Россия от бассейна Амура до нижней Янцзыцзян на юге и озере Ханка	Барабанщиков, 2002; Старобогатов, 1995; Fransen, 2011	П
Сем. Typhlocarididae			
<i>Typhlocaris salentina</i> Caroli, 1923	Италия	Fransen, 2011	П Т
Инфраотряд Brachyura			
Надсем. Potamoidae			
Сем. Potamidae			
Подсем. Potamidae			
<i>Potamon magnum</i> Pretzmann, 1962	Бассейны Аракса, Тигра и Евфрата Армения, Ирак, Сирия, Турция	Старобогатов, 1995; Cumberlidge, 2008; Davie, 2010	П
<i>P. hueceste</i> Pretzmann, 1962	Турция	Davie, 2010; Cumberlidge, 2008	П
<i>P. persicum</i> Pretzmann, 1962	Армения, Иран, Ирак, Турция	Cumberlidge, 2008; Davie, 2010	П
<i>P. transkaspicum</i> Pretzmann, 1962	Иран, Туркменистан, Украина. Виды-синонимы, указанные Старобогатовым Я.И. (1995): <i>P. turkmenicum</i> Pretzmann, 1962 и <i>P. zarudnyi</i> Starobogotov et Vasilenko, 1979	Старобогатов, 1995; Cumberlidge, 2008; Davie, 2011	П
<i>P. ibericum</i> (Bieberstein, 1809)	Вид имеет широкое и сильно фрагментированное распространение. Азербайджан, Армения, Болгария, Греция, Грузия, Иран, Македония, Туркменистан, Турция, Украина, Франция. Виды-синонимы, указанные Старобогатовым Я.И. (Старобогатов, 1995): <i>P. albanicum</i> Starobogotov et Vasilenko, 1979 – Азербайджан; <i>P. tauricum</i>	Старобогатов, 1995; Старобогатов, Василенко, 1979; Cumberlidge, 2008; Davie, 2010;	П И ¹

Таблица 2. (продолжение)

Таксоны	Распространение	Источник	Прим.
	(Czerniawsky, 1884) (на сегодняшний день принят в ранге подвида <i>P. i. tauricum</i>) - Западное, южное и восточное Причерноморье; южный берег Крыма и Турции, по берегам Эгейского моря, а также в верховьях бассейна р. Куры.	Maurakis et al., 2004	
<i>P. fluviatile</i> (Herbst, 1785)	Вид имеет широкое и сильно фрагментированное распределение. Италия, Албания, Хорватия, Черногория, Македония, Греция, Бывшая Югославская Республика, Мальта, Корсика.	Cumberlidge, 2008; Davie, 2010; Maurakis et al., 2004	П
<i>P. potamios</i> (Olivier, 1804)	Вид имеет широкое и сильно фрагментированное распространение. Греция (восток Эгейского моря, Крит), Египет, Кипр, Израиль, Иордания, Ливан, Палестина, Сирия, Турция. Джесси с соавторами (Jesse et al., 2011) рекомендовали в отдельные виды выделить следующие подвиды: <i>P. p. karpathos</i> Ghigi, 1929 – Турция, Крит, Кипр; <i>P. p. kretaion</i> Giavarini, 1934 – Турция; <i>P. p. hippocrate</i> Giavarini, 1934 – Крит	Cumberlidge, 2008; Davie, 2010; Maurakis et al., 2004; Jesse et al., 2011	П
<i>P. rhodium</i> Parisi, 1913	Греция (острова в восточной части Эгейского моря); Турция	Cumberlidge, 2008; Davie, 2010; Maurakis et al., 2004	П
<i>P. bileki</i> Pretzmann, 1971	Турция	Cumberlidge, 2008; Davie, 2010	П
<i>P. bilobatum</i> Brandis, Storch & Türkay, 2000	Иран	Cumberlidge, 2008; Davie, 2010	П
<i>P. setiger</i> Rathbun, 1904	Ливан, Сирия, Турция	Cumberlidge, 2008; Jesse et al., 2011	П
<i>P. mesopotamicum</i> Brandis, Storch & Türkay, 1998	Сирия, Турция	Davie, 2010; Esser, Cumberlidge, 2008	П
<i>P. pelops</i> Jesse et al., 2010	Греция	Jesse et al., 2010	П
Надсем. Xanthoidea Сем. Panopeidae Подсем. Panopeinae			
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)	Нативный ареал находится в Мексиканском заливе и на тихоокеанском побережье США. Обитает в солоноватоводных водоемах, но может обитать и в смежных пресных водоемах. Впервые в Европе был обнаружен в Нидерландах. Распространился в Средиземном, Северном, Черном, Каспийском, Балтийском и Аральском морях. В настоящее время также встречается в Болгарии, Бельгии, Британских островах, Германии, Дании, Испании, Польше, Португалии, России, Румынии, Украине, Франции	Березина, Петряшев, 2012; Türkay, 2012	Э И ²
Надсем. Grapsoidea Сем. Varunidae Подсем. Varuninae			
<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne-Edwards, 1853	Нативный ареал находится на Востоке Китая. В Европе популяция быстро развивается с 1920 г. Встречается в большинстве приморских стран, а также в реках некоторых стран, не имеющих выхода к морю, например, в Венгрии и Чешской Республике. В России в Калининградской области, в Финском заливе, Ладожском озере, р. Волге.	Макаров, 2004; Старобогатов, 1995; Хлебович, Комендантов, 1985; Davie, Türkay, 2012; Panov, 2006; Puky et al., 2005; Shakirova et al. 2007	Э К И ²
<i>E. japonica</i> (De Naan, 1835)	Широко распространен в Японии, Тайване, западе и юго-востоке Китая. В России – эстуарии и низовья рек Восточно-Китайского, Желтого и Японского морей (Приморский и Хабаровский край, Сахалинская обл.)	Свирский, Барабанщиков, 2009; Старобогатов, 1995; Davie, 2010; Shih et al. 2008	Э К И ¹
Подсем. Cyclograpsinae			
<i>Helice tridens</i> (De Naan, 1835)	Юг Приморья, Корейский полуостров, Япония. Обитает в прибрежной приливной зоне, частично заходит в пресные воды.	Растения и..., 2007; Davie, 2012; Shih, Suzuki, 2008	Э

П — пресноводный; Э — эвригалитный; К — катадромный вид; И¹ — виды, интродукция которых осуществлялась в регионы, расположенные в непосредственной близости от нативного ареала; И² — инвазивные виды, исходный ареал которых расположен или за пределами Северной Евразии, или их переселение произошло между побережьями Тихого и Атлантического океанов.

Во-вторых, прослеживается четкая тенденция увеличения видового богатства пресноводных десятиногих ракообразных при продвижении с севера на юг. Что связано, во-первых, с более благоприятными условиями в

теплых водоемах, а во-вторых, продвигаясь на юг, мы приближаемся к Индомалайской зоне, в которой располагаются центры видового разнообразия пресноводных крабов и креветок.

Крабы рода *Potamon* широко распространены в Передней Азии, а в Европе преимущественно связаны с побережьем Средиземного и Черного морей (табл. 2). В водоемах Европы наиболее обширные ареалы имеют *Potamon ibericum*; *Potamon fluviatile* и *Potamon potamios* (табл. 2). Некоторые авторы рассматривают их как группы видов и считают необходимым повышение подвидов до уровня видов (Старобогатов, Василенко 1979; Jesse et al., 2011).

В поверхностных пресных водоемах Северной Евразии обитают представители родов *Atyaephyra* (сем. Atyidae), *Macrobrachium* и *Exopalaemon* (сем. Palaemonidae). Подавляющее большинство (19) видов креветок семейства Atyidae (рода *Troglocaris*; *Dugastella*; *Gallocaris*; *Typhlatya*) населяет пещерные водоемы (табл. 2), в пещерах обитает и *Typhlocaris salentina* (сем. Typhlocarididae). Преимущественно в эстуарных и солоноватоводных водоемах встречаются представители родов *Palaemonetes* и *Palaemon* (сем. Palaemonidae).

Главенствующая роль в фауне десятиногих ракообразных в пресных водоемах Северной Евразии принадлежит речным ракам. Территория, которую заселяют речные раки, значительно превосходит территории, занимаемые пресноводными крабами и креветками. Кроме того, семейство Astacidae, по-видимому, исторически сформировалось на данной территории. Любопытно, что генетические исследования видов речных раков рода *Cambaroides* указывают на его большую близость к представителям семейства Astacidae, чем к речным ракам семейства Cambaridae (Crandall et al., 2000), так что можно ожидать, что его систематическое положение будет пересмотрено.

Несмотря на длительную историю исследований, систематика европейских речных раков на сегодняшний день не является устоявшейся и находится в состоянии постоянного изменения на протяжении многих десятилетий. Только во второй половине двадцатого века было предпринято пять попыток таксономических ревизий европейских видов речных раков. При этом выделялось от пяти видов и одного рода (Albrecht, 1982) до 19 видов, отнесенных к 5 родам (Starobogotov, 1995). Последняя точка зрения не встретила всеобщего одобрения, в основном потому что много видов, подвидов и варитетов были созданы, повышены или восстановлены с небольшим количеством доказательств этого (D'Udekem, D'Acoz, 1999). В результате, до сих пор даже в одном журнале могут использоваться разные названия для одних и тех же видов раков.

Для упрощения нативных Европейских раков часто рассматривают в качестве пяти видов: *Astacus astacus*; *Astacus leptodactylus*; *Astacus pachipus*; *Austropotamobius torrentium*; *Austropotamobius pallipes* (Holdich, 2002). Некоторые из которых, без сомнения, являются комплексами видов.

Наиболее проблематичным является вид *Astacus leptodactylus* — очень пластичный с морфологической, экологической, физиологической и других точек зрения вид (Holdich, 2002; S' mietana et al., 2006). Бродский С.Я. (Бродский, 1981; Brodsky, 1983) представил множество доказательств для выделения Понто-Каспийских раков из рода *Astacus* в род *Pontastacus* в соответствии с Боттом (Bott, 1950). Однако этот вопрос до сих пор окончательно не рассмотрен астакологами Западной Европы, которые, чаще всего, верно или ошибочно продолжают использовать *Astacus leptodactylus* (Holdich, 2002). По-видимому, для принятия окончательного решения о систематическом ранге и видовой структуре группы Понто-Каспийских раков необходимо проведение гораздо большего объема работ, включающих молекулярно-генетические исследования (S' mietana et al., 2006).

Примером усилий, нацеленных на разрешение запутанной ситуации с таксономическим положением раков Западной Европы, могут служить исследования вида *Austropotamobius pallipes*. С момента описания этого вида в 1858 г. (Lereboullet, 1858) почти полтора десятка ревизий было посвящено рассмотрению систематического положения данного вида (табл. 3). Исследователи разделяли этот вид на различное количество видов и подвидов, а Старбагатов Я.И. (Starobogotov, 1995) даже предлагал выделить его в отдельный род *Atlantoastacus*, включающий четыре вида и семь подвидов. Тем не менее, авторы последних проведенных генетических исследований (Trontelj et al., 2005; Chiesa et al., 2011) предполагают, что правильной является гипотеза существования одного вида *Austropotamobius pallipes*, который, однако, в своей истории претерпел комплекс эволюционных событий. Процесс разделения этого вида на отдельные виды начался перед последним ледниковым периодом, но он остался незавершенным, так как после окончания ледникового периода произошло активное перемешивание генома вследствие активных контактов, возникших между популяциями (Chiesa et al., 2011). Постледниковое распределение и последующие демографические процессы (например, эффекты дрефта и бутылочного горлышка) сформировали современное положение и генетическую структуру популяции *Austropotamobius pallipes* (Chiesa et al., 2011).

Существование схожей ситуации можно ожидать и для ряда других широко распространенных в Европе видов десятиногих ракообразных, на формирование которых оказало влияние оледенение и последовавшие за ним миграции, а позднее — интродукции, осуществленные человеком. Следует отметить, что исследования, основанные на внешней морфологии, осложняются большой изменчивостью признаков, как на популяционном, так и на индивидуальном уровне характерной для десятиногих ракообразных (Gallardo-Escárate et al., 2007). Таким образом, для окончательного уточнения таксономического статуса этих видов необходимо проведение дальнейших генетических исследований. Работы в этом направлении активно ведутся в Западной Европе в последние годы (Jesse et al., 2010; Chiesa et al., 2011; Jesse et al., 2011 и др.).

Таблица 3. Систематические и таксономические ревизии комплекса *Austropotamobius pallipes* (по Grandjean et al., 2000 и Chiesa et al., 2011 с дополнениями)

Автор	Род	Вид	Подвид	Метод
Lereboullet, 1858	<i>Austropotamobius</i>	<i>pallipes</i>	<i>Pallipes</i>	Морфология
Bott, 1950, 1972	<i>Austropotamobius</i>	<i>pallipes</i>	<i>pallipes</i> <i>italicus</i> <i>lusitanicus</i>	Морфология
Karaman, 1963	<i>Austropotamobius</i>	<i>berndhauseri</i> <i>pallipes</i> <i>italicus</i>	<i>italicus</i> <i>lusitanicus</i> <i>carsicus</i>	Морфология
Albrecht, 1982	<i>Austropotamobius</i>	<i>pallipes</i>	<i>pallipes</i> <i>lombardicus</i> <i>carinthiacus</i> <i>trentinicus</i>	Морфология
Brodsky, 1983	<i>Austropotamobius</i>	<i>pallipes</i> <i>italicus</i>	<i>pallipes</i> <i>bispinosus</i> <i>italicus</i> <i>lusitanicus</i> <i>carsicus</i>	Морфология
Pretzmann, 1987	<i>Austropotamobius</i>	<i>pallipes</i> <i>pallipes</i>	<i>pallipes</i> <i>fulcisianus</i> = <i>italicus</i>	Морфология
Starobogatov, 1995	<i>Atlantoastacus</i>	<i>pallipes</i> <i>fulcisianus</i>	<i>pallipes</i> <i>rhodanicus</i> <i>fulcisianus</i> = <i>berndhauseri</i> + <i>a. p. lombardicus</i> + <i>a. p. trentinicus</i> <i>italicus</i> <i>orientalis</i> = <i>carsicus carinthiacus</i>	Морфология
Santucci et al., 1997	<i>Austropotamobius</i>	<i>orientalis</i> <i>lusitanicus</i> <i>pallipes</i> <i>italicus</i>		Allozyme
Grandjean et al., 1998	<i>Austropotamobius</i>	<i>pallipes</i>	<i>pallipes</i> <i>italicus</i> <i>lusitanicus</i>	mtDNA RFLP Морфология
Grandjean et al., 2000	<i>Austropotamobius</i>	<i>pallipes</i> <i>italicus</i>	<i>pallipes</i> <i>italicus</i> <i>carsicus</i> <i>carinthiacus</i>	16S rDNA
Grandjean et al., 2002	<i>Austropotamobius</i>	<i>berndhauseri?</i> <i>pallipes</i> <i>italicus</i>	<i>not sampled</i> <i>pallipes</i> <i>italicus</i> <i>carsicus</i> <i>carinthiacus</i>	16S rDNA
Fratini et al., 2005	<i>Austropotamobius</i>	<i>pallipes</i> <i>italicus</i>	<i>pallipes</i> <i>italicus</i> <i>meridionalis</i> <i>carsicus</i> <i>carinthiacus</i>	16S rDNA
Trontelj et al., 2005 Chiesa et al., 2011	<i>Austropotamobius</i> <i>Austropotamobius</i>	<i>pallipes</i> <i>pallipes</i>	<i>pallipes</i>	COI mtDNA COI mtDNA Анализ генома (AFLP)

Под континентальными водоемами мы, в первую очередь, подразумеваем пресноводные водоемы, однако на рассматриваемой территории находятся два крупных солоноватоводных озера: Каспийское и Аральское моря. Фауна десятиногих ракообразных этих водоемов оказывается связана как с фауной морских, так и пресноводных водоемов и представлена автохтонными видами (*Caspiastacus pachypus*, *Pontastacus eichwaldi* и в практически пресных участках *Pontastacus leptodactylus* (Румянцев, 1974)) и вселенцами (креветки *Palaemon adspersus*, *P. elegans* и краб *Rhithropanopeus harrisi*) (табл. 2), которые своим появлением в этих водоемах обязаны человеку (Аладин и др., 2006; Карпинский, 2009). Средиземноморские креветки *Palaemon adspersus* и *Palaemon elegans* попали в Каспий в 1930-е гг., а североамериканский краб *Rhithropanopeus harrisi* в 1950-е гг. (Аладин, Плотников, 2004). Аральское море в последнее время перенесло серьезные потрясения, и из десятиногих ракообразных в нем отмечены лишь способные существовать в очень широком диапазоне соленостей *Palaemon elegans* и *Rhithropanopeus harrisi* (Аладин и др., 2006). *Palaemon elegans* был перенесен в Аральское море из Каспия в 1954–1966 гг., а *Rhithropanopeus harrisi* в 1965 и 1966 гг. из Азовского моря (Аладин и др., 2004).

Современная структура фауны десятиногих ракообразных Северной Евразии сформировалась под действием двух основных факторов: последнего ледникового периода и деятельности человека.

Оледенение, произошедшее в Плейстоцене, уничтожило значительную часть облигатно пресноводной фауны на значительной территории и оттеснило немногих выживших на юг. Это стало причиной как бедности видового богатства десятиногих ракообразных, так и их отсутствия на значительной территории Северной Евразии. При этом следует учитывать, что многие территории после окончания ледникового периода были вторично освоены десятиногими ракообразными, в том числе при помощи человека.

Распространение нативных видов Европейских раков после ледникового периода является чрезвычайно сложной историей. Альбрехт (Albrecht, 1983) рассмотрел мнения предыдущих авторов, в частности Я.А. Бирштейна и Л.Г. Виноградова (Бирштейн, Виноградов, 1934), Ботта (Bott, 1950, 1972) и Карамана (Karaman, 1962, 1963), и применил новые данные по биогеографии, палеогеографии и истории геологии, чтобы разработать оригинальную концепцию распространения речных раков в голоцене на территории Европы. Он пришел к выводу, что первоначальное распространение раков в Европе было связано с историей третичного внутреннего моря – Паратетиса, которое стал разбиваться на бассейны солоноватой и пресной воды в неогене. Альбрехт (Albrecht, 1983) предположил, что во время последнего ледникового периода все раки, населявшие северную Европу, вымерли или были вынуждены отступить далеко на юг. После плейстоцена распределение раков во многом определялось человеческой деятельностью, в первую очередь вселениями и строительством каналов. Альбрехт (Albrecht, 1983) считает, что после ледникового периода речные раки отсутствовали на Пиренейском полуострове, Британских островах, в Северной Германии и Швейцарии и сомневается, что в Финляндию, Норвегию и Швецию речные раки попали естественным путем. Данные генетических исследований Гранджина с соавторами (Grandjean et al., 2001) свидетельствуют о существовании как минимум четырех убежищ, в которых сохранялись популяции *A. pallipes* в плейстоцене: на Балканах, в Карпатах, Италии и во Франции. Они также считают, что популяции раков в Испании и Ирландии были сформированы в результате перемещений раков, осуществленных человеком.

Отличительной чертой десятиногих ракообразных Северной Евразии является то, что значительная их часть издавна интересует человека в качестве промысловых объектов, а в последнее время многие виды являются объектами аквакультуры и аквариумистики. Это делает взаимоотношения десятиногих ракообразных и человека уникальными по сравнению с другими группами пресноводных беспозвоночных.

Человек оказывает влияние на популяции десятиногих ракообразных:

1. опосредованно изменяя среду обитания; строя каналы; загрязняя водоемы промышленными стоками и применяемыми в сельском хозяйстве удобрениями и ядохимикатами; вселяя в водоемы хищных рыб, в частности самого опасного для речных раков хищника — речного угря.

2. напрямую: осуществляя вылов; проводя преднамеренные и непреднамеренные интродукции и реинтродукции нативных видов; вселяя виды из других регионов, например североамериканских раков, австралийских раков, китайского мохнаторукого краба и т.д.; внося новые заболевания.

Самым опасным заболеванием речных раков, причиной появления которого в Европе стали действия человека, является афаномикоз — «рачья чума», вызываемый грибом *Aphanomyces astacus*. Ее распространение в Европе неоднократно уничтожало нативные виды раков на значительных территориях. Это заболевание до сих пор остается самой большой опасностью для исконных видов Европейских раков и способствует распространению североамериканских раков, устойчивых к этому заболеванию.

В пресноводных водоемах Северной Евразии преобладают виды беспозвоночных, имеющие в своем жизненном цикле летающую стадию (насекомые), и виды, перенос которых ветром или животными между водоемами возможен на покоящихся стадиях. Десятиногие ракообразные не имеют таких приспособлений для расселения, и водоразделы являются для них серьезными географическими барьерами. В связи с этим необходимо отдельно остановиться на инвазиях — по-видимому, основном факторе изменения современной фауны десятиногих ракообразных Северной Евразии. В отличие от случаев инвазий других пресноводных беспозвоночных, многие вселения десятиногих ракообразных связаны с деятельностью человека и проведены им намеренно, а не случайно.

Мы выделили две группы вселенцев (см. табл. 2). Первая группа — виды, интродукция которых осуществлялась в регионы, расположенные в непосредственной близости от нативного ареала. Вторая группа — интродуцированные виды, исходный ареал которых расположен или за пределами Северной Евразии, или их переселение произошло между побережьями Тихого и Атлантического океанов.

Более 35% видов, обитающих на территории Северной Евразии, для тех или иных территорий региона являются интродуцентами (табл. 2). На самом деле, этот процент еще выше, так как далеко не все случаи интродукции зафиксированы в литературе.

Деятельность человека является основной причиной происходящих инвазий десятиногих ракообразных:

- целенаправленные интродукции и реинтродукции;
- стихийные перемещения особей между водоемами населением;
- случайный перенос с орудиями лова;
- аквакультура;
- постройка каналов;
- перевозка с балластными водами судов;
- аквариумистика.

В результате интродукции и последующей акклиматизации видов происходит:

1. Расширение ареала нативных видов.
2. Заселение регионов ранее лишенных десятиногих ракообразных, что в ряде случаев приводит к возникновению высокопродуктивных популяций. Примером могут служить интродукции речного рака *Pontastacus leptodactylus* в озера Севан, Армения (Gabrielian, Hovhannisinan, 1999) и Зайсан, Казахстан. Возникшие в водоемах популяции позволили организовать крупные поставки живых раков в Россию.
3. Увеличение общего видового богатства за счет вселения чужеродных видов.
4. Замещение нативных видов видами-вселенцами. Причинами вытеснения одного вида другим могут быть: изменение среды обитания, ставшее причиной уничтожения или подрыва популяции нативного вида; большая конкурентная способность вселенца; заболевания, переносчиком которых является вид-вселенец. Примером может служить распространение североамериканских видов речных раков в Европе и вселение *Pontastacus leptodactylus* во многие страны Европы, осуществленное после эпизоотии рачей чумы в 1860 г. (Holdich et al., 2009). По мнению Тайгбол и Скурдал (Taughbøl, Skurdal, 2009), если не будут предприняты активные меры по сохранению нативных видов речных раков в Европе, через сто лет они могут оказаться на грани уничтожения и смогут выжить лишь в некоторых охраняемых местах.
5. Увеличение мозаичности популяций и появление своеобразных анклавов. Фактически, никогда нельзя быть заранее уверенным, какой вид обнаружится в конкретном водоеме, и часто очень сложно достоверно предположить, откуда и каким образом он оказался здесь.
6. Возникновение возможности обмена генетической информацией между ранее изолированными популяциями. Следствием этого может быть исчезновение некоторых подвидов.

Прогнозируя дальнейшую судьбу фауны десятиногих ракообразных Северной Евразии, можно сказать, что в ближайшее время она напрямую связана с инвазиями чужеродных видов, увеличением их ареалов, сокращением и исчезновением популяций некоторых нативных видов, а также распространением различных видов, как нативных так и вселенцев, на территории, ранее не доступные для них из-за географических препятствий.

Наконец, фантазируя на тему глобального потепления климата, можно ожидать расширения ареала ряда теплолюбивых видов десятиногих ракообразных на северные регионы.

Список литературы

- Аладин Н., Миклин Ф., Плотников И., Кайзер Д., Пирюлин Д., Смуров А., Крето Ж.-Ф., Егоров А., Баллаторе Т., Каримов Б., Ермаханов З., Бороффка Н. Биоразнообразие Аральского моря и возможные пути реабилитации и сохранения его остаточных водоемов // Труды Международной научной конференции: Экстремальные гидрологические события в Арало-Каспийском регионе. М., 2006. С. 201–205.
- Аладин Н.В., Плотников И.С. Воздействие видов-вселенцев на биоразнообразие Каспийского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. С. 231–242.
- Аладин Н.В., Плотников И.С., Смуров А.О., Гонтарь В.И. Роль чужеродных видов в экосистеме Аральского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. С. 231–242.
- Барабанщиков Е.И. Современное распространение речных раков рода *Cambaroides* (Decapoda, Astacoidei, Cambaridae) в Приморском крае и вероятные причины колебаний их численности // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2003. Вып.2. Р. 172–177.
- Березина Н.А., Петряшев В.В. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море) // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2012. № 1. С. 2–18.
- Бирштейн Я.А., Виноградов Л.Г. Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение // Зоол. журн. 1934. Т. 13. Вып. 1. С.39–70.
- Бродский С.Я. Річкові раки / Фауна України. Т. 26 вып. 3. Київ: Наукова думка. 1981. 210 с.
- Карпинский М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий // Российский журнал биологических инвазий 2009. №2. С. 2-8.
- Макаров Ю.Н. Десятиногие ракообразные / Фауна Украины. Т. 26. Высшие ракообразные. Вып.1–2. Киев: Наукова думка. 2004. 429 с.
- Растения и животные Японского моря: краткий атлас-определитель. Владивосток: ДВГУ, 2007. 448 с.
- Румянцев В.Д. Речные раки Волго-Каспия. М.: Пищевая промышленность, 1974. 86 с.
- Свирский В.Г., Барабанщиков Е.И. Биологические инвазии как элемент антропогенного давления на сообщество гидробионтов озера Ханка // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2009. № 2. С. 29–36.
- Старобогатов Я.И. Отряд Decapoda // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные / под общ. ред. С.Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 1995. С. 174–183.
- Старобогатов Я.И., Василенко С.В. К систематике пресноводных крабов семейства Potamidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura) Средиземноморья и Передней Азии // Зоологический журнал. 1979. Вып. 58. № 12. С. 1790–1801.
- Хлебович В.В., Комендантов А.Ю. О физиологически пресноводных беспозвоночных морского происхождения // Журнал общей биологии. 1985. № 3. С. 331–335.
- Хмелева Н.Н., Кулеш В. Ф., Алехнович А.В., Гигиняк Ю. Г. Экология пресноводных креветок. - Мн.: Беларуская навука, 1997. 254 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 2 С. 97–110.
- Adams S., Schuster G.A., Taylor C.A. *Orconectes immunis*, *Orconectes juvenilis*, *Orconectes limosus*, *Orconectes virilis*, In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. 2010. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Albrecht H. Das system der europaischen flusskrebse (Decapoda, Astacidae): vorschlag und begrundung // Mitt. Hamburg. Zool. Museum Inst. 1982. V.79. P. 187–210.

- Albrecht H. Besiedlungsgeschichte und ursprünglich holozäne Verbreitung der europäischen Flusskrebse // Spixiana. 1983. V. 6. № 1. P. 61–77.
- Anastasiadou Ch., Koukouras A., Mavidis M., Chartosia N., Mostakim Md., Christodoulou M., Aslanoglou Ch. Morphological variation in *Atyaephyra desmarestii* (Millet, 1831) within and among populations over its geographical range // *Medit. Mar. Sci.* 2004. V. 5. № 2. P. 5–14.
- Austin C.M., Jones C., Wingfield M. 2010. *Cherax quadricarinatus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Beguer M., Girardin M., Boët P. First record of the invasive oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in France (Gironde Estuary) // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. P. 132–136.
- Bott R. Besiedlungsgeschichte und systematik der Astaciden West-Europas unter besonderer beruchksichtigung der shweizt // *Rev. Suisse Zool.* 1972. V. 79. P. 387–408.
- Bott R. Die flussekrebse europas (Decapoda, Astacidae) // *Proc. Senckenberg Nat. Soc.* 1950. V.483. P. 1–36.
- Brodsky S.Ya. On the systematics of Palaearctic crayfishes (Crustacea, Astacidae) // *Freshwater Crayfish*. 1983. V.5. P. 464–470.
- Cartaxana A. Distribution and Migrations of the Prawn *Palaemon longirostris* in the Mira River Estuary (Southwest Portugal) // *Estuaries*. 1994. V.17. № 3. P. 685–694.
- Chiesa S., Scalici M., Negrini R., Gibertini G., Marzano F.N. Fine-scale genetic structure, phylogeny and systematics of threatened crayfish species complex // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2011. V. 61. Iss. 1. P. 1–11.
- Crandall K.A., Buhay J.E. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae, Decapoda) in freshwater // *Hydrobiologia*. 2008. V. 595. P. 295–301.
- Crandall K.A., Harris D.J., Fetzner J.W Jr. The monophyletic origin of freshwater crayfish estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences // *Proc. R. Soc. Lond.* 2000. V. 267(1453). P. 1679–1686.
- Crandall K.A. 2010. *Procambarus acutus*, *Procambarus clarkii*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Cumberlidge N. 2008. *Potamon magnum*, *Potamon bileki*, *Potamon fluviatile*, *Potamon hueceste*, *Potamon ibericum*, *Potamon persicum*, *Potamon potamios*, *Potamon rhodium*, *Potamon setiger*, *Potamon bilobatum*, *Potamon transcaspicum*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- D'Udekem D'Acoz C. Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25°N // *Collection Patrimoines Naturels*. 1999. V. 40. 383 p.
- Davie P. 2010. *Potamon magnum* Pretzmann, 1962, *Eriocheir japonica* (De Haan, 1835), *Potamon (Centropotamon) hueceste*, *Potamon (Pontipotamon) ibericum tauricum*, *Potamon bileki* Pretzmann, 1971, *Potamon bilobatum* Brandis, Storch & Türkay, 2000, *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785), *Potamon ibericum* (Bieberstein, 1808), *Potamon persicum* Pretzmann, 1962, *Potamon potamios* (Olivier, 1804), *Potamon rhodium* Parisi, 1913, Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- Davie P. 2011. *Potamon transkaspicum* Pretzmann, 1962. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- Davie P. 2012. *Helice tridens* (De Haan, 1835). Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- Davie P. Türkay M. 2012. *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- De Grave S. Fransen, C. 2012. *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902b. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- De Grave S., Cai Y., Anker A. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater // *Hydrobiologia*. 2008. V. 595. P. 287–293.
- De Grave S., Pentcheff N.D., Ahyong S.T., Chan T.-Y., Crandall K.A., Dworschak P.C., Felder D.L., R.M. Feldmann, Fransen C.H.J.M., Goulding L.Y.D., Lemaitre R., Low M.E.Y., Martin J.W., Ng P.K.L., Schweitzer C.E., Tan S.H., Tshudy D., Wetzer R. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans // *Raffles bulletin of zoology*. 2009. Supplement № 21. P. 1–109.
- De Grave S.D., Ghane A. The establishment of the Oriental River Prawn, *Macrobrachium nipponense* (de Haan, 1849) in Anzali Lagoon, Iran // *Aquatic Invasions*. 2006. № 1. P. 204–208.
- Edsman L., Füreder L., Gherardi F., Souty-Grosset C. 2010. *Astacus astacus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Esser L., Cumberlidge, N. 2008. *Potamon mesopotamicum*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Fransen C. 2011. *Atyaephyra orientalis* Bouvier, 1913, *Atyaephyra stankoi* Karaman, 1972, *Dugastella valentina* (Ferrer Galdiano, 1924), *Exopalaemon modestus* (Heller, 1862), *Gallocaris inermis* (Fage, 1937), *Macrobrachium asperulum* (von Martens, 1868), *Macrobrachium asperulum* (von Martens, 1868), *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849), *Macrobrachium superbum* (Heller, 1862a), *Palaemonetes sinensis* (Sollaud, 1911b), *Troglocaris (Xiphocaridinella) ablaskiri* Birstein, 1939, *Troglocaris (Xiphocaridinella) fagei* Birstein, 1939, *Troglocaris (Xiphocaridinella) jusbaschjani* Birstein, 1948, *Troglocaris (Xiphocaridinella) kutaissiana* (Sadowsky, 1930), *Troglocaris (Xiphocaridinella) osterloffii* Juzbaš'jan, 1940, *Typhlocaris salentina* Caroli, 1923. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Fransen C. 2012. *Atyaephyra desmarestii* (Millet, 1831). Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- Fransen C., De Grave S. 2011. *Palaemon paucidens* De Haan, 1844 [in De Haan, 1833-1850]. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- Fransen C., De Grave S. 2012. *Typhlatya arfae*, *Typhlatya miravetensis* Sanz & Platvoet, 1995. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- Fransen C., De Grave S., Türkay M. 2012. *Palaemon longirostris*, *Palaemonetes antennarius* (H. Milne Edwards, 1837 [in H. Milne Edwards, 1834-1840]). Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12

- Fransen C., Türkay M. 2012. *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, *Palaemon elegans* Rathke, 1837, *Palaemonetes varians*, *Palaemonetes zariquieyi* Sollaud, 1938. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- Fratini S., Zaccara S., Barbaresi S., Grandjean F., Souty-Grosset C., Crosa G., Gherardi F. Phylogeography of the threatened crayfish (genus *Austropotamobius*) in Italy: implications for its taxonomy and conservation // *Heredity*. 2005. V.94. P. 108–118.
- Füreder L., Gherardi F., Holdich D., Reynolds J., Sibley P., Souty-Grosset C. 2010. *Austropotamobius pallipes*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Füreder L., Gherardi F., Souty-Grosset C. 2010. *Austropotamobius torrentium*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Füreder L., Oberkofler B., Hanel R., Machino Y. Freshwater crayfish in South Tyrol (Italy): distribution and protection measures of endangered. *Austropotamobius pallipes* // *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 2002. V.367. P. 651–662.
- Gabrielian B., Hovhannisian R. Introduction of *Pontastacus leptodactylus* (= *Astacus leptodactylus*) into Lake Sevan and its role in the reservoir's ecosystem // *Freshwater Crayfish*. 1999. V. 12. P. 930.
- Gallardo-Escárate C, Goldstein-Vasquez J., Thiel M. Individual Identification of Decapod Crustaceans I: color patterns in Rock Shrimp (*Rhynchocinetes typus*) // *J. of Crust. Biol.* 2007. V. 27. № 3. P. 393–398.
- Gherardi F., Souty-Grosset C. 2010. *Astacus leptodactylus*, *Astacus pachypus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Grandjean F., Frelon-Raimond M., Souty-Grosset C. Compilation of molecular data for the phylogeny of the genus *Austropotamobius*: one species or several? // *Bull. Fr. Peche Pisc.* 2002. 367. P. 671–680.
- Grandjean F., Gouin N., Souty-Grosset C., Dieguez-Uribeondo J. Drastic bottlenecks in the endangered crayfish species *Austropotamobius pallipes* in Spain and implications for its colonization history // *Heredity*. 2001. V.86. P. 1–8.
- Grandjean F., Harris F.D.J., Souty-Grosset C., Crandall K.A. Systematic of the European endangered crayfish species, *Austropotamobius pallipes* (Decapoda: Astacidae) // *J. Crustacean Biol.* 2000. V.20. P. 522–529.
- Harlioglu M.M., Harlioglu A.G. Threat of non-native crayfish species introductions into Turkey: global lessons // *Rev. Fish Biol. Fish.* 2006. V. 16. № 2. P. 171–181.
- Holdich D., Black J. The spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Cambaridae], digs into the UK // *Aquatic Invasions*. 2007. № 2. P. 1–16.
- Holdich D.M. Distribution of crayfish in Europe and some adjoining countries // *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 2002. V. 367. P. 611–650.
- Holdich D.M., Reynolds J.D., Souty-Grosset C., Sibley P.J. A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2009. V. 394–395. № 11. P. 1–46.
- Holthuis L.B. An enumeration of the Crustacea Decapoda Natantia inhabiting subterranean waters // *Vie et Milieu*. 1956. V. 7. № 1. P. 43–76.
- Jesse R., Grudinski M., Klaus S., Streit B., Pfenninger M. Evolution of freshwater crab diversity in the Aegean region (Crustacea: Brachyura: Potamidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2011. V. 59. P. 23–33.
- Jesse R., Schubart C.D., Klaus S. Identification of a cryptic lineage within *Potamon fluviatile* (Herbst) (Crustacea : Brachyura : Potamidae) // *Invertebrate Systematics*. 2010. V. 24. P. 348–356.
- Karaman M.S. Ein Beitrag zur Systematic der Astacidae (Decapoda) // *Crustaceana*. 1962. № 3. P. 173–191.
- Karaman M.S. Studie der Astacidae (Crustacea, Decapoda) // *Hydrobiologia*. 1963. V. 22. P. 111–132.
- Kawai T., Machino Y. 2010. *Cambaroides dauricus*, *Cambaroides japonicas*, *Cambaroides schrenckii*, *Cambaroides similis*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Kozák P., Duris Z., Policar T. The stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schrank) in the Czech Republic // *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*. 2002. V. 367. P. 707–713.
- Lereboullet, A. Description de deux nouvelles especes d'ecrevisses de nos rivieres // *Memories Soc. Sci. Nat.* 1858. V. 5. P. 1–11.
- Martin P., Pfeifer M., Füllner G. First record of the stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803) (Crustacea: Decapoda: Astacidae) from Saxony (Germany) // *Faunistische Abhandlungen (Dresden)*. 2008. V. 26. P. 103–108.
- Martin P., Shen H., Füllner G., Scholtz G. The first record of the parthenogenetic Marmorokrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) in the wild in Saxony (Germany) raises the question of its actual threat to European freshwater ecosystems // *Aquatic Invasions*. 2010. V. 5. Iss. 4. P. 397–403.
- Matocec S.G., Kuzman A., Kerovec M. Life history traits of the grass shrimp *Palaemonetes antennarius* (Decapoda, Palaemonidae) in the delta of the Neretva River, Croatia // *Limnologica*. 2006. V. 36. P. 42–53
- Maurakis E.G., Grimes D.V., McGovern L., Hogarth P.J. The occurrence of *Potamon* species (Decapoda, Brachyura) relative to lotic stream factors in Greece // *Biologia, Bratislava*. 2004. V. 59. № 2. P. 173–179.
- Mugue N, Zueva O, Ershov A. Cave shrimps, genus *Troglocaris* (Decapoda: Atyidae), in West Transcaucasus: genetics of sympatric and allopatric populations // In: Trajano E, Pinto-da-Rocha R, eds. Abstracts of the XVth International Symposium of Biospeleology. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade. 2001. P. 36–37.
- Muñoz J.E.G., Rodríguez A., Raso J.E.G., José A Cuesta Genetic evidence for cryptic speciation in the freshwater shrimp genus *Atyaephyra* de Brito Capello (Crustacea, Decapoda, Atyidae) // *Zootaxa*. 2009. V.2025. P. 32–42.
- Özbek M., Balik S., Topkara E.T. Contribution to the knowledge on distribution of Malacostraca (Crustacea) species of central and southern Anatolia, with some ecological notes. *Turk J. Zool.* 2009. V.33. №1. P. 47–55.
- Panov V.E. First record of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Varunidae) from Lake Ladoga, Russia // *Aquatic Invasions*. 2006. № 1. P. 28–31.
- Petrescu A.-M., Krapal A.-M., Popa O.P., Iorgu E.I., Popa L.O. Xenodiversity of decapod species (Crustacea: Decapoda: Reptantia) from the Romanian waters // *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*. 2010. V.LIII. P. 91–101.
- Petrescu I., Petrescuthe A.-M. Catalogue of the freshwater crayfish (Crustacea: Decapoda: Astacidae) from Romania preserved in «Grigore Antipa» National Museum of Natural History of Bucharest // *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»* 2010. V. LIII. P. 115–123
- Pretzmann G. A contribution to a historic analysis of Mediterranean freshwater decapods chorology // *Invest. Pesq.* 1987. V. 51. P. 17–25.
- Puky M., Reynolds J.D., Schád P. Native and alien Decapoda species in Hungary: distribution, status, conservation, importance // *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 2005. V. 376–377. P. 553–568.

- Santucci F., Iaconelli M., Andreani R. Allozyme diversity of European freshwater crayfish of the genus *Austropotamobius* // Bull. Fr. Pêche Pisc. 1997. V. 347. P. 663–676.
- Sanz A. Tolerancia salina de *Palaemonetes zariquieyi*, Sollaud, 1939 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): efecto de la temperatura // Limnética. 1984. № 1. P. 355–359.
- Schuster G.A., Taylor, C.A., Cordeiro J. 2010. *Pacifastacus leniusculus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 June 2012.
- Sezgin M., Aydemir E., Ateş A.S., Katağan T., Özcan T. On the presence of the non-native estuarine shrimp, *Palaemon longirostris*. H. Milne-Edwards, 1837 (Decapoda, Caridea), in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2007. V.2. Iss.4. P. 464–465.
- Shakirova F.M., Panov V.E., Clark P.F. New records of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853, from the Volga River, Russia // Aquatic Invasions. 2007. № 2. P. 169–173.
- Shih H.-T., Lee J.-H., Shy J.-Y. Three Freshwater and Coastal Crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) New to Penghu, Taiwan, with Notes on Their Biogeographical Implications // Coll. and Res. 2008. № 21. P. 39–44.
- Shih H.-T., Suzuki H. Taxonomy, phylogeny, and biogeography of the endemic mudflat crab *Helice/Chasmagnathus* complex (Crustacea: Brachyura: Varunidae) from East Asia // Zoological Studies. 2008. V. 47. № 1. P. 114–125.
- Śmietana P., Schulz H.K., Keszka S., Schulz R. A proposal for accepting *Pontastacus* as a genus of European crayfish within the family Astacidae based on a revision of the west and east taxonomic literature // Bull. Fr. Pêche Piscic. 2006. V. 380–381. P. 1041–1052.
- Spivak E.D., Boschi E.E., Martorelli S.R. Presence of *Palaemon macrodactylus* Rathbun 1902 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in Mar del Plata harbor, Argentina: first record from southwestern Atlantic waters // Biological Invasions. 2006. 00. P. 1–4.
- Starobogatov Y.I. Taxonomy and geographical distribution of crayfishes of Asia and East Europe (Crustacea: Decapoda: Astacidae) // Arthropoda Selecta. 1995. № 4. P. 3–25.
- Taugbøl T., Arens A., Mítans, A. Freshwater crayfish in Latvia: Status and recommendations for conservation and sustainable use // NINA Project Report. 2004. V. 29. 23 p.
- Taugbøl T., Skurdal J. The future of crayfish in Europe: How to make the best of a bad situation? / In: Gherardi F. and Holdich D.M. (eds.), Crayfish in Europe as alien species – how to make the best of a bad situation? A.A. Balkema, Rotterdam, 1999. P. 271–279.
- Trontelj P., Machino Y., Sket B. Phylogenetic and phylogeographic relationships in the crayfish genus *Austropotamobius* inferred from mitochondrial COI gene sequences // Mol. Phylogenet. Evol. 2005. V. 34. P. 212–226.
- Türkay M. 2012. *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841). Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org> on 2012-06-12
- Uno Y., Kwon S. Larval development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) reared in the laboratory // J. of the Tokyo University of Fisheries. 1969. V. 55. № 2. P. 179–190.
- Yeo D.C.J., Ng P.K.L., Cumberlidge N., Magalhães C., Daniels S.R., Campos M.R. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. V. 595. P. 275–286.

DECAPODA FAUNA OF CONTINENTAL WATERS OF NORTHERN EURASIA

R.R. Borisov

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography
17, V. Krasnoselskaya, 107140, Moscow, Russia, borisovrr@mail.ru*

The paper is focused on Decapoda fauna of continental waters of Northern Eurasia. Species richness of freshwater Decapoda of the region is lower than in most of biogeographical zones of the world. Current structure of Decapoda fauna of Northern Eurasia shaped under impact of two main factors: last glacial age and anthropogenic impact. Nowadays main changes of Decapoda fauna of Northern Eurasia are caused by alien species invasions and growth of their areal, native species population decline or total extinction, and also distribution of local species in new territories non-accessible before due to geographical barriers.

CONTINENTAL MYSID CRUSTACEANS OF NORTHERN EURASIA

M.E. Daneliya¹, V.V. Petryashev², R. Väinölä¹

¹*Finnish Museum of Natural History, POB 17, FI-00014 University of Helsinki, Finland*

²*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab., 1, 199034, St. Petersburg, Russia,*

E-mail: ¹mikhail.daneliya@helsinki.fi, ²malacostraca@zin.ru, ¹risto.vainola@helsinki.fi

Abstract. The paper reviews the current status and recent progress of knowledge on the diversity, systematics, zoogeography and evolution of mysid crustaceans in the continental waters of Northern Eurasia. Mysids are primarily marine crustaceans, and only less than 6% of the world species live in continental waters. A half of the non-marine taxa, 35 species from 13 genera, occur in Northern Eurasia. The globally most important centre of continental diversity is the Ponto-Caspian basin, a remnant of the ancient, repeatedly isolated Paratethys basin, which harbors a largely autochthonous assemblage of mysid taxa. Another important element is made up by several members of the initially marine *Mysis*, which now occupy northern post-glacial lakes, brackish waters and also the Caspian Sea. Additional odd taxa occasionally penetrate near-coast non-marine waters. Most taxa represent the family Mysidae, except single species of Stygiomysidae and Lepidomysidae with very narrow subterranean distributions in the Mediterranean basin. Recent studies on the systematics and zoogeography of the two major Eurasian continental genera *Paramysis* and *Mysis*, using both morphological and molecular characters, have disclosed new taxa and clarified the origin and evolution of both the Ponto-Caspian and the “glacial relict” faunas. In eastern and northern Europe mysids have been widely introduced outside the native ranges in hope to provide new fish food sources, and some species have successfully taken on to continue their spread using artificial waterways and colonized Central and Western European freshwaters, where no mysids were naturally found.

В статье предлагается обзор текущего состояния и современного прогресса в исследовании разнообразия, систематики, зоогеографии и эволюции мизид континентальных водоемов Северной Евразии. Мизиды являются преимущественно морскими ракообразными, и только 6% их мировой фауны встречается в континентальных водоемах. Половина континентального разнообразия (35 видов из 13 родов) встречается в Северной Евразии. Наиболее важным в глобальном масштабе центром континентального разнообразия является бассейн Понто-Каспия, остаток древнего, периодически изолировавшегося бассейна Паратетиса, где обитает главным образом автохтонная фауна мизид. Второй по важности элемент составляют несколько представителей изначально морского рода *Mysis*, которые в настоящее время встречаются в северных послеледниковых озерах, солоноватых водах морей, а также в Каспийском море. Некоторое дополнительное число видов, представляющих в подавляющем большинстве морские рода, проникает в прибрежные озера и низовья рек. Пресноводная фауна Северной Евразии представлена в основном семейством Mysidae, за исключением единичных узкоэндемичных видов семейств Lepidomysidae и Stygiomysidae из пещерных водоемов бассейна Средиземного моря. Современные исследования по систематике и зоогеографии основных континентальной родов мизид, *Paramysis* и *Mysis*, с применением как морфологических, так и молекулярно-генетических методов, обнаружили новые таксоны и позволили значительно прояснить происхождение и эволюцию как понто-каспийской, так и «реликтовой ледниковой» фаун. Являясь важным источником питания для рыб, мизиды Северной Евразии были широко акклиматизированы за пределами естественного ареала. Некоторые виды успешно основали жизнеспособные популяции и продолжили расселение по искусственным водным путям, колонизировав пресные водоемы Центральной и Восточной Европы, где раньше мизиды естественным образом не встречались.

1. Introduction: Global and continental diversity of Mysida

Mysida are an order of primarily marine malacostracan crustaceans, known in the fossil record since the Jurassic Period (Schram, 1986; Secretan, Riou, 1986). Most mysids are benthopelagic filter feeders or predators in suprabenthic habitats. They often migrate vertically during night-time and constitute an important food for fishes. Among about 1200 currently recognized species (Ahyong et al., 2011), only 70 have been found in fresh or brackish continental waters of the world (Porter et al., 2008). A half of the world continental mysids (35 species) are found in Northern Eurasia, where they in turn are concentrated in the Ponto-Caspian basin (24 species).

The systematic position of the order among other malacostracans has been controversial, and so has been the monophyly of the order itself. Mysids have been considered a part of the superorder Peracarida, together with amphipods, isopods, tanaidaceans, etc., since Calman (1904). In contrast, Watling (1999) suggested mysids to be more closely related to euphausiids and decapods, of the superorder Eucarida. Nevertheless, several cladistic analyses supported the monophyly of the Peracarida with mysids as a part of it (e.g. Schram, 1986; Richter, Scholtz, 2001; Poore, 2005), whereas molecular studies using the 28S and 18S rRNA genes have again questioned the peracarid monophyly (Jarman et al., 2000; Spears et al., 2005; Meland, Willassen, 2007).

Until recently, mysids and lophogastrids were considered to jointly constitute a single order Mysidacea. However both morphological (Schram, 1984; Watling, 1999) and molecular (Jarman et al., 2000; Spears et al., 2005; Meland, Willassen, 2007) evidence have questioned the monophyly of this group, and the former suborders Mysida and Lophogastrida have been uplifted to a full order rank (Martin, Davis, 2001). Meanwhile, more comprehensive morphological analyses (Richter, Scholtz, 2001; Wirkner, Richter, 2007) and recent findings of similarity in the structure of heart between both groups (Wirkner, Richter, 2007) have still pointed to the unity of the Mysidacea. Mysids are distinguished from lophogastrids only by the absence of gills and presence of uniramous pleopods of females (biramous in both sexes of lophogastrids).

The delimitation and family content of Mysida itself also remain disputed issues. Tchindonova (1981) excluded the two groundwater families Stygiomysidae and Lepidomysidae from the order to a distinct new order Stygiomysida; moreover she raised the family Petalophthalmidae to a subordinal level within Mysida. The distinction of Stygiomysida was supported by a study of 18S rRNA (Meland, Willassen, 2007), but the group was still retained as a family within the order Mysida by Ahyong et al. (2011). “Stygiomysida” are distinguished from other mysids, for instance, by having

a single maxilliped (against two in Mysidae) with reduced exopod, and by absence of statocysts. They seem to have a Tethyan origin, now being distributed in coastal underground waters of the Mediterranean, Caribbean and Indian Ocean basins (Pesce, Iliffe, 2002). In the Palearctic, two non-marine species, *Stygiomysis hydruntina* (Stygiomysidae) and *Speleomysis bottazzii* (Lepidomysidae) are known, both encountered solely in caves and wells of the Salentine Peninsula in southern Italy.

Of the four families included in the order Mysida in Ahyong et al., (2011) — Mysidae, Lepidomysidae, Stygiomysidae and Petalophthalmidae - the first three are represented in continental waters (fresh waters plus the Caspian Sea-Lake) of the world and also of Northern Eurasia. The vast majority of the continental species belong to subfamily Mysinae of family Mysidae — in North Eurasia, 33 of the 35, i.e. all apart from the two “Stygiomysida” mentioned above (Table 1).

Table 1. Taxonomic composition, distribution and ecology of continental mysids of Northern Eurasia (X – distribution not known except for type locality)

Taxon	Body length, mm	Distribution	Zoogeographic characteristics/origin	Salinity, ‰	Depth, m	Bottom	Latest references
Mysidae Haworth, 1825 Mysinae Haworth, 1825 <i>Caspiomysis</i> G.O. Sars, 1907 <i>C. knipowitschi</i> G.O. Sars, 1907	9-14	Caspian Sea	Caspian	Up to 13	8-100, most often 11-40	shells, sand, rarely mud, rock	Derzhavin (1939), Audzijonyte et al. (2008a) Daneliya, Petryashev (2011a)
<i>Diamysis</i> Czerniavsky, 1882 <i>D. hebraica</i> (Almeida Prado-Por, 1981) <i>D. pengoi</i> (Czerniavsky, 1882) <i>D. pusilla</i> (G.O. Sars, 1907)	3.7-5 5.5-11 <7	Nahal Taninim Stream, Israel River basins and lakes of the Black Sea and Sea of Azov East coast of Central and South Caspian Sea	Israel Pontic freshwater Eastern Caspian	0-1.8 0-2.7 12-13	0-1(?) 0-2 10-31	? Plants, rarely any bottom Rock, sand	Almeida Prado-Por (1981) Wittmann, Ariani (2012) Komarova (1991), Daneliya, Petryashev (2011a) Wittmann, Ariani (2012) G.O. Sars (1907) Derzhavin (1939), Daneliya, Petryashev (2011a) Wittmann, Ariani (2012)
<i>Hemimysis</i> G.O. Sars, 1869 <i>H. anomala</i> G.O. Sars, 1907	6-13	Basins of the Caspian Sea, Black Sea and Sea of Azov. Introduced to Baltic Sea Basin; penetrated freshwaters of Central Europe, British Isles and North America	Ponto-Caspian	0-11.5, rarely up to 18	1-40	Rock, clay, rarely sand	Derzhavin (1939) Komarova (1991) Audzijonyte et al. (2008b) Wittmann, Ariani (2009)
<i>Katamysis</i> G.O. Sars, 1893 <i>K. warpachowskyi</i> G.O. Sars, 1893	4.5-8.5	Basins of the Caspian Sea and North-West Black Sea. Recently penetrated into Sea of Azov Basin and Central Europe	Ponto-Caspian	0-1	1-35, most often 1-10	Rock, sand, mud, rarely among plants	Derzhavin (1939) Komarova (1991) Hanselmann (2010)
<i>Limnomysis</i> Czerniavsky, 1882 <i>L. benedeni</i> Czerniavsky, 1882	6-11.5	Basins of the Caspian, Black and Azov seas. Introduced to Aral Sea and Baltic Sea basins; penetrated into Eastern and Central Europe	Ponto-Caspian	0-11.5	0.5-68, most often 0.5-10	Plants, rarely on other substrates	Derzhavin (1939) Komarova (1991) Audzijonyte et al. (2009) Wittmann, Ariani (2009)
<i>Mesopodopsis</i> Czerniavsky, 1882 <i>M. slabberi</i> (van Beneden, 1861)	7-15.5	East Atlantic (57°N- 20°S), Baltic, Mediterranean, Black and Azov seas; occasionally in river deltas and coastal lakes	Eastern Atlantic Subtropical – Low Boreal	0.5-43	0.2-50, most often 1-10 m	Pelagic, over any bottom	Komarova (1991) Wittmann (1992) Daneliya, Petryashev (2011a)
<i>Mysis</i> Latreille, 1803 <i>M. amblyops</i> G.O. Sars, 1907 <i>M. caspia</i> G.O. Sars, 1895 <i>M. macrolepis</i> G.O. Sars, 1907	10.5-13 17-26 18-35 14-26	Central and Southern Caspian Sea Central and Southern Caspian Sea Central and Southern Caspian Sea Lakes of the Baltic Sea region, Northern Baltic Lakes of the Baltic and White Sea region, Northern Baltic, British Isles,	Caspian Caspian Caspian Caspian	13 13 13 13	50-750 38-390 150-425 50-927	Benthopelagic Mud, sandy mud, mud with shells, rarely shells Benthopelagic Benthopelagic	Derzhavin (1939) Audzijonyte et al. (2005a) Derzhavin (1939) Audzijonyte et al. (2005a) Derzhavin (1939) Derzhavin (1939)

Taxon	Body length, mm	Distribution	Zoogeographic characteristics/origin	Salinity, ‰	Depth, m	Bottom	Latest references
<i>M. microphthalmalma</i> G.O. Sars, 1895 <i>M. relicta</i> Lovén, 1862 <i>M. salemaai</i> Audzijonyte & Väinölä, 2005 <i>M. segerstralei</i> Audzijonyte & Väinölä, 2005	11-24	Siberian Arctic Coastal waters, river estuaries and lakes of Arctic Basin	European boreal-arctic	0-7	2-110	Benthopelagic	Audzijonyte et al. (2005a)
	11-24		Eurasian boreal-arctic	0-12	2-215	Benthopelagic	Audzijonyte, Väinölä (2005)
	11-24		Circumarctic	0-29	0-30	Benthopelagic	Audzijonyte, Väinölä (2005)
							Audzijonyte, Väinölä (2005)
<i>Neomysis Czerniavsky</i> , 1882 <i>N. awatchensis</i> (Brandt, 1851) <i>N. integer</i> (Leach, 1814) <i>N. japonica</i> Nakazawa, 1910	8-13.5	Coastal waters, lower river streams and lakes of North Pacific from Alaska to Yangtze River; Japan	West Pacific tropical – low-boreal	0-27	0-11	Sand, rarely mud or rocks	Ii (1964), Petryashev (1992, 2005)
	14-16	Coastal waters, estuaries and occasionally river deltas of Northeast Atlantic from the Mediterranean to Western Barents Sea	East Atlantic subtropical – boreal	0.5-18	0-34	Sand with vegetation	Tattersall, Tattersall (1951) Petryashov (2009), Wittmann, Ariani (2009)
	Up to 18	Coastal waters, lakes, estuaries and river deltas of Japan	West Pacific subtropical – low-boreal	0-?	0-20(?)	?	Ii (1964), Liu, Wang (2000), Petryashev (2005)
<i>Paramysis Czerniavsky</i> , 1882 <i>P. (Paramysis) baeri</i> Czerniavsky, 1882 <i>P. (P.) bakuensis</i> G.O. Sars, 1895 <i>P. (P.) eurylepis</i> G.O. Sars, 1907 <i>P. (P.) kessleri kessleri</i> (Grimm in MS) G.O. Sars, 1895 <i>P. (P.) kessleri sarsi</i> (Derzhavin, 1925) <i>P. (Mesomysis) intermedia</i> (Czerniavsky, 1882) <i>P. (Metamysis) grimmi</i> (G.O. Sars, 1895) <i>P. (M.) inflata</i> (G.O. Sars, 1907)	13-31	North Caspian Sea, west coast of Central and South Caspian Sea	Caspian	0-5, rarely up to 13	0-20	Sand, muddy sand	Daneliya et al. (2007)
	13-31	Caspian, Black and Azov Basins, >500 km river upstream	Ponto-Caspian	0-5, rarely up to 9	0-8	Sand, muddy sand	Daneliya et al. (2007)
	29-46	Central Caspian Sea	Central Caspian	?-13	10-114, most often 11-30	Shells, sand, muddy sand	Daneliya, Petryashev (2011a, 2011b)
	24-52	North-West Black Sea estuaries and rivers; 150-200 km upstream	Caspian	?-11.5	0-198, most often <30	Mud, sandy mud, rarely sand, shells	Daneliya, Petryashev (2011a, 2011b)
	14-31	Introduced in water reservoirs of Kazakhstan and the Crimea, Dnieper, Don and Volga basins, Aral Sea, Lithuania. Penetrated into the Baltic Sea	Pontic freshwater	0-1.5	0-198, most often <30	Mud, sand	Daneliya, Petryashev (2011a, 2011b)
	6.5-15	Lithuania. Penetrated into the Baltic Sea	Ponto-Caspian	0-6, rarely up to 10	0.5-7, rarely down to 18	All types	Daneliya, Petryashev (2011b)
		Central and Southern Caspian Sea					Daneliya, Petryashev (2011b)
		Central Caspian Sea			0-18		
		Caspian, Azov and Black Sea basins	Caspian				
	28-41	Central and Southern Caspian Sea	Central Caspian	?-13		Mud, rarely other	
	25-42	Caspian Sea, not further north of 45°	Ponto-Caspian	?-13		Shells, rarely other	Derzhavin (1939), Daneliya, Petryashev (2011a)
	12-26	Asia Minor: springs in Aegean and Black Sea Basin	Caspian	0-5, rarely up to 7	10-185, most often 30-80	Sand, muddy sand or shells	Derzhavin (1939), Daneliya, Petryashev (2011a)
7.5-12	Caspian, Black and Azov Sea Basins, including coastal lakes. Introduced in water reservoirs of the Crimea, Lithuania, Aral Sea. Penetrated into the Baltic Sea	Caspian	?-13	10-230, most often 10-80	Pelagic, or on mud, mud with shells	Derzhavin (1939), Daneliya, Petryashev (2011a)	
13-23	Sea of Azov Basin, Caspian Sea	Anatolian freshwa-		?-13	0-15	Shells, sand, rocks, muddy sand, also pelagic	Derzhavin (1939), Komarova (1991), Daneliya, Petryashev

Taxon	Body length, mm	Distribution	Zoogeographic characteristics/origin	Salinity, ‰	Depth, m	Bottom	Latest references
<i>P. (M.) ullskyi</i> Czerniavsky, 1882	7-15		ter Ponto-Caspian	0	5-900	Rocks	(2011a) Derzhavin (1939), Daneliya, Petryashev (2011a)
<i>P. (Nanoparamysis) loxolepis</i> (G.O. Sars, 1895)	8-17			0-2	5-94, most often 11-40	Muddy sand, often with plants	Derzhavin (1939), Daneliya, Petryashev (2011a)
<i>P. (Serrapalpis) incerta</i> (G.O. Sars, 1895)			Ponto-Caspian		0-1	Sand, shells, muddy sand	Kocataş et al. (2003), Daneliya, Petryashev (2011a)
<i>P. (S.) kosswigi</i> Băcescu, 1948	9-17			0-5	0-6		Komarova (1991), Daneliya, Petryashev (2011a)
<i>P. (S.) lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)							
<i>P. (S.) sowinskii</i> Daneliya, 2002					0-15		Daneliya (2002a), Daneliya, Petryashev (2011a)
<i>Schistomysis</i> Norman, 1892 <i>S. elegans</i> G.O. Sars, 1907	19-28	East coast of Central and South Caspian Sea	Eastern Caspian	12-13	9-56	Sand, shells	Derzhavin (1939), Daneliya, Petryashev (2011a)
<i>Troglomysis</i> Stammer, 1933 <i>T. vjetrenicensis</i> Stammer, 1933	12	Vjetrenitsa Cave in Bosnia & Herzegovina	Dinaric	0	0-1	?	Stammer (1936)
Lepidomysidae Clarke, 1961 <i>Spelaeomysis</i> Caroli, 1924 <i>S. bottazzii</i> Caroli, 1924	6.5-10	Subterranean waters of Salentine Peninsula, Puglia, Italy	Southern Apenninian	0-3	?	?	Pesce (1975a)
Stygiomysidae Caroli, 1937 <i>Stygiomysis</i> Caroli, 1937 <i>S. hydruntina</i> Caroli, 1937	10	Subterranean waters of Salentine Peninsula, Puglia, Italy	Southern Apenninian	0-3(?)	?	?	Caroli (1937), Pesce (1975b)

2. Continental mysid diversity of Northern Eurasia

The Palearctic mysid diversity may be roughly divided into three components — (1) the autochthonous fauna of the Ponto-Caspian Basin, (2) continental immigrants of the Arctic genus *Mysis*, and (3) occasional species of various marine genera that penetrate non-marine habitats not far from the sea. The Ponto-Caspian fauna comprises 24 continental species, of which 13 belong to the genus *Paramysis*, four to *Mysis*, two to *Diamysis*, one to *Hemimysis* and *Schistomysis* each, and one to each of the monotypic *Caspiomysis*, *Katamysis* and *Limnomysis* (Audzijonyte 2006, Daneliya & Petryashev, 2011b). There are seven North Eurasian inland taxa in the circumarctic *Mysis*; four of these actually live in the Caspian, thus the Ponto-Caspian and Arctic elements overlap. Most of the remaining eight taxa are from the Mediterranean (Black-Sea) basin. They involve three local troglophilic taxa — the two Apenninian stygiomysids (see above) and the monotypic *Troglomysis* from a cave in Bosnia and Herzegovina — a *Diamysis* species from a stream in Israel, and a *Mesopodopsis* occasionally in the Sea of Azov, Black Sea and Aegean Sea regions. Further three, predominantly brackish-water coastal *Neomysis* ssp. also sometimes penetrate downstream rivers and coastal lakes of the Far East or Europe.

3. Progress in taxonomy and systematics

3.1. Continental *Mysis*

The taxonomy and systematics of the two most diverse continental mysid genera *Mysis* and *Paramysis* have lately been studied intensively using both morphological and molecular characters. The emblem taxon of the aquatic “glacial relict” fauna, the fresh- and brackishwater “*Mysis relicta*” of Holarctic, post-glacial boreal and arctic lakes and estuaries, turned out to be a complex of four distinct species, three of which live in Eurasian waters (Väinölä, 1986; Väinölä et al., 1994, Audzijonyte, Väinölä, 2005). Phylogenetically this *Mysis relicta* group appears to be the sister group to the clade of the four endemic Caspian Sea *Mysis* species (Audzijonyte et al., 2005).

The genetic data reveal a prominent discrepancy in the rates of molecular vs. morphological diversification in the two continental groups of continental *Mysis* taxa. The four morphologically and ecologically well diversified Caspian species are genetically very close, with shared molecular polymorphisms between species. This suggests recent speci-

ation of the sympatric *Mysis* flock in the Caspian Sea (Väinölä, 1995; Audzijonyte et al., 2005). The *Mysis* taxa of young boreal lakes in turn are genetically well separated and much older, whereas their morphological differences are smaller and remained overlooked until recently. These differences were described first in morphometric terms (Väinölä et al., 2002), then in terms of a full morphological diagnosis (Audzijonyte, Väinölä, 2005). The strongest morphological distinction is seen between the two most strictly continental taxa, *M. relicta* s. str. of Northern Europe and *M. diluviana* of North America (e.g., the Great Lakes). Two additional species, the North European *M. salemaai* and circumpolar-arctic *M. segerstralei* are more close to each other, and may have diverged more recently. Most notably, the distributions of two boreal North European species *Mysis relicta* s. str. and *M. salemaai* broadly overlap in Fennoscandia, and they live in sympatry in the Northern Baltic Sea and in a number of freshwater lakes. The distributional overlap of the two taxa, which evidently diverged several glaciation cycles ago, with no signs of introgression (genetic mixing), is strong evidence for their status as full biological species. Whereas other taxa were not found in sympatry, the comparable deep divergences in nuclear genes (allozymes) among the four taxa corroborate the species level distinction for them also (Väinölä et al., 1994; Audzijonyte, Väinölä, 2005).

Genetic and distributional data were also used in attempt to clarify the relationships and refugial history of the four boreal-arctic *Mysis* taxa (Väinölä et al. 1994; Audzijonyte et al., 2005; Audzijonyte, Väinölä, 2006). The oligohaline species *M. relicta* and *M. diluviana* have probably inhabited fresh waters throughout the Pleistocene. The two other species are still more euryhaline and sometimes estuarine. A broad-scale mitochondrial homogeneity of the widespread arctic *M. segerstralei* indicates how this species has dispersed in marine waters and recently colonized coastal lakes independently in different regions. The data also reveal past hybridization between *M. segerstralei* and *M. salemaai* that has led to mitochondrial introgression: mtDNA therefore currently does not distinguish this pair of species, unlike the other ones (Audzijonyte, Väinölä, 2006).

3.2. *Paramysis* and the Ponto-Caspian mysid diversity

Another evidently ancient continental fauna of mysids has diversified in the brackish-water Paratethys basin and colonised fresh waters. Most of this diversity is in the genus *Paramysis*. The genus overall includes 23 species, of which 13 species occur in continental waters of the Ponto-Caspian Basin, and several others in marine Mediterranean and Atlantic waters. The taxonomy of *Paramysis* has been well explored, and most taxa were described by the 1950s. Yet, recently a new distinct species *P. sowinskii* was morphologically split off from the most widespread Ponto-Caspian taxon *P. lacustris* by Daneliya (2002a), and the Ponto-Caspian *P. bakuensis* was reconstituted from synonymy with the endemic Caspian *P. baeri* on morphological and molecular grounds (Daneliya et al., 2007). Some old nomenclatural confusions have also been recently overcome by redescription (Daneliya, Petryashev, 2011b). However, a number of taxonomic problems still require clarification.

The genus *Paramysis* involves extensive intrageneric variation, recognized in its subgeneric structure. Originally designated as separate genera by Czerniavsky (1882, 1883) and G.O. Sars (1895), the subgenera were repeatedly collapsed (Zimmer, 1915; Băcescu, 1969; Komarova, 1991) and re-established (Derzhavin, 1939; Băcescu, 1940, 1954; Daneliya, 2004). The subgeneric classification was well supported and supplemented in a recent phylogenetic analysis on molecular and morphological grounds (Audzijonyte et al. 2008). A most unexpected discovery in this study of *Paramysis* evolution was that the fresh- and brackish water Ponto-Caspian flock secondarily gave rise to marine Black Sea, Mediterranean and East Atlantic species and three subgenera, and not vice versa as it was traditionally assumed (Derzhavin, 1939; Băcescu, 1954; Komarova, 1991). The Ponto-Caspian subgenera are resolved as the phylogenetically most diverged and ancient ones within *Paramysis*, except for East Atlantic-Mediterranean *P. arenosa*, which probably represents a separate genus (Audzijonyte et al., 2008). Also, the peculiar monotypic Pontocaspian genera *Katamysis* and *Caspiomysis*, initially considered as lately emerged from within *Paramysis* (G.O. Sars, 1907; Derzhavin, 1939), are in fact ancient independent lineages (Audzijonyte et al., 2008a). Indeed, characters such as strong spine on labrum of *Katamysis* and long spiniform setae on maxilla 2 of *Caspiomysis* are widely known among other mysid genera and may be plesiomorphisms secondarily lost in *Paramysis*. Caspian endemic species are polyphyletically distributed among the subgenera, and appeared at different times during *Paramysis* evolution. For example, *P. loxolepis* is an ancient lineage, representing a monotypic subgenus *Nanoparamysis*, very distantly related to monotypic Ponto-Caspian *Mesomysis*, while *P. (Metamysis) inflata* is rather closely related to the Ponto-Caspian *P. (M.) ullskyi* (Audzijonyte et al., 2008a).

The systematic position of the single Caspian representative of *Schistomysis* remains unclear. It is evidently diverged from its marine Mediterranean and East Atlantic congeners (distinct brush-like spine-setae of endopod uropods and absence of spine-setae on endopod of maxilla 2), and may represent another ancient independent Caspian lineage of possibly generic rank. A more comprehensive molecular and morphological comparison with other related species is needed to resolve its position.

There remain issues regarding the taxonomy of the third element of continental mysids. The taxonomy of *Diamysis*, which includes 12 species, has recently been intensively studied, with description of many new species from the Mediterranean Sea (summarised in Wittmann, Ariani, 2012). While most of the Mediterranean and Black Sea taxa are marine, *D. pengoi* is truly one of the most strictly fresh-water species of the entire order Mysida, confined to the Don, Dnieper and other Azov and Black Sea river systems and coastal lakes, rarely encountered even in oligohaline waters of river estuaries.

The taxonomy of brackish-water species of *Neomysis* from the temperate Far East has also been controversial. *N. intermedia* was considered a synonym of *N. awatschensis* by Banner (1954) and Petryashev (1992). Holmquist (1973) re-established *N. intermedia* based on the study of non-type material, but the validity of this act was again questioned by Petryashev (1992). The taxonomy of the lepidomysids and stygiomysids may also require clarification. Sig-

nificant geographical variation reported both in *Spelaeomysis bottazzii* and *Stygiomysis hydruntina* from different hypogean systems in Salentino (Pesce, 1975a, 1975b), suggest that more taxa may be involved.

4. Zoogeography and history of fauna

The contribution of mysid fauna towards general zoogeography of continental waters is relatively small if compared with fishes, mollusks and even with amphipod crustaceans, which contain much paleo- and mesolimnic diversity (e.g. Banarescu, 1990). Mysids are not strong swimmers and they generally poorly disperse upstream, thus the central parts of continents tend to lack mysids altogether. Explanations to the actual continental occurrences, both of the Ponto-Caspian and Arctic elements, are sought from past hydrographical conditions, differing drastically from the current ones. Occasional euryhaline marine species are encountered in river deltas and lower river stretches, exemplified by *Mesopodopsis slabberi* and *Neomysis integer* in Europe and by *N. awatchensis* and *N. japonica*, throughout North-East Pacific and Japan coasts, respectively (see above).

4.1. Ponto-Caspian mysid fauna

The Ponto-Caspian fauna is a special case of relatively rich continental fauna of mysids, containing several autochthonous as well as marine biogeographical elements. Daneliya & Petryashev (2011a) took up an analysis of this mysid fauna in the descriptive Russian zoogeographical tradition. The Ponto-Caspian biogeographic region includes the Caspian Sea with rivers of its basin; rivers of the Sea of Azov basin and their estuaries; rivers of the Black Sea basin, their estuaries and coastal lakes; and rivers and lakes of Marmara Sea and Aegean Sea basins. The western part of the Sea of Azov and almost the entire Black Sea, and certainly the Marmara and Aegean Seas are a part of the Eastern Atlantic Subtropical Region with marine fauna. The Ponto-Caspian fauna consists of 27 species, divided to eight biogeographic groups by Daneliya & Petryashev (2011a). Middle Caspian, Eastern Caspian, Caspian, Ponto-Caspian, Anatolian freshwater and Ponto-Adriatic fresh-water each are autochthonous groups, and constitute majority of the fauna (24 species, or 89%). In addition there are two Pontic and one Eastern Atlantic subtropical–low-boreal euryhaline (non-continental) species (11%) which accidentally occur in estuaries of Ponto-Caspian rivers together with true Ponto-Caspian species.

The region is characterized by high degree of endemism. Among 9 genera found here, two (*Limnomysis* and *Katamysis*) are endemic to the Ponto-Caspian region and one, *Caspiomysis* more narrowly to the Caspian Sea. Besides, five subgenera of the genus *Paramysis* are found only in the Ponto-Caspian Region. Among species, nine are Ponto-Caspian endemics, another nine Caspian, two Eastern Caspian, two Central Caspian, one Ponto-Adriatic and one Anatolian (24 in total). All the evidence on the high level of endemism of mysids and other groups (fishes, mollusks, etc.) suggest that the Ponto-Caspian Region is a special biogeographical region of continental waters, representing the highest hierarchical level of division, which harbors within it further lower subdivisions (Daneliya, Petryashev, 2011a). It is noteworthy that the status of the Caspian as a separate biogeographical region (as suggested e.g. by Zenkevich, 1963) is not supported by the biogeographical data. Rather, based on the analysis of mollusk (Starobogatov, 1970) and mysid (Daneliya, Petryashev, 2011a) faunas, it is included into the larger Ponto-Caspian Region, which includes a Caspian Province, which is separate from the Northern Caspian Sea and Caspian rivers.

Such a unique aquatic fauna formed during the complex history of the basin over several million years, which involved various phases of isolation and freshening of the Paratethys Sea, which previously occupied the Ponto-Caspian Basin. The history of the region and its fauna have been repeatedly discussed (e.g. Mordukhai-Boltovskoi, 1960; Zenkevich, 1963; Starobogatov, 1970; Dumont, 1998), whereas the concepts of geological evolution still continue to be clarified (e.g. Mamedov, 1997; Popov et al., 2006). The history of the mysid fauna has been discussed separately for the Caspian Sea (Derzhavin, 1939), for the Black and Azov Sea basin (Băcescu, 1954; Pauli, 1957) or the Sea of Azov alone (Daneliya, 2002b; 2003). Some of the issues concerning the particular mysid taxa were already reviewed above. A nearly complete absence of mysid fossils, except for several records of mysid statocysts, has posed a major difficulty in dating the zoogeography. Statocysts from Lower Bessarabian (Sarmatian, ca 11.5 Myr ago), distinguished as the genus *Sarmysis*, are evidently related to modern genus *Paramysis*, in which they were originally included (Voicu, 1974, 1981). DNA sequence data of modern taxa has partly compensated for the absence of fossil record. Thus, from a molecular data Audzijonyte et al., (2008a) estimated that the origin of this genus *Paramysis*, together with *Caspiomysis* and *Katamysis*, dates back to the Middle Miocene, >10 Myr ago. The data also corroborated the idea of the geographic origin of these taxa in the Paratethyan basin, which in general is suggested by the fact that the Ponto-Caspian is the center of species and subgeneric diversity. From their phylogenies, Audzijonyte et al. (2008a) also conclude that some *Paramysis* taxa secondarily escaped from the Paratethys to the Mediterranean and Eastern Atlantic. It may be hypothesized that the East Atlantic subtropical–low-boreal genera *Hemimysis* and *Diamysis* each also containing Caspian, Ponto-Caspian and Pontic endemics, had a similar history. The monotypic Ponto-Caspian *Limnomysis*, most closely related to *Diamysis* (Meland, Willassen, 2007), but rather strongly diverged from it morphologically, most likely stems of an ancient Paratethyan lineage too.

The origins of some ancient endemic lineages now restricted to the Caspian Sea appear particularly puzzling, namely of *Caspiomysis*, of the subgenus *Nanoparamysis* of *Paramysis*, and possibly also of *Schistomysis elegans*, which is significantly morphologically diverged from its current congeners. It is widely considered that the Caspian Sea strongly regressed and became hyperhaline (Balakhanian Sea-Lake), which caused extinction of the autochthonous fauna 5–3.5 Myr ago, as suggested by the lack of any endemic molluscs in the respective stratum (Starobogatov, 1970). Hence, the existence of ancient endemics in the modern Caspian Sea was questioned, rather they were considered to stem from recent Pleistocene emergents. Meanwhile, molecular phylogenetic studies suggest more ancient ages: *Caspiomysis* originated before the radiation of *Paramysis*, as with the Ponto-Caspian endemic *Katamysis*; whereas

Nanoparamysis is not younger than other subgenera of *Paramysis* (Audzijonyte et al. 2008a). If *Caspiomysis* and *Nanoparamysis* indeed did not survive in the Balakhanian basin, we should assume they had wider Ponto-Caspian distributions at that time and survived in Pontic part, and with the Akchagylian transgression (ca 3 Myr ago) secondarily immigrated into the Caspian Sea and later again died out in the Black Sea. *Limnomysis* and *Katamysis* could have had similar histories, but as freshwater-oligohaline species, they could also survive the Balakhanian stage in lower streams of rivers and their estuaries of that basin.

It is assumed that the rest of endemic Caspian species of the genus *Paramysis* (also probably *Diamysis pusilla*) arose at the base of Pleistocene ca 2 Myr ago, when separation of the Apsheronian and later Tyurkynian (in the Caspian part) vs. Gurian (Black Sea part) basins would have provided a vicariance event. In the end of Pliocene–beginning of Pleistocene the basins were still repeatedly connected through a strait in the Kuma-Manych depression: between Akchagyl and Kuyalnik (ca 3 Myr ago), Bakuan and Chaudian (ca 1 Myr ago), Ancient Euxinian and Khazarian (ca 400 kyr ago) Sea-Lakes, facilitating faunal exchanges between the basins and acquisition of a Ponto-Caspian type of range. The signal of isolation with subsequent exchange is seen in mitochondrial variation patterns of several Ponto-Caspian mysid species (Audzijonyte et al., 2006).

During Pleistocene glaciations and regressions of the World Ocean, the Ponto-Caspian Basin was isolated and freshened (Alekseev et al., 1986), which resulted in wider distribution of Ponto-Caspian species together with Pontic fresh-water, and their spread in fresh waters of Asia Minor and Caucasus. For example, the population of *Paramysis lacustris* in Lake Abrau (Caucasus coast) is not distinguishable from the Sea of Azov lineage of the species by mtDNA marker (Audzijonyte et al., 2006), probably indicating recent immigration into the lake, which is separated from the Sea of Azov by modern mesohaline Black Sea.

Despite numerous opportunities for intermixing of Pontian and Caspian populations during Pleistocene, two species, *P. lacustris* and *L. benedeni*, retained the Caspian vs. Azov intraspecific distinction (Audzijonyte et al., 2006). Particularly intriguing was the deep mitochondrial separation of the Azov population from Black-Caspian population/clade in *P. lacustris*. Considering the paleogeographic history of the Sea of Azov, which nearly dried during last glacial (Neo-Euxinian) low stand of the Black Sea (Alexeev et al., 1986), such distinction is rather unexpected. The separate Azov lineage probably suggests a survival of *P. lacustris* in a local fresh-water refugium somewhere in the area of modern Kerch Strait, where Don and Kuban Rivers drained into the Black Sea during Neo-Euxinian phase (ca 10 Kyr ago). Subsequently, the Azov population experienced sudden population expansion, not recorded in other Ponto-Caspian mysids. However, the origin of the deep split in *P. lacustris* evidently dates back to Middle or even Early Pleistocene (Audzijonyte et al., 2006).

4.2. “Glacial relicts” of boreal lakes and the Caspian Arctic element

The *Mysis* of boreal lakes and the deep Caspian Sea make part of the more general “glacial relict” or Arctic element of continental Holarctic waters, whose origin from marine ancestors has been a subject of speculations for 150 years since Lovén (1862). The previous hypotheses have involved post-glacial independent origins of continental occurrences from a marine ancestor *M. oculata* (e.g. Högbom, 1917); common origins of the freshwater and Caspian taxa in the Middle Tertiary times (Sars, 1927; Holmquist, 1959); or origin and dispersal or “relicts” in Late- or Middle Pleistocene ice-dammed lakes, which occasionally drained south providing access to the Caspian Sea and also to the emerging post-glacial lakes of current Boreal zone (Berg, 1928; Segerstråle, 1982).

The new data on systematic and molecular diversity show that the history of the fresh-water group of *Mysis* spp. is complex and cannot be explained by any of the previous hypothesis alone. On the one hand, this group involves taxa that evidently evolved and survived in freshwaters through much of the Pleistocene and attained their current range from the ice-marginal lakes (e.g. *M. relicta* s.str.). On the other, it involves taxa that still thrive in coastal marine waters and tend to repeatedly colonize coastal lakes of the Arctic basin (*M. segerstralei*). This whole *M. relicta* group in itself appears monophyletic, and may have diverged from the extant marine congeners in the Late Tertiary already (Väinölä, 1986; Audzijonyte et al., 2005a, Audzijonyte, Väinölä, 2006).

The four endemic *Mysis* species of the Caspian Sea make the closest a sister clade to the freshwater group, which is in line with previous ideas of inter-group relationships (e.g. Holmquist, 1959), but these two continental lineages also seem to have diverged in the Late Tertiary (Pliocene) and evolved independently since then (Väinölä, 1995, Audzijonyte et al., 2005a). The molecular data thus do not agree with the extreme time scales of the earliest hypotheses (mid-Tertiary, post-glacial), but the results also refute the more modern ideas of a common ancestry of Caspian and lacustrine “relict” taxa in Eurasian continental glacial lakes of the Middle or Late Pleistocene times. Indeed, there is no good paleogeographic hypothesis of Arctic-Caspian connections that would fit the molecular divergence of the Caspian *Mysis* from their northern relatives, and the same seems to hold for other Caspian taxa of Arctic origin as well, such as the Caspian seal *Phoca caspica* (Palo, Väinölä, 2006). If the immigration of the Caspian cold-water element indeed was of pre-Pleistocene age, it is also remains puzzling why the intra-Caspian endemic diversification of *Mysis* appears so much younger (Late Pleistocene) (Audzijonyte et al., 2005).

4.3. Recent changes in mysid distribution

Mysids are a valuable source of nutrition for fishes, but their natural distribution is limited due to their poor dispersal abilities. This has incited crustacean transplantation programmes to support fish stocks particularly in reservoirs and regulated lakes. In Northern Europe, *Mysis relicta* was successfully introduced in many upstream, regulated lakes of Scandinavia beyond the natural range. The ecological impacts were controversial, and transfers were subsequently discontinued (e.g. Lasenby et al., 1986). Large-scale introductions were performed by the Soviet Union fisheries in the 1950s-60s. Ponto-Caspian peracarids were transferred into oligotrophic lakes and water reservoirs of, firstly, Ukraine

and Crimea, Moldova, Don River basin, and later Transcaucasia, Kazakhstan and Central Asia. Also, the Pacific *Neomysis awatschensis* and Ponto-Caspian *P. intermedia* were released into Lake Ilmen of North-West Russia, where both species seem to have become established (Andreeva, 2010).

In 1963–1985 Ponto-Caspian mysids were repeatedly introduced from the Dnieper River basin to freshwaters of the Baltic states. The acclimatization was successful in most of cases and mysids formed viable populations (reviews in Zhuravel, 1950; Komarova, 1991; Arbaciauskas, 2002). The most successful mysid species were *P. lacustris*, *P. intermedia*, *H. anomala*, *K. warpachowskyi* and *L. benedeni*. The introduction to new watersheds caused further, unintentional spread of mysids beyond their native ranges. Starting from 1963, *P. lacustris*, *H. anomala* and *L. benedeni* spread from the Neman River downstream into the Kuronian lagoon, a freshened, semiclosed bay, part of the Baltic Sea. *Hemimysis anomala* spread further to the Baltic to the coasts of Finland, Sweden and Poland (reviews in Wittmann, 2007; Audzijonyte et al., 2008b; Wittmann, Ariani, 2009). In 2008, *P. intermedia* was found in Narva and Riga Bays (Herkül et al., 2009).

The construction of shipping canals, which connected previously separate river basins, has enabled secondary dispersal and mixing of faunas (reviews in Wittmann, 2007; Audzijonyte et al., 2008b; Wittmann, Ariani, 2009). In 1952, the Volga-Don canal was built, and *K. warpachowskyi* later penetrated from Volga into the Don across the Caspian-Azov watershed (Daneliya, 2001). Genetic data also revealed that Volga populations of *P. lacustris* and *L. benedeni* similarly penetrated Don River, and are now established in Tsimlyansk reservoir and higher upstream of the Don, while native populations inhabit the downstream river (Audzijonyte et al., 2006, 2009). Several species of mysids, including *L. benedeni*, *H. anomala* and *K. warpachowskyi*, have been spreading upstream the Danube watershed in central Europe, and evidently the process has also been facilitated by ship navigation (Wittmann, 2008; Wittmann, Ariani, 2009; Borza et al. 2011). In 1992, the construction of the Rhine-Main-Danube canal was completed, and within 20 years *L. benedeni* and *H. anomala* spread further down the Rhine till its mouth. *Hemimysis anomala* also crossed the old canal between the Rhone and the Rhine, and was first time recorded in France in 2003 (Daufresne et al., 2007) and 2005 (Dumont, 2006), respectively. *Limnomysis benedeni* spread from Dnieper upstream and was found in the Pripyat River, Belarus, in 2007 (Semenchenko et al., 2007). Finally, the facilitation by ballast water dispersal has taken the dispersal of continental mysids beyond continental limits to a global scale. *Hemimysis anomala* not only spread along European rivers to cross continental watersheds to the North Sea and Mediterranean basins, but has now also spread overseas to inland waters of Great Britain and Ireland and reached the Great Lakes of North America (see Audzijonyte et al., 2008b; Wittmann, Ariani, 2009).

List of references

- Ahyong S.T., Lowry J.K., Alonso M., Bamber R.N., Boxshall G.A., Castro P., Gerken S., Karaman G.S., Goy J.W., Jones D.S., Meland K., Rogers D.C., Svavarsson J. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. In: Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa. 2011. V. 3148. P. 165–191.
- Alekseev M.N., Chistyakov A.A., Shcherbakov F.A. Chetvertichnaya geologiya materikovykh okrain. Nedra, 1986. 222 p.
- Almeida Prado-Por M.S. Two new subspecies of the *Diamysis bahirensis* Sars species group (Crustacea: Mysidacea) from extreme salinity environments on the Israel and Sinai coasts. Israel Journal of Zoology. 1981. V. 30, N 3. P. 161–175.
- Andreeva E.A. Vidovoi sostav i prostranstvennoe raspredelenie makrozoobentosa oz. Ilmen. In: Ekologiya vodnykh bespozvonochnykh. Printkhaus. 2010. P. 11–16.
- Arbaciauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relation with native malacostracans. In: Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management. Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 104–115.
- Audzijonyte A. Diversity and zoogeography of continental mysid crustaceans. Walter and André de Nottbeck Foundation Scientific Reports. 2006. V. 28. 46 p. (Dissertation, University of Helsinki)
- Audzijonyte A., Väinölä R. Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water *Mysis* (Crustacea: Mysida): descriptions of *M. relicta* Lovén, 1862, *M. salemaai* n. sp., *M. segerstralei* n. sp. and *M. diluviana* n. sp., based on molecular and morphological characters. Hydrobiologia. 2005. V. 544. P. 89–141.
- Audzijonyte A., Väinölä R. Phylogeographic analyses of a circumpolar coastal and a boreal lacustrine mysid crustacean, and evidence of fast postglacial mtDNA rates. Molecular Ecology. 2006. V. 15. P. 3287–3301.
- Audzijonyte A., Damgaard J., Varvio S.-L., Väinölä R., Väinölä R. Phylogeny of *Mysis* (Crustacea, Mysida): history of continental invasions inferred from molecular and morphological data. Cladistics. 2005. V. 21. P. 575–596.
- Audzijonyte A., Daneliya M.E., Väinölä R. Comparative phylogeography of Ponto-Caspian mysid crustaceans: isolation and exchange among dynamic inland sea basins. Molecular Ecology. 2006. V. 15. P. 2969–2984.
- Audzijonyte A., Daneliya M.E., Muge N., Väinölä R. Phylogeny of *Paramysis* (Crustacea: Mysida) and the origin of Ponto-Caspian endemic diversity: resolving power from nuclear protein coding genes. Molecular Phylogenetics and Evolution. 2008a. V. 46. P. 738–759.
- Audzijonyte A., Wittmann K.J., Väinölä R. Tracing recent invasions of the Ponto-Caspian mysid shrimp *Hemimysis anomala* across Europe and to North America with mitochondrial DNA. Diversity and Distributions. 2008b. V. 14. P. 179–186.
- Audzijonyte A., Wittmann K.J., Ovcarenko I., Väinölä R. Invasion phylogeography of the Ponto-Caspian crustacean *Limnomysis benedeni* dispersing across Europe. Diversity and Distributions. 2009. V. 15. P. 346–355.
- Banarescu P. Zoogeography of Fresh Waters, Vol. I-III. Aula-Verlag, Wiesbaden, 1990–1995.
- Banner A.H. New records of Mysidacea and Euphausiacea from the Northeastern Pacific and adjacent areas. Pacific Science. 1954. V. 8, N 2. P. 125–139.
- Băcescu M. Les Mysidacés des eaux roumaines (étude taxonomique, morphologique, bio-géographique et biologique). Extrait des Annales Scientifiques de L'Université de Jassy. 1940. V. 26. N 2. P. 453–804.
- Băcescu M. Mysidacea. In: Fauna Republicii Populare Romine, Crustacea. 1954. V. 4, N 3. P. 1–126.

- Băcescu M. Otryad mizidy – Mysidacea. In: Opredelitel fauny Chernogo i Azovskogo morei, Svobodno-zhivushchie bespozvonochnye, Rakoobraznye. Naukova Dumka. 1969. P. 363–380.
- Berg L.S. O proiskhozhdenii severnykh elementov v faune Kaspiya. Doklady Akademii Nauk SSSR, A. 1928. V. 7. P. 107–112.
- Borza P., Czirik A., Deák C., Ficsór M., Horvai V., Horváth Z., Juhász P., Kovács K., Szabo T., Ferenc C. Invasive mysids (Crustacea: Malacostraca: Mysida) in Hungary: distributions and dispersal mechanisms. North-Western Journal of Zoology. 2011. V. 7, N 2. P. 222–228.
- Calman W.T. On the classification of the Crustacea Malacostraca. Annals and Magazine of Natural History. 1904. V.7. P. 144–158.
- Caroli E. *Stygiomysis hydruntina* n. gen. n. sp. Mysidaceo Cavernicolo di terra d'Otranto, rappresentante di una nuova famiglia. Nota preliminare. Bolletino Zoologico. 1937. V. 8. P. 219–227
- Czerniavsky V.I. Monographia Mysidarum inprimis Imperii Rossici. Fasc. 1, 2. Trudy Sankt-Peterburgskogo Obshchestva Estestvoispytatelei. 1882. V. 12. P. 1–170; V. 13. P. 1–85.
- Czerniavsky V.I. Monographia Mysidarum inprimis Imperii Rossici. Fasc. 3. Trudy Sankt-Peterburgskogo Obshchestva Estestvoispytatelei. 1883. V. 18. P. 1–102.
- Daneliya M.E. On the distribution of *Katamysis warpachowskyi* G.O. Sars (Crustacea, Mysidacea) in the Don River Basin. Izvestiya VYZov. Severo-Kavkazskiy region. Estestvennye nauki. 2001. V. 2. P. 49–50.
- Daneliya M.E. *Paramysis sowinskii* sp. n. – new species of mysids (Crustacea, Mysidacea) from Ponto-Caspian Basin. Vestnik Zoologii. 2002a. V. 36, N 2. P. 69–72.
- Daneliya M.E. Fauna mizid (Crustacea, Mysidacea) basseina Azovskogo morya. In: Ékosistemnye issledovaniya Azovskogo morya i ego poberezhya. Kolskii Nauchnyi Tsentr RAN. 2002b. P. 293–303.
- Daneliya M.E. Mizidy (Crustacea: Mysidacea) basseina Azovskogo morya. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoi stepeni kandidata biologicheskikh nauk. 2003. 22 p.
- Daneliya, M.E. On the systematics of the genus *Paramysis* (Crustacea, Mysidacea) from Ponto-Caspian Basin. Zoologicheskii Zhurnal. 2004. V. 83, N 4. P. 408–416.
- Daneliya, M.E., Petryashev V.V. Biogeographic zonation of Black Sea and Caspian Sea basin based on mysid fauna (Crustacea: Mysidacea). Russian Journal of Marine Biology. 2011a. V. 37, N 2. P. 85–97.
- Daneliya M.E., Petryashev V.V. Redescription of three species and a subspecies of the mysid genus *Paramysis* (Mysida, Mysidae) from the Ponto-Caspian basin. Crustaceana. 2011b. V. 84, N 7. P. 797–829.
- Daneliya M.E., Audzijonyte A., Väinölä R. Diversity within the Ponto-Caspian *Paramysis baeri* Czerniavsky sensu lato revisited: *P. bakuensis* G.O. Sars restored (Crustacea: Mysida: Mysidae). Zootaxa. 2007. V. 1632. P. 21–36.
- Daufresne M., Bady P., Fruget J.-F. Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhône River. Oecologia. 2007. V. 151, N3. P. 544–559.
- Derzhavin A.N. Mizidy Kaspiiskogo morya. AzFAN. 1939. 92 p.
- Dumont H.J. The Caspian Lake: History, biota, structure, and function. Limnology and Oceanography. 1998. V. 43. P. 44–52.
- Dumont S. A new invasive species in the north-east of France, *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907 (Mysidacea). Crustaceana. 2006. V. 79, N 10. P. 1269–1274.
- Hanselmann A.J. *Katamysis warpachowskyi* Sars, 1877 (Crustacea, Mysida) invaded Lake Constance. Aquatic Invasions. 2010. V. 5, Supplement 1. P. 31–34.
- Herkül K., Kotta J., Püss T., Kotta I. Crustacean invasions in the Estonian coastal sea. Estonian Journal of Ecology. 2009. V. 58, 4. P. 313–323.
- Holmquist C. Problems on marine-glacial relicts on account of investigations on the genus *Mysis*. Berlingska Boktryckeriet. 1959. 270 p.
- Holmquist C. Taxonomy, distribution and ecology of the three species *Neomysis intermedia* (Czerniavsky), *N. awatschensis* (Brandt) and *N. mercedis* Holmes (Crustacea, Mysidacea). Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. 1973. V. 100. P. 197–222.
- Högbom A.G. Über die arktischen Elemente in der aralokaspischen Fauna, ein tiergeographisches Problem. Bulletin of the Geological Institution of the University of Uppsala. 1917. V. 14. P. 241–260.
- Ii N. Fauna Japonica. Mysidacea. Biogeographic Society of Japan. 1964. 610 p.
- Jarman S.N., Nicol S., Elliot N.G., McMinn A. 28S rDNA evolution in the Eumalacostraca and the phylogenetic position of krill. Molecular Phylogenetics and Evolution. 2000. V. 17, 1. P. 26–36.
- Kokataş A., Özbek M., Ustaoglu M. R., Balik S. Contribution to the knowledge of the distribution of mysid (Mysidacea, Crustacea) species in Turkish inland-waters. International Fisheries and Zoology Symposium, 23–26 Sept. 2003, İstanbul. 2003. P. 269–277.
- Komarova T.I. Mizidy. In: Fauna Ukrainy, Crustacea. Naukova Dumka. 1991. P. 1–101.
- Lasenby D.C., Northcote T.G., Fürst M. Theory, practice and effects of *Mysis relicta* introduction to North American and Scandinavian lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1986. V. 43. P. 1277–1284.
- Liu J.Y., Wang S. Arthropoda. Crustacea. Malacostraca. Order Mysidacea. In: Fauna Sinica. Science Press. 2000. 326 p.
- Lovén S. Om några i Vettern och Venern funna crustaceer. Öfversigt af Kungliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. 1862. V. 18. P. 285–314.
- Mamedov A.V. The Late Pleistocene-Holocene history of the Caspian Sea. Quaternary International. 1997. V. 41/42. P. 161–166.
- Martin J.W., Davis G.E. An updated classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series. 2001. V. 39. P. 1–124.
- Meland K., Willassen E. The disunity of “Mysidacea” (Crustacea). Molecular Phylogenetics and Evolution. 2007. V. 44. P. 1083–1104.
- Mordukhai-Boltovskoi F.D. Kaspiiskaya fauna v Azovo-Chernomorskom basseine. Izdatelstvo AN SSSR. 1960. 287 p.
- Palo J.U., Väinölä R. The enigma of the landlocked Baikal and Caspian seals addressed through phylogeny of mitochondrial DNA sequences. Biological Journal of the Linnean Society. 2006. V. 88. P. 61–72.
- Pauli V.L. Opredelitel mizid Azovo-Chernomorskogo basseina. Trudy Sevastopolskoi biologicheskoi stantsii. 1957. V. 9. P. 13–166.
- Pesce G.L. A new locality for *Spelaeomysis bottazzii* with redescription of the species (Crustacea, Mysidacea). Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona. 1975a. V. 2. P. 345–354.
- Pesce G.L. On a *Stygiomysis* (Crustacea, Mysidacea) from the Southern Italy. Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona. 1975b. V. 2. P. 439–443.

- Pesce G.L., Iliffe, T.M. New records of cave-dwelling mysids from the Bahamas and Mexico with description of *Palaumysis bahamensis* n. sp. (Crustacea: Mysidacea). *Journal of Natural History*. 2002. V. 36. P. 265–278.
- Petryashev V.V. On the systematics of mysids (Crustacea, Mysidacea) of Arctic and North-West Pacific. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1992. V. 71. N 10. P. 47–58.
- Petryashev V.V. Biogeographical division of the North Pacific sublittoral and upper bathyal zones by the fauna of Mysidacea and Anomura (Crustacea). *Russian Journal of Marine Biology*. 2005. V. 31, N 1. P. 9–26.
- Petryashev V.V. Biogeographical division of the Arctic and North Atlantic based on the fauna of mysids (Crustacea: Mysidacea). *Russian Journal of Marine Biology*. 2009. V. 35, N 2. P. 97–116.
- Poore G.C.B. Peracarida: monophyly, relationships and evolutionary success. *Nauplius*. 2005. V. 1, N 3. P. 1–27.
- Popov S.V., Shcherba I.G., Ilyina L.B., Nevesskaya L.A., Paramonova N.P., Khondkarian S.O., Magyar I. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean. *Paleogeography Paleoclimatology Paleocology*. 2006. V. 238, P. 91–106.
- Porter M.L., Meland K., Price W. Global diversity of mysids (Crustacea-Mysida) in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008. V. 595, N 1. P. 213–218.
- Richter S., Scholtz G. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2001. V. 39. P. 113–136.
- Sars G.O. Crustacea Caspia. Account of the Mysidae in the collection of Dr. O. Grimm. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*. 1895. V. 3, N 5. P. 433–458.
- Sars G.O. Mysidae. *Trudy Kaspiiskoi Ekspeditsii 1904 g.* 1907. V. 1. P. 243–313.
- Sars G.O. Notes on the Crustacean fauna of the Caspian Sea. *Sbornik v chest professora Nikolaya Mikhailovicha Knipovicha, 1885–1925*. 1927. P. 315–329.
- Schram F. R. Relationships within Eumalacostracan Crustacea. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*. 1984. V. 20, 16. P. 301–312.
- Schram F.R. *Crustacea*. Oxford University Press, 1986, 606 p.
- Secretan S., Riou B. Les Mysidacés (Crustacea, Peracarida) du Callovien de la Voulte-sur-Rhône. *Annales de Paléontologie*. 1986. V. 72. P. 295–323.
- Segerstråle S.G. The immigration of glacial relicts into northern Europe in the light of recent geological research. *Fennia*. 1982. V. 160. P. 303–312.
- Semenchenko V., Razlutsky V., Vezhnovetz V. First record of the invasive Ponto-Caspian mysid *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882 from the River Pripyat, Belarus. *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. P. 272–274.
- Spears T., DeBry R.W., Abele L.G., Chodyla K. Peracarid monophyly and interordinal phylogeny inferred from nuclear small-subunit ribosomal DNA sequences (Crustacea: Malacostraca: Peracarida). *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 2005. V. 118, 1. P. 117–157.
- Stammer H.-J. Ein neuer Höhlenschizopode, *Troglomysis vjetrenicensis* n.g. n.sp. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*. 1936. V. 68, N 1. P. 53–104.
- Starobogatov Ya.I. Fauna molluskov i zoogeograficheskoe raionirovanie kontinentalnykh vodoyomov. *Nauka*. 1970. 372 p.
- Tattersall W.M., Tattersall O.S. *The British Mysidacea*. Ray Society. 1951. 460 p.
- Tchindonova J.G. New data on the systematic position of some deep-sea mysids (Mysidacea, Crustacea) and their distribution in the Worlds Ocean. *Proceedings of the XIV Pacific Science Congress*. 1981. V. 14, N 1. P. 24–33.
- Voicu G. Identification des Mysidacés fossils dans les depots du Miocène supérieur de la Paratéthys Centrale et Orientale et leur importance paléontologique, stratigraphique et paléogéographique. *Geologica Carpathica*. 1974. V. 25. P. 231–239.
- Voicu G. Upper Miocene and Recent mysid statoliths in Central and Eastern Paratethys. *Micropaleontology*. 1981. V. 27. P. 227–247.
- Väinölä R. Sibling species and phylogenetic relationships of *Mysis relicta* (Crustacea: Mysidacea). *Annales Zoologici Fennici*. 1986. V. 23. P. 207–221.
- Väinölä R. Origin and recent endemic divergence of a Caspian *Mysis* species flock with affinities to the glacial relict crustaceans in boreal lakes. *Evolution*. 1995. V. 49. 1215–1223.
- Väinölä R., Riddoch B.J., Ward R.D., Jones R.I. Genetic zoogeography of the *Mysis relicta* species group (Crustacea: Mysidacea) in northern Europe and North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1994. V. 51. P. 1490–1505.
- Väinölä R., Audzijonytė A., Riddoch B.J. Morphometric discrimination among four species of the *Mysis relicta* group. *Archiv für Hydrobiologie*. 2002. V. 155. P. 493–515.
- Watling L. Towards understanding the relationship of the peracaridan orders: the necessity of determining exact homologies. In: *Crustaceans and the Biodiversity Crisis*. Brill NV, 1999. P. 73–89.
- Wirkner C.S., Richter S. The circulatory system of Mysidacea revisited – implications for the phylogenetic position of Mysida and Lophogastrida (Malacostraca, Crustacea). *Journal of Morphology*. 2007. V. 268. P. 311–328.
- Wittmann K.J. Morphogeographic variations in the genus *Mesopodopsis* with descriptions of three new species. *Hydrobiologia*. 1992. V. 241. P. 71–89.
- Wittmann K.J. Continued massive invasion of Mysidae in the Rhine and Danube river systems, with first records of the order Mysidacea (Crustacea: Malacostraca: Peracarida) for Switzerland. *Revue Suisse de Zoologie*. 2007. V. 114, 1. P. 53–66.
- Wittmann K.J. Weitere Ausbreitung der pontokaspischen Schwebgarnele (Crustacea: Mysida: Mysidae) *Katamysis warpachowskyi* in der oberen Donau: Erstnachweis für Deutschland. *Lauterbornia*. 2008. V. 63. P. 83–86.
- Wittmann K.J., Ariani A. Reappraisal and range extension of non-indigenous Mysidae (Crustacea, Mysida) in continental and coastal waters of eastern France. *Biological Invasions*. 2009. V. 11, fasc. 2. P. 401–407.
- Wittmann K.J., Ariani A.P. *Diamysis cymodoceae* sp. nov. from the Mediterranean, Marmora, and Black Sea basins, with notes on geographical distribution and ecology of the genus (Mysida, Mysidae). *Crustaceana*. 2012. V. 85, N3. P. 301–332.
- Zenkevitch L.A. 1963. *Biology of the Seas of the USSR*. Allen & Unwin. 1963. 955 p.
- Zhuravel P.A. K probleme obogashcheniya kormnosti vodokhranilishch yugo-vostoka Ukrainy. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1950. V. 29, N2. P. 128–139.
- Zimmer C. Die Systematik des Tribus Mysini. *Zoologischer Anzeiger*. 1915. V. 46. P. 202–216.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ КОНХОСТРАК (BRANCHIOPODA: LAEVICAUDATA, SPINICAUDATA)

Т.И. Добрынина

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

Конхостраки или раковинные рачки (иногда их называют двустворчатые листоногие) — древняя группа беспозвоночных животных, известная с нижнего девона. Как и другие листоногие раки (голые жаброногие и щитни), они считаются наиболее примитивными по организации среди ракообразных. Относятся к редкой, спорадически встречаемой и малоизученной группе гидробионтов. До сих пор неясен видовой состав их фауны на территории России и сопредельных стран, нет информации об ареалах отдельных видов, единичны сведения о биотопическом распределении и жизненных циклах. Объясняется это не только их редкостью в водоемах, но и тем, что изучению населяемых ими биотопов уделяется мало внимания. Поэтому любая новая информация по указанным вопросам представляет интерес.

В настоящее время в составе Conchostraca выделяют две группы в ранге отрядов: Laevicaudata (с единственным семейством Lynceidae) и Spinicaudata. В мировой фауне конхостраки представлены 6 семействами, 17 родами и примерно 180 видами, наибольшего разнообразия (около 80% всех видов) они достигают в тропическом и субтропическом поясах. На территории России и сопредельных стран зарегистрировано 4 семейства, 8 родов и 13 видов (Добрынина, 1995). Из них наиболее широко распространены голаркт *Lynceus brachyurus* Мyller (сем. Lynceidae) и палеаркт *Cyzicus tetracerus* (Krynicky).

Конхостраки обитают в самых разнообразных временных водоемах, возникающих после таяния снега, разливов рек и дождей. Несколько реже встречаются в небольших постоянных водоемах (старницах, бочагах, прудах), глубиной не более 2-х м и, как правило, промерзающих зимой до дна. Очень редко их можно найти в мелководной прибрежной зоне озер и водохранилищ. В северных районах конхостраки предпочитают мелководные промерзающие до дна безрыбные озера. Обычно отмечаются в водоемах, pH которых превышает 6.0–6.5, в южных регионах зарегистрированы при pH 10–12. Иногда встречаются в водоемах с солоноватой водой.

Для выяснения частоты встречаемости конхострак во временных и небольших постоянных водоемах автором были использованы обширные данные Бртека (Brtek, 1976) по фауне временных водоемов Словакии, а также собственные материалы обследования водоемов в Тверской, Ивановской, Ростовской областях и Краснодарском крае. Анализ ~ 1600 водоемов показал, что из трех групп филлопод конхостраки встречаются наиболее редко — лишь в 3% водоемов (аностраки отмечены в 28% водоемов, нотостраки — в 8%). Причем конхостраки находились с другими филлоподами намного чаще (73% случаев), чем без них.

В последние десятилетия на юге России и в сопредельных с ним странах наблюдается успешное расселение конхострак (в основном, *Eocyclus orientalis* Daday и *Leptestheria dahalacensis* (Rüppel)) через пруды рыбноводных хозяйств (Акимов и др., 1973; Добрынина, 2004, 2010). По сравнению с водоемами естественного происхождения, в рыбноводных прудах поддерживается стабильный уровень воды, а продолжительность водного периода (около 2 месяцев) позволяет популяциям конхострак в полной мере реализовать себя.

Время появления конхострак связано с климатическими условиями местности. В средней полосе России рачки первой науплиальной стадии выходят из перезимовавших яиц, когда водоемы еще частично покрыты льдом (конец марта – начало апреля) при температуре воды 1–4 °С. В арктических водоемах, где весна сильно запаздывает и время существования водоемов укорочено, конхостраки встречаются в июле – первой половине сентября. В южных широтах их появление в весенне-летний период зависит от времени наполнения водоема водой.

Конхостраки, как правило, моноцикличны. В южных регионах иногда наблюдается вторая (осенняя) генерация. Несмотря на большое количество ювенильных стадий, рачки способны в относительно короткие сроки достичь половозрелости и отложить яйца до высыхания воды в водоеме. Во временных водоемах период размножения часто совпадает по времени с их высыханием. Самки с оплодотворенными яйцами и самцы скапливаются в большом количестве в углублениях водоема, где еще сохранилась вода, и по мере его высыхания отмирают. Климатические условия оказывают сильное влияние на популяции конхострак, так как уровень воды в водоемах контролируется соотношением между выпадением осадков и испарением воды. Особенно ярко это проявляется в аридной и полуаридной зонах, где количество осадков нерегулярно и невозможно предсказать, когда водоем заполнится водой и как долго она в нем будет.

В зависимости от температуры воды и времени существования биотопа активная фаза жизненного цикла длится от 3 нед до 4–5 мес. В лесной зоне в водоемах с относительно стабильным гидрорежимом (постоянные водоемы) активная фаза жизни длится около 4-х мес, из них 1.5–2 мес приходится на репродуктивный период. В тундровых озерах из-за низких температур активная фаза жизни короче на 1 мес. Существенно уменьшается генеративный период и, как следствие этого, суммарная плодовитость самок, что сказывается на численности конхострак, которая в тундровых озерах значительно ниже, чем в водоемах других зон. Все остальное время года популяции представлены покоящимися яйцами, способными переносить промораживание и обсыхание.

Временные и небольшие постоянные водоемы, в которых обитают конхостраки, наиболее уязвимы, по сравнению с другими водными объектами, при антропогенном воздействии. В странах с высокой степенью освоения природных ландшафтов в последние десятилетия отмечено резкое сокращение ареалов этих раков, превращение их из сплошных в пятнистые. Иногда констатируется исчезновение отдельных видов из состава фауны.

ны. В настоящее время конхостраки занесены в Красные книги и включены в списки редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных ряда стран Западной Европы (Herbst, 1982; Hödl, 1994).

Развитие. Выклев личинок из яиц начинается через 1–6 сут после заполнения водоема водой. Наружная оболочка яйца лопается, и эмбрион вместе с внутренней оболочкой выходит наружу. Створки наружной оболочки после выхода эмбриона опять соединяются. Внутренняя оболочка более тонкая, чем наружная, прозрачная и эластичная. Первое время она соединена с наружной оболочкой очень тонким, прозрачным и лентообразным тяжом.

Эмбрион, готовясь к выходу из яйца, интенсивно двигается вокруг продольной оси тела то в одну, то в другую сторону, а также периодически упирается выростами тела в заднюю часть яйца. В результате этого внутренняя оболочка яйца приобретает форму овала. В его задней части появляются выпячивания, образованные нажатием на оболочку абдоминальной частью тела, зачатками антенн и мандибул. Каждый тип движения (вокруг оси тела по часовой и против часовой стрелки, а также выростами тела) длится несколько секунд и чередуется стадиями покоя. В один из моментов, когда эмбрион интенсивно упирается выростами в оболочку яйца, яйцо в средней части лопается и личинка выскакивает наружу. Выход из яйца происходит очень быстро (примерно за 1–2 сек), после этого внутренняя оболочка сморщивается.

В своем развитии рачки проходят 4–6 науплиальных и 6–14 постнауплиальных стадий (Братчик, 1980; Добрынина, 2003; Монаков, Добрынина, 1977; Монаков и др., 1980; Chambers, 1885; Sars, 1896; Somogowska, 1960). Размеры науплиусов первой стадии около 0.25 мм, последней — 0.6–0.8 мм. У науплиусов 4–5-ой стадий на спине в области первого трункального сегмента появляется симметричный двухлопастной вырост — зачаток раковины. На первой постнауплиальной стадии рачок утрачивает первоначальные черты строения и становится похож на взрослую особь. Карапакс на спине складывается продольно и образует двустворчатую раковину, укрывающую тело рачка, которое слегка изгибается. Последующее развитие представляет собой рост рачка. Число трункальных сегментов и их конечностей возрастает.

На науплиальных стадиях в ходе линьки хитиновые покровы сбрасываются полностью, включая и зачаток раковины, который появляется на последних стадиях. В ходе дальнейшего развития раковина не сбрасывается. У рачков первой постнауплиальной стадии она представляет собой двухслойный вырост. При последующей линьке образуется промежуточный слой, после чего наблюдается разрыв по краю старой раковины. Внутренний слой отпадает со всей остальной шкуркой, а вновь образованный листок начинает выпячиваться за пределы предыдущего края, образуя полосу прироста. К периоду окончания выпячивания он расщепляется на два и его наружный слой прочно срастается со старым (Братчик, Монаков, 1983). Таким образом, после очередной линьки на раковине появляется новая полоса.

После достижения половозрелости линьки и рост рачков (за исключением Lyncseidae) продолжают. По количеству полос на раковине можно определить после какой линьки рачок (семейства Cyzicidae и Leptestheriidae) достиг половозрелости и сколько раз он линял за генеративный период. При неблагоприятных условиях наблюдается удлинение межлиньчных интервалов, сопровождающееся снижением выживаемости и плодовитости. Иногда наблюдается блокировка линек, хотя рачки остаются жизнеспособными.

У Limnadiidae количество полос прироста не соответствует числу линек. По данным Бишоп (Bishop, 1968), первые постнауплиальные линьки у *Limnadia stanleyata* King не приводят к образованию полос прироста. Очевидно, первые линьки после метаморфоза протекают по науплиальному типу и хитиновые покровы сбрасываются полностью. Таким образом, у Limnadiidae, в отличие от представителей семейств Cyzicidae и Leptestheriidae, рачки достигают репродуктивного периода при 3–5 полосах прироста.

Иногда маркером репродуктивного периода у представителей семейств Cyzicidae и Leptestheriidae может служить расстояние между линиями прироста на раковине. При благоприятных условиях жизни расстояние широкое, при ухудшении условий оно уменьшается. При достижении генеративного периода темпы соматического роста могут снижаться, так как часть энергии рачка идет на генеративный рост, и при последующих линьках полосы становятся более узкие. В зависимости от условий жизни рачка (температуры, плотности рачков, количества кислорода и пищи) это проявляется в большей или меньшей степени.

У представителей семейства Lyncseidae раковина не имеет полос прироста, поскольку сбрасывается при каждой линьке полностью и многослойная структура не образуется, а рост после достижения половозрелости прекращается.

Время, необходимое для постэмбрионального развития, варьирует в зависимости от температуры воды в водоеме от 1–2 нед до 1.5–2 мес.

Внутри вида существуют пороговые размеры, а соответственно и масса тела самок, ниже которых они не способны к воспроизводству, несмотря на количество пройденных постнауплиальных линек (Добрынина, 1993). Так, самки *Eocyclus orientalis* из рисового чека около оз. Кара-Терень только после 16-й постнауплиальной линьки достигли размера 4.2 мм и стали половозрелыми, в то же время самки этого вида из рисовых чеков около р. Сырдарья с размером 4.6 мм уже после 11-й линьки приступили к размножению. Такая же тенденция сохраняется не только внутри вида, но и внутри одной популяции, только с меньшими колебаниями (обычно в 2–3 линьки). Крупные особи *Leptestheria dahalacensis* из рыбоводного пруда в Грузии достигали половозрелости уже после 9-й линьки, мелкие — после 11-й.

Размеры половозрелых особей у одного вида колеблются в 1.5–3 раза, что объясняется разнообразными условиями жизни рачков, а также тем, что соматический рост после достижения половозрелости не прекращается. На уровне группы минимальные размеры раковины половозрелых рачков (1.6 мм) наблюдаются у

Lynceidae, максимальные (около 20 мм) — у Limnadiidae, причем на раковине крупных особей насчитывается > 40 колец роста.

Хотя общий план строения рачков сохраняется в течение всего постларвального развития, количество трункальных сегментов и соответственно пар ног увеличивается (у Lynceidae до 10–12, у представителей других семейств до 17–32). Большая часть трункальных сегментов или последние сегменты вооружаются разнообразными шипами и щетинками, у некоторых видов на трункальных сегментах формируются дорсомедиальные выросты.

Взрослым особям присущ половой диморфизм. У самцов, как правило, рострум короткий и широкий, у самок он уже и длиннее. У самок экзоподиты средних ног (9–10, 9–11 или 10–15 пар) несколько видоизменены. Проксимальная часть экзоподита преобразована в цилиндрический или нитевидный, иногда крючковидно загнутый вырост, служащий для поддержания яиц, выметанных самкой под раковину. У самцов ноги первых двух пар (у некоторых Lynceidae только одной пары) преобразованы в специальные органы, служащие для удерживания самок при копуляции. Изменения затрагивают только эндоподит — шестой эндит превращается в сильно хитинизированный крючковидный отросток, позволяя зажимать створку раковины самки этим крючком и щеткой эндоподита. Крепко удерживая первыми парами ног края правой и левой створок раковины у самки, самец не позволяет ей плотно закрывать раковину.

Питание. По характеру питания конхостраки относятся к фильтраторам, потребляя бактерий, водоросли и частицы детрита. На науплиальных стадиях конхостраки плавают с помощью синхронных взмахов вторых антенн и мандибул. Помимо локомоторной функции эти конечности принимают участие в процессе питания, который осуществляется одновременно с движением. При последнем создаются токи воды, взвешенные частицы устремляются вниз, назад, и оказываются втянутыми под широкую плоскую губу личинки. При продолжающемся движении пищевые частицы перегоняются ко рту. Переход в первую постнауплиальную стадию сопровождается значительными морфологическими изменениями, механизм питания меняется. Вторые антенны утрачивают пищедобывательную функцию (захвата и транспорта пищевых частиц). Крюк и дистальная щетинка базиподита вторых антенн полностью редуцируются. Мандибулы остаются лишь в виде широкой и мощной жевательной лопасти, перетирающая поверхность которой усажена мелкими бугорчатыми образованиями. С этого периода и до конца жизни поступление пищи к ротовому отверстию осуществляется с помощью метакрональных ударов трункальных конечностей, создающих хорошо заметный ток воды. Регулируя зазор между створками раковины, рачки регулируют поступление воды и интенсивность фильтрации.

Поскольку на науплиальных и ранних постнауплиальных стадиях рачки ведут планктонный образ жизни, в их питании преобладают водоросли и бактерии. Рачки старших постнауплиальных стадий переходят к гетеротропному образу жизни, половозрелые особи проводят большую часть суток на дне или в придонных слоях, в этот период в их питании существенно возрастает роль детрита. Рачки либо лежат на боку, взмучивая ил с помощью трункальных конечностей, либо плавают или ползают брюшной стороной вниз.

Скорость разового наполнения кишечника составляет от 10–20 мин у рачков науплиальных и первых постнауплиальных стадий до 20–40 мин у старших постнауплиальных стадий и половозрелых особей. Селективность слабо выражена (Добрынина, Монаков, 2003).

Интенсивность питания конхострак по мере их роста меняется. Так, у *Leptestheria dahalacensis* при питании водорослями относительные среднесуточные рационы науплиусов 1–4-й стадий увеличивались по мере их развития. Перед метаморфозом потребление корма науплиусами 5-й стадии резко падало, а затем значительно возрастало, достигая максимальных величин у рачков первых постнауплиальных стадий (Монаков и др., 1980).

Размножение и плодовитость. Размножение конхострак в большинстве случаев двуполое с внутренним оплодотворением, партеногенез редок (у некоторых Limnadiidae, в частности, *Limnadia lenticularis* (L.)). У самок конхострак яичники расположены с двух сторон кишечника от первого до 18-го сегмента тела. Яйца передвигаются по яичнику в яйцеводы, где обволакиваются слизистым секретом (матриксом). Самка выметывает яйца с двух сторон тела в задний вентральный отдел между телом и раковинной, далее при помощи движения ног она продвигает их в передний дорсальный отдел. Перемещение яиц происходит группами по несколько штук через короткие промежутки времени. Яйца, покрытые матриксом, соединяются в единую массу и прикрепляются к видоизмененным экзоподитам 9–11-х ног, образуя под створками раковины с двух сторон тела по пакету яиц.

В зависимости от количества яиц в кладке и видовой принадлежности самки пакеты яиц выглядят по-разному. Когда яиц мало, кладка чаще всего имеет форму неправильного овала, когда их больше — форму прямоугольника, вытянутого в сторону головного отдела, при максимальном количестве яиц пакеты могут соединяться друг с другом над дорсальной стороной тела, образуя под раковинной как бы крышу из яиц. В кладке яйца лежат либо в один слой, если их мало, либо в 3–4 слоя, если много. В последнем случае кладка яиц по размерам может превышать 2/3 длины тела самки.

Наблюдения в аквариумах за самками *Eocyclus orientalis*, *Leptestheria dahalacensis* и *Limnadia lenticularis* показали, что при температуре воды 20–25 °C яйца сбрасываются 1 раз в 2–6 сут (перед линькой или во время линьки) (Добрынина, 1993). У молодых самок этот интервал составляет около 2 сут, у старых — более 5 сут. Чаще всего сброс яиц происходит перед линькой. Самка ложится на грунт латеральной стороной раковины и при помощи экзоподитов ног и изгибания постабдомена проталкивает яйца в задний отдел между телом и раковинной. От движения ног кладка постепенно распадается, и яйца выходят наружу или отдельно друг от друга,

или небольшими порциями. Иногда самка не успевает сбросить яйца до линьки, и они остаются в виде пакетов на ее личинной шкурке.

Самые крупные яйца из исследованных на территории России конхострак зафиксированы у *Limnadia lenticularis* (> 200 мкм), самые мелкие — у *Eocyclus orientalis* и *Leptestheria dahalacensis* (≤ 140 мкм), остальные виды по размерам яиц занимают промежуточное положение (Dobrynina, 2011).

По сравнению с представителями Anostraca и Notostraca, размеры и сырая масса яиц конхострак существенно меньше. По данным Н.Н. Хмелевой и А.П. Голубева (1984), сырая масса яиц голых жаброногов *Artemia salina* (L.) составляет 16.5–25.0 мкг, *Polyartemia forcipata* Fischer — 20.0 мкг, *Streptocephalus torvicornis* (Waga) — 2.4–8.0 мкг, еще больше сырая масса яиц у щитня *Triops cancriformis* Bosc — 47.3 мкг. У конхострак сырая масса яиц находится в диапазоне от 1.5 мкг (сем. Lynceidae) до 5.4 мкг (*Limnadia lenticularis*). Сырая масса кладки очень высокая (в среднем для представителей из разных семейств около 18% массы самки) и сопоставима с сырой массой раковины (22%) (Dobrynina, 2011).

Плодовитость конхострак очень высокая по сравнению с другими ракообразными и может сильно изменяться (от нескольких десятков до нескольких тысяч яиц в кладке) у одного вида (Добрынина, 1993). Столь значительные колебания связаны не только с разнообразными условиями жизни рачков, но и с особенностями их развития. Поскольку соматический рост после достижения половозрелости не прекращается и размеры самок продолжают увеличиваться, количество яиц в кладке тоже увеличивается. Так, у самок *Eocyclus orientalis* из разных популяций плодовитость изменялась от 57 до 5054 яиц в одной кладке. Значительная вариабельность этого параметра наблюдается не только на видовом уровне, но и на популяционном.

В отличие от других ракообразных, у конхострак не выявлена связь размеров яиц в кладке с плодовитостью самки. Несмотря на то, что количество яиц в кладке может изменяться на 1–2 порядка, размеры яиц относительно стабильны (Добрынина, 1993). По-видимому, это связано с особенностями вынашивания яиц. Многие ракообразные имеют специализированные органы для вынашивания яиц (яйцевые мешки, выводковые камеры и т.д.), которые выполняют защитную функцию, но при этом ограничивают объем кладки. У конхострак такие органы отсутствуют, соответственно нет связанных с ними ограничений по размеру кладки, а функцию защиты яиц от воздействий внешней среды у них выполняет раковина, полностью прикрывающая кладку.

По количеству яиц в кладке и числу пометов самок в естественных условиях автором рассчитано количество яиц, продуцируемое самкой за ее жизнь. Эта величина составила у *Eocyclus orientalis* 3500–12100 шт. (пруды Куринского рыбозавода, Азербайджан), у *Leptestheria dahalacensis* 2100–10300 шт., *Eoleptestheria ticiensis* (Balsamo-Crivelli) 3000–8600 шт., *Limnadia lenticularis* 10500–16400 шт., *Caenestheria perrieri* (Dadae) 2800–6300 шт. (пруды Абалакского рыбхоза, Тюменская обл.). Таким образом, конхострак можно отнести к ярко выраженным “r-стратегам”. Их репродуктивное усилие направлено на образование как можно большего числа потомков в максимально короткие сроки, что очень важно для выживания в чрезвычайно изменчивой и порой с непредсказуемыми последствиями среде.

Покоящиеся яйца и их адаптивные возможности. Яйца конхострак имеют две оболочки – наружную и внутреннюю. Когда яйца находятся под раковинной самки, наружная оболочка прозрачная и яйца за счет своего внутреннего содержимого бледно-желтого цвета. Наружная оболочка яйца формируется за счет веществ, выделяемых железистыми клетками стенок яичника, внутренняя оболочка выделяется самим яйцом (Tommasini, Scanabissi, 1989; Zaffagnini, Minelli, 1970). У голых жаброногов наружная оболочка состоит из двух слоев и содержит в основном липопротеины, а также фенолы и фенолазу (Munuswamy, Subramoniam, 1984). Во внутреннем (альвеолярном) слое наружной оболочки находятся крупные липидные глобулы. Внутренняя оболочка тонкостенная и состоит из хитина (Munuswamy, Subramoniam, 1984).

Мунусвами (Munuswamy, 1986), изучая строение яиц голого жабронога *Streptocephalus dichotomus* Baird с помощью метода ядерного магнитного резонанса, установил, что склеротизация наружной оболочки яйца наблюдается, когда яйца находятся еще в яйцевом мешке, при этом оболочка остается светлой и прозрачной. После сбрасывания яиц в воду происходит дубление, в котором участвуют хиноны, наружная оболочка становится коричневой и устойчивой к химическим воздействиям. Как показали эксперименты с *Artemia salina* L. (Munuswamy, 1986), оболочка яиц сохраняется при воздействии на нее разбавленными кислотами и щелочами, но растворяется в 10%-ном растворе гипохлорита натрия (сильном оксиданте, наиболее успешно по сравнению с другими растворами вызывающем декапсуляцию) и в смеси хлороформа с метанолом, что свидетельствует о наличии в составе оболочки фосфолипидов и ковалентно связанных белков.

У конхострак на хитиновую природу оболочек яйца указывают Заффагини и Минелли (Zaffagnini, Minelli, 1970), которые изучали образование и состав оболочки яйца *Limnadia lenticularis*. Подтверждением хитиновой природы оболочек могут служить опыты по влиянию димилиноподобных веществ на жизнедеятельность *Eocyclus orientalis* (Теличко и др., 1989). Димилиноподобные вещества применяются для уничтожения насекомых-вредителей и характеризуются избирательным действием, ингибируя синтез хитина. При содержании репродуктивных особей в слабом (0.01 мг/л) растворе одного из соединений дифторбензилхлорфенилмочевины рачки оставались жизнеспособными, а выклев науплиев неоднократно происходил сразу же после откладки яиц, без типичной для них диапаузы. В одном случае науплии вылуплялись непосредственно в яйцевых пакетах, еще находившихся на теле самки. Очевидно, уровень хитинизации оболочек яйца — важный фактор диапаузирующего состояния эмбриона.

После сброса яиц наружная оболочка темнеет. В оболочках отсутствуют воздушные полости, которые обеспечивают плавучесть яиц и быстрый вынос их в воздушную среду. Самки конхострак сбрасывают яйца по

всей площади водоема, однако большая часть яиц откладывается у самого уреза воды и по мере высыхания водоема они оказываются в воздушной среде (Добрынина, Братчик, 1988).

У большинства конхострак яйца имеют форму шара и не различимы по внешнему виду. Оболочка не орнаментирована, гладкая. При обсыхании яйца она слегка деформируется, образуя многочисленные вдавливания. У *Caenestheria perrieri* на шарообразной поверхности яйца находятся длинные нитевидные выросты, которые эластичны и обладают клеящими свойствами, что помогает прикрепляться яйцу к субстрату. Яйца *Imnadia yeyetta* Hertzog имеют форму эллипсоида за счет гребневидного выроста, идущего спиралеобразно по яйцу от полюса к полюсу. У *Limnadia lenticularis* на поверхности яиц находятся два больших гребня, расположенных перпендикулярно друг к другу и соединенных между собой серией гребней меньшего размера. За счет гребней яйца плотно соединяются друг с другом и образуется монолитная кладка (Dobrynina, 2011). Видоспецифичные особенности строения яиц *Caenestheria perrieri*, *Imnadia yeyetta* и *Limnadia lenticularis* позволяют использовать их в качестве дополнительного таксономического признака.

Хорошо известна способность яиц листоногих раков переносить длительное высыхание и промерзание, что является важнейшей адаптацией, обусловившей процветание этих раков в астатичных водоемах. Яйца конхострак структурно и биохимически адаптированы к неблагоприятным условиям среды. Наружная оболочка, благодаря утолщенности, а у некоторых видов и усложнению структуры, замедляет скорость обезвоживания яйца, когда оно оказывается на воздухе. Процесс обезвоживания должен идти постепенно, чтобы в яйце успели пройти биохимические изменения. Как показали опыты на нематодах и тихоходках (Crowe, Madin, 1974, 1975), в это время количество липидов и гликогена уменьшается, а концентрация глицерина и сахара трегалозы увеличивается. Клегг (Clegg, 1974) отмечает значительное содержание этих веществ в покоящихся яйцах *Artemia salina* — 2–6% глицерина и ~ 17% трегалозы от сухой массы яйца. Предполагается (Crowe, Madin, 1974, 1975; Clegg, 1974), что именно они определяют способность покоящихся стадий не погибать при высушивании.

У конхострак функцию задержания воды выполняет, по-видимому, не только наружная оболочка, но и слизистый секрет (матрикс), окружающий яйца в кладке. При обсыхании водоема матрикс замедляет скорость обезвоживания яиц. При быстром высушивании на воздухе яйца погибают, в этом автор неоднократно убеждался, оставляя только что отложенные самками яйца в воздушной среде.

Считается, что организмы, приспособленные к потере воды, более приспособлены и к глубокому переохлаждению. Яйца конхострак *Cyzicus tetracerus*, *Eocyzicus orientalis*, *Leptestheria dahalacensis* и *Lynceus brachyurus*, которые находились в грунте и были вместе с ним заморожены до температуры -20 °С, сохранили способность к реактивации (Dobrynina, 2011). Ивасаки (Iwasaki, 1973) экспериментально показал, что сухие яйца артемии не теряют способности к развитию после охлаждения до -190–271 °С в течение 48 ч, причем находящийся в яйцах глицерин играет, по-видимому, роль криопротекторов и эффект кристаллизации воды ослабевает. Сухие яйца конхострак остаются жизнеспособными и при высокой (+70 °С) температуре воздуха. Также они сохраняют жизнеспособность, когда длительное время находятся в воде без обсыхания. Яйца *Eocyzicus orientalis* и *Leptestheria dahalacensis*, хранившиеся более 10 лет в герметично закрытых сосудах с водой при температуре +2 ... +5 °С, оставались жизнеспособными и после помещения их в аэрированную воду при комнатной температуре начинали развиваться (Dobrynina, 2011).

В безводный период водоема покоящиеся яйца филлопод, находясь на поверхности грунта, могут длительное время подвергаться действию УФ-радиации. Белк (Belk, 1970) на примере *Eulimnadia antlei* Mackin экспериментально доказал, что у конхострак плотная оболочка яйца предохраняет эмбрион от действия солнечного света и механического повреждения. Хемпель-Завитковска (Hempel-Zawitkowska, 1970) показала, что сильные дозы УФ-излучения (6.8 млн. эрг/мм²) оказывают даже небольшой стимулирующий эффект на развитие щитня *Triops cancriformis*. По ее мнению, это может быть связано с содержащимся в наружной оболочке пигментом, сходным с гемоглобином.

О химической защищенности яиц листоногих раков свидетельствуют опыты Хорне (Horne, 1966), который воздействовал на яйца *Artemia salina* ферментами пищеварительного тракта птиц (липазой, пепсином и трипсином). Любые комбинации ферментов, а также рН 1.8 и 5.6 не оказали влияния на процент вылупившихся личинок. Эти опыты по прохождению яиц артемий через пищеварительный тракт птиц свидетельствуют о способности птиц переносить покоящиеся яйца листоногих раков не только на ногах, но и в пищеварительном тракте. В южных регионах России (Краснодарский край, Ростовская и Астраханская области) автор неоднократно наблюдал как в рыбоводных хозяйствах при сильной «зараженности» прудов конхостраками в весенний период проводят провокационные заливки. Через несколько суток после появления в прудах науплиев воду хлорируют и личинки конхострак погибают. Однако после повторного заливания воды из оставшихся в грунте покоящихся яиц вновь появляются науплии, что свидетельствует об их повышенной устойчивости к токсикантам.

Таким образом, несмотря на продолжительное развитие, конхостраки выживают в экстремальных условиях временных водоемов благодаря тому, что их покоящиеся яйца способны переносить высушивание и промораживание, механическое и химическое воздействия, а самки откладывают столько яиц, что возможная гибель рачков до начала репродуктивного периода при неблагоприятных условиях в последующий год или годы не приводит популяцию к катастрофе.

Не из всех яиц, отложенных самками, происходит вылупление науплиев. Когда яйца попадают на дно и там рассеиваются в грунте, они находятся в разных условиях. Из-за активных роющих движений животных и течения воды часть яиц проникает в ил на разные глубины, где могут наблюдаться или пониженные концентрации кислорода, или его отсутствие. Интенсивность света варьирует от дневного освещения поверхности грунта

до полной темноты на глубине. На примере *Limnadia stanlyana* King показано (Bishop, 1967), что при низких концентрациях кислорода (3 мг/л и менее) количество вылупившихся рачков резко снижается. Продолжительная темнота также угнетает вылупление, то есть яйца, находящиеся на поверхности грунта, куда проникает свет, имеют большую вероятность вылупления, чем находящиеся на глубине. Соответственно, в последующие периоды (или годы), когда течение воды и роющая деятельность животных перемешивают ил, яйца могут перемещаться к поверхности грунта — месту, подходящему для вылупления.

Благодаря высокой плодовитости самок, неблагоприятный для воспроизводства популяции год существенно не снижает резерв яиц в грунте. Однако подряд повторяющиеся маловодные годы с небольшим уровнем воды в водоемах хуже для популяций, чем годы, когда водоемы вообще не заполняются водой. В первом случае резерв яиц истощается из-за того, что рачки, не успев отложить яйца, погибают при быстром высыхании водоема, во втором — резерв яиц хотя и не пополняется, но и не тратится, как в первом случае.

Опыты автора по выявлению минимального периода ангидробиоза, после которого приобретает способность к реактивации, показали, что у *Eocyzicus orientalis* и *Leptestheria dahalacensis* он составляет около 1.5–2 мес. При меньшем периоде процент вылупившихся рачков из покоящихся яиц очень незначителен. Максимальный период ангидробиоза с сохранением жизнеспособности яиц не выявлен. Установлено, что яйца конхострак способны к реактивации спустя >20 лет хранения их в сухом грунте, причем даже через такой значительный промежуток времени науплии могут вылупляться в большом количестве.

Распределение в водоеме. В небольших постоянных водоемах и рыбоводных прудах, где глубины 1–3 м, конхостраки предпочитают прибрежные участки. На науплиальных и первых постнауплиальных стадиях рачки распределяются в прибрежье относительно равномерно. Особи последних постнауплиальных стадий, а также самцы и самки встречаются чаще на участках, заросших высшей водной растительностью.

Науплии 1–2-й стадий медленно плавают и ведут планктонный образ жизни, находясь в поверхностных слоях воды. Последующие науплиальные стадии более подвижны и способны совершать слабые миграции. Рачки первых постнауплиальных стадий находятся во всей толще воды с небольшим превалированием в средних горизонтах. По мере развития они опускаются в придонный слой и к концу онтогенеза около 90% животных концентрируется у дна, медленно ползая или плавая, или изредка поднимаясь к поверхности (Добрынина, Братчик, 1988). У некоторых конхострак (Lynceidae, Limnadiidae) половозрелые особи предпочитают плавать в толще воды среди прибрежных зарослей.

Хозяйственное значение конхострак окончательно не выяснено, но, по-видимому, оно не очень велико. Рачки охотно поедаются водоплавающими птицами, за одну фуражировку (15–25 мин) утка может съесть до тысячи особей. В рыбоводных хозяйствах, где в прудах имитируются условия временных водоемов, конхостраки служат кормом рыб. Рачки личиночных стадий из-за их легкой доступности охотно потребляются молодью рыб. В некоторых южных регионах существует проблема регуляции численности конхострак в рыбоводных хозяйствах. В Ростовской, Астраханской областях, Краснодарском крае и на Кавказе *Eocyzicus orientalis* и *Leptestheria dahalacensis* часто встречаются в мальковых прудах рыбоводных заводов (Добрынина, Братчик, 1989) и существенно влияют на их биологические процессы (Алексеев, 1965). При массовом развитии конхострак (до нескольких тыс. экз./м³) их активность в придонных слоях приводит к сильному взмучиванию мелких фракций грунта по всей толще воды, что, в свою очередь, препятствует развитию фитопланктона и рачков-фильтраторов. В прудах создается дефицит кислорода, засоряется жаберный аппарат рыб, подрывается их кормовая база. Все это негативно сказывается на выращивании молоди рыб.

Список литературы

- Алексеев Н.К. Биоценогическое значение листоногих ракообразных в рыбоводных прудах // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 1(34). С. 173–177.
- Акимов В.А., Овинникова В.В., Тагилова Н.А. Распространение *Leptestheria* sp. и влияние на нее солености и аммиачной воды // Формирование и регулирование естественной кормовой базы искусственных водоемов. Матер. Всесоюз. совещ. М., 1973. С. 233–235.
- Братчик Р.Я. Морфологические особенности постэмбрионального развития *Caenestheria* sp. (Conchostraca, Cyzicidae) // Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1980. С. 66–71.
- Братчик Р.Я., Монаков А.В. Некоторые особенности линьки листоногих раков (Crustacea, Conchostraca) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 64. С. 40–42.
- Добрынина Т.И. Репродуктивные возможности ракообразных отр. Conchostraca // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 78–91.
- Добрынина Т.И. Подотряд Conchostraca // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб: Зоол. Ин-т РАН, 1995. С. 30–32, 222–231.
- Добрынина Т.И. Постэмбриональное развитие *Eocyzicus orientalis* Daday, 1914 (Crustacea, Conchostraca, Cyzicidae) // Биология внутр. вод. 2003. № 3. С. 34–44.
- Добрынина Т.И. Распространение *Eocyzicus orientalis* Daday, 1914 (Crustacea, Conchostraca, Cyzicidae) // Биология внутр. вод. 2004. № 2. С. 16–23.
- Добрынина Т.И. Распространение *Leptestheria dahalacensis* (Ruppel) (Crustacea, Spinicaudata) в Восточной Европе // Российск. журн. биол. инвазий. 2010. № 3. С. 33–38.
- Добрынина Т.И., Братчик Р.Я. Распределение листоногих раков в водоемах в процессе онтогенеза // Экология и морфология водных беспозвоночных. Борок, 1988. С. 54–78. Деп. в ВИНТИ. 02.10.1988. № 7151-B88.
- Добрынина Т.И., Братчик Р.Я. Листоногие раки (Conchostraca) рыбоводных хозяйств СССР // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 83. С. 48–51.

- Добрынина Т.И., Монаков А.В. Онтогенетические особенности питания конхострак (Crustacea, Conchostraca) // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Матер. междунар. конф. Борок, 2003. С. 33.
- Монаков А.В., Добрынина Т.И. Постэмбриональное развитие *Lynceus brachyurus* (Conchostraca) // Зоол. журн. 1977. Т. 56. № 12. С. 1877–1880.
- Монаков А.В., Павельева Е.Б., Братчик Р.Я. Постэмбриональное развитие и рост *Leptestheria dahalacensis* (Ruppel) (Branchiopoda, Conchostraca) // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л.: Наука, 1980. С.53–58.
- Теличко Л.П., Добрынина Т.И., Волчков Н.В. Сравнительное действие соединений ряда N-(дифторбензоил)-N'(4-хлорфенил) мочевины на жизнедеятельность *Eocyzicus orientalis* Daday (Crustacea, Conchostraca) // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1989. № 83. С. 48–53.
- Хмелева Н.Н., Голубев А.П. Продукция кормовых и промысловых ракообразных. Минск: Наука и техника, 1984. 216 с.
- Belk D. Function of the conchostracan egg shell // Crustaceana. 1970. V. 19. № 1. P. 105–106.
- Bishop J.A. Some adaptations of *Limnadia stanleyana* King (Crustacea: Branchiopoda: Conchostraca) to a temporary freshwater environment // Animal Ecology. 1967. V. 36. № 3. P. 599–609.
- Brtek J. Anostraca, Notostraca, Conchostraca a Calanoida Slovenska (1. Cast) // Acta Rep. Natur. Mus. Nat. Slov., Bratislava. 1976. V. 22. S. 19–91.
- Chambers V.S. Larva of *Estheria mexicana* // Amer. Natur. 1885. V. 19. P. 190–191.
- Clegg J.S. Biochemical adaptations associated with the embryonic dormancy of *Artemia salina* // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1974. V. 93. № 4. P. 481–490.
- Crowe J.H., Madin K.A. Anhydrobiosis in tardigrades and nematodes // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1974. V. 93. № 4. P. 513–524.
- Crowe J.H., Madin K.A. Anhydrobiosis in nematodes: evaporative water loss and survival // J. Exp. Zool. 1975. V. 193. P. 323–333.
- Dobrynina T.I. Resting Eggs of Conchostracans and Their Adaptive Possibilities // Inland Water Biology. 2011. № 2. P. 111–118.
- Hempel-Zawitkowska J. The influence of strong ultraviolet radiation on hatchability of *Triops cancriformis* (Bosc) eggs // Pol. Arch. Hydrobiol. 1970. V. 17. № 4. P. 483–494.
- Herbst H.-V. Deutsche existenzbedrohte Branchiopoda und Copopoda (Crustacea) // Arch. Hydrobiol. 1982. Bd. 95. S.107–114.
- Hödl W. Seltene Urzeitkebe an der March // Aquarien-Terrarien. 1994. Bd.47. H.4. S. 244–250.
- Horne F.R. The effect of digestive enzymes on the hatchability of *Artemia salina* eggs // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1966. V. 85. № 2. P. 271–274.
- Iwasaki T. Tolerance of *Artemia* dry eggs for temperature, vacuum and radiation // Bull. Inst. Int. Froid. 1973. № 5. P. 79–88.
- Munuswamy N. Sclerotization in the egg shell of *Streptocephalus dichotomus* (Crustacea: Anostraca) // Microbios Lett. 1986. V. 31. № 123–124. P. 103–105.
- Munuswamy N., Subramoniam T. Egg envelopes of *Streptocephalus dichotomus*, Baird: A structural and histochemical study // Hydrobiologia. 1984. V. 114. № 1. P. 17–28.
- Sars G. Development of *Estheria packardii* Brady as shown by artificial hatching from dried mud // Arch. Mathemat. Naturvidensk. 1896. V. 18. № 2. P. 1–27.
- Somorowska H. Stadia larwalne *Cyzicus tetracerus* Kryn. (Phyllopoda – Conchostraca) // Zeszyty naukowe Uniwersytetu Lodzkiego. 1960. Ser. 2. № 7. S.81–93.
- Tommasini S., Scanabissi S.F. Eggshell origin and structure in two species of Conchostraca (Crustacea, Phyllopoda) // Zoomorphology. 1989. V. 109. № 1. P. 33–37.
- Zaffagnini F., Minelli G. Origine a natura delle membrane che avvolgono l'uovo di *Limnadia lenticularis* (Crustacea: Conchostraca) // Boll. Zool. 1970. V. 37. № 2. P. 139–149.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ СИСТЕМАТИКО-ФАУНИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ РАКООБРАЗНЫХ ВНУТРЕННИХ ВОДОЁМОВ РОССИИ

Н.М. Коровчинский

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071 Москва, Ленинский проспект, 33; ntkor@yandex.ru

Представлен краткий обзор исследований систематики и фаунистики ракообразных внутренних водоёмов России и соседних государств от начала их изучения в XVIII веке до настоящего времени. Эти исследования начались с кратких сообщений натуралистов и путешественников Г. Стеллера и П.С. Палласа, собиравших материал в Сибири и на Каспийском море и развились в дальнейшем, в XIX веке, усилиями многих зоологов, среди которых следует особенно отметить труды С. Фишера, В. Чернявского и В. Совинского. Большой вклад в изучение Crustacea региона внесли иностранные специалисты, среди которых определяющее значение имели работы норвежского карцинолога Г.О. Сарса, исследовавшего фауну Каспийского моря, Восточной Сибири, озера Байкал и Центральной Азии и описавшего на высоком уровне большое число новых таксонов, в том числе более 100 каспийских видов. Дальнейший вклад в изучение разных групп внесли Г.Ю. Верещагин, С.С. Смирнов, В.М. Рылов и А.Л. Бенинг, последние из которых являются авторами первых отечественных определителей (Copepoda (1922, 1930), Cladocera (1941)). Большое значение имели также работы З.С. Бронштейна по Ostracoda, Я.А. Бирштейна по изоподам Asellota, А.Н. Державина по Cumacea и Amphipoda и Е.В. Борущкого по копеподам Harpacticoida и Calanoida. Ф.Д. Мордухай-Болтовской проводил широкий спектр исследований в бассейнах Волги и Понто-Каспия и создал научную школу, продолжающую развивать его начинания. Выдающееся значение имеют результаты изучения в основном эндемичной фауны ракообразных озера Байкал (Cyclopoida, Harpacticoida, Ostracoda, Amphipoda, Isopoda, Cladocera). В настоящее время в России и в соседних с ней регионах в наибольшей степени исследуются такие группы Crustacea как Cladocera, Copepoda Cyclopoida, Copepoda Harpacticoida (северо-восток Европейской части) и Amphipoda (Понто-Каспий, Байкал, юг Дальнего Востока, включая Сахалин). Подходы и методы современной систематики свидетельствуют о значительной недооцененности видового разнообразия практически всех групп ракообразных. Существующие определители, в том числе новейшие, или безнадежно устарели или страдают неполнотой, требуют существенной переработки. Самой насущной задачей является усиление работы по проведению систематических ревизий, основанных на прочном фундаменте детальных морфологических и молекулярно-генетических исследований.

Ракообразные (Crustacea) представляют собой одну из ведущих групп животных континентальных водоёмов, численность их видов составляет около 10% от общего числа, находясь на третьем месте после насекомых (60.4%) и позвоночных (14.5%) (Ballian et al., 2008). В действительности же, их видовое разнообразие, очевидно, превосходит таковое последних, уступая им только благодаря существенно меньшей степени изученности. Вместе с тем, фауна ракообразных Палеарктики, сравнительно с другими регионами, известна лучше: здесь отмечено 37% видов мировой фауны, а некоторые группы, например Amphipoda (70.5%), и, особенно, Cumacea (95%), демонстрируют явное тяготение к нему. Также необычно высокое видовое богатство отмечено здесь у Mysidacea (54.2%), Syncarida (53.3%) и Isopoda (50.4%).

Во многом такая высокая степень изученности данной территории связана с тем, что именно здесь начались и особенно длительно и интенсивно развивались зоологические исследования, в частности, исследования фауны континентальных вод, охватившие всю огромную и невероятно разнообразную территорию Северной Евразии с её многими тысячами водоёмов самого разного типа от подземных вод до необычайно глубокого озера Байкал и Каспийского моря, являющихся "горячими точками" таксономического разнообразия и эндемизма, дающими приют сотням нигде более не встречающихся видов. Чтобы выявить и описать, хотя бы приблизительно, гидрофаунистическое богатство этой огромной территории потребовался непрерывный труд нескольких поколений исследователей, внесших неоценимый вклад в отечественную и мировую науку.

Первоначальные исследователи ракообразных, жившие в XVII в., такие как голландские натуралисты И. Гедардо (Ioanne Goedardo, 1662), И. Сваммердам (Johannes Swammerdam, 1669) и другие, относили их, особенно мелких, к разряду бескрылых насекомых (Insecta Aptera) и именовали *Pediculus aquaticus* и *Pulex aquaticus arborescens* (современные представители рода *Daphnia* O.F. Müller) или *Scolopendra aquatica scutata*, *Limulus cancriformis* (современные бранхиоподы *Chirocephalus* Prevost, *Triops* Schrank), а крупных раков к рыбам. Последующие авторы, в том числе и К. Линней (Linnaeus, 1758), обычно включали всех мелких рачков (Cladocera, "Conchostraca", Copepoda, Ostracoda и пр.), а иногда и более крупных (*Lepidurus apus* (L.)) в род *Monoculus*, также не отделяя их от насекомых и других мелких беспозвоночных, а других помещали в роды *Cancer* (*Artemia salina* (L.), *Astacus astacus* (L.) и др.) или *Oniscus* (*Asellus aquaticus* (L.) и др.).

С 1760–1770-х гг. началось быстрое усложнение системы, стали появляться многие новые таксоны, например роды *Asellus* Saint-Hilaire, *Branchipus* Schäffer, *Gammarus* Fabricius, *Astacus* Fabricius. Датский натуралист О.Ф. Мюллер (O.F. Müller, 1776, 1785) впервые заметил принципиальные отличия ветвистоусых ракообразных (Cladocera) от других мелких рачков и разделил их на три рода — *Daphnia* (первоначально *Daphne*), *Lynceus* и *Polyphemus* и впервые дал их видам биномиальные названия. Согласно современной классификации он описал 18 видов, относящихся к 15 родам, впервые отметив значительное разнообразие группы. В это же время датским зоологом М.Т. Брюнником (Brünnich, 1772) было введено в обиход название Crustacea (Martin, Davis, 2001), выделяющее эту группу из среды прочих членистоногих, но традиция помещать ракообразных в разряд бескрылых насекомых сохранялась ещё довольно длительное время.

В России первые пресноводные ракообразные (Amphipoda) были упомянуты, вероятно, зоологом Г. Стеллером в 1740-х гг. под названиями *Squilla fluviatilis* и *Phryganeum fluvii Angarum* (Совинский, 1915), затем в го-

раздо большем числе и более подробно их исследовал известный естествоиспытатель и путешественник П.С. Паллас, внимание которого, естественно, также привлекали крупные представители группы. Им описывались (Pallas, 1772 и др.) амфиподы, изоподы, относимые к родам *Oniscus* и *Squilla*, речные раки (*Astacus dauricus* (Pallas), нотостраки (*Monoculus arcticus* (Pallas) — «северный одноглаз»). О последних он писал, что «в чрезвычайном множестве находится сие насекомое по озерам к северному Окиану лежащим в Сибири, где питаются ими водяные птицы» (Паллас, 1773). Все эти виды были описаны из Сибири — р. Ангары, Байкала, водоёмов Забайкалья (Даурского края), а также из Каспийского моря. По-сути было положено начало изучению фауны этих замечательных водоёмов и верхней части бассейна Амура с его также во многом неповторимой фауной.

В начале XIX-го в. система Crustacea продолжала развиваться, совершенствоваться, дробиться. Появились такие новые названия таксонов как Phyllozoa Latreille, Branchiopoda Latreille, *Mysis* Latreille, Brachyura Latreille, Astacidae Latreille, *Triops*, *Artemia* Leach, Daphniidae Straus. Группа ветвистоусых ракообразных пополнилась ещё четырьмя родами (*Chydorus* Leach, *Sida* Straus, *Latona* Straus, *Evadne* Loven) и получила собственное название Cladocera (Latreille, 1829).

В России этого времени был опубликован лишь единственный небольшой список видов ракообразных (“Insecta Aptera”) Москвы и ее окрестностей И. Двигубского (Dwigubsky, 1802), указавшего 7 видов, в том числе речного рака (*Cancer*), нотостраку (“*Monoculus apus*”) и впервые микроракообразных — один вид Copepoda Cyclopoida (“*Monoculus quadricornis*”) и, вероятно, четыре вида Cladocera (*Monoculus pulex* (= *Daphnia*?), *M. mucronatus* (= *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller), *M. pediculus* (= *Polyphemus pediculus* (L.)) и *M. laevis*?). Через два десятилетия было опубликовано первое достаточно подробное описание речного рака *Astacus leptodactylus* Esch. из Тавриды (Крыма) (Eschscholtz, 1823) (ныне это типовой вид рода *Pontastacus* Bott).

Крупные работы появились позже — Х. Ратке (Rathke, 1837) по фауне Крыма с большими описаниями речных раков, в том числе одного нового вида (*A. pachypus* Rathke), и *Artemia salina*, а далее А. Анджеёвского (Andrzejowski, 1839), представившего список из 67 видов Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata, Cladocera, Cyclopoida, Ostracoda, Amphipoda, Decapoda, собранных в окрестностях Киева, а также находившихся в фондах Зоологического кабинета Киевского университета, три вида были представлены как новые для науки. Другой подобный список 77 видов пресноводных и морских ракообразных Восточной Пруссии (ныне часть её занимает Калининградская область России) был опубликован Э.Г. Цаддахом (Zaddach, 1844). Здесь, очевидно, впервые для России были отмечены 6 видов паразитических ракообразных (*Argulus* O.F. Müller, *Ergasilus* Nordmann и др.).

Более основательные исследования микроракообразных России начались лишь десятилетие спустя усилиями С. Фишера (S. Fischer), лейб-медика герцога М. Лейхтенбергского (о нём подробнее см. Damkaer, Matzke-Karasz (2012)), который собирал пробы в основном в окрестностях Санкт-Петербурга, а также обрабатывал различные коллекционные сборы, в том числе экспедиции А.Ф. Миддендорфа из Восточной Сибири. Всего с 1848 г. по 1860 г. им было опубликовано 11 статей с описаниями различных микроракообразных, в основном Cladocera (37 видов) и Ostracoda (31 вид), а также Anostraca, Laevicaudata и Copepoda, в том числе целого ряда новых видов (Fischer, 1848, 1851, 1855, 1860 и др.). Надо особо отметить, что описания этого исследователя обычно были подробными и сопровождались хорошими рисунками, что ставило его в первый ряд специалистов того времени. 19 описанных С. Фишером видов поныне считаются валидными, например, *Megafenestra aurita* (“*Daphnia aurita*”), *Streblocerus serricaudatus* (“*D. laticornis*”), *Alonella excisa* (“*Lynceus excisus*”), *Chirocephalus claviger*, *Candona acuminata* и другие, некоторые из них являются типовыми для своих родов. Материалы по Malacostraca той же экспедиции Миддендорфа с севера Дальнего Востока, небольшая часть которых была представлена пресноводными видами, обрабатывал академик И.Ф. Брандт (Brandt, 1851).

В этот же период А. Грубе (Grube, 1853) сделал обзор всех найденных в России и Восточной Пруссии Phyllozoa (15 видов, один из них новый для науки). Продолжилось изучение ракообразных Восточной Сибири. Так при обработке сборов экспедиции Р. Маака из Ангары, Байкала, Амура было описано несколько новых видов, в основном Amphipoda (Gerstfeldt, 1858; Маак, 1859). При этом последний автор отмечал, что «Сибирь, по видимому, весьма богата собственно ей принадлежащими формами ракообразных».

Первое значительное обобщение знаний о Cladocera на русском языке, их разнообразии, анатомии и морфологии было представлено в магистерской диссертации К. Сент-Илера «Материалы для монографии семейства дафнид» (1860). Автор использовал собственный материал, собранный в окрестностях Санкт-Петербурга, в Псковской и Тамбовской губерниях. Он также выводил рачков из сухого ила, наблюдал их поведение, размножение и развитие, начавши практиковать это задолго до аналогичных опытов Г.О. Сарса. В его работе содержались описания 25 видов родов *Daphnia*, *Macrothrix* Baird, *Bosmina* Baird, *Lynceus* O.F. Müller, *Acantholeberis* Lilljeborg, *Lathonura* Lilljeborg, *Polyphemus*.

Обширная работа К. Кесслера по Онежскому озеру и Обонежскому краю (Кесслер, 1868) явилась первой в своём роде для севера Европейской России. Среди более 20 указанных им видов ракообразных некоторые были новыми. Поскольку автора в наибольшей степени интересовала ихтиофауна, то неудивительно, что среди последних больше всего (4 вида) относилось к паразитирующим на рыбах представителям семейства Laerneidae, а 5 видов Cladocera (один из них новый для науки) и 1 вид Ostracoda были описаны по материалу, извлечённому из желудков рыб. Нельзя также не отметить появление в то же время очень подробного описания внешнего и внутреннего строения уникального во многих отношениях ветвистоусого ракообразного *Leptodora kindtii* (Focke) (под названием *Hyalosoma dux*) (Вагнер, 1868), превосходившее таковые европейских авторов.

В 1870-е гг. исследования пресноводной микрофауны сосредоточились в Центральной России (в Москве и ее окрестностях, Рязанской губернии) (Поггенполь, 1874; Ульянин, 1874; Hudendorff, 1876). В целом результативность их была небольшой, хотя последняя из перечисленных работ несколько выделялась большей масштабностью и лучшим качеством. Всего ее автором было найдено 50 видов *Cladocera*, из них 15 новых для страны и 7 новых для науки, ни один из которых, однако, ныне не может быть признан валидным. После этой работы в России, по подсчетам автора, стало известно 76 видов ветвистоусых.

Весьма незаурядные работы по фауне соленых, солоноватых и пресных луж в окрестностях Одессы выполнил В.И. Шманкевич (1873, 1875), объектами интересов которого служили представители многих групп ракообразных: крупные Branchiopoda (*Artemia*, *Branchipus* Schaeffer), Cladocera (*Daphnia*, *Moina*), Copepoda (*Cyclops* O.F. Müller, различные Naupacticoidea), Amphipoda, Isopoda, Mysidacea. Им были сделаны очень подробные иллюстрированные описания ряда признаков, их изменчивости, в том числе у самцов, описаны новые роды (*Cletocamptus*, *Transfuga*) и новые виды. Детально описывались сезонность развития, размножения, влияние на организмы температуры и солености. В числе прочих были сделаны выводы, что «вид представляется распавшимся часто на несколько ближайших форм, которые составляют группу известного вида... Видам и видовым группам соответствует своя средняя температура или своя средняя концентрация соленой воды, при которой они размножаются наилучшим образом» (Шманкевич, 1875). Благодаря большому объему информации по влиянию факторов среды на представителей разных групп, работы этого автора можно, очевидно, признать первыми или одними из первых в России и мире серьезными исследованиями экологии ракообразных континентальных вод.

Определяющий характер носила работа К. Кесслера (1876) по речным ракам, в которой автор подробно описал и хорошо проиллюстрировал 5 принимаемых им видов: *Astacus fluviatilis* Rond., *A. leptodactylus* Eschh., *A. pachypus* Rathke, *A. dauricus* Pall. и новый вид *A. schrenkii* Kessler. Автор отметил, что оба последних рака, обитающие в бассейне Амура, «по своим признакам ближе подходят к ракам восточной части Северной Америки (рода *Cambarus*), нежели к ракам Европы и западной части Северной Америки». Было отмечено отсутствие речных раков на всём остальном сибирском пространстве от Урала до Камчатки, а также в бассейне Аральского моря. Отдельная глава была посвящена описанию биологии представителей группы — питанию, размножению, линькам и пр. Позднее к упомянутым видам добавились другие (см. Шимкевич, 1886 и др.), но в целом морфолого-систематические изыскания последнего автора, смешивающего признаки молодых и взрослых особей, были неудачны.

С 1880-х гг. фаунистические исследования водоёмов весьма расширились, охватывая Европейскую часть страны от севера до юга. На севере они касались Карелии, Финляндии и Кольского полуострова (Nordqvist, 1886, 1888 и другие; Richard, 1889; Stenroos, 1895, 1898; Levander, 1901 и др.), некоторые из них отличались детальностью, в них обращалось внимание на морфологию рачков, их изменчивость, описывались новые виды и варианты. Несколько позже ту же тематику продолжил А.К. Линко (1898, 1901 и др.), в наибольшей степени интересовавшийся кладоцерам северо-запада России.

В центре Европейской России работы сосредоточились в Московской губернии (Корчагин, 1887; Каврайский, 1888; Matile, 1890, 1897; Croneberg, 1895). Их авторы опубликовали обширные аннотированные видовые списки по всем группам, где больше половины видов были новыми для региона, некоторые для науки (из последних, например, *Diaptomus zographi* Korchagin сохраняет валидность поныне), впервые здесь были указаны представители Isopoda, Amphipoda и Decapoda. Особенной детальностью отличались публикации П. Матиля по ближайшим окрестностям Москвы, который представил иллюстрированные описания 75 видов *Cladocera* и 19 видов Copepoda, в том числе новых для науки. Как ни удивительно, весь комплекс этих работ с прибавлением данных, полученных в начальный период работы Гидробиологической станции на Глубоком озере (Зернов, 1900; Новиков, 1907, 1910 и др.) до сего времени остаётся наиболее подробным синопсисом подмосковных микроракообразных. Всего же для Московской губернии к концу века стало известно 136 видов Crustacea (Корчагин, 1892).

Совсем другая картина наблюдалась восточнее, в Средне-Волжском регионе, где к 1900 г. было известно всего 3–4 вида ракообразных (Зыков, 1903). Но работы организованной в Саратове Волжской биологической станции способствовали чрезвычайно быстрому развитию знаний о местной гидрофауне, в том числе о фауне Crustacea, списки которых уже вскоре насчитывали десятки видов (см. Зыков, 1903; Мейснер, 1903; Скориков и др., 1903).

На юге исследования В.К. Совинского (1888, 1891 и др.), начавшись с Киевской губернии и в основном с ней связанные, распространились затем в заметно меньшей степени на весь Юго-Западный край, Крым, и восточнее — на Астраханскую губернию и Северное Предкавказье. Наибольший интерес этот автор проявлял к копеподам, особенно к роду *Cyclops*, для которого было описано 8 новых видов. 40 видов Crustacea были указаны как новые для Европейской России, в Киевской губернии отмечено 129 видов, а для всего охваченного региона — 142 вида ракообразных.

Исключительное место по значимости заняли монографические публикации В. Чернявского (1882а, б) по мизидам "преимущественно Российской Империи", посвящённые обширной ревизии этой группы. В них описывались морские, солоноватоводные и пресноводные виды, большинство из которых (30) были новыми для науки, также как новые роды (13) и подсемейства. Многие из описанных им таксонов сохранили свою значимость до наших дней. По-существу данная монография, вместе с работами Г.О. Сарса, заложила основу позна-

ния таксономического разнообразия Mysidacea всей Северной Евразии, особенно же Понто-Каспийского бассейна.

Как было сказано выше, сибирская макрокарцинофауна стала предметом внимания с самого первого этапа зоологических исследований в России. Начальные же отрывочные сведения о микроракообразных Сибири и Дальнего Востока стали появляться значительно позже. Это были описания нового вида Cladocera (*D. middendorffiana* Fischer), четырёх новых видов Anostraca и одного вида Serepoda с Таймыра (Fischer, 1851), а затем *Eurycercus glacialis* Lilljeborg с Командорских островов (Lilljeborg, 1887). За этим последовал небольшой список видов копепоид и кладоцер Ж. Герна и Ж. Ришара (Guerne, Richard, 1891), собранных в районе г. Тобольска. К самому концу века данные о сибирской фауне заметно пополнились благодаря обработке Г.О. Сарсом коллекционных сборов из района р. Яны в Восточной Сибири и с Новосибирских островов (Sars, 1897a, 1898), в которых он нашел представителей двух новых родов анострок (*Artemiopsis*, *Branchiopsillus*), а также ряд новых видов Cladocera, Serepoda и Ostracoda.

Особое направление представляло собой познание очень разнообразной и почти полностью эндемичной фауны оз. Байкал. Сведения о ней накапливались весьма неравномерно. Как уже было указано, первый вид ракообразных оттуда амфиподы *Oniscus cancellus* (= *Pallasea cancellus* (Pallas)) был описан ещё на заре российских зоологических исследований. Далее описания этих рачков были продолжены, особенно массовыми были сборы Б. Дыбовского и В. Годлевского (1870–1874), по результатам которых стали уже известны 97 видов и 22 подвида данной группы (Dybowsky, 1874), в том числе удивительный пелагический вид *Macrohectopus branickii* (Dybowsky). Начальные данные о байкальских изоподах можно было найти у Грубе (Grube, 1872), описавшего эндемичного *Asellus baikalensis* (Grube), а Г.О. Сарс (Sars, 1900) описал *Epischura baikalensis* (Sars) — массовый вид каляноидных копепоид, играющего ведущую роль в сообществе пелагиали. Позже тот же автор (Sars, 1908) сообщил первые данные о гарпактикоидах Байкала — новом виде и роде *Harpacticella inopinata*.

Начальные очень краткие данные по планктонным ракообразным Закавказья (оз. Севан (прежние названия Гоктча или Гокча) и другим) содержатся в статьях А.Ф. Брандта (1880 и др.), небольшие списки видов по этому озеру и пяти другим привел также Ришар (Richard, 1896), обработавший сборы М. Каврайского.

Первая коллекция ракообразных из Средней Азии (Туркестана), с территории современных Узбекистана, Киргизии и Таджикистана, была собрана экспедицией А.П. Федченко и обработана В. Ульяниным (1875). Автор привёл сведения о 19 видах Cladocera (1 вид новый для науки), 19 — Serepoda, свободноживущих и паразитических (7 из них новых для науки), и 2 — Phyllozoa с краткими описаниями, замечаниями и единичными рисунками и сделал вывод, что «в Средней Азии живёт много западноевропейских видов и новые виды близки к наиболее обыкновенным», что кажется неудивительным при бытовавшем в то время поверхностном изучении морфологии. За этим последовали данные Вальтера (Walter, 1888), обработавшего материалы экспедиции Г. Радде из Закаспийской области (Туркмении), в том числе собранные в колодцах, по Anostraca, Notostraca, «Conchostraca», Cladocera и Serepoda, и добавившего ряд новых видов для региона. Дополнительные виды из той же области (р. Мургаб) были найдены Мейснером (Meissner, 1904), а ряд других Е. Дадаем (Daday, 1901, 1904). В первой из указанных работ Дадай изучил значительные коллекционные материалы по Cladocera, Serepoda и Ostracoda австро-венгерской экспедицией графа Е. Зичи, проехавшей от Волги через юг Сибири и Монголию до Китая. В списке значилось 86 видов, из них 8 новых для науки. Эти данные легли в основу сведений о фауне микроракообразных Монголии и севера Китая. Во второй работе описывались в основном представители тех же групп из Туркестана. Параллельно этому обработку обширного материала из Центральной Азии (Алтая, Бухары, Памира, Монголии, Тибета) провёл Г.О. Сарс (Sars, 1901, 1903), описавшего 17 новых видов крупных брахиопод, кладоцер, остракод и копепоид, в том числе редкий вид последних *Boeckella orientalis*, близкие родственники которого известны только из Южного полушария, а также новые роды *Daphniopsis* и *Hemidiaptomus*.

Южные моря, также как и Байкал, с самого начала привлекали внимание зоологов, ещё во второй половине XVIII века Паллас (1773) писал о "каспийской мокрице" (*Oniscus caspius*) и "шестнадцатиножном рачке" (*Squilla trixapus*) (Amphipoda) из Каспийского моря. Более же регулярные исследования там, а также на Черном и Азовском морях, стали проводиться примерно столетие спустя. В частности, внимание исследователей не могли не привлечь удивительные морские кладоцеры отряда Onychopoda. Из Черного моря они были впервые указаны в фаунистических списках В. Ульянина (1871) и Н. Гребницкого (1873). Первое же описание онихопод семейства Cercopagidae ("*Bythotrephes socialis*" = *Cercopagis socialis* (Grimm)) было сделано О. Гриммом (1877) из Среднего Каспия, после чего появились весьма качественные описания *Cornigerius maeoticus* Pengo ("*Corniger maeoticus*") и *Cercopagis neonilae* Sars ("*Bythotrephes* sp.") (Пенго, 1880а, б) из Азовского моря. Макрофауну ракообразных из последнего бассейна обработал позже В.К. Совинский (1894), в результате чего вместо 6 форм стало известно 42, и был сделан вывод, «что фауны ракообразных в опреснённых областях Черноморско-Азовского бассейна и Каспийского моря представляют генетически одно целое».

Собранный О. Гриммом обширный материал по каспийским ракообразным, к сожалению, большей частью оставался необработанным и спустя около 20 лет был передан для исследования известному норвежскому карцинологу Г.О. Сарсу (см. Совинский, 1902), который чрезвычайно интересовался каспийскими ракообразными и опубликовал по ним целый ряд весьма значительных работ. Сарс много занимался амфиподами, мизидами, кумовыми раками, изоподами (Sars, 1894а, б; 1895а, б и др.). Всего по первой группе им было описано более 50 видов, из них более 30 как новые для науки, а также 5 новых родов (*Gmelinopsis*, *Niphargoides*, *Iphygenella*, *Pandorites* и *Cardiophilus*), а по второй — 16 видов и 4 новых рода (*Caspiomysis*, *Metamysis*, *Katamysis*, *Hemimysis*). В отношении кумовых раков вклад Сарса оказался, безусловно, решающим: им описано 15 видов из 17 извест-

ных и 5 родов из 6 известных (Sars, 1927) (по современным данным в списке каспийских Cumacea значатся 3 рода и 13 видов, описанных Сарсом (см. Jaume, Voxshall, 2008)). Как всегда описания сопровождалось прекрасными рисунками. Сарс также опубликовал две крупные работы по клadoцерам-онихоподам и копеподам Каспия (Sars, 18976, 1902). В них были описаны два новых рода церкопагид (*Cercopagis*, *Apagis*), 14 новых видов родов *Cercopagis*, *Apagis*, *Polyphemus*, *Evadne* Loven и 2 новых вида копепод родов *Heterocope* Sars и *Temorella* Claus (синоним рода *Eurytemora* Giesbrecht).

На фоне успешного развёртывания работ на Каспии, фауна Аральского моря оставалась практически неизвестной. Из ракообразных там были известны только *Gammarus aralensis* Uljanin, *G. priscus* Grimm, *Corophium* sp. и *Ergasilus* sp. (Совинский, 1902). Первый существенный вклад в дальнейшее познание местной фауны внесла экспедиция Л.С. Берга, по результатам обработки которой были получены начальные сведения о зоопланктоне как собственно моря, так и впадающим в него рек Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи (Зернов, 1903; Мейснер, 1908).

Результаты первого этапа исследований фауны южных морей были обобщены в большой монографии В.К. Совинского (1902). Всего по его подсчетам в Понто-Каспийско-Аральском морском бассейне, учитывая и чисто морские формы, живущие при высокой солёности, стало известно 382 вида Crustacea, в том числе в Каспийском море 107 видов (Decapoda — 2, Mysidae — 17, Cumacea — 13, Isopoda — 4, Amphipoda — 53, Cladocera — 12, Sorepoda — 6). Из них 69 были описаны Г.О. Сарсом как новые для науки. Важнейший вывод автора гласил: «Фауна морей Понто-Каспийско-Аральского бассейна по своему характеру, чуждому фаунам средиземноморской и северной, является самобытной, имеющей самостоятельный и независимый источник происхождения. Принимая во внимание особенности этой самобытной фауны, ... я вынужден был выделить Понто-Каспийско-Аральский морской бассейн в самостоятельную зоогеографическую провинцию, весьма резко очерченную в фаунистическом отношении, но находящуюся в одной своей части (Черное море) под постоянным, но сравнительно недавним, колонизационным влиянием фауны Средиземного моря».

Подытоживая результаты прошедшего периода исследований ракообразных в России и соседних странах от второй половины XVIII в. до конца XIX — начала XX в., можно заключить, что, начавшись усилиями единичных ученых, эти исследования спустя столетие с 1870-х гг. заметно усилились. Начавшись с обработки материалов дальних экспедиций в Восточную Сибирь и на Каспийское море, они затем получили наибольшее развитие в Европейской части России, в частности в Московской губернии, северо-западном регионе (Карелия, Финляндия, Ладожское озеро) и Киевской губернии. Начались исследования на Волге в районе Казани и Саратова, оказались также затронуты Кольский полуостров, юг Европейской России, единичные районы Сибири, Кавказа, Средней Азии, Монголии и Китая. Уже довольно значительные сведения были получены по фауне Байкала. В отношении морей наибольший объем сведений приходился на фауну ракообразных Каспийского моря, меньший на Азовское и опреснённые участки (лиманы, эстуарии рек) черноморского побережья и совсем малый на Аральское море.

Надо особо отметить высокое качество многих проводимых в этот период работ, когда исследователи стремились внимательно изучать свой материал, морфологию особей, её изменчивость и делали многочисленные рисунки. Нельзя также не отметить, что наиболее масштабные и качественные данные были получены благодаря привлечению к обработке материалов известных иностранных специалистов, особенно большую роль в этом сыграли исследования Г.О. Сарса. Как было упомянуто выше, последний внёс, прежде всего, чрезвычайный вклад в изучение ракообразных Каспийского моря, описав оттуда в целом 107 видов и много новых родов. Также он обработал большие коллекции из Восточной Сибири, затронул озеро Байкал и сделал первый большой обзор фауны Crustacea Центральной Азии. Как по количеству, так и по качеству обработки, опубликованные им результаты превосходят все известные аналоги и сохраняют в значительной мере своё значение до сего дня.

В России же в эти годы было ещё очень мало отечественных исследователей, длительно и успешно специализировавшихся в области изучения ракообразных. К таковым из работавших в первой половине XIX в. можно причислить С. Фишера (хотя, в определённой мере условно, поскольку этот зоолог жил в России всего лишь 10 лет (1843–1853), а затем вернулся на родину в Баварию (Damkaer, Matzke-Karasz (2012)), весьма результативно изучавшего микроракообразных, ближе к концу столетия ярко проявил себя В. Чернявский, а затем очень видное положение длительное время занимал В.К. Совинский, первоначально работавший с пресноводной фауной, потом в основном переключившийся на Malacostraca Черного и Азовского морей, а в последний период занявшийся изучением байкальских амфипод (Совинский, 1915) и сделавший, как сказано выше, ряд важных фаунистических и зоогеографических обобщений. Все прочие лица, занимавшиеся ракообразными континентальных вод, работали с ними сравнительно короткое время и затем уходили, сменяя предмет занятий.

Последняя упомянутая работа Совинского представляла собой обширную, хорошо иллюстрированную двухтомную монографию, посвящённую детальной ревизии Amphipoda оз. Байкал, основанную на обработке большого материала, собранного зоологической экспедицией профессора А.А. Коротнёва в 1900–1902 гг. В ней было указано 188 видов, из которых 75 оказались новыми для науки, а остальные хотя бы кратко переописаны. Число родов группы увеличилось до 35, тогда как у Б. Дыбовского (Dybowsky, 1874) их было всего два.

С 1910-х гг. в работу стало включаться новое поколение карцинологов. По Cladocera специализировался Г.Ю. Верещагин, опубликовавший несколько работ по водоёмам Европейской России, Ямалу и Кавказу (Верещагин, 1912, 1913 и др.). Вскоре, однако, его исследования были прерваны по причине начавшейся войны и последовавшей революции, а потом интересы этого исследователя сместились в сторону других проблем, в частности, исследования оз. Байкал и общей лимнологии.

Гораздо более последовательным в своих интересах был А.Л. Бенинг, имевший весьма широкие интересы в области зоологии пресных и солоноватых вод. С его именем в значительной мере связан следующий период исследований Cladocera, а также и других групп ракообразных — Copepoda и Amphipoda, в основном бассейна реки Волги и Кавказа. Им опубликовано много фаунистических работ (например, Бенинг, 1924, 1940; Behning, 1928), а также монография «Кладоцера Кавказа» (Бенинг, 1941), явившаяся первым определителем по группе на русском языке. Несмотря на то, что данная книга носила региональный и, в значительной мере, компилятивный характер, она сыграла большую роль в дальнейших исследованиях ветвистоусых, будучи в течение более двадцати лет единственным доступным для многих пособием по определению. А.Л. Бенинг отличался высокой эрудированностью и работоспособностью, но тяжелые обстоятельства времени, политические преследования и репрессии, конечно же, чрезвычайно затрудняли его работу и привели, в конце концов, к безвременной гибели. Лишь немного лет не хватало ему, чтобы закончить составление полного определителя Cladocera по всей территории СССР, чем он занимался в последние годы жизни.

В этот же период фаунистикой Cladocera и других, в основном микробеспозвоночных, занимались В.М. Рылов и Н.К. Дексбах, опубликовавшие ряд статей по центру и северу России (Рылов, 1914, 1916 и др.; Дексбах, 1921), Кавказу (Decksbach, 1923; Дексбах, 1930; Rylov, 1933), Казахстану и Средней Азии (Decksbach, 1924 и др.).

В.М. Рылов был гидробиологом широкого профиля, но в основном специализировался в области систематики и фауники Copepoda, в меньшей степени Cladocera, обрабатывая материал со всей территории России от Лапландии до Дальнего Востока. Уже в начале 1920-х гг. им был опубликован определитель «Свободноживущие веслоногие ракообразные Европейской России» (Рылов, 1922), который явился, по сути, первым изданием такого рода по ракообразным на русском языке. После него последовали монография «Пресноводные Calanoida СССР» (Рылов, 1930), содержащая описание 60-ти видов, и “Das Zooplankton der Binnengewässer” (Rylov, 1935). Но самым известным плодом его деятельности было издание (уже посмертное) книги «Cyclopoidea пресных вод» (Рылов, 1948). Рукопись этой книги была подготовлена, возможно, в не совсем законченном виде ещё до войны, представляя собой замечательно подробный обзор всех сторон биологии данной группы ракообразных, в том числе их систематики и состава фауны в пределах СССР, а отчасти и мировой фауны. Вместе с тем, нельзя не видеть, что В.М. Рылов выступил в ней, прежде всего, как автор большого обобщения имеющихся на то время данных, а не систематик-практик, выполнивший ревизию группы или хотя бы значительной её части. Поэтому в целом данная книга, особенно её систематическая часть, с современных позиций выглядит как заведомо устаревшая, вряд ли могущая служить, особенно сейчас, адекватным пособием по определению таксонов Cyclopoidea. При просмотре совокупного печатного наследия В.М. Рылова нетрудно заметить, что он гораздо больше и успешнее работал по систематике Calanoida.

В тот же довоенный период в Зоологическом институте АН СССР весьма плодотворно трудился С.С. Смирнов, занимавшийся также в основном систематикой и фаунистикой копепод-каляноид, а также крупных Branchiopoda. Всего с 1926 по 1940 г. им было опубликовано около 60 статей с описаниями целого ряда новых для науки видов и региональных обзоров фаун (см. Смирнов, 1929, 1936 и др.).

Судьба главного труда З.С. Бронштейна сходна с таковым В.М. Рылова. В течение 15 лет с 1924 по 1939 г. он успешно работал, изучая систематику и фаунику Ostracoda, но обобщающая монография по этим ракообразным была опубликована уже несколько лет спустя после его кончины (Бронштейн, 1947). Однако в ней он выступил как активный преобразователь системы группы, описавший около 50 новых видов, особенно принадлежавших к родам *Candona* Baird и *Cytherissa* Sars. Благодаря его трудам известное разнообразие группы в пределах СССР повысилось с примерно 50 до 160 видов. Он также был первым активным исследователем Ostracoda Байкала, описавшего оттуда 33 эндемичных вида.

В разносторонней деятельности А.Н. Державина видное место занимали исследования ракообразных Malacostraca Каспийского, Кавказского и Дальневосточного регионов. Первая его работа по каспийским Cumacea содержала описания трех новых родов и шести новых для науки видов (Derzhavin, 1912). Для фауны России им впервые были указаны слепые подземные амфиподы *Eucrangonyx ermanniei* (Milne-Edwards) и *Pseudocrangonyx bohaensis* (Derzhavin) из родников юга Дальнего Востока России и обобщены данные по Malacostraca этого региона от самого юга до бассейна р. Анадырь на севере (Державин, 1930). В частности, на побережье Охотского моря были найдены амфиподы рода *Synurella* Wrzesn. (= *Stygobromus* Cope), до того известные только на американском континенте. Вернувшись в 1930-е гг. к работе на Каспии, А.Н. Державин занялся исследованием мизид и в результате обработки огромного материала опубликовал, ревизовав данные Сарса, обзор их фауны (Державин, 1939), представленной 20 видами относящихся к семи родам. Вместе с тем, он продолжал активно заниматься каспийскими амфиподами, описал новое семейство Caspiellidae и ряд таксонов родового и видового ранга (Державин, 1944, 1949 и др.).

В конце 1950-х гг. по кумовым ракам была опубликована обстоятельная монография Н.Б. Ломакиной (1958), которая подытожила весь предыдущий длительный период их исследования, приводя в числе прочего сведения о 25 пресноводных и солоноватоводных и 30 эвригалинных видах.

По амфиподам, отчасти изоподам, юга Европейской России, Кавказа, Алтая и Якутии успешно работал А.В. Мартынов (1930, 1931, 1932 и др.), известный также как большой специалист по ручейникам (Trichoptera) и один из основателей палеоэнтомологии.

Е.В. Боруцкий начал в 1920-х гг. исследования малоизвестных в то время копепод Harpacticoida (Боруцкий, 1925), в том числе некоторых пещерных форм, найденных в Закавказье (Borutzky, 1930) и других местах.

В результате многолетних трудов им была составлена обширная сводка «Harpacticoida пресных вод» (Боруцкий, 1952), включающая описания 276 видов, из которых 62 были новыми для науки, также как и ряд высших таксонов. Много новых видов, особенно относящихся к новым под родам *Baikalomoraria* и *Rheocamptus*, было описано из Байкала. Ценность данной монографии заключается также в наличии в ней широких зоогеографических обобщений. В 1960-х гг. Евгений Владимирович вернулся к изучению пещерных форм, ему принадлежит первая находка Calanoida в подземных водах (Боруцкий, 1962). Как гидробиолог с широкими интересами, он занимался многими вопросами биологии пресных вод и по результатам исследования питания рыб создал монографию «Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб» (Боруцкий, 1960). С конца 1940-х гг. Е.В. Боруцкий, продолжая линию работ В.М. Рылова и С.С. Смирнова, занялся систематикой и фаунистикой копепоид Calanoida, проявляя особенный интерес к материалу с Дальнего Востока и Монголии. Но закончить полностью этот труд он не успел. Монография «Определитель Calanoida пресных вод СССР» с описанием 174 видов и подвидов, обитающих в СССР и соседних регионах (Боруцкий и др., 1991), была подготовлена к печати его коллегами уже после кончины Евгения Владимировича.

По исследованию пресноводных Isopoda, особенно Asellota, с конца 1920-х гг. начал специализироваться Я.А. Бириштейн, издавший позднее монографию «Пресноводные ослики (Asellota)» (Бириштейн, 1951), включавшую описания 56 видов, в том числе 8 новых для науки, а также зоогеографический обзор мировой фауны группы. Яков Авадьевич также работал с амфиподами Каспийского моря (описание нового рода *Derzhavinella* и пр.), Кавказа, Средней Азии и Алтая (Бириштейн, 1938, 1940, 1948, 1950). Обзор систематики и распространения Decapoda СССР (Бириштейн, Виноградов, 1934) подытожил предыдущие достижения по группе и определил направления будущих исследований. Я.А. Бириштейн также был первым, кто один или совместно с коллегами стал очень пристально и длительно заниматься фауной пещер и грунтовых вод Кавказа, Крыма, Приморья и Средней Азии. В частности, им были впервые описаны редкие представители группы Bathynellacea из подземных вод СССР (Бириштейн, Левушкин, 1964). Будучи в числе ведущих карцинологов страны, Я.А. Бириштейн был автором ряда глав в «Атласе беспозвоночных Каспийского моря» (1968) и раздела по Crustacea в популярном издании «Жизнь животных» (1968).

Сведения по паразитическим ракообразным России накапливались с давнего времени, с первой половины XIX в. (Zaddach, 1844; Gerstfeldt, 1858; Кесслер, 1968), но более широкая работа по ним развернулась в 1930-е гг., когда Soropoda parasitica и другими паразитическими ракообразными начал заниматься А.П. Маркевич — создатель школы паразитологов Украины. Исследовался материал от Европейской части до Аральского моря и бассейна Амура, были собраны обширные коллекции и опубликованы многие материалы, планировалось издать обобщающую монографию, но "в годы оккупации немецко-фашистскими захватчиками г. Киева рукопись и богатейшая коллекция Soropoda parasitica, на материале которой она была написана, погибли...". Всё пришлось начинать сначала, и спустя более десятилетия книга "Паразитические веслоногие рыб СССР" (Маркевич, 1956), содержащая описания 192 морских и пресноводных видов, увидела свет.

На основании сказанного можно заключить, что в 1910–1930-е гг., благодаря появлению на сцене нового молодого и энергичного поколения карцинологов, специализировавшихся по отдельным большим группам, исследования ракообразных России необычайно расширились и углубились, охватив без исключения все основные группы Crustacea. Подобной продолжительной консолидированной работы стольких специалистов российская карцинология ещё не знала. Были обследованы многие регионы, собраны уникальные коллекции, опубликовано множество материалов. Немаловажную роль при всём том играла новая организация научных исследований — появление системы научных учреждений Академии наук, в том числе Зоологического института, с которым была связана деятельность ряда упомянутых выше лиц.

На востоке Азии систематикой и фаунистикой пресноводных Crustacea, в том числе стигобионтов, и других водных беспозвоночных занимался один из лучших специалистов своего времени М. Уэно. В частности, он исследовал водоёмы Курильских островов (Ueno, 1933 и другие) и Южного Сахалина (Ueno, 1935) (первые данные по зоопланктонным ракообразным северной части этого острова были получены Рыловым (Rylov, 1932)), а затем Северного Китая (Манджурии) (Ueno, 1937, 1939 и другие), оккупированные в то время Японией. Им же впервые был исследован зоопланктон ряда крупных озёр, в том числе Ханка и Далайнор, откуда были описаны новые «хорошие» виды (*Diaphanosoma chankensis* Ueno, *Moina chankensis* Ueno, *D. mongolianum* Ueno). Эти данные были, помимо прочего, первыми свидетельствами своеобразия фауны Cladocera Дальнего Востока.

Грядущая война явилась великой бедой для мира, страны и науки. В 1940-е гг. ситуация в отношении исследований ряда групп ракообразных, Cladocera, Cyclopoida, Ostracoda, крупных Branchiopoda, в меньшей степени других, резко изменилась в связи с прекращением работы ряда ведущих специалистов-карцинологов — А.Л. Бенинга, В.М. Рылова, С.С. Смирнова и З.С. Бронштейна, трагически и безвременно погибших в результате репрессий, тяжелых блокадных условий в осаждённом Ленинграде и умерших от болезней, что привело в значительной мере к разрыву преемственности поколений и традиций. Гибли ценнейшие коллекции и рукописи. Исследовательское поле в отношении указанных групп заустало.

Линии преемственности восстанавливались с трудом. Одна из них вела к Е.Ф. Мануйловой, которая использовала черновые наброски А.Л. Бенинга и собственные достаточно ограниченные данные по систематике и фаунистике Cladocera для создания новой монографии-определителя "Ветвистоусые рачки фауны СССР" (Мануйлова, 1964). Эта книга в значительной мере определила и до сих пор ещё в некоторой степени определяет

общий уровень знаний о разнообразии группы в нашей стране. В данном определителе содержатся описания 163 видов, 4 из которых были новыми для науки (в настоящий момент только один из них — *Diaphanosoma dubium* Manuilova может, безусловно, считаться валидным). К сожалению, приходится признать, что уровень данного издания, благодаря преобладающей компилятивности, наличию многих ошибок и неточностей, представляется достаточно низким. Однако же, несмотря на это, автор достоин благодарности за составление даже столь несовершенной сводки, поскольку без нее отечественные гидробиологи, по причине редкости и регионального характера книги А.Л. Бенинга, не имели бы возможности даже приблизительного широкого ознакомления с Cladocera. После скорого прекращения работы Е.Ф. Мануйловой по кладоцерам и ухода её из Зоологического института, исследование этой группы там прекратилось.

Другая линия развития вела к Ф.Д. Мордухай-Болтовскому, биологу с широкими интересами и глубокой эрудицией, занимавшемуся вопросами фаунистики, систематики, зоогеографии, биоценологии и экологии водных беспозвоночных, особенно ракообразных (более подробно о нём см. Коровчинский, 2010). Наиболее детально он занимался фаунами Понто-Каспийско-Аральского региона и бассейна реки Волги (Мордухай-Болтовской, 1960, 1974 и др.).

Начав с изучения крупных Malacostraca, Ф.Д. Мордухай-Болтовской с конца 1950-х гг. стал уделять особое внимание систематике и биологии весьма своеобразных ветвистоусых ракообразных семейства Polyphemidae (ныне отряд Onychopoda), наибольшее разнообразие которых наблюдалось в Каспийском море. Краткие обновлённые сведения по составу группы появились в первой половине 1960-х гг. (Mordukhai-Boltovskoi, 1964), будучи первыми новыми данными по систематике каспийских онихопод после работ Г.О. Сарса. Первая крупная ревизия (Mordukhai-Boltovskoi, 1967) была выполнена по роду *Cornigerius* Mord.-Bolt., а центральное место в ходе всей работы заняла статья, предлагающая отнести представителей ранее единого семейства Polyphemidae к трем семействам, два из которых были новые — Cergopagidae с двумя родами *Bythotrephes* Leydig и *Cercopagis* и Podonidae с родами *Podon* Lilljeborg, *Evadne*, *Podonevadne* Gibitz, *Cornigerius*, *Caspievadne* Behning (Mordukhai-Boltovskoi, 1968). Выполнялись также исследования пресноводных Cladocera (*Bythotrephes*, *Ilyocryptus* Sars, *Moina*) и других ракообразных (Amphipoda, Cumacea).

Таким образом, в 1950–1960-е гг. Ф.Д. Мордухай-Болтовской был одним из наиболее активных исследователей, длительное время занимавшийся изучением систематики, фаунистики, зоогеографии и экологии ветвистоусых и других ракообразных. Очень существенным было то, что Ф.Д. Мордухай-Болтовской как авторитетный учёный, обладавший, кроме того, определёнными организационными возможностями, в принципе поддерживал и развивал систематико-фаунистическое направление в гидробиологии, смог дать коллективу, которым руководил, соответствующее научное направление и создать творческую атмосферу, что послужило основой для образования научной школы. В отношении изучения ветвистоусых, да, пожалуй, и большинства других ракообразных, это было новое явление (наряду с паразитологической школой А.П. Маркевича), поскольку до этого в отечественной науке работали лишь одиночные исследователи, не оставлявшие после себя прямого «потомства».

После Филарета Дмитриевича дело исследования Cladocera в значительной мере перешло, причем в предельно расширенном виде — систематики отдельных семейств в объеме мировой фауны, к его ближайшему ученику и коллеге Н.Н. Смирнову, а от него, в свою очередь, к его сотрудникам и последователям (Н.М. Коровчинскому, О.С. Бойковой, А.А. Котову, А.Ю. Синёву), и теперь уже третьё (а наметилось уже и четвёртое) поколение специалистов трудится на поприще изучения мировой фауны Cladocera, чему, пожалуй, не имеется аналога в мировой практике. Другую линию той же тематики продолжала развивать И.К. Ривьер, которая осуществила публикацию обобщающей монографии по хищным ветвистоусым (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987), многочисленную серию составили работы Л.Г. Буториной по биологии *Polyphemus pediculus* и А.В. Макарушина по биологии размножения Cladocera и других беспозвоночных.

Фундаментальные монографии Н.Н. Смирнова по Cladocera семейств Chydoridae (Смирнов, 1971) и Macrothricidae–Moinidae (Смирнов, 1976) мировой фауны, где значительное место занимали также таксоны, распространённые по северу Евразии, составили особый этап в изучении, как представителей данных групп, так и всех Cladocera, поскольку наряду с предшествующей монографией К. Гулдена (Goulden, 1968) задали новый подлинно необходимый масштаб работ, до этого обычно ограниченный сугубо региональными рамками. Существенно то, что главный фокус сосредотачивался теперь не на фаунах, а на таксонах, понимание которых требовало пересмотра и совершенствования. Обобщая и перерабатывая накопленные и рассеянные в литературе данные и дополняя их многими новыми оригинальными сведениями, эти монографии, наряду со статьями того же автора, создавали возможность более адекватного определения материала для широкого круга гидробиологов, несравненно лучшего понимания биологии разных форм, а также необходимую базу для последующих систематических ревизий, наилучшие условия для проведения которых создаёт выход за рамки исследования местных фаун.

Особо следует упомянуть, что в ходе исследования Cladocera оз. Байкал были обнаружены эндемичные представители семейства Chydoridae, отнесённые к новому роду *Kozhowia* Vasiljeva et Smirnov и двум новым видам рода *Alona* Baird (Васильева, Смирнов, 1969; Смирнов, 1984). Последующие ревизии позволили еще более уточнить представление о разнообразии эндемичных байкальских хидорид: был описан новый вид *Chydorus baicalensis* Smirnov et Sheveleva, а один из видов *Kozhowia*, отличающийся особым своеобразием, был отнесён (Kotov, 2000) к отдельному монотипическому роду *Parakozhowia*.

В целом можно констатировать, что, потеряв большие утраты в специалистах в период войны, отечественная карцинология всё же сохранила в значительной мере свой потенциал и приумножила его в послевоенное время благодаря продолжению работы ряда ведущих специалистов и приходу в науку новых молодых талантливых сил. Это хорошо видно по числу и качеству публикаций, появившихся в 1950–1970-е гг., некоторые из которых были указаны выше. На какое-то время прекратилась или сильно сократилась работа только по крупным Branchiopoda, Serepoda Cyclopoidea и Ostracoda. По Cyclopoidea исследования тогда проводились в основном на Байкале (Мазепова, 1950, 1952 и др.). Результатом их явилось опубликование монографии (Мазепова, 1978), где приводятся описания 34 форм, из которых 17 видов и 4 подвида и формы оказались эндемичными. Там также продолжилось очень интенсивное изучение амфипод (Базикалова, 1948, 1962 и др.), было описано несколько новых родов и около полусотни новых видов, а также впервые найдены представители Bathynellacea (Базикалова, 1954). К началу 1960-х гг. в Байкале было известно уже 240 видов Amphipoda, относящихся к 34 родам (Кожов, 1962). Достаточно интенсивные работы по амфиподам и мизидам проводились в то время также на юго-западе СССР, в бассейнах Днестра и Прута (Дедю, 1967, 1980).

Исследования Ostracoda возобновились во многом благодаря трудам Н.А. Акатовой (1950, 1975 и др.), А.Л. Коваленко (1976, 1988 и др.), некоторых других исследователей и, особенно, Е.И. Шорникова, изучавшего фауну юга Европейской России: Азово-Черноморского бассейна, Каспия, дельт южных рек, подземных вод Крыма, а также Средней Азии и Аральского моря (Шорников, 1964, 1966, 1969, 1986 и другие). Обширную работу по описанию остракод Байкала, начиная с 1960-х гг., провела Г.Ф. Мазепова, опубликовавшая впоследствии монографию по этой группе (Мазепова, 1990). В ней представлены описания 146 видов и 22 подвида, из них 100 видов и 17 подвида как новые для науки. В открытых районах озера зарегистрировано 152 эндемичных таксона в основном родов *Candona*, *Pseudocandona* Kaufmann, *Baikalocandona* Mazonova, *Cytherissa*). До этого в Байкале было известно лишь 33 вида группы (см. Бронштейн, 1947, Кожов, 1962).

Остракодами бассейна Волги занимались сотрудники ИБВВ РАН (Луферова, 1968; Семёнова, 1977, 1989), последний автор затем значительно расширил свои изыскания на всю территорию Российской Федерации и соседние регионы (Семёнова, 1996, 2006 и др.). По его данным на территории, входившей в состав СССР, ныне известно 226 видов подотряда Podocora (не считая байкальских эндемиков) (Семенова, 2007). Необходимо напомнить, что, как и многие другие подобные темы, изучение пресноводных Ostracoda было также инициировано в лаборатории Ф.Д. Мордухай-Болтовского.

Кроме того, сотрудники и последователи Филарета Дмитриевича (А.В. Монаков и др.) возобновили работу по крупным Branchiopoda — «Conchostraca», ныне относимых к двум считающимся неродственными группам Spinicaudata и Laevicaudata (Fryer, 1987). Они занимались биологией этих рачков, их ростом, размножением, а также вопросами фаунистики (Добрынина, 2002, 2004). Но наиболее ярко и масштабно проявил себя в исследованиях фауны и биологии крупных Branchiopoda, в основном Anostraca и Notostraca, а также изопод Asellida, Н.В. Вехов, обработавший большой материал из арктических и субарктических районов Европы и Сибири (Вехов, 1984, 1996; Vekhoff, 1994, 1997 и др.), степной зоны и Черноморского заповедника (Вехов, 1990, 1993), Забайкалья и Закавказья (Vekhoff, 1992) и других мест. Им было описано несколько новых видов этих ракообразных. Пожалуй, никогда прежде крупные Branchiopoda Северной Евразии не подвергались столь продолжительному и широкому исследованию. К сожалению, ко второй половине 2000-х гг. эта работа была прекращена.

По теме исследования Serepoda, помимо Байкала, выдающееся положение заняли работы В.И. Монченко по Cyclopoidea Украины и Понто-Каспийского бассейна, проводимые со второй половины 1950-х гг. Первым их большим результатом стало опубликование монографии-определителя по Cyclopidae фауны Украины (Монченко, 1974), охватывающей более 60 видов, много подвида и форм. Это была первая большая отечественная региональная сводка по группе после подготовленной ещё в предвоенные годы книги Рылова. В последующих изысканиях автора проявилась тенденция приложения к систематике циклопов биологической концепции вида, поиска трудноразличимых (криптических) видов (Монченко, Таволжанова, 1976; Монченко, 1988; Monchenko, 2000 и др.). Были описаны многие новые таксоны, в том числе трудные для систематики виды родов *Acanthocyclops*, *Diacyclops*, а также новые для науки роды *Colpocyclops*, *Smirnoviella*, *Cryptocyclopina*, *Cycloporella* и *Caspicyclops* — первый эндемичный род веслоногих ракообразных из Каспийского моря (Монченко, 1986). Очень большое место в исследованиях Владислава Ивановича занимали и занимают исследования свободноживущих Cyclopoidea Понто-Каспийского бассейна, результаты которых были обобщены монографически (Монченко, 2003). В числе 125 обнаруженных видов более половины были зарегистрированы в данном регионе впервые, а 29 описаны как новые для науки. Наряду с традиционными местами сборов, широко обследовались интерстициальные биотопы. Кроме вопросов систематики и фаунистики, в данной монографии рассмотрены также проблемы эволюции и другие аспекты биологии группы.

По Cyclopoidea России от Европейской части до Сибири, включая оз. Байкал, а также Дальний Восток и Монголию, работает В.Р. Алексеев, описавший несколько новых таксонов из этих регионов (Алексеев, 1986, Alekseev, 1998, Алексеев, Барабанщиков, 2006 и др.) и осуществивший ряд ревизий, в основном представителей рода *Eucyclops* Claus. Он является также инициатором изданий определителей по пресноводным беспозвоночным, в частности ракообразным (1995, 2010). Сотрудница Зоологического института РАН, к сожалению недавно скончавшаяся, Л.А. Степанова, занималась систематикой веслоногих ракообразных Calanoida и опубликовала ряд существенных статей (Степанова, 1981, 2005; Stepanova, 1994 и др.). Она была в числе авторов доработавших и опубликовавших монографию Е.В. Боруцкого по данной группе. По копеподам севера Дальнего Востока несколько важных публикаций было подготовлено Э.А. Стрелецкой (1986, 1990 и другие), а по Узбекиста-

ну и соседним регионам И.М. Мирабдуллаевым (Мирабдуллаев, 1989, Mirabdullaev, 1996 и др.), который также успешно исследует ветвистоусых ракообразных.

Особое направление представляли работы по паразитическим ракообразным, большая часть которых относится к Copepoda, а существенно меньшая к Branchiura и Isopoda. По их результатам были опубликованы большие разделы в определителях паразитов пресноводных рыб (Гусев, Смирнова, 1962; Гусев и др., 1987), включающие описания 88 видов.

В последние десятилетия уровень интенсивности исследований каспийских ракообразных, в частности Malacostraca, заметно снизился. Последнее известное автору обобщение по Amphipoda Каспийского моря (Pjatakova, Tarasov, 1996) приводит сведения о примерно 70 видах, в основном семейства Gammaridae, относящихся к 20 родам. Авторы отметили, что, несмотря на 200-летнюю историю изучения, видовой состав и биология видов остаются недостаточно известными. С конца 1960-х – начала 1970-х гг. не было существенного прогресса в их систематике, остаются разногласия даже на родовом уровне. Сравнительно недавно проведённые молекулярно-генетические исследования (Cristescu et al., 2003) выявили существенные различия между "конспецифичными" черноморскими и каспийскими представителями ряда видов ракообразных, требующих дальнейшей обработки. Ещё более недавняя ревизия понто-каспийских амфипод-корофид (Урюпова, 2008) представила много новых данных по морфологии и распространению видов семейства, но, похоже, что большая их часть остаётся неопубликованной.

Продолжается изучение мизид (Данелия, 2003; Данелия, Петряшев, 2011 и др.) Понто-Каспия и амфипод бассейна Азовского моря (Любина, Саяпин, 2008 и др.). Первые из упомянутых авторов выявили в регионе 26 эндемичных видов и 3 эндемичных рода мизид (что не согласуется с ранее представленным обзором — 24 вида и 7 родов (см. Porter et al., 2008)), а вторые — 22 вида амфипод и отметили, что их видовой состав, по сравнению с прошлым, по причинам антропогенного влияния, заметно сократился.

На Дальнем Востоке исследования малакострок в основном концентрируются на острове Сахалин (Лабай, 1999, 2005 и др.) и в Приморском крае (Сидоров, 2008, Сидоров, Барабанщиков, 2010 и др.). На Сахалине в конце 1990-х гг. в пресных и солоноватых водах было отмечено 44 вида (Mysidae — 4, Cumacea — 4, Isopoda — 8, Amphipoda — 23 и Decapoda — 5), при этом 5 видов амфипод описаны как новые для науки. В Приморье исследуется преимущественно подземная фауна Amphipoda, представленных наибольшим числом видов, в меньшей степени Isopoda и Bathynellacea.

Как ни удивительно, пресноводным Decapoda, по сравнению с другими группами, уделялось немного внимания. Долгое время, с 1930-х гг., у нас в стране по ним не публиковались серьёзные исследования. Только более 40 лет спустя появилась публикация по пресноводным крабам Potamidae (Старобогатов, Василенко, 1979) и сводка С.Я. Бродского (1981) по речным ракам Украины. Спустя ещё длительное время была проведена обширная ревизия речных раков Азии и Восточной Европы (Starobogatov, 1995), где описывались многие новые таксоны рангом от подсемейства до подвида. В целом для данной территории был указан 21 вид, относящихся к двум семействам и четырём родам, один из которых описан как новый для науки (*Caspiastacus*).

Итоги очень длительных и интенсивных исследований фауны оз. Байкал были обобщены в весьма солидном издании "Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна" (2001). В отношении ракообразных в нём указывается следующее число всего найденных и эндемичных видов: Calanoida (6, 1), Cyclopoida (43, 24), Copepoda parasitica (16, 2), Harpacticoida (78, 71), Anaspidacea (2, 2), Cladocera (58, 8), Isopoda (5, 5), Amphipoda (345, 344), Ostracoda (150, 132). Несомненно, что в настоящее время, по крайней мере, для некоторых групп, цифры эти ещё более возросли. Степень эндемизма варьирует от 12.5 до 100%, большей частью от 56 до 100%. Хорошо видно, что наибольшим видовым разнообразием отличаются представители отряда Amphipoda, самый заметный вклад в изучение которых в последнее время внесли Р.М. Камалтынов (Лимнологический институт РАН) и В.В. Тахтеев (Иркутский государственный университет).

Подытоживая, можно заключить, что в настоящее время в России и в соседних с ней регионах в наибольшей степени исследуются такие группы Crustacea как Cladocera, Copepoda Cyclopoida, Copepoda Harpacticoida (северо-восток Европейской части) (Фефилова, 2008 и др.) и Amphipoda, ряд других менее интенсивно, а неохваченными исследованиями оказываются Copepoda Calanoida, Cumacea и Decapoda. В целом сильно уменьшился охват ракообразных Байкала — здесь прекратились или сильно сократились работы по Cyclopoida, Harpacticoida и Ostracoda. Паразитические ракообразные исследуются в разных регионах (например, Доровских, 2000; Пугачев, 2004), но в основном не специально, в совокупности с другими группами, и, как представляется, лишь в эколого-фаунистическом аспекте. В отношении широты охвата проводимые ныне исследования можно подразделить как нацеленные на мировую фауну, включая Россию, и региональные. К первым относятся исследования Cladocera (Н.Н. Смирнов и его коллеги) и, отчасти, Copepoda Cyclopoida (В.Р. Алексеев, И.М. Мирабдуллаев), остальных можно отнести ко второй группе, причём наибольшим вниманием здесь пользуются, что закономерно, представители фаун Байкала (Amphipoda) и Понто-Каспия (Cyclopoida, Mysidacea, Amphipoda). На Дальнем Востоке работы сосредоточены в основном на амфиподах, в меньшей степени на других малакостраках, Сахалина и Приморья.

За прошедшее длительное время изучения ракообразных континентальных вод России и прилежащих регионов по ним было опубликовано много серьёзных работ, в том числе определителей, которые стали появляться с 1920-х гг. (см. выше), подытоживая определённые этапы разработки групп. Естественно, что такие сводки со временем устаревали и заменялись новыми в случае наличия благоприятных условий, прежде всего, активно работающих специалистов. К сожалению, в последние десятилетия процесс опубликования таких ра-

бот существенно замедлился. После выхода монографии Боруцкого и др. (1991) по копеподам-каляноидам, появилось только одно подобное отечественное издание по Cladocera отряда Stenopoda мировой фауны (Коровчинский, 2004). Начиная с 1990-х гг. работающие в России и ближайших государствах специалисты в гораздо большей степени публиковались в иностранных сериях определителей (см. их перечень у Коровчинского (2007)), посвящённых в отношении ракообразных в большинстве своём разным группам Cladocera, меньше Sorepoda (ревизия рода *Mesocyclops* мировой фауны (Hołyńska et al., 2003)), но которые, однако, мало доступны отечественным гидробиологам. Из таких публикаций последних лет по кладоцерам систематическими ревизиями в полном смысле слова можно считать только обработки родов *Simocephalus* Schödler (Orlova-Bienkowskaja, 2001) и *Leydigia* Kurz (Kotov, 2009), семейства Плуоскрутыдае (Kotov, Štifter, 2006), остальные представляют скорее компилятивные обзоры групп. Достаточно крупные монографические ревизии других больших групп ракообразных отсутствуют, из небольших можно, пожалуй, назвать лишь упоминавшуюся работу по речным ракам Старобогатова (1995).

При такой ситуации большой удачей было появление многотомного «Определителя пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий», в составе которого был отдельный том по ракообразным (1995). Это издание явилось значительным обобщением и закрыло большую брешь в современном знании о фауне ракообразных континентальных вод, но, вместе с тем, обнажило и значительные пробелы. Прежде всего, оно страдало неполнотой, поскольку в него не были включены виды некоторых многочисленных семейств (например, Chydoridae и Macrothricidae из ветвистоусых), а, кроме того, оно в целом носило ярко выраженный компилятивный характер, главы по целому ряду групп не были основаны на современных ревизиях и были написаны не специалистами-систематиками активно их исследующих (Anostraca, Notostraca, Harpacticoida, Ostracoda, Amphipoda, Isopoda, Cumacea, Mysidacea). Последующее появление «Определителя зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России» (Т. 1, 2010) лишь в некоторой степени исправило ситуацию.

Положение отягощается тем, что в последнее время систематика ракообразных заметно усложнилась, потребовала новых подходов и методов работы. Например, в 1970-х гг. начался кардинальный пересмотр принципов систематики Cladocera, позволивший несравненно более точно определять уровень их видовой морфологической дифференциации. В ходе этого пересмотра стали анализироваться не отдельные особи и отдельные признаки, как это было обыкновенно ранее, а значительные выборки из популяций, содержащие особей различных половых и возрастных категорий и многочисленные особенности их строения и пр. Результаты проводимых в таком ключе работ однозначно показали, что видовое разнообразие кладоцер оказывается в действительности гораздо больше, чем предполагалось ранее, многие прежние широко распространенные «виды» оказались группами таковых, имеющих, соответственно, гораздо более узкое распространение, что, безусловно, способствовало опровержению доминировавшей ранее концепции космополитизма (см. подробнее Смирнов и др. (2007)). То же самое можно сказать в отношении копепод, особенно Cyclopoidea (Монченко, 1988; Monchenko, 2000; Kogovchinsky, 2000). Существенная недооцененность видовой разнообразия отмечается в отношении практически всех групп ракообразных (см. подборку статей в «The Freshwater animal diversity assessment, 2008»). Это также означает, что все существующие определители, в том числе новейшие, или безнадежно устарели или заведомо страдают неполнотой, требуют существенной переработки и дополнения.

Всё это ведёт к заключению о необходимости усиления работы по пересмотру систематического разнообразия всех групп Crustacea континентальных вод. Вместе с тем, можно представить, насколько нелёгким и медленным может быть этот процесс, особенно при отсутствии или малом числе имеющихся специалистов, а также насколько проблемным делом становится подготовка новых сводок и определителей.

Представления о систематическом разнообразии Crustacea Северной Евразии развиваются разнопланово. В отношении некоторых групп или регионов, указанных выше, они находятся на стадии интенсивного развития, другие группы обрабатываются медленно и спорадически или скорее в фаунистическом ключе, чем таксономически, а третьи практически забыты. Оценка степени изученности большинства групп, особенно в масштабах континента, с современных позиций не проводилась. Однако же, в целом, как отмечено выше, только меньшая часть видов оказывается достаточно описанной, многие другие ждут своей очереди. Самой насущной задачей для всех ракообразных континентальных вод было и остаётся проведение систематических ревизий, основанных на прочном фундаменте детальных морфолого-таксономических и молекулярно-генетических исследований.

Автор благодарит Н.Н. Смирнова за просмотр рукописи и полезные замечания. Исследование поддержано грантом РФФИ (12-04-00207-а) и программой Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Список литературы

- Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность, 1968. 415 с.
Акатова Н.А. К фауне Ostracoda Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1950. Т. 9. В. 1. С. 90–116.
Акатова Н.А. К фауне остракод бассейна рек Колымы и Анадырь // В кн.: Гидробиол. иссл. внутр. водоёмов Северо-востока СССР. Владивосток, 1975. С. 167–172.
Алексеев В.Р. Новый циклоп рода *Diacyclops* (Crustacea, Sorepoda) из эулиторали озера Байкал // Зоол. ж. 1986. Т. 65, № 7. С. 1084–1088.
Алексеев В.Р., Барабанщиков Е.И. Новый для фауны России вид *Mesocyclops* (Cyclopoidea, Sorepoda) из озера Ханка // Зоол. ж. 2006. Т. 85, № 10. С. 1257–1260.
Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна, Т. 1. Озеро Байкал, книга 1. Новосибирск: Наука, 2001. 832 с.

- Базикалова А.Я. Заметки об амфиподах Байкала // Тр. Байк. лимн. ст. 1948. Т. 12. С. 20–32.
- Базикалова А.Я. Новые виды рода *Bathynella* из озера Байкал // Тр. Байк. лимн. ст. 1954. Т. 14. С. 355–368.
- Базикалова А.Я. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridea) // Тр. Лимн. ин-та. 1962. Т. 2 (22), Ч. 1. С. 3–140.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Моногр. Волжской биол. ст., 1924. № 1. С. 1–398.
- Бенинг А.Л. О некоторых ракообразных окрестностей Бакуриани (ГрузССР) // Тр. Биол. ст. Наркомпроса Груз. ССР. 1940. Т. 1. С. 11–58.
- Бенинг А.Л. Каспийские перакариды в бассейне Маньча // Докл. АН СССР. 1936. Т. 4. С. 83–85
- Бенинг А.Л. 1941. Кладоцера Кавказа. Тбилиси: Грузмедгиз, 1941. 384 с.
- Бирштейн Я.А. *Derzhavinella macrochelata* n. gen., n. sp. – новый род и вид Amphipoda из Северного Каспия // Зоол. ж. 1938. Т. 17, В. 1. С. 180–183.
- Бирштейн Я.А. Пещерные бокоплавцы Абхазии с замечаниями о видах *Niphargus* Закавказья // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 1940. Т. 6. С. 259–269.
- Бирштейн Я.А. Бокоплавцы Таджикистана // В кн.: Памяти академика С.А. Зернова. М.-Л.: Изд. АН СССР. 1948. С. 263–273.
- Бирштейн Я.А. Заметка о бокоплавцах Алтая // Тр. ТГУ, сер. биол. 1950. Т. 3. С. 113–117.
- Бирштейн Я.А. Пресноводные ослики (Asellota). Фауна СССР, Ракообразные, Т.7. Вып. 5. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1951. 142 с.
- Бирштейн Я.А. Подтип Жабродышашце (Branchiata). Жизнь животных. Т. 2. М.: Просвещение, 1968. С. 377–529.
- Бирштейн Я.А., Виноградов Л.Г. Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение // Зоол. ж. 1934. Т.13, В.1. С. 39–70.
- Бирштейн Я.А., Лёвшин С.И. Нахождение Batynellacea (Crustacea, Syncarida) в Средней Азии // Зоол. ж. 1964. Т. 43, В. 1. С. 17–27.
- Боруцкий Е.В. К фауне Harpacticidae (Copepoda) Косинских торфяников // Тр. Кос. биол. ст. 1925. Т. 2. С. 25–42.
- Боруцкий Е.В. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР, Ракообразные, Т.3, Вып. 4. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1952. 424 с.
- Боруцкий Е.В. Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб. М.: Изд. АН СССР, 1960. 117 с.
- Боруцкий Е.В. Первое нахождение троглобионта из Calanoida (Crustacea, Copepoda) в подземных водах // Докл. АН СССР. 1962. Т. 147, № 6. С. 1499–1502.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб: Наука., 1991. 504 с.
- Брандт А.Ф. Предварительный отчет о путешествии, совершенном по поручению Академии Наук в Карскую область и Закавказье // Зап. Акад. наук. 1880. Т. 36. С. 362–383.
- Бродский С.Я. Речные раки. Фауна Украины. Т. 26. Вып. 3. Киев: Наукова думка, 1981. 210 с.
- Бронштейн З.С. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР, Ракообразные, Т. 2, Вып. 1. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1947. 339 с.
- Вагнер Н. *Hyalosoma dux*, новая форма из группы Daphnida // Тр. 1-го Съезда русских естествоиспыт., отд. зоол. 1868. С. 218–239.
- Васильева Г.Л., Смирнов Н.Н. Хидориды Байкала // Зоол. ж. 1969. Т. 48, В. 2. С. 184–196.
- Верещагин Г.Ю. К планктону озера Великого Новгородской губернии. Обзор фауны Cladocera // Изв. Варш. унив. 1912. В. 1. С. 1–265.
- Верещагин Г.Ю. Планктон водоемов полуострова Ямала. Cladocera // Ежег. Зоол. музея Имп. Академии Наук. 1913. Т. 18, № 2. С. 169–218.
- Вехов Н.В. Распространение и биология Anostraca и Notostraca в арктических и субарктических водоёмах Европы // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1984. № 12. С. 24–32.
- Вехов Н.В. Голые жаброноги и щитни эфемерных водоёмов Черноморского заповедника // Гидробиол. ж. 1990. Т. 26, № 4. С. 104–105.
- Вехов Н.В. Фауна голых жаброногов (Anostraca) и (Notostraca) водоёмов лесостепной и степной зон Восточной Европы, Северного Казахстана и Сибири // Сиб. биол. ж. 1993. Т. 3. С. 43–50.
- Вехов Н.В. Фауна, специфика распространения и биотопического распределения голых жаброногов (Anostraca) и щитней (Notostraca) в горно-тундровых водоёмах Чукотки // Биол. внутр. вод. 1996. № 1. С. 48–53.
- Гребницкий Н.А. Предварительное сообщение о сродстве фауны Черного моря // Зап. Новорос. общ. естеств. 1873. Т. 2, В. 2. С. 207–229.
- Гримм О.А. Каспийское море и его фауна. Тетрадь 1 // Тр. С.-Пет. общ. естеств. Приложение: Тр. Арало-Касп. экспед. 1877. В. 2. С. 1–105.
- Гусев А.В., Смирнова Т.С. Паразитические ракообразные. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.-Л.: Изд. АН СССР. 1962. С. 630–680.
- Гусев А.В., Поддубная А.В., Авдеев В.В. Паразитические ракообразные. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (2-я часть). Л.: Наука, 1987. С. 378–524.
- Данелия М.Е. Мизиды (Crustacea, Mysidacea) бассейна Азовского моря. Дис... канд. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т. 2003. 248 с.
- Данелия М.Е., Петряшев В.В. Биогеографическое районирование Черноморско-Каспийского бассейна по фауне мизид (Crustacea: Mysidacea) // Биол. моря. 2011. Т. 37, В. 2. С. 83–93.
- Дедю И.И. Амфиподы и мизиды бассейнов Днестра и Прута. М., 1967. 171 с.
- Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод юго-запада СССР. Кишинёв: Штиинца, 1980. 223 с.
- Дексбах Н.К. Материалы по фауне Cladocera бассейна реки Волги // Раб. Волжс. биол. ст. 1921. Т. 6, В. 1. С. 1–11.
- Дексбах Н.К. Cladocera Кавказа и Северной Персии // Раб. Сев.-Кавк. гидробиол. ст. 1930. Т. 3, В. 1–3. С. 63–79.
- Державин А.Н. Пресноводные Malacostraca Дальнего Востока // Гидробиол. ж. СССР. 1930. Т. 9, № 1–3. С. 1–8.
- Державин А.Н. Мизиды Каспия. Баку: Изд. АзФАН, 1939. 92 с.
- Державин А.Н. Новое семейство Caspiellidae (Amphipoda) из Каспийского моря // Изв. Азерб. фил. АН СССР. 1944. № 8. С. 83–86.
- Державин А.Н. Новые формы гаммарид из Каспийского моря // Сб. памяти акад. С.А. Зернова. М.: Из-во АН СССР, 1949. С. 280–286.
- Добрынина Т.И. Фауна конхострак (Crustacea: Conchostraca) бассейна Волги // В кн.: Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоёмах России. Ярославль, 2002. С. 79–88.

- Добрынина Т.И. Распространение *Eocyzicus orientalis* Daday, 1914 (Crustacea, Conchostraca) в России и на сопредельных территориях // Биол. внутр. вод. 2004. № 2. С. 16–23.
- Доровских Г.И. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов северо-востока Европейской России. Пиявки, моллюски, раки, паукообразные // Паразитология. 2000. Т. 34, В. 2. С. 158–163.
- Зернов С.А. О планктоне Глубокого озера за июнь и июль месяцы 1897 года // Раб. гидроб. ст. на Глубоком озере. 1900. Кн. 1. С. 6–16.
- Зернов С.А. О животном планктоне Аральского моря по материалам, собранным Л.С. Бергом в 1900 // Изв. Турк. отд. Имп. Рус. Географ. общ. 1903. В. 3. С. 1–38.
- Зыков В.П. Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губернии. М.: Кушнарёв и Ко., 1903. 100 с.
- Каврайский Ф. К фауне озёр Рузского, Подольского и Московского уездов Московской губернии // Изв. ИОЛЕАЭ. 1888. Т. 54. С. 141–144.
- Кесслер К. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении. СПб, 1868. 143 с.
- Кесслер К. Русские речные раки // Тр. Русск. энтомол. об-ва. 1876. Т. 8. С. 228–320.
- Коваленко А.Л. Современные остракоды бассейна Днестра. Кишинев: Штиинца, 1976. 180 с.
- Коваленко А.Л. Кандониды (Candonidae, Ostracoda) юго-запада СССР. Кишинев: Штиинца, 1988. 174 с.
- Кожов М.М. Биология озера Байкал. М.: Из-во АН СССР, 1962. 315 с.
- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 410 с.
- Коровчинский Н.М. Систематика Cladocera в контексте гидробиологии // В кн.: Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Н. Новгород: Вектор ТИС, 2007. С. 74–93.
- Коровчинский Н.М. Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской как фаунист, систематик и зоогеограф // В кн.: Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 66–98.
- Корчагин А. Фауна Московских окрестностей. 1. Ракообразные // Изв. ИОЛЕАЭ. 1887. Т. 52. В. 2. С. 1–32.
- Корчагин А. Crustacea // В кн.: Primitiae faunae mosquensis. Опыт каталога представителей московской фауны. М., 1892. С. 121–125.
- Лабай В.С. Атлас-определитель высших ракообразных (Crustacea, Malacostraca) пресных и солоноватых вод острова Сахалин // В кн.: Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. Т. 2. Южно-Сахалинск, 1999. С. 59–73.
- Лабай В.С. Фауна высших раков (Crustacea, Malacostraca) пресных и солоноватых вод острова Сахалин // В кн.: Растительный и животный мир острова Сахалин. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 64–87.
- Линко А.К. Материалы для фауны Онежского озера // Тр. С.-Пет. общ. естеств. 1898. Т. 29, В. 1. С. 246–258.
- Линко А.К. Материалы по фауне Phyllopoda Европейской России // Тр. Имп. С.-Пет. общ. естеств., 1901. Т. 31, № 4. С. 65–90.
- Ломакина Н.Б. Кумовые раки (Cumacea) морей СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР, Т. 66. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1958. 301 с.
- Луферова Л.А. К фауне Ostracoda Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ. 1968. В. 17 (20). С. 78–81.
- Любина О.С., Саяпин В.В. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridae) из различных географических регионов: видовой состав, распространение, экология. Апатиты: Из-во КНЦ РАН, 2008. 182 с.
- Маак Р. Путешествие на Амур, совершённое по распоряжению Сибирского отдела Императорского Русского Географического общества в 1855 г. Естественно-исторические статьи. СПб, 1859. 211 с.
- Мазепова Г.Ф. К познанию фауны Cyclopoidea оз. Байкал // Докл. АН СССР. 1950. Т. 72, № 4. С. 809–812.
- Мазепова Г.Ф. Новые данные по фауне Cyclopoidea оз. Байкал // Докл. АН СССР. 1952. Т. 82, № 5. С. 805–807.
- Мазепова Г.Ф. Циклопы озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1978. 144 с.
- Мазепова Г.Ф. Ракушковые рачки (Ostracoda) Байкала. Новосибирск: Наука, 1990. 472 с.
- Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР, Т. 88, М.-Л.: Наука, 1964. 327 с.
- Маркевич А.П. Паразитические веслоногие рыб СССР. Киев: Изд. АН УССР, 1956. 259 с.
- Мартынов А.В. Amphipoda Телецкого озера // Тр. Гос. гидр. ин-та. 1930. Т. 29. С. 95–128.
- Мартынов А.В. Заметка о пресноводных Amphipoda и Isopoda северной Якутии // Ежег. Зоол. музея АН СССР. 1931. Т. 32, В. 4. С. 523–540.
- Мартынов А.В. К познанию пресноводной фауны черноморского побережья Кавказа. Часть I // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1932. Т. 1, В. 1. С. 73–98.
- Мейснер В.И. Материалы к фауне низших ракообразных реки Волги // Ежег. Волжск. биол. ст., 1903. В. 1. С. 159–201.
- Мейснер В.И. Микроскопические представители водной фауны Аральского моря и впадающих в него рек в связи с вопросом об условиях их распределения // Изв. Турк. отд. Имп. Русск. Геогр. общ. 1908. В. 8. С. 1–102.
- Мирабдуллаев И.М. Два новых для фауны СССР представителя рода *Mesocyclops* Sars, 1913 (Crustacea, Copepoda) из водоемов Узбекистана // Узб. биол. ж. 1989. № 6. С. 42–45.
- Монченко В.И. Челюстноротые циклопообразные. Циклопы. Фауна Украины, Т. 27, В. 3. Киев: Наукова думка, 1974. 450 с.
- Монченко В.И. Первый эндемичный род веслоногих ракообразных (Copepoda, Cyclopidae) из Каспийского моря // Зоол. ж. 1986. Т. 65, В. 3. С. 333–340.
- Монченко В.И. Разрешение ряда случаев сомнительной видовой самостоятельности среди циклопообразных (Crustacea, Cyclopoidea) // Вестн. зоол. 1988. № 4. С. 38–42.
- Монченко В.И. Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна. Киев: Наукова думка, 2003. 350 с.
- Монченко В.И., Таволжанова Т.И. Концепция биологического вида применительно к систематике циклопид (Crustacea, Cyclopidae) // Ж. общ. биол. 1976, Т. 37, № 4. С. 563–574.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.-Л.: Из-во АН СССР, 1960. 286 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища (общий обзор) // В кн.: Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины (Тр. Дарвин. зап. 1974, В. 12), С. 158–195.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Л.: Наука, 1987. 180 с.
- Новиков А.В. Cladocera Глубокого озера и его окрестностей // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. 1907. Т. 2. С. 127–143.
- Новиков А.В. К фауне Cladocera некоторых озёр Богородского уезда Московской губернии // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. 1910. Т. 3. С. 81–96.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, Т. 2. Ракообразные. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 628 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 1. Зоопланктон. М.-СПб.: КМК, 2010. 494 с.
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской Империи. Часть первая. Прибавление. СПб., 1773. 117 с.
- Пенго Н. О новом ракообразном из сем. Polyphemidae // Тр. Общ. испыт. природы при Имп. Харьк. унив. 1880а. Т. 13. С. 9–20.
- Пенго Н. О *Bythotrephes* Азовского моря и о видовых признаках этого рода вообще // Тр. Общ. испыт. природы при Имп. Харьк. унив. 1880б. Т. 13. С. 47–68.
- Поггенполь М.Я. Список Soropoda, Cladocera и Ostracoda Москвы и ближайших её окрестностей // Изв. ИОЛЕАЭ. 1874. Т. 10. С. 69–77.
- Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи // Тр. ЗИН. 2004. Т. 304. 250 с.
- Рылов В.М. К фауне Cladocera Воронежской губернии // Тр. С.-Пет. общ. естеств. 1914. Т. 45, В. 1. С. 64–80.
- Рылов В.М. К фауне Cladocera Русской Лапландии // Тр. Петр. общ. естествоисп., 1916. Т. 45, В. 4. С. 109–136.
- Рылов В.М. Свободноживущие веслоногие ракообразные (Eucoropoda). Пресноводная фауна Европейской России. Вып. I. Изд. «Природа» и Научрыббюро Главрыбы, 1922. 126 с.
- Рылов В.М. Пресноводные Calanoida СССР. Определители организмов пресных вод, 1. Изд. Ин-та рыбн. хоз. при Всес. Акад. с.-х. наук, 1930. 288 с.
- Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные, Т. 3. В. 3. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1948. 318 с.
- Семёнова Л.М. К фауне Ostracoda Рыбинского водохранилища // Биол. вн. вод (Информ. бюлл.). 1977. № 34. С. 35–37.
- Семёнова Л.М. Обзор фауны остракод (подкласс Ostracoda) водохранилищ Верхней Волги // В кн.: Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. С. 151–169.
- Семёнова Л.М. Новый вид остракоды рода *Candona* Baird (Ostracoda, Crustacea) из Восточной Сибири // Зоол. ж. 1996. Т. 75, В. 3. С. 460–462.
- Семёнова Л.М. Остракоды рода *Stenocypris* Sars, 1889 (Crustacea, Ostracoda), обнаруженные в водоёмах России и Узбекистана, с описанием двух новых видов // Биол. вн. вод. 2006. № 3. С. 13–17.
- Семёнова Л.М. Каталог Ostracoda (Crustacea) пресных водоёмов России и сопредельных государств. Н. Новгород: Вектор ТиС, 2007. 146 с.
- Сент-Илер К. Материалы для монографии семейства дафнид (диссертация на степень магистра зоологии). СПб., 1860. 95 с.
- Сидоров Д.А. Пресноводные гипогейные высшие ракообразные (Crustacea: Malacostraca) Дальнего Востока России. Дис...канд. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2008. 25 с.
- Сидоров Д.А., Барабанщиков Е.И. Находка стигобионтных и амфибионтных перакарид (Amphipoda) в подземных водах бассейна р. Самарга (Северное Приморье) и замечания о таксономическом положении "*Orchestia*" *solifuga* Iwasa // Вест. СВЦ ДВО РАН, 2010. № 4. С. 70–75.
- Скорилов А.С., Болохонцев Е.Н., Мейснер В.И. Список организмов, найденных Волжской биологической станцией в районе её деятельности и доселе определённых (1900–1902 гг.) // Ежег. Волжск. биол. ст. 1903. В. 1. С. 19–47.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР, Ракообразные, 1, вып. 2, Л.: Наука, 1971, 531 с.
- Смирнов Н.Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Фауна СССР, Ракообразные, 1, вып. 3, Л.: Наука, 1976, 237 с.
- Смирнов Н.Н. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) // В кн.: Систематика и эволюция беспозвоночных Байкала. Новосибирск: Наука, 1984. С. 75–114.
- Смирнов Н.Н., Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синёв А.Ю. Систематика Cladocera: современное состояние и перспективы развития // В кн.: Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Н. Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 5–73.
- Смирнов С.С. Заметка о фауне Soropoda СССР. 1 // Русск. гидробиол. ж. 1929. Т. 8, № 6–7. С. 155–164.
- Смирнов С.С. Phyllopoda Арктики // Тр. Арктич. ин-та. 1936. Т. 51. С. 1–100.
- Совинский В.К. Очерк фауны пресноводных ракообразных окрестностей Киева и северной части Киевской губернии // Зап. Киевск. общ. естеств. 1888. Т. 9. С. 225–298.
- Совинский В.К. Материалы к фауне пресноводных ракообразных Юго-Западного края // Зап. Киевск. общ. естеств. 1891. Т. 11. В. 2. С. 107–161.
- Совинский В.К. Ракообразные Азовского моря // Зап. Киевск. общ. естеств. 1894. Т. 13. С. 289–405.
- Совинский В.К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоо-географической провинции. Киев, 1902. 487 с.
- Совинский В.К. Amphipoda озера Байкал (сем. Gammaridae) // Зоол. иссл. озера Байкал. В. 9. Киев, 1915. 381 с.
- Старобогатов Я.И., Василенко С.В. К систематике пресноводных крабов семейства Potamidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura) Средиземноморья и Передней Азии // Зоол. ж. 1979. Т. 58, В. 12. С. 1790–1801.
- Степанова Л.А. Новый вид *Ligulodiptomus* из оз. Малого (Камчатка) // Зоол. ж. 1981. Т. 60, № 2. С. 309–312.
- Степанова Л.А. О составе рода *Hemidiaptomus*: выделение *Gigantodiptomus* и *Occidodiptomus* (Crustacea, Diptomidae) в качестве самостоятельных родов // Зоол. ж. 2005. Т. 84, № 6, С. 754–760.
- Стрелецкая Э.А. К ревизии фауны пресноводных ракообразных каланоида (Soropoda, Calanoida) Берингии // В кн.: Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986. С. 64–92.
- Стрелецкая Э.А. Циклопы (Cyclopidae, Cyclops) группы *scutifer* и новые виды с северо-востока СССР // Зоол. ж. 1990. Т. 69, № 6. С. 31–44.
- Ульянин В. Материалы для фауны Черного моря. Отчет о поездке к берегам Черного моря в летние месяцы 1868 и 1869 годов // Изв. ИОЛЕАЭ. 1871. Т. 9. С. 79–132.
- Ульянин В. Cladocera и Soropoda некоторых озёр средней полосы России // Изв. ИОЛЕАЭ. 1874. Т. 10. В. 2. С. 78–81.
- Ульянин В. Ракообразные (Crustacea). Путешествие в Туркестан А.П. Федченко // Изв. ИОЛЕАЭ, 1875. Т. 2, В. 6. С. 23–41.

- Урюпова Е.Ф. Морфологический, филогенетический и экологический обзор Понто-Каспийских корофиид (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda). Дис... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2008. 191 с.
- Фефилова Е.Б. Новые виды рода *Morarina* (Copepoda, Harpacticoida) и подвид рода *Eurytemora* (Calanoida) с островов Баренцева моря // Зоол. ж. 2008. Т. 87, № 4. С. 393–402.
- Чернявский В. Монография мизид преимущественно Российской Империи, вып. 1 // Тр. С.-Пет. общ. естеств. 1882а. Т. 12, В. 2. Приложение, С. 1–170.
- Чернявский В. Монография мизид преимущественно Российской Империи, вып. 2 // Тр. С.-Пет. общ. естеств. 1882б. Т. 13, В. 1. Приложение, С. 1–85.
- Шимкевич В.М. О видовых признаках и географическом распространении рода *Astacus* // Изв. ИОЛЕАЭ. 1886. Т. 50, В. 1. С. 8–23.
- Шманкевич В.И. О беспозвоночных животных лиманов, находящихся вблизи Одессы // Зап. Новорос. общ. естеств. 1873. Т. 2, В. 2. С. 273–341.
- Шманкевич В.И. Некоторые ракообразные соляно-озёрных и пресных вод и отношение их к среде // Зап. Новорос. общ. естеств. 1875. Т. 3, В. 1. С. 1–391.
- Шорников Е.И. Опыт выделения каспийских элементов фауны остракод в Азово-Черноморском бассейне // Зоол. ж. 1964. Т. 43, В. 9. С. 1276–1293.
- Шорников Е.И. *Leptocythere* (Crustacea, Ostracoda) Азово-Черноморского бассейна // Зоол. ж. 1966. Т. 45, № 1. С. 39–49.
- Шорников Е.И. Новый вид остракод рода *Candona* из подземных вод Крыма // Зоол. ж. 1969. Т. 48, В. 6. С. 927–929.
- Шорников Е.И. Новые таксоны остракод Limnocytheridae из водоёмов Дальнего Востока и Средней Азии // В кн.: Донные организмы пресных водоёмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 19–29.
- Alekseev V.R. Key to freshwater Cyclopoidae of Russia and adjacent lands (Crustacea) // Zoosyst. ross. 1998. V. 7, N 1. P. 25–43.
- Andrzejowski A. Catalogue des objets qui se conservent dans le cabinet zoologique de l'Université Imp. de St. Vladimir a Kief. Iere partie: mammiferes, oiseaux, reptiles, poissons et crustaces // Bull. Soc. Imp. Natur Moscou. 1839. V. 12, N 1. P. 3–24.
- Ballian E.V., H. Segers, C. Lévêque, K. Martens. The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results // Hydrobiologia. 2008. V. 595. P. 627–637.
- Behning A.L. Studien über die Crustaceen des Wolgabassins. 2. *Daphnia lumholtzi* G.O. Sars aus dem Wolgadelta // Arch. Hydrobiol. 1928. Bd. 19. S. 423–432.
- Borutzky E.V. Unterirdische Fauna der Kutais-Höhlen am Rion (Transkaukasus, Georgien). Copepoda Harpacticoida // Zool. Anz. 1930. Bd. 88, N 5/6. S. 121–132.
- Brandt F. Krebse // In: Dr. A.Th. v. Middendorff's Reise in den aussersten nord und osten Sibiriens. Band II. Zoologie. Theil 1. Wirbellose Thiere: Annulaten. Echinodermen. Insecten. Krebse. Mollusken. Parasiten. St.-Petersburg, 1851. S. 79–148.
- Brünnich M.T. Zoologiae fundamenta praelectionibus academicis accommodata. Grunde i Dyrelaeren. Hafniae et Lipsiae: Apud Frider.Christ. Pelt, 1772. 254 p.
- Cristescu M.E.A., Hebert P.D.N., Onciu T.M. Phylogeography of Ponto-Caspian crustaceans: a benthic-planktonic comparison // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 985–996.
- Croneberg A. Beitrag zur Ostracodenfauna der Umgegend von Moskau // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. Nov. ser. 1895. T. 8. S. 284–306.
- Daday E. von. Mikroskopische Süßwasserthiere // In: Zool. Ergebn. Dritte asiatische Forschungsreise des Grafen Eugen Zichy. 1901. Bd. 2. S. 277–470.
- Daday E. von. Mikroskopische Süßwasserthiere aus Turkestan // Zool. Jb. Abt. Syst. 1904. Bd. 19. S. 469–553.
- Damkaer D.M., Matzke-Karasz R. S. Fischer (1806–1871), Bavarian physician-naturalist in Egypt and Russia // J. Crust. Biol. 2012. V. 32. P. 327–333.
- Decksbach N. Die planktische Tierwelt der kaukasischen Hochgebirgseen // Verh. Internat. Ver. Limnol. 1923. Bd.1. S. 320–340.
- Decksbach N. Seen und Flüsse des Turgai-Gebietes (Kirgisien-Steppen) // Verh. Int. Verein. Limnol., 1924. Bd. 2. S. 252–288.
- Derzhavin A. Neue Cumacean aus dem Kaspischen Meere // Zool. Anz. 1912. Bd. 39, N. 8/9. S. 273–284.
- Dwigubsky I. Primitiae Faunae Mosquensis seu Enumeratio animalium, quae sponte circa Mosquam vivunt, quam Speciminis loco pro gradu Medicinae Doctoris legitime consequendo conscripsit facultatis medicae adjunctus Iohannes Dwigubsky, quamquae cum thesibus annexis publice defendet in auditorio Universitatis majore. Die 14 Jun an 1802. P. I–VII, 1–222.
- Dybowsky B. Beiträge zur näherer Kenntniss der im Baikalsee vorkommenden niederer Krebse aus der Gruppe der Gammariden // Horae Soc. Ent. Rossica. St.-Petersb. 1874. N. 10. S. 1–218.
- Eschscholtz F.F. Descriptio novae astacorum speciei Rossicae // Mem. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1823. T. 6. P. 109–110.
- Fischer S. Abhandlung über die in der Umgebung von St.-Petersburg vorkommenden Crustaceen aus der Ordnung der Branchiopoden und Entomostraceen, mit Zeichnungen nach der Natur begleitet // Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb. 1848. T. 6. P. 159–198.
- Fischer S. Beiträge zur Kenntniss der in der Umgebung von St.-Petersburg sich findenden Cyclopiden // Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. 1851. V. 24. P. 409–438.
- Fischer S. Beitrag zur Kenntniss der Ostracoden // Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 1855. Bd. 7. S. 635–666.
- Fischer S. Beiträge zur Kenntniss der Entomostraceen // Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 1860. Bd. 8. S. 645–682.
- Forró L., Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Petrussek A. Global diversity of cladocerans // Hydrobiologia. 2008. V. 595. P. 177–184.
- Fryer G. A new classification of the branchiopod Crustacea // Zool. J. Linn. Soc. 1987, V. 91. P. 357–383.
- Gerstfeldt G. Ueber einige zum Theil neue Arten Platoden, Anneliden, Myriapoden und Crustaceer Sibiriens // Mem. Sav. Entr. Acad. St.-Petersb. 1858. T. 8. P. 261–269.
- Goedardo J. Metamorphosis Naturalis. Metamorphosis et Historia Naturalis Insectorum. Cum commentaries D. Joannus de Mey ecclesiasticus Medioburgensis ac Doct. Med. & duplici ejusdem appendice, una de hemerobiis, altera de natura comentarum & vanis ex iis divinationibus. Medioburgi, 1662.
- Goulden C.E. The systematics and evolution of the Moinidae // Trans. Am. Phil. Soc. Philadelphia, N. Ser. 1968. V. 58, P. 1–101.
- Grube A.E. Bemerkungen über die Phyllopoden nebst einer Uebersicht ihrer Gattungen und Arten // Arch. Naturgesch. 1853. Jahrg. 19. Bd. 1. S. 1–108.
- Grube A.E. Ueber einige bisher unbekannte Bewohner des Baikalsees // Jahr. Schles. Gesellsch. 1872. Bd. 49. S. 57

- Guerne J., Richard J. Entomostraces recuellis par M. Charles Rabot en Russie et en Siberie (Gouvernements de Kasan, de Perm, de Vologda et de Tobolsk) // Bull. soc. zool. France. 1891. V. 16. P. 232–236.
- Hudendorff A. Beitrag zur Kenntniss der Süsswasser-Cladoceren Russlands // Бюлл. МОИП. 1876. Т. 50, № 1. С. 26–61.
- Holyńska M., Mirabdullaev I.M., Reid J.W., Ueda H. Copepoda: Cyclopoida. Genera *Mesocyclops* and *Thermocyclops*. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. V. 20. Leiden: Backhuys Publ., 2003. 318 p.
- Jaume D., G.A. Boxshall. Global diversity of cumaceans & tanaidaceans (Crustacea: Cumacea & Tanaidacea) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. V. 595. P. 225–230.
- Korovchinsky N.M. Trends in Cladocera and Copepoda taxonomy // Arthropoda Selecta. 2000. V. 9, N. 3. P. 153–158.
- Kotov A.A. Analysis of *Kozhowia* Vasiljeva & Smirnov, 1969 (Chydoridae, Anomopoda, Branchiopoda), with a description of *Parakozhowia* n. gen. // Hydrobiologia. 2000, V. 437, P. 17–56.
- Kotov A.A. A revision of *Leydigia* Kurz, 1875 (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda) and subgenus differentiation within the genus // Zootaxa. 2009. V. 2082. P. 1–68.
- Kotov A.A., Štifter P. Cladocera: Family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). Ghent, Leyden: Kenobi Product. & Backhuys Publ., 2006. 172 p.
- Latreille P.A. Les crustacés, les arachnids, les insectes // In: Georges Cuvier, Le règne animal distribue d'après son organization, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie. V. 4. Paris: Deterville, 1829. 653 p.
- Levander K.M. Beiträge zur Fauna und Algenflora der süßen Gewässer an der Murmanküste // Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. 1901. Bd. 20. S. 1–35.
- Lilljeborg W. Contributions to the natural history of the Commander Islands. On the Entomostraca collected by Mr. Leonard Stejneger on Behring Island 1882–83 // Proc. US Mus. 1887. V. 10. P. 154–156.
- Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decimal, reformata, Tom. I, Laurentii Salvii, Holmiae, 1758. 824 p.
- Martin J.W., Davis G.E. An updated classification of the recent Crustacea // Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser. 2001. V. 39. P. 1–123.
- Matile P. Die Cladoceren der Umgegend von Moskau // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, Nov. ser. 1890. T. 3. P. 104–169.
- Matile P. Contribution à la faune des Copépodes des environs de Moskou // Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, Nov. ser. 1897. T. 10. P. 113–139.
- Meissner V. Notiz über das Plankton des Flusses Murgab // Zool. Anz. 1904. Bd. 27. S. 648–650.
- Mirabdullaev I.M. The genus *Mesocyclops* (Crustacea: Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1996. Bd. 81, N 1. S. 1–8.
- Monchenko V.I. Cryptic species in *Diacyclops bicuspidatus* (Copepoda: Cyclopoida): evidence from crossbreeding studies // Hydrobiologia. 2000. V. 417. P. 101–107.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. New species of *Apagis* and *Cercopagis* from the Caspian Sea // Crustaceana. 1964. V. 7. P. 21–26.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. On the taxonomy of the genus *Cornigerius* (Cladocera, Polyphemidae) // Crustaceana. 1967, V. 12. P. 74–86.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. On the taxonomy of the Polyphemidae // Crustaceana. 1968, V. 14, P. 197–209.
- Müller O.F. Zoologiae Danicae prodromus seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium. Havniae, 1776. 282 p.
- Müller O.F. Entomostraca seu insecta testacea quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit. Lipsiae et Havniae, 1785. 135 p.
- Orlova-Bienkowskaja M.Ya. Daphniidae: genus *Simocephalus*. Leyden: Backhuys Publ., 2001. 130 p.
- Nordqvist O. Bidrag till kannedomen om Crustacea-faunan i några af mellersta Finlands sjöar // Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 1886. V. 3, N 2. P. 1–26.
- Nordqvist H. Bidrag till Kannedomen om Ladogasjos Crustacea-fauna // Medd. Soc. Fauna. Flora Fenn. 1888. H. 14. S. 116–142.
- Pallas P.S. Specilegia zoologica quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustratur. Berolin: G.A. Lange, 1772. N. 1. Pt. 9. 86 p.
- Pjatakova G.M., Tarasov A.G. Caspian Sea amphipods: biodiversity, systematic position and ecological peculiarities of some species // Int. J. Salt Lake Res. 1996. V. 5. P. 63–79.
- Porter M.L., K. Meland, W. Price. Global diversity of mysids (Crustacea-Mysida) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. V. 595. P. 213–218.
- Rathke H. Beitrag zur Fauna der Krym // Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. 1837. T. 3. P. 291–454.
- Richard J. Note sur les peches effectuées par M.C. Rabot dans les lacs Enara, Imandra et dans le Kolozero // Bull. Soc. Zool. France. 1889. V. 14. P. 100–104.
- Richard J. Sur la faune de quelques lacs élevés du Caucase d'après les récoltes de M. Kavraysky // Bull. Soc. Zool. France. 1896. V. 21. P. 183–185.
- Rylov W.M. Zur Kenntniss des Copepoda- und Cladocera-fauna der Insel Sachalin // Zool. Anz. 1932. Bd. 99, N 3–4. S. 101–108.
- Rylov W. M. Ueber das Vorkommen von *Pseudosida bidentata* Herrick in Kaukasus // Arch. Hydrobiol. 1933. Bd. 25. S. 133–137.
- Rylov W.M. Das Zooplankton der Binnengewässer // Die Binnengewässer. Bd. 15. Stuttgart, 1935. 272 p.
- Sars G.O. Crustacea caspia. Contributions to the knowledge of the carcinological fauna of the Caspian Sea. Part III, N 2. Amphipoda. 1st article. Gammaridae (part) // Изв. Имп. Акад. наук. 1894а. Т. 13, № 2. С. 179–223.
- Sars G.O. Crustacea caspia. Contributions to the knowledge of the carcinological fauna of the Caspian Sea. Part III. Amphipoda. Second article. Gammaridae (continued) // Изв. Имп. Акад. наук. 1894б. Т. 13, № 4. С. 343–378.
- Sars G.O. Crustacea caspia. Contributions to the knowledge of the carcinological fauna of the Caspian Sea. Part III. Amphipoda. Third article. Gammaridae (concluded). Corophiidae // Изв. Имп. Акад. наук. 1895а. Т. 3, В. 3. С. 275–314.
- Sars G.O. Crustacea caspia. Account of the Mysidae in the collection of Dr. O. Grimm // Изв. Имп. Акад. наук. 1895б. Т. 3, В. 5. С. 433–458.
- Sars G.O. The Phyllopora of the Jana-Expedition // Ежег. Зоол. муз. Имп. Акад. наук. 1897а. Т. 2. С. 463–493.
- Sars G.O. Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea // Ежег. Зоол. музея Имп. Акад. наук. 1897б. Т. 2. С. 1–73.
- Sars G.O. The Cladocera, Copepoda and Ostracoda of the Jana-Expedition // Ежег. Зоол. муз. Имп. Акад. наук. 1898. Т. 3. С. 324–359.
- Sars G.O. On *Epischura baicalensis*, a new Calanoid from Baikal Lake // Ежег. Зоол. музея Имп. Акад. наук. 1900. Т. 5. С. 226–237.

- Sars G.O. On the Crustacean fauna of Central Asia. Part II, Appendix. Cladocera // Ежегодник Зоол. музея Имп. Акад. Наук. 1903. Т. 8. С. 157–264.
- Sars G.O. On the Crustacean fauna of Central Asia. Part III. Copepoda and Ostracoda // Ежег. Зоол. муз. Имп. Акад. Наук. 1903. Т. 8. С. 195–264.
- Sars G.O. On the Polyphemidae of the Caspian Sea // Ежег. Зоол. муз. Имп. Акад. наук. 1902. Т. 7. С. 31–54.
- Sars G.O. On the occurrence of a genuine Harpacticid in the lake Baikal // Arch. Mathem. Naturvid. 1908. V. 29, N. 4. P. 1–13.
- Sars G.O. Notes on the Crustacean Fauna of the Caspian Sea // В кн.: Сборник в честь профессора Николая Михайловича Книповича, 1885–1925. М., 1927. С. 315–329.
- Starobogatov Y.I. Taxonomy and geographical distribution of crayfishes of Asia and East Europe (Crustacea, Decapoda, Astacoidei) // Arthropoda Selecta. 1995. V. 4, № 3–4. P. 3–25.
- Stenroos K.E. Die Cladoceren der Umgebung von Helsingfors // Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 1895. V. 11, N. 2. P. 1–45.
- Stenroos K.E. Des Tierleben im Nurmijärvi-See // Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 1898. Bd. 17. N. 1. S. 1–257.
- Stepanova L.A. *Arctodiptomus (Arctodiptomus) naurzumensis* n.sp. (Copepoda, Calanoida) from north Kazakhstan // Hydrobiologia. 1994. V. 288. P. 129–134.
- Swammerdam J. Histoire générale des Insectes. Ou l'on expose clairement la manière lente & presq'insensible de l'accroissement de leurs membres, & ou l'on découvre évidemment l'erreur ou l'on tombe d'ordinaire au sujet de leur prétendue transformation. Autrecht: Chez Jean Ribbuis, 1669 (1685) (Оригинальная версия этого произведения была написана на латинском языке и издана в 1669 г.).
- The Freshwater animal diversity assessment // Hydrobiologia. 2008. V. 595. 637 p.
- Ueno M. Inland water fauna of the north Kurile Islands // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. 1933. V. 4, N. 3. P. 171–212.
- Ueno M. Crustacea collected in the lakes of southern Sachalin // Annot. Zool. Japon. 1935. V. 15, N. 1. P. 88–94.
- Ueno M. Cladocera of Manchoukuo // Internat. Revue ges. Hydrobiol. 1937. Bd. 35, H. 1/3. S. 199–216.
- Ueno M. Manchurian fresh-water Cladocera // Annot. Zool. Jap. 1939. V. 18. P. 219–231.
- Vekhoff N.V. The tadpole shrimp *Triops granarius* (Lucas, 1864) (Crustacea: Notostraca: Triopsidae) from shallow waterbodies at the northern limit of its range in Eurasia (Transbaikalia and Transcaucasia) // Arthropoda Selecta. 1992. V. 1, N 4. P. 23–30.
- Vekhoff N.V. Waterlice from the extra-tundra areas of Siberia and the Far East of Russia, with notes on systematics and zoogeography (Crustacea, Isopoda, Asellida) // Arthropoda Selecta. 1994. V. 3. № 3–4. P. 21–31.
- Vekhoff N.V. Large branchiopod Crustacea (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata) of Barents Region of Russia // Hydrobiologia. 1997. V. 359. P. 69–74.
- Walter A. Transkaspische Binnenkrustaceen // Zool. Jahrb., Syst. 1888. Bd. 3. S. 987–1014.
- Zaddach E.G. Synopseous Crustaceorum Prussicorum prodromus. Dissertatio zoologica quam scripsit et ex auctoritate amplissimi philosophorum ordinis. Regiomonti, 1844. 41 p.

BRIEF ESSAY OF HISTORY OF SYSTEMATIC AND FAUNISTIC INVESTIGATIONS OF CRUSTACEANS OF RUSSIAN INLAND WATERS

N.M. Korovchinsky

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
119071 Moscow, Leninsky prospect 33*

The brief review of systematic and faunistic investigations of crustaceans of inland waters of Russia and adjacent states from their beginning in XVIII century till nowadays has been presented. These investigations started as short records of naturalists and travellers G. Steller and P.S. Pallas collected their materials in Siberia and the Caspian Sea and developed further in the XIX century by efforts of many zoologists, especially by S. Fischer, V. Chernyavsky, and V. Sovinsky. The great contribution was made by foreign specialists among whom the explorations by Norwegian carcinologist G.O. Sars who investigated the fauna of the Caspian Sea, Eastern Siberia, Lake Baikal, and Central Asia were especially significant. He described well many new taxa including more than 100 Caspian species. Further investment in studies of different groups was made by G.Yu. Werestshagin, S.S. Smirnov, V.M. Rylov, and A.L. Behning the latter two of whom published the first national identification books (Copepoda (1922, 1930), Cladocera (1941)). The works by Z.S. Bronshtein on Ostracoda, Ya.A. Birshtein on isopods Asellota, A.N. Derzhavin on Cumacea and Amphipoda, and E.V. Borutzky on copepods Harpacticoida and Calanoida were also of high significance. F.D. Mordukhai-Boltovskoi provided the wide spectrum of investigations in the Volga River and Ponto-Caspina basins and founded the scientific school continuing to develop his undertakings. The explorations of the Baikalian endemic crustacean fauna (Cyclopoida, Harpacticoida, Ostracoda, Amphipoda, Isopoda, Cladocera) were exclusively fruitful resulting in description of hundred endemic species. At present, in Russia and in adjacent regions the following crustaceans are mostly studied: Cladocera, Copepoda Cyclopoida, Copepoda Harpacticoida (the last ones in the north-east of European Russia) and Amphipoda (Ponto-Caspian basin, Lake Baikal, and the south of the Far East of Russia including Sakhalin Island). New approaches and methods of modern systematics testify to the significant underestimation of species richness of all crustacean groups. The identification books including newest ones either obsoleted or require significant revision. The most important task is to develop taxonomic revisions based on detailed morphological and molecular-genetic studies.

ИССЛЕДОВАНИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ CLADOCERA (CRUSTACEA: BRANCHIOPODA) СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ — РЕЗУЛЬТАТЫ ПОСЛЕДНИХ ЛЕТ

Н.М. Коровчинский*, А.А. Котов*, А.Ю. Синёв**, Е.И. Беккер*

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

Ленинский проспект 33, 119071 Москва; nmkor@yandex.ru, alexey-a-kotov@yandex.ru, evbekker@yandex.ru

**Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,

Ленинские горы, 119899 Москва; artemsinev@yandex.ru

Представлен обзор исследований по систематике и фаунистике ветвистоусых ракообразных (Cladocera) Северной Евразии за последние годы. Они касаются положения группы в системе класса Branchiopoda и вопросов её таксономического разнообразия. Рассмотрены проблемы изучения отдельных отрядов и семейств, результаты ревизий таксонов. К числу особенно примечательных событий можно отнести описание вымершего отряда Стурторода, нового рецентного семейства Pseudopenilidae, представители которого обитают в глубинах Черного моря, и расшифровку геномов двух видов рода *Daphnia*. Проведены ревизии представителей родов *Diaphanosoma*, *Pseudosida*, *Macrothrix*, *Pleuroxus*, *Alona*, группы видов *Daphnia curvirostris* и более полные ревизии родов *Eurycerus*, *Leydigia*, *Acroperus*, *Alonopsis*. Описаны новые роды *Brancelia*, *Phreatalona*, *Anthalona* (Chydoridae), признан валидным ранее установленный род *Coronatella*. Обсуждаются случаи межвидовой гибридизации, проблемы и задачи современных систематических и фаунистических исследований.

В недавнем сборнике "Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология" (2007), изданном по результатам одноименной конференции, были обобщены сведения по исследованию систематики группы за последние десятилетия (Смирнов и др., 2007). Они касались положения Cladocera в системе класса Branchiopoda, изменений в разнообразии таксонов надвидового и видового уровней, общих принципов, методов и проблем систематических исследований группы в целом, а также её отдельных семейств и родов. В обзор был включен ряд оригинальных определительных таблиц.

Последующие работы, основанные на комбинировании морфологических и молекулярно-генетических данных (Richter et al., 2007) и данных по морфологии современных и ископаемых форм (Korovchinsky, Voikova, 2008; Olesen, 2009) подтвердили статус Cladocera как единой монофилетической группы в составе класса Branchiopoda, что ставилось под сомнение прежде (см. Старобогатов, 1986; Fryer, 1987a, б) и даже успело войти в некоторые учебники (например, Зоология беспозвоночных, 2008). Это было следствием очень большого разнообразия строения представителей данной группы, а также в немалой степени проистекало из отвлеченно-умозрительного подхода к классификационным построениям, неспособности вычленивать из многообразия форм черты единого общего типа и недооценки способности близких форм к масштабным разнонаправленным морфологическим трансформациям. Надо также отметить, что точности и убедительности филогенетических и классификационных построений, в том числе и новейших, упомянутым выше, мешала и продолжает мешать элементарная недостаточность надежных данных по морфологии анализируемых организмов.

Общие черты строения, которые имеются у всех представителей Cladocera, как единой группы, и отделяют их от прочих Branchiopoda (Korovchinsky, Voikova, 2008) суть следующие: 1) тело состоит не более чем из 11 сегментов, обозначенных отчетливой артикуляцией или придатками, 2) в состав туловища входит не более 6 сегментов с соответствующим числом конечностей, 3) конечности самой задней пары обычно редуцированы, резко отличаются от прочих (только у Pseudopenilidae их отличия сравнительно малы), 4) абдомен состоит из трёх или четырех сегментов (Глаголев, 1986; Котов, 2006), у большинства кладоцер абдомен редуцирован, 5) голова крупная и свободная, не закрыта раковинкой; 6) имеется хорошо развитый сложный внутренний глаз (в ряде случаев он бывает редуцирован), 7) антеннулы самок обычно имеют небольшое цилиндрическое основание, несущее на конце 9 эстетасков (иногда их бывает меньше) и чувствительную щетинку, 8) ветви плавательных антенн состоят из небольшого числа (большой частью 3–4-х, максимум 5-ти) обычно крупных члеников, 9) раковинка образуется как вырост задней части головы, имеет две крупные боковые створки и закрывает только туловище (иногда бывает редуцирована или преобразована), 10) постабдомен хорошо развит и несет на конце крупные постабдоминальные коготки (иногда постабдомен и коготки могут быть редуцированы).

Наряду с фактом единства группы Cladocera, которой следует придать ранг подкласса или надотряда, что зависит от результатов общей ревизии класса Branchiopoda, сейчас общепринято деление её на четыре современных отряда — Stenopoda Sars, Anomopoda Sars, Onychopoda Sars и Harporoda Sars, что отражает значительную степень дивергенции их представителей. Еще один отряд — Стурторода Kотов, к настоящему времени вымер, хотя существовал в юрском периоде в течение как минимум 35 млн. лет (Kotov, 2007a).

Систематическое разнообразие Cladocera — общие замечания

Сравнительно недавно проведенная оценка разнообразия кладоцер (Forró et al., 2008) указывает около 620 известных видов мировой фауны, обитающих в континентальных водах, что ставит эту группу в число относительно малочисленных по сравнению с рядом других ракообразных. Последующая перепроверка привела к увеличению данной цифры до порядка 700 видов (Kotov, 2011). Только 45–50% этих видов могут считаться более или менее хорошо описанными и валидными, статус же остальных остается неясным, многие из них, очевидно, представляют в действительности группы видов (Korovchinsky, 1996; Смирнов и др., 2007). Реальное видовое разнообразие ветвистоусых, которое ещё предстоит открыть и описать, предполагается в 2–4 раза большим (Adamowicz, Purvis, 2005; Forró et al., 2008). Более углублённые морфолого-систематические исследо-

вания представителей группы и получение материалов из до сих пор не исследованных регионов и местобитаний позволяют находить также представителей новых надвидовых таксонов вплоть до ранга семейства.

Вышеупомянутая оценка разнообразия Cladocera (Forró et al., 2008) выявила в пределах Палеарктики 245 таксонов видового ранга, относящихся к 60 родам, что существенно превосходит показатели по другим зоогеографическим областям. Последнее, очевидно, не отражает реальную ситуацию, а связано лишь с относительно лучшей изученностью данной территории. В новейшем определителе ветвистоусых (Котов и др., 2010) Европейской части России содержатся сведения о 165 видах, группах видов и морфотипах, последние из которых (особенно у *Daphnia* O.F. Müller и *Bosmina* Baird) настоятельно требуют дальнейшего изучения для выявления их реального статуса.

Недостаточность изученности ветвистоусых ракообразных подтверждается также находками новых семейств. Помимо находки семейства Pseudopenilidae Korovchinsky et Sergeeva, про которую будет рассказано ниже, стоит также упомянуть о недавнем описании "макротрицидоподобного" семейства Gondwanothrichidae Van Damme, Shiel et Dumont из Австралии (Van Damme et al., 2007a, б).

Отряд Stenopoda

Наиболее примечательным событием в исследованиях классификации отряда стало открытие нового семейства Pseudopenilidae, представленного одним видом *Pseudopenilia bathyalis* Sergeeva, обитающим в анаэробной зоне Черном море на глубинах около 2000 м (Korovchinsky, Sergeeva, 2008). Наиболее яркими отличительными чертами этих удивительных ракообразных является наличие у них иглообразных одночлениковых и лишенных оперения щетинок плавательных антенн и постабдоминальных щетинок, отсутствие длинных щетинок на своеобразных максиллулах, отсутствие максилл, а также отсутствие гнатобаз и фильтрующих щетинок на торакальных конечностях и сетул на щетинках экзоподитов этих конечностей.

В целом эти ракообразные наиболее близки к также морским пелагическим кладоцерам рода *Penilia* Dana, относящемуся к подсемейству Penilinae семейства Sididae, но отличаются крайней степенью специализации в пределах отряда. Они демонстрируют высокую степень олигомеризации и приспособленности к донному образу жизни, в частности, очевидно, не способны плавать и питаются не путем фильтрации, а путем собирания донного материала. Как они могут существовать в сероводородной зоне неясно, но предполагается, что там имеется придонный тонкий (1–10 м) сравнительно более насыщенный кислородом слой воды достаточный для выживания глубоководных сообществ.

Имевшиеся ранее немногочисленные данные свидетельствовали о большом своеобразии фаун Cladocera Восточной Сибири и, особенно, Дальнего Востока России и, вместе с тем, о их очень малой изученности. В связи с этим, в последние годы были организованы экспедиционные поездки для массового сбора ветвистоусых в районе нижнего течения Амура (юг Хабаровского края, сентябрь 2007 г.), на Южном Сахалине (сентябрь 2008 г.), на Камчатке, в Якутии и на юге Приморского края в районе оз. Ханка и в пойме р. Раздольной (август–сентябрь 2009 и 2010 гг.). Помимо этого, были получены также материалы от коллег-гидробиологов.

В процессе обработки этих материалов были найдены новые для науки виды или известные редкие виды в новых местообитаниях. Так из района нижнего течения Амура и его притока р. Зеи был описан новый вид рода *Diaphanosoma* — *D. amurensis* Korovchinsky et Sheveleva (Коровчинский, Шевелёва, 2009). Это вид наиболее близок к *D. brachyurum* (Lievin) s.str., отличаясь от него большей частью лишь малозаметными признаками, что позволяет легко спутать самок обоих видов, но самцы их легко отличаются по наличию копулятивных придатков разной формы. Там же в бассейне Зеи обнаружен редкий вид *D. pseudodubium* Korovchinsky, известный ранее только из двух озер низовьев Амура (Korovchinsky, 2000). Далее оказалось, что ареал этого вида простирается далеко на запад и север, поскольку он был отмечен также в районе реки Виллой в Центральной Якутии и районе нижнего течения Енисея (Коровчинский, неопubl. данные). Там же в районе Зейского водохранилища были найдены необычные *Diaphanosoma* близкие к южноамериканскому виду *D. brevireme* Sars и, вероятно, представляющие новый вид. К сожалению, из-за плохой сохранности материала о нем было составлено только предварительное заключение (Korovchinsky, Sheveleva, 2011). По ряду признаков *D. cf. brevireme* близка к некоторым тропическим видам. Это свидетельствует, вместе с фактом явной редкости и далекой изоляции известного местообитания этого вида от ареалов последних в Старом и Новом Свете, о реликтовой природе данного таксона.

В пробах, собранных в районе г. Хабаровска, впервые в пределах России были обнаружены представители рода *Pseudosida* Herrick (Korovchinsky, 2010). Ранее эти, в основном тропические кладоцеры, были достоверно обнаружены в северных широтах лишь однажды в Закавказье (Rylov, 1933). Дальневосточные псевдосиды относятся к виду *P. szalayi* Dadaу широко распространённому в тропиках Азии, наиболее северные точки ареала которого были известны до этого в Южном и Центральном Китае в провинциях Гуанси, Хубей, Сычуань и Юннань, а теперь обнаружены ещё и на юге Корейского полуострова (Kotov et al., 2012). Далёкая изолированность амурских популяций *P. szalayi* от основного ареала вида, возможно, также свидетельствует о их реликтовом статусе. Впервые подробно описываются самцы данного вида, внутри- и межпопуляционная изменчивость его представителей.

Отряд Anomopoda

Семейство Daphniidae. Ранее неоднократно отмечалась несогласованность в изучении кладоцер систематиками-морфологами и молекулярными генетиками. Если среди первых большинство авторов ревизуют хидорид, то основные усилия генетиков были сосредоточены на единственном роде *Daphnia* — модельным объекте современной эволюционной биологии.

Заметным вкладом в подобные исследования стала расшифровка генома двух видов, *D. magna* Straus и "*D. pulex*" (на самом деле, этот таксон относится к так называемой "американской ветви" данной группы видов и является самостоятельным таксоном). После более или менее полного завершения этих работ (Mayer et al., 2010; Ebert, 2011) исследователи получили мощные инструменты для филогенетических реконструкций, в первую очередь, наборы праймеров для изучения последовательностей практически любых генов, степень вариабельности которых внутри рода можно грубо оценить путем сравнения двух генотипированных видов. Теперь при желании можно выбрать для филогенетической реконструкции любой из тысяч ядерных генов, в то время как ранее обычно использовался некий их стандартный и ограниченный набор. При этом выяснилось, что нужно быть крайне осторожным с использованием ядерных генов: большая их часть мультиплицирована, а между разными "копиями" одного гена в ходе исторического развития группы уже появились некоторые различия. Поэтому надо быть уверенным, что при построении некоего древа сравниваются немультимплицированные гены или аналогичные "копии" одного гена у разных особей.

Позитивным результатом молекулярно-генетических исследований является, в первую очередь, сложившееся к настоящему времени адекватное представление об общей филогении рода *Daphnia* (Adamowicz et al., 2009), не вызывающее серьезных возражений и у традиционных систематиков. К настоящему времени выяснено, что этот род может быть разбит на три большие ветви, каждой из которых придается статус подрода: *D. (Daphnia)*, *D. (Stenodaphnia)* Dybowski et Grochowski и *D. (Australodaphnia)* Colbourne, Wilson et Hebert. Если последний представлен лишь единственным видом из Австралии (*D. occidentalis* Benzie), то первые два богаты видами. До самого последнего времени пользовалась популярностью гипотеза (Benzie, 1987, 2005) о том, что два основных подрода дафний эволюционно возникли на разных позднемезозойских суперконтинентах — *D. (Daphnia)* в Лавразии, а *D. (Stenodaphnia)* в Гондване. Однако подобные взгляды противоречили оценкам возраста подродов по "молекулярным часам", которые свидетельствовали в пользу раннемезозойской дифференциации подродов около 200 млн. лет назад (Lehman et al., 1995; Taylor et al., 1996). Недавняя находка ископаемых эфипиумов представителей двух подродов в Монголии ("лавразийской" территории) на границе юра/мел (возраст 145 млн. лет) окончательно опровергает гипотезу Бензи и подтверждает раннемезозойское "пангейское" происхождение подродов (Kotov, Taylor, 2011).

В составе подрода *D. (Stenodaphnia)* на основе молекулярно-генетического анализа выделяются большие группы видов: *carinata*, *exilis*, *similis*, *magna*, *atkinsoni*, *mediterranea*, *pusilla*, *tibetana*, "*citrina*", *dadayana*, *barbata*, *ornithocephala*, *chevreuxi*, *hispanica*, *ephemeralis* (Adamowicz et al., 2009). Три из них, *pusilla*, *tibetana* и *ephemeralis*, ранее объединялись в род *Daphniopsis* Sars. Было, однако, подтверждено, что последний является младшим синонимом рода *Daphnia*, что ранее уже было установлено на основании морфологических исследований (Глаголев, 1983, 1986).

К сожалению, в последние годы интерес к морфолого-систематическим исследованиям представителей подрода *D. (Stenodaphnia)* значительно уменьшился. Между тем известно, что даже в Европе имеются новые виды из групп *atkinsoni* и *chevreuxi*, ждущие своего описания (Petrusek et al., 2005). Особенно интересное генетическое исследование было проведено по видам, снабженным так называемой "головной пластинкой" — *D. atkinsoni* Baird и *D. bolivari* Richard. Считалось, что второй вид отличается от первого наличием так называемого "тернового венца" зубчиков на голове вдоль этой пластинки. Однако же обнаружилось (Petrusek et al., 2009), что в разных европейских популяциях появление "тернового венца" индуцируется химическими веществами, выделяемыми беспозвоночными хищниками. При этом имеются три разных вида, каждый из которых в водоеме без хищника имеет облик *D. atkinsoni*, а в водоеме с хищником — *D. bolivari*. До настоящего времени морфологические отличия между тремя этими видами не найдены и даже неясно, какой же из них представляет собой *D. atkinsoni* s.str.?

Особенно хорошо изучена филогения подрода *Daphnia* s.str., где молекулярные методы оказались полезными как ставящие задачи для традиционной систематики. В данном подроде уверенно выделяются две основные группы видов — *D. pulex* и *D. longispina* в широком понимании. Внутри первой группы в свою очередь выделяются группы *ambigua*, *catawba*, *retrocurva*, *pulex* в узком понимании, а также *peruviana*, *villosa*, *obtusa*. Многие из них содержат неописанные таксоны, особенно это касается групп *pulex* в узком понимании и *obtusa*. В частности, несколько неописанных или нуждающихся в переописании таксонов из группы *obtusa* имеются в Японии (Kotov, Taylor, 2010). Для Центральной Европы в качестве валидных рассматривается больше видов из группы *pulex* в широком понимании, чем это принимается у генетиков, поскольку в качестве самостоятельных учитываются такие таксоны как *D. brevispina* Daday и *D. tatrensis* Litinski (Hudeč, 2010).

Группу *D. longispina* в широком понимании иногда рассматривают как особый подрод *D. (Hyalodaphnia)* Schödler (см. Benzie, 2005), однако, это представляется неверным как с точки зрения таксономии (поскольку *D. longispina* (O.F. Müller) является типовым видом рода и должна принадлежать к номинативному подроду *Daphnia* s.str., а не к какому-либо другому), так и с точки зрения филогении (Ishida et al., 2006). Группа *D. longispina* в широком понимании содержит три небольшие группы: *longiremis* (с двумя очень специфичными и хорошо известными отечественным гидробиологам палеарктическими видами, *D. longiremis* Sars и *D. cristata* Sars), *laevis* (не встречается в Евразии) и *curvirostris*, а также большое "ядро" — наиболее сложную с точки зрения систематики группу *D. longispina* в узком понимании.

Примером эффективного сочетания генетических и морфологических методов являются исследования группы видов *D. curvirostris*. Относительно недавно было продемонстрировано, что помимо обычного в Северной Евразии вида *D. curvirostris* Eylmann на Дальнем Востоке России и в Японии обитают еще два вида (Ishida

et al., 2006; Kotov et al., 2006). Продолжение исследований этой группы привело к выявлению ещё одного нового вида *D. hrbacki* Juračka, Kořínek et Petrušek, известного пока в Богемии и Словакии (Juračka et al., 2010) и еще двух доселе неописанных видов с Дальнего Востока России (Котов и др., неопубликованные данные). Также было найдено, что *D. sinevi* Ishida, Kotov et Taylor, изначально найденная в единственной точке в окрестностях г. Находка, широко распространена на Дальнем Востоке России, в Корею (Котов и др., 2011б; Kotov et al., 2012) и, по-видимому, на северо-востоке Китая.

Гораздо менее ясна ситуация с группой видов *D. longispina* в узком понимании. Коллектив европейских исследователей недавно предпринял попытку "революции" в её классификации. Они пришли к выводу, что путаница в интерпретации различных видов группы должна быть разрешена следующим образом (Petrušek et al., 2005; Nilssen et al., 2007; Petrušek et al., 2008): (1) вид, который ранее традиционно назывался *D. longispina* (O.F. Müller, 1776) на Скандинавском полуострове и в некоторых других местообитаниях на севере Европы, на самом деле должен называться *Daphnia lacustris* Sars, 1862, а (2) вид, который ранее назывался как *D. hyalina* Leydig, 1860 на самом деле является озерной формой *D. longispina* (O.F. Müller, 1776) s.str., при этом *D. rosea* Sars, 1862 является младшим синонимом *D. hyalina*, и, наконец, (3) вид, установленный генетиками без необходимого описания и называемый "*D. umbra*" (Hebert, 1995; Taylor et al., 1996), является синонимом *D. alpina* Sars, 1862.

В целом логика этой ревизии понятна, однако, полный отказ от употребления таксона *D. hyalina* представляется преждевременным, потому что: (1) морфология и изменчивость всех вышеупомянутых видов должны быть переисследованы, особенно остро стоит необходимость переописания *D. longispina* s.str., (2) эта работа должна опираться на четкую типификацию видов (в том числе, необходимо выделение неотипа *D. longispina*) в понимании Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры (ICZN, 2000), (3) необходимо продолжить специальные усилия по изучению истории вопроса по литературным данным, поскольку до сего момента установлено уже более 350 формальных таксонов "видовой группы" рода *Daphnia* в понимании ICZN (2000), то есть ранга вида или более низкого ранга (Котов, неопубликовано). В связи с этим, в последнем определителе (Котов и др., 2010) при существующей неопределённости, мы решили привести оба вида: как *D. longispina*, так и *D. hyalina*. Данная проблема, как и ряд других подобных, ставит как совершенно необходимую задачу по усилению координации работы морфологов и генетиков.

В Европе набор видов группы *D. longispina* в узком понимании стал уже, видимо, достаточно полно известным. Это *D. longispina*, *D. hyalina* (возможно, это синоним первого вида), *D. galeata* Sars, *D. cucullata* Sars, *D. lacustris* Sars, *D. alpina* Sars и таксон неопределенного статуса из Новегии, который, возможно, является новым неописанным видом (Petrušek et al., 2005).

К сожалению, пока нет возможности уверенного определения этих таксонов по морфологическим признакам, тем более, что они часто образуют межвидовые гибриды (см. соответствующий раздел ниже). Все эти таксоны должны быть переописаны на современном уровне, а их морфологическая изменчивость должна быть исследована, в том числе, и генетическими методами. К настоящему времени отличие *D. lacustris* и *D. alpina* от *D. longispina* в основном базируется на присутствии меланизированной окраски у первых и их обитании в северных водоемах, что не может являться удовлетворительными критериями.

При этом в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке *D. longispina* и *D. hyalina*, по-видимому, отсутствуют, а популяции из этих мест относятся к так называемой кладе "сибирская *D. rosea*", более близкой к виду *D. dentifera* Forbes (Ishida, Taylor, 2007), описанному впервые из Северной Америки. При этом последний вид присутствует также на востоке Евразии, по крайней мере, известен в Японии, и в прошлом скрещивался с *D. galeata* (Ishida et al., 2011). По самым предварительным сведениям (Kotov, Taylor, неопубликованные данные) все европейское разнообразие дафний из группы *D. longispina* в узком понимании представляет собой лишь небольшой фрагмент группы, гораздо более разнообразной в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, где генетические исследования только начаты, и, несомненно, дадут немало нового для понимания её классификации.

В области изучения систематики родов *Scapholeberis* Schödler, *Megafenestra* Dumont et Pensaert и *Ceriodaphnia* Dana, весь достигнутый в последнее время прогресс сводится к достаточно подробным описаниям центральноевропейских популяций представителей этих родов Гудецом (Hudeč, 2010), которые могут быть использованы для сравнения с таковыми из других районов Евразии.

По роду *Simocephalus* Schödler недавно были опубликованы статьи китайских авторов, результаты которых вряд ли можно назвать убедительными. Попытка переписать *Simocephalus himalayensis* Chiang et Chen (Shi et al., 2011) так и не закончилась находкой хороших диагностических признаков данного таксона, необходимых для уверенной демонстрации его самостоятельности. Тайваньские популяции *S. cf. vetulus* (O.F. Müller), *S. cf. vetuloides* Sars и *S. cf. mixtus* Sars были исследованы генетически (Young et al., 2011). Авторы нашли, что на самом деле, все три исследованных морфотипа явно принадлежат к одному виду. Размер выроста задней части створок, которому придавалось столь высокое значение (см. Oglova-Bienkowska, 2001), вариабелен и не может служить достоверным критерием для различения видов, особенно без анализа других признаков. Вместе с тем, поскольку авторы не провели никакого сравнения с популяциями из типовых местообитаний исследованных видов, то точная видовая принадлежность тайваньских популяций остаётся неопределённой.

Семейство Moinidae. Главным вкладом в систематику семейства стала монография Гудеца (Hudeč, 2010), в которой он подразделил европейских представителей рода *Moina* Baird на два подрода: *M. (Moina)* для *M. brachiata* (Jurine), *M. micrura* Kurz, *M. weismanni* Ishikawa и *M. salina* Daday и *M. (Exomoina)* для *M. macroscopa* (Straus) и *M. ephemeralis* Hudeč. Второй подрод характеризуется верхней губой с развитым, выступающим

передне-брюшным углом, наличием двух покоящихся яиц в эфиппиуме и наличием развитого экзоподита на первых торакальных конечностях самца. К сожалению, данная схема подразделения на подроды пока не проверена на многочисленных неевропейских видах.

Семейство *Hyocryptidae*. Несмотря на недавнее опубликование обобщающей монографии по семейству (Kotov, Štifter, 2006), в области его систематики продолжают оставаться ряд нерешенных вопросов. Определенный вклад в понимание его классификации внесла недавняя реконструкция межвидовых филогенетических отношений (Kotov, Elías-Gutiérrez, 2009).

В бассейне р. Зеи были найдены *Hyocryptus spinifer* Herrick и *I. cf. raridentatus* Smirnov — новые виды для фауны России (Котов и др., 2011а, б). По-видимому, для обоих этих таксонов бассейн Амура является северной границей распространения. Также показано, что *I. cf. agilis* Kurz из Японии, Кореи и с Дальнего Востока России является самостоятельным таксоном, описание которого вскоре будет опубликовано.

К сожалению, до сих пор остаются неревизованными два вида, описанные из России и имеющие относительно локальное распространение, *I. cornutus* Mordukhai-Boltovskoi et Chirkova, *I. vitali* Chirkova, а также широко распространенный на севере Евразии *I. acutifrons* Sars.

Семейство *Bosminidae*. Последние годы были отмечены некоторыми важными выводами относительно запутанной систематики рода *Bosmina* несколько её прояснившими. Прежде всего, надо отметить проведение ревизии значительной части рода с применением генетических методов и подробным морфологическим анализом взрослых и ювенильных самцов (Kotov et al., 2009), что помогло проверить подродовую структуру рода и подтвердить, что в его состав входят пять подродов: *B. (Bosmina)* Baird, *B. (Sinobosmina)* Leder, *B. (Eubosmina)* Seligo, *B. (Lunobosmina)* Taylor, Ishikane et Haney и *B. (Liederobosmina)* Brtek. Последний подрод ранее именовался *B. (Neobosmina)* (см. Lieder, 1983), однако, название *Neobosmina* Lieder, 1957 является младший омонимом *Neobosmina* Cameron, 1906 (Insecta: Hymenoptera) (Brtek, 1997).

В вышеупомянутой ревизии приведен ключ для определения видов босмин по самцам, признаки которых оказались особо важны для систематики. У самцов нашлись надежные признаки подродового и видового ранга, многие из которых были указаны впервые. В Евразии широко распространены представители подродов *B. (Bosmina)* и *B. (Eubosmina)*, а подрод *B. (Sinobosmina)* встречается только на Дальнем Востоке: в Китае, Японии, Корее и на Дальнем Востоке России (см. Смирнов и др., 2007).

К сожалению, определение видов босмин по самкам поныне вызывает значительные затруднения. Особенно это относится к таксонам подрода *B. (Eubosmina)* Северного полушария. Не столь давно (Taylor et al., 2002; Haney, Taylor, 2003) было показано, что при всем многообразии европейских форм подрода они образуют единую кладу с небольшими генетическими различиями внутри нее, в то время как в Северной Америке существуют две другие большие, "тихоокеанская" и "атлантическая", клады *B. cf. longispina* Leydig, представляющие собой ещё не описанные самостоятельные виды. Вместе с тем, предварительные исследования морфологии их самок не выявили каких-либо существенных отличий от европейских *B. longispina*. При этом было продемонстрировано (Haney, Taylor, 2003), что все разнообразие современных морфотипов европейских эубосмин (*crassicornis*, *longicornis*, *berolinensis*, *thersites*, *reflexa*, *kessleri* и др.) появилось недавно, уже после последнего оледенения, до которого существовал единственный исходный морфотип *longispina*. Поскольку не было найдено никаких сходных группировок по генетическим признакам, то традиционные взгляды на выделение видов были поставлены под сомнение.

Специально проведенные исследования (Faustova et al., 2010, 2011) помогли во многом разобраться с разнообразием форм босмин в Европе, поскольку авторами был сделан ряд важных заключений: 1) На филогенетических деревьях, построенных при анализе разных генов разными методами, морфотипы не образуют монофилетических групп; в каждом (или почти каждом) случае конкретный морфотип появился самостоятельно, без взаимосвязи с появлением таковых в других водоемах, 2) построение сети гаплотипов позволяет выявить в истории группы моменты интенсивной радиации; в истории подрода *B. (Eubosmina)* четко выявляется единственный момент необычно интенсивной генетической дифференциации после последнего оледенения. Отметим от себя, что в это время произошли некие неясные нам эволюционные события, главным результатом которых явилось приобретение зубосминами способности образовывать различные морфотипы, которой они ранее не обладали, 3) разные морфотипы из одного водоема чаще всего группируются вместе; это означает, что дифференцировка морфотипов имела место уже непосредственно в каждом конкретном водоеме, исходя из некоторой изначальной формы, колонизовавшей водоем единожды (в большинстве водоемов не выявлено случаев последовательной его колонизации разными морфотипами), 4) при этом детальный анализ сетей гаплотипов митохондриального гена *ND2* и ядерного *HSP* в четырех водоемах Швеции и Германии показывает, что последние не строго ассоциированы с морфотипами! Это свидетельствует о том что в каждом конкретном водоеме идут независимые эволюционные процессы, и между гаплотипами (и морфотипами!) уже имеется достаточно полная репродуктивная изоляция, причины и механизмы поддержания которой неизвестны и требуют дальнейшего углубленного исследования. Стоит добавить, что случай с босминами сильно напоминает ситуацию с "пучками видов" у других животных, например, у рыб (см. Голубцов, 2010).

Цитированные работы прояснили ситуацию с пониманием эволюционной истории подрода. Однако же, они же ставят вопрос и о трактовке выявленных форм с точки зрения систематики. В целом положение в этом вопросе не ясно. С одной стороны, приведенный комплекс результатов можно толковать в пользу существования в Европе лишь единственного вида, который по приоритетности должен именоваться *B. (Eubosmina) coregoni* Baird. Хотя в данный момент в популяциях идет интенсивное морфологическое формообразование, имеет

место репродуктивная изоляция между морфотипами, можно предполагать, что пока они видами не стали. Ведь в почти каждом водоеме, как сказано выше, морфотипы имеют независимое происхождение, и нет гарантии, что сходные морфотипы могут избирательно скрещиваться и иметь сходные экологические предпочтения. Именно этот подход был применен при разработке системы рода в последнем определителе (Котов и др., 2010), где все эубосмины определяются как один вид, а его формы получают ранг морфотипов (стоит напомнить, что морфотип не является таксономической категорией (ICZN, 2000)). С другой стороны, надо иметь в виду, что обсуждаемые морфотипы («пучки видов», «морфовиды» по Faustova et al., 2011) имеют яркие отличительные особенности, их изменчивость во времени и пространстве изучена недостаточно, признаки самцов не описаны, а степень репродуктивной изоляции всё же весьма высока (перекрывание гаплотипов всего около 7%), что подразумевает неслучайность спаривания. Всё говорит о необходимости продолжения исследований, которые могут прояснить данную ситуацию.

Помимо трех основных видов *B. (Eubosmina)* в Голарктике (*B. coregoni*, "тихоокеанской" и "атлантической" клад *B. cf. longispina*), из Японии был описан новый вид *B. (Eubosmina) tanakai* Kotov, Ishida et Taylor (Kotov et al., 2009), который хорошо отличается по комплексу признаков самцов. Существование его также подтверждается генетическими данными. К сожалению, самки у всех представителей подрода весьма сходны, что затрудняет оценку широты распространения *B. tanakai* в Восточной Азии.

Семейство Macrothricidae. Прежде неоднократно высказывались идеи о парафилии или даже полифилии данного семейства. В итоге подсемейства Acantholeberidae Smirnov и Ophryoxidae Smirnov, ранее входившие в него, получили статус отдельных семейств (Dumont, Silva-Briano, 1998). Попытку дальнейшего раздробления семейства Macrothricidae в его новом понимании путем применения молекулярно-генетического анализа (Stenderup et al., 2006) вряд ли можно назвать успешной, статистическая поддержка большинства ветвей полученного древа оказалась недопустимо низкой. Очевидно, что использованные авторами гены бесполезны для выявления родственных связей между семействами и родами аномопод.

А.В. Макрушин с соавторами (2008) указали на большое разнообразие в строении эфиппиумов различных макротрицид как на возможное свидетельство сборности данной группы. Однако подобное заключение нуждается в проверке. В частности, многочисленные морфологические данные (Котов, 2006) однозначно свидетельствуют о близком родстве родов *Macrothrix* Baird и *Wlassicsia* Daday, обсуждаемых Макрушиным и др. (2008), и о неприменимости признаков строения эфиппиума в макроклассификационных построениях.

В Северной Евразии макротрицидам в течение последних лет уделялось мало внимания. В ходе ревизии видов группы *Macrothrix hirsuticornis* Norman et Brady из Южного полушария (Kotov, 2007b) был переописан и евразийский *M. hirsuticornis* s.str. При переописании *M. dadayi* Behning, приуроченного к предгорьям и горам Кавказа (Kotov, 2008a), была продемонстрирована особая важность признаков самцов и эфиппиальных самок для систематики рода. Гудецом (Hudec, 2010) приведены рисунки и краткие описания некоторых макротрицид из Центральной Европы (в основном Словакии), которые могут быть полезны для сравнения с таковыми из неевропейских местообитаний. В целом ситуация с определением видов макротрицид в Европе и Западной Сибири выглядит относительно благополучной, в то время как в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке представители рода должны быть подробно переисследованы.

Семейство Euryceridae. Единственный род семейства *Eurycerus* Baird был подвергнут ревизии в объеме мировой фауны (Беккер, 2012; Bekker et al., 2012). Всего по её результатам были признаны валидными 12 видов, в том числе описано 3 новых вида, уточнено их распространение и подтверждено выделение внутри рода только двух подродов *E. (Eurycerus)* emend. nov. и *E. (Teretifrons)* вместо трех, предложенных во второй половине XX в. Д. Фраем (Frey, 1975).

Долгое время считалось, что на территории России обитают только два вида: *E. lamellatus* (O.F. Müller) и *E. glacialis* Lilljeborg (Мануйлова, 1964; Смирнов, 1971). Ревизия Е.И. Беккер (2012) подтвердила, что *E. lamellatus* очень широко распространен в Палеарктике. В то же время, *E. glacialis* гораздо более редок, чем считалось ранее. Он был найден в пробах из Гренландии, с севера Европы (Исландия, Финляндия, Германия, север европейской части России), Аляски, Командорских и Алеутских островов, Сахалина и Японии. Он крайне редок в пробах с севера азиатской части России, большая часть его предыдущих "находок" явилась результатом неправильного определения популяций, принадлежащих к *E. lamellatus*. Большинство находок *E. glacialis* за пределами субарктических широт на территории России, скорее всего, принадлежит другим видам — *E. macracanthus* Frey и *E. pompholygodes* Frey. Изначально они были описаны из единичных местонахождений (Frey, 1973, 1975; Hessen, Walseng, 2008). Теперь же показано, что эти виды имеют гораздо более широкий ареал, причем, оба вида присутствуют как в Азии, так и в Европе, в том числе широко распространены на территории России (Котов и др., 2011a, б). Особого внимания заслуживают находки представителей рода в Азиатско-Тихоокеанском регионе, так как наряду с *E. macracanthus* здесь обитают два других вида — *E. nipponica* Tanaka et Fujita и *E. berengi* Bekker, Kotov et Taylor. Первый распространен в Японии и на Камчатке, а второй известен только на Аляске, но потенциально может быть найден и на востоке Азии.

Семейство Chydoridae, подсемейство Chydorinae. После кончины профессора Дэвида Фрая интенсивность ревизии данной обширной группы резко снизилась, работы по ней носят отрывочный характер, затрагивая некоторых, нередко наиболее специфичных представителей, в то время как более обычные таксоны, к сожалению, не исследуются.

Как это неоднократно отмечалось ранее, в том числе в предыдущем обзоре (Смирнов и др., 2007), основные проблемы систематики хидорин связаны с нечетким разграничением родов, особенно это касается много-

численных форм по внешнему облику сходных с представителями рода *Pleuroxus* Baird. Сомнения в правильности выделения родов в подсемействе еще более усилились после находки на Памире необычных хидорин, предварительно помещенных в род *Pleuroxus* — *P. smirnovi* Kotov (Kotov, 2008б). На самом деле, эта форма резко отличается от всех видов рода сильной сжатостью тела с боков и наличием на спине высокого и острого медиального киля, что рассматривалось ранее как важный отличительный признак эндемичных австралийских родов *Planicirclus* Frey и *Plurispina* Frey. При этом, в отличие от вышеупомянутых австралийских эндемиков, число щетинок гнатобаз у *P. smirnovi* не отличается от такового у большинства видов *Pleuroxus*. То есть, *P. smirnovi* является, по всей видимости, промежуточной формой, и его находка ставит под сомнение валидность двух вышеупомянутых родов Фрая.

И. Гудец (Hudeč, 2010) в ходе ревизии кладоцер Словении предложил принять новый род *Mixopleuroxus* Hudeč для вида *Pleuroxus striatoides* Šrámek-Hušek. Однако это представляется довольно сомнительным, поскольку данный вид на самом деле, скорее всего, относится к роду *Disparalona* Fryer группы *hamata*, чем и объясняются его отличия от видов *Pleuroxus* s. str.

В той же монографии И. Гудец (Hudeč, 2010), ревизуя исключительно европейских представителей рода *Alonella* Sars, предложил выделить монотипический подрод *Nanoalonella* Hudec, включающий единственный вид *Alonella* (*N.*) *nana* (Baird). Но правомочность этого шага требует проверки, особенно если помнить, что европейские виды рода не были учтены в данном анализе.

Ревизии подверглись также обитающие в горных массивах Центральной Азии виды *Pleuroxus annandalei* (Daday) и *P. pamirensis* (Werestschagin) (Kotov, Sheveleva, 2008). От других видов рода эти плеурокуссы отличаются мощными латеральными выростами на створках, однако эта особенность не может служить основанием для выделения их в отдельный род. *P. pamirensis* обитает на Памире, а *P. annandalei* — на Тибетском плато, в озерах Монгольского Алтая и в озере Хубсугул, принадлежащему к озерам байкальского разлома. Вероятно, этот вид может присутствовать и на территории России.

В ходе исследования фауны кладоцер бассейна Амура были обнаружены два новых вида — *Chydorus irinae* Smirnov et Sheveleva и *Disparalona ikarus* Kotov et Sinev (Смирнов, Шевелёва, 2010; Котов, Синёв, 2011). Последний вид сходен наличием латеральных выростов на створках с североамериканским видом *D. leei* (Chien), но отличается от него рядом других существенных деталей строения. Там же впервые на территории нашей страны были обнаружены представители рода *Ephemeroporus* Frey неясного таксономического статуса (Котов и др., 2011б).

Детально исследована морфология двух палеарктических видов хидорин с необычным типом питания, падальщика *Pseudochydorus globosus* (Baird) и питающегося гидрами *Anchistropus emarginatus* Sars, который переведён из статуса эктопаразита, в статус хищника (Van Damme, Dumont, 2007). Эти исследования могут послужить фундаментом для ревизии неарктических и тропических популяций данных родов.

Семейство Chydoridae, подсемейство Aloninae. В отличие от хидорин, алонины в настоящее время изучаются очень активно. Основным направлением исследований подсемейства является ревизия искусственного рода *Alona* Baird, в который до недавнего времени помещались практически все виды, не обладающие характерными признаками других родов подсемейства, каковых оказалось числом более 100. Ситуацию осложняло отсутствие надежных критериев описания таксонов, что привело к появлению большого количества синонимов и форм неясного статуса (Van Damme, 2010; Van Damme et al., 2010). В последние десятилетия была проведена большая работа по переописанию многих, в первую очередь палеарктических, видов рода, а также выполнена инвентаризация формальных таксонов видового ранга когда либо включавшихся в данный род (Van Damme et al., 2010). Благодаря недавним ревизиям в его пределах были выделены группы родственных видов, часть которых помещена в самостоятельные роды. В ряде случаев выделение новых родов сопровождалось ревизией большинства включаемых в него видов. К сожалению, авторов обычно не заботила формулировка диагноза рода *Alona* после отделения от него той или иной группы видов. В результате данный диагноз до сих пор отсутствует, что сильно осложняет современное определение таксонов алонин. Также следует отметить, что в отличие от дафний, для алонин не было попыток провести, со времени анализа их торакальных конечностей (Kotov, 2000), сколько-нибудь адекватного анализа родственных связей отдельных родов и групп видов. Поэтому в процессе установления новых родов и в придании признакам соответствующего ранга, наблюдается значительный субъективизм.

Ревизия типового вида рода *Alona quadrangularis* (Van Damme, Dumont, 2008a) показала, что он обладает целым набором редких признаков, отличающих его от других групп видов. Наметилась тенденция к тому, что по завершению ревизии *Alona* s.l. в роде *Alona* s.str. останутся только виды группы *quadrangularis*, однако, данная классификация выглядит непропорционально дробной по сравнению с прочими таксонами аномопод того же ранга.

Ревизующими (Van Damme, Dumont, 2008б) было предложено восстановить род *Coronatella* Dybowski et Grochowski, который включает виды, имеющие шесть щетинок на экзоподите торакальных конечностей третьей пары, редуцированную первую щетинку внутренней дистальной доли конечностей первой пары, и, в то же время, не имеющие фильтрационного веера щетинок на гнатообазах пятой пары и конечностей шестой пары. Эти признаки противопоставляют данный род основным группам видов, входящим в состав *Alona* s. l. Большинство видов рода *Coronatella* не встречаются в Северной Евразии, но типовой его вид — широко распространенная *C. rectagula* (Sars) (syn. *Alona rectangula*), обитает на всей территории России. В бассейне реки Зеи были обнаружены и другие виды рода (Котов и др., 2011а), таксономический статус которых пока неясен.

Род *Phreatalona* Van Damme, Brancelj et Dumont включает четыре известных вида, эволюция которых шла путем приспособления к интерстициальному образу жизни (Van Damme et al., 2009). На территории России из этих видов обитают два — байкальский эндемик *P. labroza* Vasiljeva et Smirnov и европейский вид *P. protzi* Hartwig, до последнего времени считавшийся весьма редким. Последний обитает в песчаном речном грунте, где может быть весьма многочисленным, но в пробах из стоячих водоемов почти не попадает. *P. phreatica* Dumont обитает в подземных водах юго-запада Европы, а *P. smirnovi* Petkovski et Flössner в балканском реликтовом оз. Охрид.

Новый род *Anthalona* Van Damme, Sinev et Dumont включает преимущественно тропические виды, представителей которых ранее относили к виду *Alona verrucosa* Sars (Van Damme et al., 2011a). Они отличаются присутствием под латеральными порами дополнительных структур в виде округлых полостей, хорошо заметных при взгляде сбоку. На территории нашей страны виды рода *Anthalona* пока не встречены, однако обнаружены в Абхазии. По последним данным эти популяции, ранее указываемые как *Alona verrucosa* (Синев, 2002) или *A. cf. verrucosa* (Котов и др., 2010), принадлежат к подвиду *Anthalona harti harti* Van Damme et al., широко распространенному в Средиземноморье, Африке и тропиках Азии.

В род *Brancelia* Van Damme et Sinev перемещены балканские пещерные виды *B. hercegovinae* (Brancelj), *B. sketi* (Brancelj) и *B. stochi* (Brancelj), ранее относившиеся к роду *Alona* и отличающиеся рядом адаптаций к подземному образу жизни, в первую очередь утратой органов зрения и специализированным пищедобывающим аппаратом, приспособленным для сбора мельчайших пищевых частиц (Van Damme, Sinev, 2011). Показано, что эти виды не родственны алонинам, населяющим наземные водоемы Европы и Средиземноморья, что указывает на их значительную древность.

Параллельно продолжается изучение разнообразия *Alona* s. l. наземных водоёмов Европы. При ревизии вида *Alona azorica* Frenzel et Alonso показано, что этот вид имеет более узкое распространение, чем считалось ранее, встречаясь только на Азорских островах и в западной влажной части Иберийского полуострова, в то время как в его юго-восточной засушливой части обитает близкий вид *A. anastasia* Sinev, Alonso, Miracle et Sa-huquillo, вероятно, также встречающийся и в Северной Африке (Sinev et al., 2012). Переописаны редкие европейские виды *Alona karelica* Stenroos, *Alona weltneri* Keilhack и *A. moniezi* Richard (Van Damme et al., 2011b), уточнено их таксономическое положение — первый является единственным голарктическим представителем группы видов *pulchella*, второй относится к группе видов *costata*, а третий к группе *elegans*. На сегодняшний момент можно сказать, что фауна Европы в отношении видового состава рода *Alona* s.l. изучена относительно полно.

Этого совсем нельзя сказать о других регионах, в том числе и о Северной Азии. Два новых родственных вида — *A. irinae* Sinev, Alonso et Sheveleva и *A. floessneri* Sinev, Alonso et Sheveleva, недавно описаны из Южной Сибири и Монголии (Sinev et al., 2009). Они родственны обитающему на территории Испании виду *Alona salina* Alonso, приуроченному к соленым озерам. *A. floessneri* обитает в солоноватых и соленых озерах Монголии и Тувы, в частности, в озере Убсу-Нур, *A. irinae* — в пресных водоемах.

Интересные результаты были получены при исследовании донных отложений озер Шпицбергена (Nevalainen et al., 2011). В них были обнаружены головные щиты и экзувии вида *Alona*, не встречающегося в современной фауне архипелага и, по-видимому, конспецифичного гренландскому виду *Alona bergi* Røen.

Активно изучаются и некоторые другие группы алонин. Ревизия североевразийских таксонов рода *Acroperus* Baird (Sinev, 2009) показала, что на этой территории обитают два хорошо отличающихся вида, *A. harpae* (Baird) и *A. angustatus* Sars, а таксоны *A. neglectus* Lilljeborg и *A. alonoides* Hudendorff являются синонимами последнего. В отличие от подавляющего большинства хидорид, виды рода отличаются большой изменчивостью формы тела, и использование этого признака в их классификации приводило к значительной путанице. Изученные виды надежно различаются по не подверженным изменчивости признакам, в частности по строению плавательных антенн, зубцов задне-нижнего угла створок и постабдомена самца.

Новые данные по роду *Alonopsis* Sars (Sinev, Atroschenko, 2011) подтвердили его валидность, опровергнув бытовавшее мнение Н.Н. Смирнова (1971) о необходимости включения его в состав рода *Acroperus*. Оба рода являются сестринскими группами, имеющими большое число общих черт, но эволюционировавшими в разных направлениях.

Ревизия рода *Leydigia* Kurz в объеме мировой фауны (Kotov, 2009; Kotov, Alonso, 2010) показал, что в нём насчитывается 14 известных видов. На территории России, как и считалось ранее (Смирнов, 1971), обитают два вида рода — *L. acanthocercoides* (Fischer) и *L. leydigi* (Schödler).

В ходе исследования фауны кладоцер бассейна р. Зея (Амурская область) были обнаружены два новых вида алонин (Котов, Синев, 2011). Один из них *Monospilus daedalus* Kotov et Sinev — второй представитель ранее считавшегося монотипическим рода, отличается от известного *M. dispar* Sars присутствием латеральных выростов на створках. Новый вид *Nedorhynchotalona chiangi* Kotov et Sinev отнесен к новому роду, внешне сходному с родом *Rhynchotalona*, но обладающему совершенно иным строением постабдомена и аппарата торакальных конечностей. Этот таксон ранее указывался для фауны Китая как «*Rhynchotalona falcata*» (Chiang, Du, 1979).

Отряд Harplopoda

Семейство Leptodoridae. Около 170 лет этот отряд Cladocera считался представленным единственным видом *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), широко распространенным в умеренных широтах Северного полушария. История его первоначального описания прослежена в интересной публикации Дюмона и Холлвелла (Dumont, Hollwedel, 2009). Широкомасштабное морфологическое исследование вида по его евразийскому ареалу от Сло-

вакии и Польши до Дальнего Востока (Korovchinsky, Voikova, 2008) выявило очень большую перекрывающуюся изменчивость признаков, не позволяющую выделить какие либо дифференцированные внутривидовые единицы. Только одна небольшая выборка особей из дальневосточного озера Болонь довольно заметно отличалась от прочих, что наталкивало на мысль о возможном существовании еще одного неизвестного вида рода. Также было высказано осторожное предположение о реальности существования пещерного вида *L. pellucida* Josef, описанного из подземных вод Балканского полуострова и впоследствии признанного мифическим.

Последующее исследование нового материала из водоемов нижнего течения Амура подтвердило предположение о существовании нового вида рода, который был описан под названием *L. richardi* Korovchinsky (Korovchinsky, 2009). Это название было дано в честь известного французского зоолога Ю. Ришара, который впервые со своим соавтором (Porpe, Richard, 1890) упомянул о нахождении мелкой лептодоры в одном из озер Китая и предположил, что она может относиться к новому виду. Новый вид отличается от *L. kindtii* значительно меньшими размерами тела ювенильных и взрослых особей (одна исследованная популяция *L. kindtii* из дельты Волги также характеризовалась необычно мелкими размерами взрослых особей, но отличалась от нового вида другими признаками) и иными пропорциями тела — относительно более крупной головой и более коротким абдоменом, относительно более длинной раковинкой, в среднем меньшим числом щетинок плавательных антенн и торакальных конечностей первой пары. Оба вида также различаются структурой хватательного органа самцов и вооружением передней дистальной щетинки второго членика торакальных конечностей первой пары. На юге Дальнего Востока ареалы обоих видов перекрываются, но совместно оба вида встречены не были. Распространение *L. richardi* остается мало известным, но, очевидно, захватывает, помимо юга Дальнего Востока России, восток и юго-восток Китая и Японию.

По неисповедимому стечению обстоятельств представители рода *Leptodora* стали в последнее время объектом ещё двух других, но уже молекулярно-генетических исследований, которые пришли к интересным, но отчасти разным выводам относительно их разнообразия на просторах Голарктики. Одна группа исследователей (Xu et al., 2011), используя материал из 18 европейских, 7 азиатских и 1 североамериканской популяции, обнаружила, что они относятся к трем основным группировкам (кладам): европейско-сибирской (А), восточноазиатской (Б) и североамериканской (В). Две первые, в свою очередь, подразделяются на две субклады: А1 — распространена от Центральной Европы до Джунгарского бассейна на северо-западе Китая и юга Сибири (Новосибирская и Томская области), А2 — на юге Малой Азии; Б1 — на востоке Китая и Б2 в японском оз. Бива. Степень генетической дивергенции клад колеблется от 4.48 до 17.3%. Столь значительная генетическая дифференциация трех основных пространственно разобщённых группировок лептодор свидетельствует об их видовом статусе, а малоазиатская и японская популяции достойны подвидового статуса. Таким образом, политипичность рода подтвердилась уже на генетическом уровне, в том числе и в отношении валидности вида *L. richardi*, распространённого на востоке Азии (клада Б). Однако же, ситуация усложняется тем, что на огромном пространстве от Дальнего Востока до бассейна Волги распространена не "чистокровная" *L. kindtii*, а гибриды этого вида и *L. richardi*, не различимые морфологически. Они имеют митохондриальную ДНК первого вида и ядерную ДНК второго, что указывает на их происхождение от скрещивания самок *L. kindtii* и самцов *L. richardi*. Эти гибриды, появившиеся, вероятно, около 10 тыс. лет назад, стали успешно продвигаться из района Амура, района первичной гибридизации, на запад, вытесняя *L. kindtii* s.str., которая обитает ныне лишь в Европе к западу от бассейна Волги.

Другое исследование (Millette et al., 2011) обнаружило в Северной Америке две и в Евразии пять генетически различных групп популяций *Leptodora*, которые достойны по уровню дивергенции (5–20%) видового статуса. На западе Евразии одна из этих групп широко распространена от Ирландии до европейской части России, а две другие узко — в одном из карстовых озер на Балканах и в Малой Азии. На востоке Евразии одна группа занимает территорию от Байкала до Приморского края, юго-востока Китая и обнаружена также в древнем японском оз. Сува, а другая в оз. Бива.

Сравнивая результаты двух описанных исследований, видно, что они во многом совпадают, выявляя широкую картину политипичности и аллопатрического видообразования у *Leptodora* в Северном полушарии. Также согласно они подтверждают факт значительной дифференциации восточноазиатских популяций, относящихся к *L. richardi*, а также уникальность малоазиатских особей и особей из оз. Бива. Вместе с тем, второе исследование не обнаружило присутствие гибридов, что, возможно, связано с наличием лишь ограниченного материала с огромной промежуточной территории от Волги до Дальнего Востока.

Отряд Onychopoda

Семейство Polyphemidae. Подобное предыдущим молекулярно-генетическое исследование было проведено несколько ранее в отношении *Polyphemus pediculus* (L.) s.l. по всему ареалу таксона в Евразии и Северной Америке (Xu et al., 2009). Обнаружено девять сильно дивергировавших (генетические различия 6.3–24%) аллопатрических и симпатрических популяционных группировок (клад) — пять в первом и четыре во втором регионе. В Евразии на западе отмечены 3 симпатрические клады, одна из которых распространена от Западной Европы до Средней Сибири, вторая — от Европейской России до юга Дальнего Востока, а третья была представлена единично на северо-западе и севере европейской России. Из восточных клад одна приурочена к югу Дальнего Востока, а вторая к японскому острову Хонсю. Ещё одна популяция с Южного Сахалина была близка к таковым с западного побережья Северной Америки. Все найденные генетические группировки представляют, очевидно, отдельные виды.

Межвидовые гибриды

Обнаружение в ряде групп дафний (*D. longispina*, *D. pulex*, *D. carinata*) многочисленных и широко распространенных в природе межвидовых гибридов (Wolf, Mort, 1986; Hebert, 1987; Schwenk, Spaak, 1997 и др.) явилось значительным открытием последних десятилетий. Было также показано, что гибридизация играла, вероятно, определенную роль в эволюции и видообразовании дафний (Dufresne, Hebert, 1994; Benzie, 2005), однако, попытка придать видовой статус гибридам европейских лимнических дафний (Flössner, 1993, 2000), которые имеют недавнее происхождение и постоянно воспроизводятся в разных водоемах, вряд ли оправдана (Benzie, 2005).

В пелагических сообществах водоемов Северной Евразии основную роль играют часто сосуществующие гибриды видов группы *D. longispina* (*D. longispina*, *D. galeata*, *D. hyalina*, *D. cucullata*), которые широко распространены и в России от её европейской части до Сибири, а в северных широтах — гибриды группы *D. pulex* (Weider, Hoback, 1997).

Несмотря на очень высокую степень гибридизации, родительские виды остаются хорошо различимы морфологически и дифференцированы генетически в среднем на 12.5% (Schwenk, Spaak, 1997; Giessler et al., 1999; Benzie, 2005). Причина сохранения видовой дифференциации кроется в существовании репродуктивной изоляции (Keller et al., 2007). Родительские виды продуцируют гораздо больше гамогенетических самок, чем гибриды, количество вылуплений которых из покоящихся яиц меньше, а самки несут больше пустых эфиппиев. Следовательно, способность к половому размножению у гибридов первого поколения заметно понижена по сравнению с родительскими видами. Успеху первых, их частому преобладанию в сообществах способствует партеногенетическое размножение и лучшие конкурентные возможности. Изменения пресса хищничества способствуют сосуществованию родительских видов и гибридных форм (Spaak, Voersma, 2006). Появлению гибридов могут способствовать изменения условий среды, в том числе термальные условия и антропогенное воздействие (эвтрофирование), последствия которого сказываются длительно, даже после возвращения озерных экосистем к прежнему трофическому статусу (Keller et al., 2008) и исчезновению вселившегося прежде вида *D. galeata*, стимулировавшего гибридизацию (Rellstab et al., 2011). Изменения в таксономическом составе оказываются частично необратимыми.

Несмотря на широкую и массовую распространенность гибридов дафний, они далеко не всегда учитываются при исследовании планктонных сообществ. Весьма мало известны они, за исключением единичных случаев (например, Коровчинский, 1997; Коровчинский, Бойкова, 2009; Шевелева, Помазкова, 1995), и в нашей стране. Это связано как с их общей малой исследованностью, так и отсутствием данных о них в большинстве современных определителей (см. Определитель ..., 1995; Benzie, 2005; Hudeč, 2010; Котов и др., 2010). Данные по их морфологии, хотя и не очень подробные, и определительные ключи имеются только в публикациях Д. Флэсснера (Flössner, 1993, 2000) (см. также Смирнов и др., 2007). Впоследствии было предложено определение всех форм близких к *D. longispina* по молекулярно-генетическим параметрам (Billiones et al., 2004; Thielsch et al., 2009). При этом отмечалось, что определение по последним согласуется с морфологическими признаками, но никаких конкретных данных в отношении последних представлено не было. Последующее сравнительное исследование форм комплекса *D. longispina* показало особенную надёжность при их определении электрофоретического метода и анализа микросателлитов, хотя результаты могли заметно различаться, особенно в отношении гибридов (Dlouhá et al., 2010). Затрудняет процесс присутствие бэкриссов (потомков обратного скрещивания гибридов с родительскими видами) и гибридов второго поколения (F₂). Подчеркивается, что определение по морфологическим признакам сильно зависит от опыта исследователя, здесь требуются подробные дополнительные изыскания. Таким образом, можно констатировать, что процедура определения гибридных форм всё ещё находится на начальном этапе разработки и неотложно требует приложения дальнейших усилий с применением параллельного использования разных методик.

Все исследованные популяции *Bosmina* (*Bosmina*) из Арктической Канады оказались полиплоидными гибридами (Little et al., 1997). До сего времени известен только один из родительских видов этой формы — *B. (Bosmina) lideri* De Melo et Hebert, неправомерно отнесенный упомянутыми авторами к подроду *B. (Sinobosmina)*. При этом данные популяции размножаются исключительно путем партеногенеза, способность к половому размножению у них полностью утрачена, в одном водоеме обычно присутствует лишь один, редко два клоны. К сожалению, с тех пор никаких новых работ по этим полиплоидным гибридным босминам выполнено не было. По аналогии следует ожидать присутствие подобных форм в евразийской Арктике.

Предполагаемые гибриды также выявлены при помощи морфологического анализа у представителей рода *Ilyocryptus* (Kotov, Štifter, 2005).

Некоторые виды рода *Bythotrephes* (Onychopoda) также скрещиваются с образованием гибридных форм (Литвинчук, 2007), морфологические признаки которых могут быть очень переменными. Так же, как было описано выше, гибриды могут быть и среди представителей рода *Leptodora* (Xu et al., 2011), но они, в отличие от таковых предыдущего рода, не могут быть определены без генетического анализа.

Фаунистические исследования

До недавнего времени авторы данного обзора в основном сосредотачивались на разработке систематики отдельных таксонов Cladocera и избегали обработок коллекций этих ракообразных, собранных в каких либо регионах по причине недостаточной изученности многих видов и частой невозможности их правильного определения. Но в отношении небольшой коллекции зоопланктона из бассейна р. Зеи (Амурская область) эта традиция была изменена, поскольку в ней было найдено необычно много форм ветвистоусых, до сих пор не известных науке или не отмечавшихся в пределах России (Котов и др., 2011а, б; Котов, Синёв, 2011). Отчасти о них

было упомянуто выше. В общей сложности здесь найден 61 вид клadoцер. Как новые для науки описаны представители одного рода (*Nedorhynchotalona*) и шести видов, еще один род (*Ephemeropus*) и шесть видов впервые указаны для фауны России. Не все таксоны могли быть обработаны окончательно из-за общей неопределенности их статуса и наличия малого количества экземпляров. Предварительно можно было заключить, что фауна клadoцер района Зеи, также как, вероятно, и всего приамурского региона Дальнего Востока составлена из двух основных элементов — эндемиков востока Азии, среди которых имеются восточносибирские-дальневосточные и южноазиатские-дальневосточные виды, и гораздо более широко распространенных палеарктических видов. Для восьми теплолюбивых таксонов бассейн Амура является, вероятно, северной границей их распространения. Около трети видов, характеризующиеся как очень широко распространенные и не имеющие определенного систематического статуса, не могли быть пока классифицированы с зоогеографической точки зрения. Эта работа еще раз показала малую степень изученности гидрофауны Сибири и Дальнего Востока и необходимость продолжения ее детальных систематических и фаунистических исследований.

Уже давно было сказано, что "фаунистические отчеты относятся к наименее эффективным таксономическим публикациям" (Майр, 1971). В контексте современного подхода (см. Смирнов и др., 2007) становится очевидным, что фаунистические исследования должны вестись в настоящее время на новом уровне. Они только тогда будут иметь научный смысл, если их результатом явятся не публикации голых таксономических списков, а систематическо-фаунистические исследования, при которых представители местных фаун будут изучаться более подробно, сравниваясь с детальными описаниями особей типовых и других хорошо описанных популяций соответствующих видов для доказательства или опровержения их конспецифичности (Frey, 1982, 1987а, б; Коровчинский, 1992; Смирнов и др., 2007). Еще большее значение имеет углубленный морфолого-систематический, а если возможно, также генетический анализ отдельных таксонов – видов, групп видов или родов. В связи с вышесказанным в последней из перечисленных работ приводился список сравнительно хорошо описанных видов Cladocera, обитающих на севере Евразии, и источников, где помещены их описания, с данными которых исследуемый материал необходимо сравнивать. К настоящему моменту этот список оказалось возможным пополнить новыми видами, исследования которых были проведены в совсем недавнее время, многие из которых упоминались выше (табл. 1).

Описания перечисленных таксонов легко получить, обратившись к авторам данного обзора.

В современных условиях, когда стало ясно, что систематическое разнообразие клadoцер значительно выше, чем это полагалось ранее, многие из них ещё остаются неизвестными науке, а другие имеют неопределенный статус, процесс определения видов заметно усложнился. Усугубляет ситуацию отсутствие современного полноценного определителя, издание которого задерживается из-за необходимости проведения ревизий многих плохо описанных таксонов. В такой ситуации при определении видов лучше прибегать к помощи специалистов, а при невозможности этого стараться документировать свои определения, делая хотя бы небольшие описания таксонов, особенно вызывающих затруднения, иллюстрируя их рисунками и фотографиями. Также необходимо создавать коллекции проб ветвистоусых из местных водоёмов или сохранять хотя бы некоторые из них, содержащие особо интересные и редкие виды. Такие архивные и коллекционные материалы помогут в будущем перепроверить и исправить имеющиеся определения таксонов, что невозможно сделать при наличии лишь одних таксономических списков.

Современные подходы и методы систематических исследований

Как уже указывалось ранее (Смирнов и др., 2007), уровень морфолого-систематических исследований Cladocera в последние десятилетия в целом значительно повысился благодаря применению сравнительно-популяционного подхода и детальности описаний таксонов (Frey, 1982, 1987а, б; Коровчинский, 1992). Это позволяет во многих случаях выявлять и описывать реальные биологические виды и другие таксоны.

Примерно в то же время с начала 1970-х гг. начала развиваться популяционная генетика Cladocera (Hebert, 1974, 1987), которая в последние два десятилетия приобрела особую популярность. В ее рамках, с применением электрофоретических и молекулярно-генетических методов удалось исследовать многие ранее неизвестные стороны биологии ветвистоусых, в том числе доказать наличие среди них многочисленных гибридных популяций (Wolf, Mort, 1986; Schwenk, Spaak, 1997 и др.), попытаться глубже проникнуть в проблемы филогении, видообразования и систематики. В последнем случае, как и для других групп организмов, предложено внедрение универсального генетического кодирования (баркодинга) таксонов, прежде всего на основе митохондриального гена COI (Costa et al., 2007). Вместе с тем, нельзя не отметить, что в области систематики специалисты-генетики нередко переоценивают свои возможности и наряду с некоторыми положительными моментами внесят немало путаницы, пренебрегая точным параллельным изучением морфологии организмов и игнорируя приемы и правила таксономических исследований (см., например, Colbourne et al., 2006; Petrusek et al., 2008).

Научная классификация организмов развивается уже в течение весьма длительного времени, за которое успели накопиться различные коллекционные материалы, в том числе типовые, множество описаний, изображений, названий таксонов, которые нельзя игнорировать, а следует неукоснительно учитывать, анализировать и систематизировать. Вся предыдущая система классификаций строилась почти исключительно на основе морфологии, поэтому систематика обречена в своей основе продолжать ту же практику, развивая и совершенствуя её, дополняя новыми подходами и методами типа молекулярно-генетических, которые должны аккуратно встраиваться в существующую систему, а не ломать ее.

Практика показывает, что только в содружестве с профессиональными систематиками-морфологами работа генетиков может привести к получению интересных, и, главное, надежных данных (см., например, Kofínek,

Hebert, 1996; Ishida et al., 2006; Kotov et al., 2009). Последние в принципе согласны с этим (см., например, Costa et al., 2007), но в своей практической работе склонность к комплексности подхода демонстрируют достаточно редко. Необходимо также подчеркнуть, что систематик-морфолог, занимаясь детальным исследованием материала, может в большинстве случаев вполне самостоятельно достичь адекватных результатов, не используя данные генетиков, тогда как последние в этой проблеме оказываются гораздо более зависимыми от получения надежных морфолого-таксономических данных.

Таблица 1. Дополнение к списку хорошо описанных видов Cladocera (см. Смирнов и др., 2007), данные по которым могут использоваться для сравнения с представителями региональных фаун России

Вид	Источник
Sididae	
<i>Diaphanosoma amurensis</i> Korovchinsky et Sheveleva, 2009	Korovchinsky, 2000; Коровчинский, Шевелёва, 2009
<i>D. pseudodubium</i> Korovchinsky, 2000	
<i>Latona setifera</i> (O.F. Müller, 1776)	Korovchinsky, 2008
<i>Pseudosida szalayi</i> (Daday, 1898)	Korovchinsky, 2010
Daphniidae	
<i>Daphnia hrbackei</i> Juračka, Korinek et Petrusek	Juračka et al., 2010
Macrothricidae	
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady, 1867	Kotov, 20076, 2008a
<i>Macrothrix dadayi</i> Behning, 1941	
Eurycercidae	
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	Bekker et al., 2012
<i>E. pompholygodes</i> Frey, 1975	
<i>E. macracanthus</i> Frey, 1973	
<i>E. nipponica</i> Tanaka et Fujita, 2002	
Chydoridae	
<i>Alonopsis elongata</i> (Sars, 1861)	Sinev, Atroschenko, 2011
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	Sinev, 2009
<i>A. angustatus</i> Sars, 1863	
<i>Leydigia acanthocercoides</i> (Fischer, 1854)	Kotov, 2009
<i>L. leydigi</i> (Schödler, 1863)	
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1861) (syn. <i>Alona rectangula</i>)	Frey, 1988; Sinev, 2001; Van Damme, Dumont, 20086
<i>Alona karelica</i> Stenroos, 1897	Van Damme et al., 20116
<i>A. weltneri</i> Keilhack, 1905	
<i>A. moniezi</i> Richard, 1888	
<i>A. irinae</i> Sinev, Alonso et Sheveleva, 2009	Sinev et al., 2009
<i>A. floessneri</i> Sinev, Alonso et Sheveleva, 2009	
<i>Nedorhynchotalona chiangi</i> Kotov et Sinev, 2011	Котов, Синева, 2011
<i>Monospilus daedalus</i> Kotov et Sinev, 2011	
<i>Disparalona ikarus</i> Kotov et Sinev, 2011	
<i>Pleuroxus annandalei</i> (Daday, 1908)	Kotov, Sheveleva, 2008
<i>P. pamirensis</i> (Werestschagin, 1923)	
<i>P. smirnovi</i> Kotov, 2008	Kotov, 20086
<i>Chydorus irinae</i> Smirnov et Sheveleva, 2010	Смирнов, Шевелёва, 2010
<i>Anchistropus emarginatus</i> Sars, 1862	Van Damme, Dumont, 2007
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)	
Bosminidae	
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	Kotov et al., 2009
<i>B. fatalis</i> Burckhardt, 1924,	
<i>B. coregoni</i> Baird, 1857	
<i>B. tanakai</i> Kotov, Ishida et Taylor, 2009	
Leptodoridae	
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	Korovchinsky, Boikova, 2008
<i>L. richardi</i> Korovchinsky, 2009	Korovchinsky, 2009

Процедура выявления генетически отличающихся форм Cladocera при отлаженной методике протекает достаточно быстро, но при этом такие формы далеко не всегда могут быть отнесены к известным таксонам, поскольку группы, с которыми имеют дело, особенно часто это представители родов *Daphnia* или *Bosmina*, остаются исследованными ещё очень недостаточно. Тогда в обиход начинают вводиться произвольные наименования типа "панарктическая *D. pulex*", "европейская *D. pulex*", "восточноарктическая *D. pulicaria*", "западнопалеарктическая *D. pulicaria*" (Marková et al., 2007) или названия клад (*Polyphemus*): "Nearctic 1 - NA1", "Palearctic 2 - PA2", "Palearctic 3 - PA3" и т.д. (Xu et al., 2009). В итоге получается, что в оборот вводится параллельная систематической другая система форм, произвольная и неопределённая, могущая вызывать значительные затруднения.

Вполне понятно, что такие формы должны быть непременно исследованы с применением классических таксономических методов с целью описания традиционных таксонов. Но такая работа, при малом числе специалистов, требовании кропотливой морфологической обработки, анализа литературы, описаний, синонимии и пр. протекает гораздо медленнее. По этой причине дисбаланс между степенью вовлечённости ряда ключевых

групп Cladocera в различные генетические, экологические и другие исследования, число которых велико и стремительно умножается, и фактом совершенно недостаточной разработки их систематики остается удручающей проблемой без надежды на скорое разрешение.

С 1960–70-х гг., когда начались более детальные морфологические и популяционно-генетические исследования Cladocera, систематически были изучено около 540 таксонов видового уровня (Коровчинский, неопубл. данные). Большая часть их относилась к семействам Chydoridae (43%), Daphniidae (15%) и Sididae (10%) и в основном (75%) была исследована чисто морфологически с большой степенью детальности, остальные – морфологически и генетически. Из последних видов только около 40 (7.3%) были хорошо описаны морфологически и могут считаться валидными, тогда как остальные оказались описанными схематично или даже совсем не описанными. Из этого следует, что генетические исследования, претендующие играть определяющую роль в современной зоологии, имеют очень незначительное положительное влияние на систематику Cladocera. Учитывая также, что результаты выявления видов на основе подробных морфологических и генетических исследований обычно совпадают (см., например, Costa et al., 2007; Korovchinsky, 2009; Millette et al., 2011; Bekker et al., 2012), следует, очевидно, рассматривать генетические признаки лишь как полезное дополнение к их общей совокупности. В частности, они весьма полезны тем, что позволяют, как экспресс-метод, быстро выявить степень различия группировок в имеющемся материале, что бывает трудно сделать, если различия слабо проявляются морфологически. Генетические данные также во многом незаменимы при исследованиях популяционной структуры, систем размножения, гибридизации, дисперсии в пространстве, отчасти филогении.

Некоторые итоги

Суммируя имеющуюся информацию, можно выявить фонд данных по фауне Cladocera России и сопредельных государств. Он состоит из большого числа накопившихся литературных источников, представляющих собой многочисленные списки видов, иногда аннотированные, более редко их описания, а также определители разного времени и содержания. Более подробные сведения об этом можно найти в ряде обзоров (Коровчинский, 1992; Смирнов и др., 2007; Коровчинский, 2007).

Опубликованная информация представляется с современных позиций далеко не всегда достоверной и должна использоваться с большой осторожностью, проверяться данными новых систематических ревизий. Таковых за последние десятилетия сделано немало, и они касаются на сегодняшний день 93-х видов ветвистых, обитающих в Северной Евразии (~ 38% от известных здесь) (см. списки: Смирнов и др., 2007: с. 19–21 и в данной статье). Только с этими видами и теми, которые будут прибавляться к их списку в результате проведения систематических ревизий, можно вести дальнейшую продуктивную работу, в том числе, проверять и корректировать старые данные. Сведения по части ревизованных видов вошли в новые определители (Смирнов, 1992, 1996; Korovchinsky, 1992; Коровчинский, 2004; Orlova-Bienkowskaja, 2001; Kotov, Štifter, 2006; Определитель, 1995, Котов и др., 2010), но многие остаются рассеянными в литературе. К сожалению, ещё очень немного надёжных сведений имеется по родам *Daphnia* и *Bosmina*, очень разнообразных в пределах Евразии и часто вызывающих затруднения при определении. Немало вопросов ставит также определение гибридных форм (см. выше). Валидность многих таксонов неясна, немало видов ещё остаются неизвестными науке, неописанными, и по этим причинам даже с помощью новейшей литературы определение можно провести лишь приблизительно до уровня рода или группы видов.

Знания о географическом распространении ревизованных видов остаются ограниченными. Большая часть их исследовалась только по европейскому материалу, нередко взятому лишь из единичных популяций, другие более широко, только некоторые достоверно известны как обитающие от запада до крайнего востока Евразии (например, *Daphnia curvirostris*, *Bosmina longirostris*, *Alona costata*, *Acroperus harpae*). Также уже имеется несколько хороших описаний видов с Дальнего Востока, часть которых, очевидно, является локальными эндемиками или эндемиками Восточной Азии (Котов и др., 2011б). Огромная же промежуточная область Сибири остаётся особенно недостаточно исследованной. Для подавляющего большинства известных видов оказывается неясным каковы границы их ареалов, насколько далеко они распространены на восток и запад, север и юг. Попытку очертить ареалы можно сделать пока только в отношении очень немногих уже достаточно изученных таксонов (см. Коровчинский, 2004; Bekker et al., 2012). Дополнительную сложность представляют виды, проникающие в южные области Северной Евразии (Кавказ и Закавказье, Средняя Азия, юг Сибири и Дальнего Востока) из более южных регионов. На востоке Евразии степень фаунистического смещения увеличивается ещё и за счет нахождения здесь видов первоначально описанных с американского континента.

Новая система представлений о видовом разнообразии Cladocera мировой фауны и Северной Евразии, в частности, находится на стадии интенсивного развития. Она формируется в основном на прочном фундаменте подробных морфолого-систематических, отчасти молекулярно-генетических исследований. Только меньшая часть видов оказывается достаточно описанной, многие другие ждут своей очереди. Лишь для небольшой их части можно обрисовать контуры ареалов, для других они едва просматриваются, а для большинства известны лишь единичные местонахождения. Описать достаточно адекватно какую либо из локальных фаун, даже в пределах сравнительно хорошо изученных Европы или Европейской России, пока не представляется возможным.

Мы признательны Н.Н. Смирнову за плодотворное сотрудничество и обсуждение изложенных результатов. Проведённые исследования поддержаны грантами РФФИ (инициативные проекты 09–04–00201-а, 11–04–01252-а и 12–04–00207-а; экспедиционные гранты 10–04–0009-к, 11–04–10038-к и 12–04–10038-к) и программой Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Список литературы

- Беккер Е.И. Морфология, систематика и филогения ветвистоусых ракообразных рода *Eurycerus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Euryceridae) мировой фауны. Дисс. ... канд. биол. н. // М.: ИПЭЭ РАН, 2012. 242 с.
- Глаголев С.М. Морфология конечностей некоторых видов рода *Daphnia* и ее значение для систематики рода // В кн.: Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, 1983. С. 61–93.
- Глаголев С.М. Морфология, систематика и географическое распространение ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* Евразии. Дисс. ... канд. биол. н. // М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. 226 с.
- Голубцов А.С. “Пучки видов” рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обедненных рыбных сообществах как особый модус эволюции // В кн.: Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: КМК, 2010. С. 96–123.
- Зоология беспозвоночных. Т. 2: от артропод до иглокожих и хордовых. М.: КМК, 2008. С. 513–935.
- Коровчинский Н.М. Современное состояние проблемы систематики ветвистоусых ракообразных // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных, СПб.: Гидрометеиздат, 1992, С. 4–45.
- Коровчинский Н.М. Наблюдения за пелагическим рачковым зоопланктоном озера Глубокого в 1991–1993 годах // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. 1997. Т. 7. С. 9–22.
- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Степорода мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) // М.: КМК, 2004. 410 с.
- Коровчинский Н.М. Систематика Cladocera в контексте гидробиологии // В кн.: Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Н. Новг.: Вектор ТиС, 2007. С. 74–93.
- Коровчинский Н.М., Бойкова О.С. Пелагический рачковый зоопланктон озера Глубокого в 1999–2008 годах и некоторые итоги его многолетних наблюдений // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. 2009. Т. 10. С. 39–50.
- Коровчинский Н.М., Шевелева Н.Г. Один новый и один редкий вид рода *Diaphanosoma* Fischer 1850 (Crustacea, Cladocera, Sididae) из бассейна реки Амур // Зоол. ж. 2009. Т. 88, № 3. С. 289–299.
- Котов А.А. Морфология, систематика и филогения ветвистоусых ракообразных отряда Anomopoda (Crustacea, Branchiopoda). Дисс. ... докт. биол. н. // М.: ИПЭЭ РАН, 2006. 503 с.
- Котов А.А., Синев А.Ю., Глаголев С.М., Смирнов Н.Н., Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 1. Зоопланктон. М.: КМК, 2010. С. 151–276.
- Котов А.А., Коровчинский Н.М., Синев А.Ю., Смирнов Н.Н. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 3. Систематико-фаунистический и зоогеографический анализ // Зоол. ж. 2011а, Т. 90, № 4. С. 402–411.
- Котов А.А., Синев А.Ю. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 2. Описание новых таксонов // Зоол. ж. 2011. Т. 90, № 3. С. 272–284.
- Котов А.А., Синев А.Ю., Коровчинский Н.М., Смирнов Н.Н., Беккер Е.И., Шевелева Н.Г. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 1. Новые таксоны для фауны России // Зоол. ж. 2011б. Т. 90, № 2. С. 131–142.
- Литвинчук Л.Ф. Систематика и биология рода *Bythotrephes* // В кн.: Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Н. Новг.: Вектор ТиС, 2007. С. 173–198.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Макурушин А.В., Петросян А.Г., Дятлов С.Е., Кошелев А.В. Образование эфиппия у *Wlassiscia pannonica* (Crustacea, Cladocera, Anomopoda) и критика обоснованности подсемейства Macrothricinae, предложенного Дюмоном и Сильва-Брианом (Dumont, Silva-Briano, 1998) // Вест. Мордов. универ., сер. “Биологические науки”. 2008, № 2. С. 137–140.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР, Т. 88, М.-Л.: Наука, 1964. 327 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, Т. 2. Ракообразные. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 628 с.
- Синев А. Ю. Ключ для определения ветвистоусых ракообразных рода *Alona* (Anomopoda, Chydoridae) европейской части России и Сибири // Зоол. ж. 2002. Т. 81, № 8. С. 926–939.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР, Ракообразные, 1, вып. 2, Л.: Наука, 1971. 531 с.
- Смирнов Н.Н., Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. Систематика Cladocera: современное состояние и перспективы развития // В кн.: Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Н. Новг.: Вектор ТиС, 2007. С. 5–73.
- Смирнов Н.Н., Шевелева Н.Г. *Chydorus irinae* sp. n. (Anomopoda, Chydoridae, Chydorinae) из р. Томь (Бассейн Амура, Россия) // Зоол. ж. 2010. Т. 89, № 5. С. 635–638.
- Старобогатов Я.И. Система ракообразных // Зоол. ж. 1986. Т. 65, № 12. С. 1769–1781.
- Шевелева Н.Г., Помазкова Г.И. Отряд Cladocera – ветвистоусые ракообразные // В кн.: Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). Новосибирск: Наука, 1995. С. 431–479.
- Adamowicz S.J., Petrusek A., Colbourne J.K., Hebert P.D.N., Witt J.D.S. The scale of divergence: a phylogenetic appraisal of intercontinental allopatric speciation in a passively dispersed freshwater zooplankton genus // Mol. Phyl. Evol. V. 50. P. 423–436.
- Adamowicz S.J., Purvis A. How many branchiopod crustacean species are there? Quantifying the components of underestimation // Glob. Ecol. Biogeogr. 2005. V. 14. P. 455–468.
- Bekker E.I., Kotov A.A., Taylor D.J. A revision of the subgenus *Eurycerus* (*Eurycerus*) Baird, 1843 emend. nov. (Cladocera: Euryceridae) in the Holarctic with the description of a new species from Alaska // Zootaxa. 2012. V. 3206. P. 1–40.
- Benzie J.A.H. The biogeography of Australian *Daphnia*: clues of an ancient (> 70 m.y.) origin for the genus // Hydrobiologia. 1987. V. 145. P. 51–65.
- Benzie J.A.H. The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae) // Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. V. 21. Ghent: Kenobi Productions & Leiden: Backhuys Publishers, 2005. 376 p.
- Billiones R., Brehm M., Klee J., Schwenk K. Genetic identification of *Hyalodaphnia* species and interspecific hybrids // Hydrobiologia. 2004. V. 526. P. 43–53.
- Brtek J. Checklist of the valid and invalid names of the “large branchiopods” (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata and Laevicaudata), with a survey of the taxonomy of all Branchiopoda // Zb. Slov. Narodn. Múz., Prírodné vedy. 1997. V. 43. P. 3–66.
- Chiang S.C., Du N.S. Freshwater Cladocera. Fauna Sinica. Crustacea. Peking: Science Press, Academia sinica, 1979. 297 p.

- Colbourne J.K., Wilson C.C., Hebert P.D.N. The systematics of Australian *Daphnia* and *Daphniopsis* (Crustacea: Cladocera): a shared phylogenetic history transformed by habitat-specific rates of evolution // Biol. J. Linn. Soc. 2006. V. 89. P. 469–488.
- Costa F.O., DeWaard J.R., Boutillier J., Ratnasingham S., Dooh R.T., Hajibabaei M., Hebert P.D.N. Biological identifications through DNA barcodes: the case of the Crustacea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2007. V. 64, № 2. P. 272–295.
- Dlouhá S., Thielsch A., Kraus R.H.S., Seda J., Schwenk K., Petrusek A. Identifying hybridizing taxa within the *Daphnia longispina* species complex: which methods to rely on? // Hydrobiologia. 2010. V. 643, P. 107–122.
- Dufresne F., Hebert P.D.N. Hybridization and origins of polyploidy // Proc. R. Soc. London, Ser. B–Biol. Sci. 1994. V. 258. P. 141–146.
- Dumont H.J., Hollwedel W. *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) from Bremen, Germany: discovered, forgotten, and rediscovered // Crustaceana. 2009. V. 82, № 11. P. 1457–1461.
- Dumont H.J., Silva-Briano M. A reclassification of the anomopod families Macrothricidae and Chydoridae, with the creation of a new suborder, the Radopoda (Crustacea: Branchiopoda) // Hydrobiologia. 1998. V. 384. P. 119–149.
- Ebert D. A genome for the environment // Science. 2011. V. 331. P. 539–540.
- Faustova M., Sacherova V., Sheets H.D., Svensson J.E., Taylor D.J. Coexisting cyclic parthenogens comprise a Holocene species flock in *Eubosmina* // PLOS ONE. 2010. V. 5, № 7. e11623.
- Faustova M., Sacherova V., Svensson J.-E., Taylor D.J. Radiation of European *Eubosmina* (Cladocera) from *Bosmina* (*E.*) *longispina* – concordance of multipopulation molecular data with paleolimnology // Limnol. Oceanogr. 2011. V. 56, № 2. P. 440–450.
- Flössner D. Zur Kenntnis einiger *Daphnia*-Hybriden (Crustacea: Cladocera) // Limnologica. 1993. V. 23. P. 71–79.
- Flössner D. Die Haplopora und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. Leiden: Backhuys Publ., 2000. 428 p.
- Forró L., Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Petrusek A. Global diversity of cladocerans // Hydrobiologia. 2008. V. 595. P. 177–184.
- Frey D.G. Comparative morphology and biology of three species of *Eurycerus* (Chydoridae, Cladocera) with description of *Eurycerus macrocanthus* sp. n. // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1973. V. 58. P. 221–267. (Corrections to: Comparative morphology and biology of three species of *Eurycerus* (Chydoridae, Cladocera), with a description of *Eurycerus macracanthus* sp. nov. // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1973. V. 58. P. 593).
- Frey D.G. Subgeneric differentiation within *Eurycerus* (Cladocera, Chydoridae) and a new species from Northern Sweden // Hydrobiologia. 1975. V. 46. P. 263–300.
- Frey D.G. Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera // Arch. Hydrobiol. 1982. V. 93. P. 484–502.
- Frey D.G. The non-cosmopolitanism of chydorid Cladocera: implications for biogeography and evolution // In: Crustacean biogeography (Crustacean issues 4). Rotterdam: A.A.Balkema, 1987a. P. 237–256.
- Frey D.G. The taxonomy and biogeography of the Cladocera // Hydrobiologia, 1987b. V. 145. P. 5–17.
- Frey D.G. *Alona weinecki* Studer on the subantarctic islands, not *Alona rectangula* Sars (Chydoridae, Cladocera) // Limnol. Oceanogr. 1988. V. 33, № 6. P. 1386–1411.
- Fryer G. A new classification of the branchiopod Crustacea // Zool. J. Linn. Soc. 1987a. V.91. P. 357–383.
- Fryer G. Morphology and the classification of the so-called Cladocera // Hydrobiologia. 1987b. V.145. P. 19–28.
- Giessler S., Mader E., Schwenk K. Morphological evolution and genetic differentiation in *Daphnia* species complexes // J. Evol. Biol. 1999. V. 12. P. 710–723.
- Haney R.A., Taylor D.J. Testing paleolimnological predictions with molecular data: the origins of Holarctic *Eubosmina* // J. Evol. Biol. 2003. V. 16. P. 871–882.
- Hebert P.D.N. Ecological differences among genotypes in a natural population of *Daphnia magna* // Heredity. 1974. V. 33. P. 327–337.
- Hebert P.D.N. Genetics of *Daphnia* // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 1987. V. 45. P. 439–460.
- Hebert P.D.N. The *Daphnia* of North America. An illustrated fauna // University of Guelph, Guelph, Canada, 1995. CD-ROM, distributed by the author.
- Hessen D.O., Walseng B. The rarity concept and the commonness of rarity in freshwater zooplankton // Freshw. Biol. 2008. V. 53. P. 2026–2035.
- Hudeč I. Anomopoda, Ctenopoda, Haplopora, Onychopoda (Crustacea: Branchiopoda). Fauna Slovenska, III. Bratislava: VEDA, 2010. 496 p.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). International code of zoological nomenclature. 4th edit. London: The Natural History Museum, 2000, 306 pp.
- Ishida S., Kotov A.A., Taylor D.J. A new divergent lineage of *Daphnia* (Cladocera: Anomopoda) and its morphological and genetical differentiation from *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1887 // Zool. J. Linn. Soc. 2006. V. 146, № 3. P. 385–405.
- Ishida S., Takahashi A., Matsushima N., Yokoyama J., Makino W., Urabe J., Kawata M. The long-term consequences of hybridization between the two *Daphnia* species, *D. galeata* and *D. dentifera*, in mature habitats // BMC Evol. Biol. 2011. V. 11, № 209.
- Ishida S., Taylor D.J. Mature habitats associated with genetic divergence despite strong dispersal ability in an arthropod // BMC Evol. Biol. 2007. V. 7, № 52.
- Juračka P.J., Kořínek V., Petrusek A. A new Central European species of the *Daphnia curvirostris* complex, *Daphnia hrbaceki* sp. nov. (Cladocera, Anomopoda, Daphniidae) // Zootaxa. 2010. V. 2718. P. 1–22.
- Keller B., Wolinska J., Tellenbach C., Spaak P. Reproductive isolation keeps hybridizing *Daphnia* species distinct // Limnol. Oceanogr. 2007 V. 52, №3. 984–991.
- Keller B., Wolinska J., Manca M., Spaak P. Spatial environmental and antropogenic effects on the taxon composition of hybridizing *Daphnia* // Phil. Trans. R. Soc. Ser. B. 2008. V. 363. P. 2943–2952.
- Kořínek V., Hebert P.D.N. A new species complex of *Daphnia* (Crustacea, Cladocera) from the Pacific northwest of the United States // Can. J. Zool. 1996. V. 74, № 8. P. 1379–1393.
- Korovchinsky N.M. Sididae & Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. V. 3 The Hague: SPB Academic Publishing, 1992. 82 p.
- Korovchinsky N.M. How many species of Cladocera are there? // Hydrobiologia. 1996. V. 321. P. 191–204.
- Korovchinsky N.M. Redescription of *Diaphanosoma dubium* Manuilova, 1964 (Branchiopoda: Ctenopoda: Sididae), and description of a new, related species // Hydrobiologia. 2000. V. 441. P. 73–92.
- Korovchinsky N.M. Redescription of *Latona setifera* (O. F. Muller, 1776) from the type locality and reinstatement of *Latona glacialis* Wesenberg-Lund, 1894 (Crustacea: Cladocera: Sididae) as a valid species // Steenstrupia. 2008. V. 30, № 1. P. 1–19.
- Korovchinsky N.M. The genus *Leptodora* Lilljeborg (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) is not monotypic: description of a new species from the Amur River basin (Far East of Russia) // Zootaxa. 2009. V. 2120. P. 39–52.

- Korovchinsky N.M. A taxonomic revision of *Pseudosida szalayi* 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*. 2010. V. 2345. P. 1–18.
- Korovchinsky N.M., Boikova O.S. Study of the external morphology of *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (Crustacea: Branchiopoda: Haplopoda), with notes on its relation to Cladocera and on conspecificity of populations of the species over the Eurasian range // *J. Nat. Hist.* 2008. V. 42. P. 2825–2863.
- Korovchinsky N.M., Sergeeva N.G. A new family of the order Ctenopoda (Crustacea: Cladocera) from the depths of the Black Sea // *Zootaxa*. 2008. V. 1795. P. 57–66.
- Korovchinsky N.M., Sheveleva N.G. A cladoceran similar to the American *Diaphanosoma brevireme* Sars, 1901 (Crustacea: Cladocera: Sididae) found in the Russian Far East // *Arthropoda Selecta*. 2011. V. 20, № 3. P. 145–148.
- Kotov A.A. Redescription and assignment of the chydorid *Indialona ganapati* Petkovski, 1966 (Branchiopoda: Anomopoda: Aloninae) to *Indialonini*, new tribus // *Hydrobiologia*. 2000. V. 439. P. 161–178.
- Kotov A.A. Jurassic Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) with a description of an extinct Mesozoic order // *J. Nat. Hist.* 2007a. V. 41, № 1–4. P. 13–37.
- Kotov A.A. Revision of the *hirsuticornis*-like species of *Macrothrix* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Macrothricidae) from Subantarctic and temperate regions of the southern hemisphere // *J. Nat. Hist.* 2007b. V. 41. P. 2569–2620.
- Kotov A.A. Importance of male and ephippial female characters for differentiating three Palearctic species of *Macrothrix* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda), with a redescription of *Macrothrix dadayi* Behning, 1941 // *Ann. Limnol.* 2008a. V. 44, № 1. P. 45–61.
- Kotov A.A. Finding of *Pleuroxus smirnovi* sp. nov. from the Pamir region revealed today's imperfect state of systematics and biogeography of the Chydorinae (Cladocera: Chydoridae) // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2008b. V. 93, № 2. P. 200–209.
- Kotov A.A. A revision of *Leydigia* Kurz, 1875 (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda), and subgeneric differentiation within the genus // *Zootaxa*. 2009. V. 2082. P. 1–68.
- Kotov A.A., 2011. Crustacea-Cladocera CheckList. Available on-line at <http://fada.biodiversity.be/CheckLists/Crustacea-Cladocera.pdf>
- Kotov A.A., Alonso M. Two new species of *Leydigia* Kurz, 1875 (Chydoridae, Cladocera) from Spain // *Zootaxa*. 2010. V. 2673. P. 39–55.
- Kotov A.A., Elías-Gutiérrez M. A phylogenetic analysis of *Ilyocryptus* Sars, 1862 (Cladocera: Ilyocryptidae) // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2009. V. 94, № 2. P. 208–225.
- Kotov A.A., Ishida S., Taylor D.J. A new species in the *Daphnia curvirostris* (Crustacea: Cladocera) complex from the eastern Palearctic with molecular phylogenetic evidence for the independent origin of neckteeth // *J. Plankt. Res.* 2006. V. 28, № 11. P. 1067–1079.
- Kotov A.A., Ishida S., Taylor D.J. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies // *Zool. J. Linn. Soc.* 2009. V. 156, № 1. P. 1–56.
- Kotov A.A., Jeong H.J., Lee W. Study of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) in the Southeast of Korean Peninsula led to twenty new records for Korea // *Zootaxa*. 2012. V. 3368. P. 50–90.
- Kotov A.A., Sheveleva N.G. Separation of *Pleuroxus pamirensis* (Werestschagin, 1923) from *P. annandalei* (Daday, 1908) (Cladocera: Chydoridae) // *Zootaxa*. 2008. V. 1775. P. 25–38.
- Kotov A.A., Štifter P. Notes on the genus *Ilyocryptus* Sars, 1862 (Cladocera: Anomopoda: Ilyocryptidae). 3. Interspecific hybrids *I. spinosus* x *cuneatus* from Ireland // *Arthropoda Selecta*. 2005. V. 14, № 2. P. 103–109.
- Kotov A.A., Štifter P. Cladocera: family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda) // *Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the world*, Vol. 22. Ghent: Kenobi Productions & Leiden: Backhuys Publishers, 2006. 172 p.
- Kotov A.A., Taylor D.J. A new African lineage of the *Daphnia obtusa* group (Cladocera: Daphniidae) disrupts continental vicariance patterns // *J. Plankt. Res.* 2010. V. 32, № 6. P. 937–949.
- Kotov A.A., Taylor D.J. Mesozoic fossils (>145 Mya) suggest the antiquity of the subgenera of *Daphnia* and their coevolution with chaoborid predators // *BMC Evol. Biol.* 2011. V. 11, № 129.
- Lehman N., Pfrender M.E., Morin P.A., Crease T. J., Lynch M. A hierarchical molecular phylogeny within the genus *Daphnia* // *Mol. Phyl. Evol.* 1995. V. 4, № 4. P. 395–407.
- Lieder U. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Crustacea, Cladocera) // *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 1983. V. 68, № 1. P. 121–139.
- Little T.J., De Melo R., Taylor D.J., Hebert P.D.N. Genetic characterization of an arctic zooplankton: insights into geographic polyploidy // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*. 1997. V. 264. P. 1363–1370.
- Marková S., Dufresne F., Rees D.J., Černý M., Kotlík P. Cryptic intercontinental colonization in water fleas *Daphnia pulicaria* inferred from phylogenetic analysis of mitochondrial DNA variation // *Mol. Phyl. Evol.* 2007. V. 44, № 1. P. 42–52.
- Mayer C., Leese F., Tollrian R. Genome-wide analysis of tandem repeats in *Daphnia pulex* – a comparative approach // *BMC Genomics*. 2010. V. 11. № 277.
- Millette K.L., Xu S., Witt J.D.S., Cristescu M.E. Pleistocene-driven diversification in freshwater zooplankton: Genetic patterns of refugial isolation and postglacial recolonization in *Leptodora kindtii* (Crustacea, Cladocera) // *Limnol. Oceanogr.* 2011. V.56, № 5. P. 1725–1736.
- Nevalainen L., Van Damme K., Luoto T.P., Salonen V.P. Fossil remains of an unknown *Alona* species (Chydoridae, Aloninae) from a high arctic lake in Nordaustlandet (Svalbard) in relation to glaciation and Holocene environmental history // *Polar Biol.* 2011. V. 35, № 3. 325–333.
- Nilssen J.P., Hobæk A., Petrussek A., Skage M. Restoring *Daphnia lacustris* G.O. Sars, 1862 (Crustacea, Anomopoda): a cryptic species in the *Daphnia longispina* group // *Hydrobiologia*. 2007. V. 594. P. 5–17.
- Olesen J. Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) – Character evolution and contribution of uniquely preserved fossils // *Arthr. Syst. Phyl.* 2009. V. 67. P. 3–39.
- Orlova-Bienkowskaja M.Ya. Daphniidae: genus *Simocephalus* // *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*, V. 17. Leyden: Backhuys, 2001. 130 p.
- Petrusek A., Bastiansen, F., Schwenk, K. European *Daphnia* Species (EDS) — Taxonomic and genetic keys // Frankfurt am Main: Goethe-University & Prague: Charles University, 2005. CD-ROM, distributed by the authors.
- Petrusek A., Hobæk A., Nilssen J.P., Skage M., Černý M., Brede N., Schwenk K. A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda) // *Zool. Scripta*. 2008. V. 37. P. 507–519.
- Petrusek A., Tollrian R., Schwenk K., Haas A., Laforsch C. A "crown of thorns" is an inducible defense that protects *Daphnia* against an ancient predator // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2009. V. 106. P. 2248–2252.

- Poppe S.A., Richard J. Note sur divers Entomostraces du Japon et de la Chine (*Leptodora*) // Bull. Soc. Zool. France. 1890. V. 15. P. 73–78.
- Rellstab C., Keller B., Girardclos S., Anselmetti F.S., Spaak P. Anthropogenic eutrophication shapes the past and present taxonomic composition of hybridizing *Daphnia* in unproductive lakes // Limnol. Oceanogr. 2011. V. 56. P. 292–302.
- Richter S., Olesen J., Wheeler W.C. Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) based on a combined analysis of morphological data and six molecular loci // Cladistics. 2007. V. 23, № 4. P. 301–336.
- Rylov W.M. Ueber das Vorkommen von *Pseudosida bidentata* Herrick in Kaukasus // Arch. Hydrobiol. 1933. Bd. 25. S. 133–137.
- Schwenk K., Spaak P. Ecology and genetics of interspecific hybridization in *Daphnia* // In: Ecology and Evolution of Freshwater Animals. Basel: Birkhäuser Verlag, 1997. P. 199–229.
- Shi X., Xu S., Xue C., Huang X., Liu G., Zao Y. Discovery of males of *Simocephalus himalayensis* (Cladocera, Simocephalus), with the re-description of females // Chinese J. Oceanol. Limnol. 2011. V. 29, № 1. P. 206–212.
- Sinev A.Y. Distribution and polymorphism of *Alona rectangula* Sars, 1862 (Branchiopoda: Anomopoda: Chydoridae) in Russia and surrounding countries // Arthropoda Selecta. 2001. V. 10. № 2. P. 83–86.
- Sinev A.Y. Discrimination between two sibling species of *Acroperus* (Baird, 1843) from the Palearctic (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa. 2009. V. 2176. P. 1–21.
- Sinev A.Y., Alonso M., Miracle M.R., Sahuquillo M. The West Mediterranean *Alona azorica* Frenzel & Alonso, 1988 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) is composed of two species // Zootaxa. 2012. V. 3276. P. 51–68.
- Sinev A.Y., Alonso M., Sheveleva N.G. New species of *Alona* from South-East Russia and Mongolia related to *Alona salina* Alonso, 1996 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa. 2009. V. 2326. P. 1–23.
- Sinev A.Y., Atroschenko M.M. Revision of the genus *Alonopsis* Sars, 1862 and its position within Aloninae (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa. 2011. V. 2800. P. 1–17.
- Smirnov N.N. The Macrothricidae of the world. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world, V. 1. The Hague: SPB Acad. Publ., 1992. 143 p.
- Smirnov N.N. Cladocera: the Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the world // Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world, V. 11. Amsterdam: SPB Acad. Publ., 1996. 197 p.
- Spaak P., Boersma M. Predator mediated coexistence of hybrid and parental *Daphnia* taxa // Arch. Hydrobiol. 2006. V. 167, № 1–4. P. 55–76.
- Stenderup J.T., Olesen J., Glenner H. Molecular phylogeny of the Branchiopoda (Crustacea) – Multiple approaches suggest a ‘diplostracan’ ancestry of the Notostraca // Mol. Phyl. Evol. 2006. V. 41. P. 182–194.
- Taylor D.J., Hebert P.D.N., Colbourne J.K. Phylogenetics and evolution of the *Daphnia longispina* group (Crustacea) based on 12S rDNA sequence and allozyme variation // Mol. Phyl. Evol. 1996. V. 5. № 3. P. 495–510.
- Taylor D.J., Ishikane C.R., Haney R.A. The systematics of Holarctic bosminids and a revision that reconciles molecular and morphological evolution // Limnol. Oceanogr. 2002. V. 47, № 5. P. 1486–1495.
- Thiensch A., Brede N., Petrussek A., De Meester L., Schwenk K. Contribution of cyclic parthenogenesis and colonization history to population structure in *Daphnia* // Mol. Ecol. 2009. V. 18. P. 1616–1628.
- Van Damme K. A revision of the genus *Alona* Baird, 1843 (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda). Ph. D. Thesis, Ghent: The Sate University of Ghent, 2010. 506 p.
- Van Damme K., Dumont H.J. Limb morphology of the carnivorous anomopods *Anchistropus emarginatus* Sars, 1862 and *Pseudochydorus globosus* (Baird, 1843) (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda) // Ann. Limnol. 2007a. V. 43, № 4. P. 271–284.
- Van Damme K., Shiel R.J., Dumont H.J. *Notothrix halsei* gen. n., sp. n., representative of a new family of freshwater cladocerans (Branchiopoda, Anomopoda) from SW Australia, with a discussion of ancestral traits and a preliminary molecular phylogeny of the order // Zool. Scr. 2007a. V. 36. P. 465–487.
- Van Damme K., Shiel R.J., Dumont H.J. Corrigendum. Gondwanotrichidae nom. nov. pro Nototrichidae Van Damme, Shiel & Dumont, 2007 // Zool. Scripta, 2007b. V. 36. P. 623.
- Van Damme K., Dumont H.J. Further division of *Alona* Baird, 1843: separation and position of *Coronatella* Dybowski & Grochowski and *Ovalona* gen.n. (Crustacea: Cladocera) // Zootaxa. 2008a. V. 1960. P. 1–44.
- Van Damme K., Dumont H.J. The ‘true’ genus *Alona* Baird, 1843 (Crustacea: Cladocera: Anomopoda): position of the *A. quadrangularis*-group and description of a new species from the Democratic Republic of Congo // Zootaxa. 2008b. V. 1943. P. 1–25.
- Van Damme K., Brancelj A., Dumont H.J. Adaptations to the hyporheic in Aloninae (Crustacea: Cladocera): allocation of *Alona protzi* Hartwig, 1900 and related species to *Phreatalona* gen. nov. // Hydrobiologia. 2009. V. 618. P. 1–34.
- Van Damme K., Kotov A.A., Dumont H.J. A checklist of names in *Alona* Baird 1843 (Crustacea: Cladocera: Chydoridae) and their current status: an analysis of the taxonomy of a lump genus // Zootaxa. 2010. V. 2330. P. 1–63.
- Van Damme K., Sinev A.Y., Dumont H.J. Separation of *Anthalona* gen.n. from *Alona* Baird, 1843 (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda): morphology and evolution of scraping stenothermic alonines // Zootaxa. 2011a. V. 2875. P. 1–64.
- Van Damme K., Elias-Gutiérrez M., Dumont H.J. Three rare European “*Alona*” taxa (Branchiopoda: Cladocera: Chydoridae), with notes on distribution and taxonomy // Ann. Limnol. 2011b. V. 47. P. 45–63.
- Van Damme K., Sinev A.Y. A new genus of cave-dwelling microcrustaceans from the Dinaric Region (south-east Europe): adaptations of true stygobitic Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) // Zool. J. Linn. Soc. 2011. V. 161. P. 31–52.
- Wider L.J., Hobaek A. Postglacial dispersal, glacial refugia, and clonal structure in Russian/Siberian populations of the arctic *Daphnia pulex* complex // Heredity. 1997. V. 78. P. 363–372.
- Wolf H. G., Mort M. A. 1986. Inter-specific hybridization underlies phenotypic variability in *Daphnia* populations // Oecologia. V. 68, N. 4. P. 507–511.
- Young S.S., Ni M.H., Liu M.Y. Systematic study of the *Simocephalus* sensu stricto species group (Cladocera: Daphniidae) from Taiwan by morphometric and molecular analyses // Zool. Stud. 2012. V. 51, № 2. P. 222–231.
- Xu L., Han B.P., Van Damme K., Vierstraete A., Vanfleteren J.R., Dumont H.J. Biogeography and evolution of the Holarctic zooplankton genus *Leptodora* (Crustacea: Branchiopoda: Haplophoda) // J. Biogeogr. 2010. V. 38. P. 359–370.
- Xu S., Hebert P.D.N., Kotov A.A., Cristescu M.E. The non-cosmopolitanism paradigm of freshwater zooplankton: insights from the global phylogeography of the predatory cladoceran *Polyphemus pediculus* (Crustacea, Onychopoda) // Mol. Ecol. 2009. V. 18, № 24. P. 5161–5179.

**INVESTIGATIONS OF SYSTEMATIC DIVERSITY OF CLADOCERA (CRUSTACEA: BRANCHIOPODA)
OF THE NORTHERN EURASIA – RESULTS OF RECENT YEARS**

N.M. Korovchinsky*, A.A. Kotov*, A.Yu. Sinev, E.I. Bekker***

**A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
119071 Moscow, Leninsky prospect 33*

*** Biological faculty of M.V. Lomonosov Moscow State University, 119899 Moscow, Leninskie gory*

The overview of investigations on the North Eurasian cladoceran systematics and faunistics over the recent years have been done. They concern position of Cladocera in system of the class Branchiopoda and questions of their taxonomic diversity. The problems of investigations of the particular orders and families and results of the taxonomic revisions of different taxa have been analysed. The description of the extinct order Cryptopoda, the recent family Pseudopenilidae, the representatives of which live in the depth of the Black Sea, and genomic deciphering of two *Daphnia* species may be evaluated most pronounced events. The taxonomic revisions of some species of genera *Diaphanosoma*, *Pseudosida*, *Macrothrix*, *Pleuroxus*, *Alona*, *Daphnia curvirostris* species group, more complete revisions of genera *Eurycercus*, *Leydigia*, *Acroperus*, *Alonopsis*, and descriptions of new genera *Brancelia*, *Phreatalona*, *Anthalona* (Chydoridae) have been provided; previously described genus *Coronatella* is restored as valid one. The interspecies hybridization, problems and tasks of modern systematic and faunistic investigations are discussed.

ЭКТОПАРАЗИТИЧЕСКИЕ РАКООБРАЗНЫЕ BRANCHIURA: МОРФОЛОГИЯ, ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, ПОВЕДЕНИЕ

В.Н. Михеев¹, А.Ф. Пастернак²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН
Москва 119071, Ленинский проспект, 33, vicnikmik@gmail.com

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова, РАН,
Москва 117218, Нахимовский проспект, 36, pasternakanna@hotmail.com

Статья представляет собой краткий обзор сведений о систематическом составе, видовом разнообразии, географическом распространении сравнительно небольшого подкласса ракообразных Branchiura. Все представители этой группы (одно семейство, 4 рода, около 210 видов) — облигатные эктопаразиты рыб, в основном пресноводных. Рассматриваются основные черты их морфологии, роста, развития, размножения, питания. Специальное внимание уделено их поведению (роль органов чувств при поиске и выборе хозяина, контроль локомоции, альтернативные тактики поиска хозяина), а также экологическим адаптациям, способствующим максимизации «перекрывания» популяций паразита и хозяина в пространстве и во времени. Обсуждаются особенности размерно-полового диморфизма, экология и специализация по хозяевам у симпатрических видов разного размера (*Argulus foliaceus* и *A. coregoni*), формирование агрегированного распределения паразитов и гипотеза адаптивного манипулирования поведением хозяев (host manipulation). Мы предполагаем, что виды аргулид, обитающие в пресных водоемах севера Европы, в далеких от центров их разнообразия условиях (Африка, Южная Америка, Юго-Восточная Азия) поддерживают устойчивые популяции благодаря комплексу морфологических, экологических и поведенческих адаптаций. Эти адаптации позволяют находить хозяина даже в условиях сравнительно низкой плотности популяций рыб. В заключении кратко затронуты вопросы, связанные с ущербом от Branchiura в рыбоводстве и подходы к минимизации этого ущерба.

Систематическое положение и разнообразие

Ракообразные подкласса Branchiura — компактная группа облигатных эктопаразитов рыб (иногда встречаются на земноводных и пресмыкающихся), включающая всего одно семейство Argulidae и 4 рода: *Argulus* Müller, 1785, *Chonopeltis* Thiele, 1900, *Dipteropeltis* Calman, 1912 и *Dolops* Audouin, 1837. Всего описано около 210 видов сем. Argulidae, среди которых есть морские и солоноватоводные виды, но большинство из них — обитатели пресных вод (Martin, Davis, 2001). В настоящее время известно 113 валидных видов пресноводных Branchiura, из которых 85 принадлежит к роду *Argulus*, 14 — *Chonopeltis*, 13 — *Dolops* и 1 — *Dipteropeltis* (Poly, 2008).

Самое раннее упоминание о «вшах», мешающих разведению карпов, найдено в записях китайских монахов X в. (Piasecki, Avenant-Oldewage, 2008). Первое научное описание аргулид датируется 1666 г. (Wilson, 1902). Один из наиболее известных и хорошо изученных представителей Branchiura, *Argulus foliaceus*, был описан Карлом Линнеем в его Systema Naturae как *Monoculus foliaceus* (Møller, 2009). Название Branchiura ввел Торелл (Thorell, 1864), который считал эту группу близкой к Cladocera и включал ее в состав Branchiopoda (Møller, 2009). Геллер (Heller, 1857) и Кройер (Krøyer, 1863) относили аргулид к сифоностомовым копеподам. Клаус (Claus, 1875) рассматривал Branchiura как подотряд в отр. Соперода. Сходного мнения придерживался Вильсон (Wilson, 1902). Эта точка зрения была общепризнанной почти до середины XX в. пока Рингелет (Ringuelet, 1943), опираясь на работу Мартина (Martin, 1932), не разделил Branchiura и Соперода. Фрайер (Fryer, 1956) в известной работе по паразитическим ракообразным определил Branchiura как подкласс и сделал краткий анализ классификации в его пределах. Современный анализ и филогенетическую реконструкцию Branchiura сделали Меллер с соавторами (Møller et al., 2008).

Интерес к проблеме ближайших родственников Branchiura возродился благодаря гипотезе Вингстранда (Wingstrand, 1972), согласно которой филогенетически к ним ближе всех расположены Pentastomida, паразиты дыхательных путей позвоночных. Первоначально их родство было установлено на основе сходства ультраструктуры сперматозоидов (Wingstrand, 1972). В дальнейшем родство этих групп было подтверждено молекулярно-генетическими данными (Abele et al., 1989; Lavrov et al., 2004). Ряд исследователей (Waloszek et al., 2006) не включают Pentastomida в состав Crustacea, оставляя проблему родства между Branchiura и Pentastomida открытой для дискуссии.

Название самому крупному и разнообразному роду *Argulus* (уменьшительное от греческого Argus — мифическое существо с сотней глаз) дал в 1785 г. датский натуралист Отто Мюллер (Wilson, 1902). Наряду с этим названием в конце XVIII – начале XIX вв. также использовали *Monoculus*, *Binoculus*, *Ozulus*, *Agenor*. Современное название *Argulus foliaceus* впервые появилось в научной литературе в 1806 г. (Jurine, 1806). Торелл (Thorell, 1864) дал научное описание и определение рода *Argulus* (Wilson, 1902). Ряд известных европейских и американских зоологов внесли значительный вклад в изучение морфологии, анатомии, развития, биологии и видового разнообразия Branchiura (Leydig, 1889; Wilson, 1902, 1924; Thiele, 1904; Martin, 1932; Fryer, 1956, 1968; Madsen, 1964; Shimura, 1981; Shafir, van As, 1986; Avenant-Oldewage, van As, 1990; Rushton-Mellor, Boxshall, 1994).

Строение тела

По внешнему виду большинство Branchiura напоминают эктопаразитических копепод из сем. Caligidae. Их тело, покрытое овальным карапаксом, сильно сжато в дорсо-вентральном направлении и состоит из трех частей: цефалоторакс, торакс и абдомен. Длина тела взрослых паразитов у самых мелких видов составляет всего несколько миллиметров, у самых крупных превышает 30 мм. Взрослые самки несколько крупнее самцов (Poly, 2008). Кроме того, самцы и самки хорошо различаются визуально по наличию в абдомене самцов семенников, а у самок — семяприемников. Наружные покровы, образующие экзоскелет, состоят преимущественно из хитина.

На живых рачках хорошо различимы многочисленные пигментные клетки (хроматофоры), которые концентрируются в основном в области пищеварительного тракта и органов размножения. Покровы обильно покрыты многочисленными шипиками и чешуйками. На брюшной стороне карапакса рядом с крупным синусом и кровеносными сосудами находятся участки карапакса с тонкой кутикулой и лишенные выступов. Эти участки выполняют дыхательную функцию. Форма и расположение дыхательных структур используются как диагностические признаки (Benz, Otting, 1996). В передней части карапакса сверху расположена пара крупных фасеточных глаз и позади них науплиальный глазок. Две пары антенн, мандибулы, максиллы 1-е и 2-е служат для прикрепления к хозяину и перемещения по поверхности его тела, а также для добывания пищи и чистки конечностей. Размещенные на сегментированном тораке 4 пары плавательных ног имеют типичную для ракообразных двуветвистую форму. За тораком следует несегментированный абдомен.

Первые максиллы, имеющие форму крупных присосок, служат эффективным приспособлением для прикрепления и перемещения рачков по слизистой поверхности рыбы-хозяина. У *Argulus*, *Chonopeltis* и *Dipteropeltis* присоски развиваются к концу ювенильного периода из вооруженных крючками первых максилл; у видов *Dolops* первые максиллы сохраняют дистальные крючья в течение всей жизни. Онтогенетические изменения морфологии и функций первых максилл у *A. japonicus* исследованы в деталях (Gresty et al., 1993). Вторые максиллы всех Branchiura несут на концах крючья, служащие дополнительным средством прикрепления к хозяину. Более подробные сведения о строении и функциях головных конечностей содержатся в ряде современных работ (Gresty et al., 1993; Avenant-Oldewage et al., 1994; Møller et al., 2007). Присоски, расположенные на концах гибких мускулистых стебельков, действуют независимо друг от друга и помогают рачку быстро передвигаться по поверхности тела рыбы. Перемещению и фиксации паразита на слизистой поверхности также помогают крючья на первых антеннах и многочисленные выступы на брюшной стороне (шипиками, щетинки, чешуйки).

Аргулиды — хорошие пловцы. Основной движитель — 4 пары простых торакальных плавательных конечностей, поверхность которых увеличена за счет опущенных рядов щетинок. Эти же конечности используются прикрепленными к хозяину рачками для создания тока свежей воды к дыхательным участкам на вентральной поверхности тела. Паразит, резко сгибаемый абдомен с раздвоенной лопастью на конце, может совершать энергичный бросок в толще воды.

Посредине вентральной стороны тела, несколько позади присосок, находится преоральный стилет, функции которого вызвали много дискуссий. Предположение о роли стилета в процессе всасывания пищи было быстро опровергнуто тем, что диаметр каналов внутри стилета слишком мал, и они не связаны с пищеварительным трактом. Гипотеза о сенсорной функции также не нашла убедительного подтверждения. В настоящее время принято считать, что через стилет в ткани хозяина вводятся пищеварительные ферменты из желез, расположенных у основания этой структуры. Выделения других желез, расположенных рядом, попадают в ткани хозяина через шипики, расположенные вокруг хоботка с выступами (labrum и labium) на конце. Labrum покрыт зазубренными чешуйками, с помощью которых паразит соскребывает слизь и ткани хозяина. Мандибулы, играющие основную роль в разрушении тканей рыбы, расположены внутри буккальной полости, за которой находится рот. Рот открывается в пищевод, за которым следуют объемный зоб, кишечник и прямая кишка.

Сенсорное оснащение, необходимое для поиска хозяина и половых партнеров, включает органы тактильной рецепции, хеморецепции, гидромеханической рецепции и зрения. Об участии этих органов в поиске, локализации и выборе хозяина писал еще Хертер (Herter, 1927), выполнивший серии основательных лабораторных экспериментов. С небольшими дополнениями (Kollatsch, 1959) результаты этой работы используются и цитируются в современной литературе. Основная роль, согласно этим экспериментальным работам, принадлежит хеморецепции и механорецепции, а роль зрения невелика и глаза рачков служат лишь для выбора участка среды с оптимальным уровнем освещенности. С этим можно было бы согласиться, если бы речь шла о сравнительно просто устроенном науплиальном глазке. Столь скромная функция зрения плохо сочетается с крупными и сложно устроенными фасеточными глазами, работа которых обеспечивается одним из самых крупных ганглиев в нервной системе (Madsen, 1964). В дальнейшем это противоречие было устранено, и важная роль зрения при поиске хозяина была обнаружена в поведенческих экспериментах с более правильной организацией условий для зрительной ориентации (Mikheev et al., 1998; 2000). С помощью современных гистологических методик на *Argulus coregoni* было показано, что фоторецепторы обоих типов, сложные глаза и науплиальный глазок, достаточно хорошо развиты и функционируют уже на стадии метанауплиуса (Keskinen, Meyer-Rochow, 2004). Устройство и локализация органов, отвечающих за хемо- и механорецепцию при поиске хозяина и половых партнеров, изучены слабо (Galarowicz, Cochran, 1991); подчеркивается необходимость исследований с помощью современных методов (Walker et al., 2004).

Морфологическими признаками Branchiura, наиболее часто используемыми при распознавании видов, служат форма карапакса, абдомена и дыхательных областей; число склеритов на структурах, поддерживающих присоски; строение базальной части вторых максилл, пигментация и вторичные половые признаки самцов (Meehan, 1940; Wilson, 1944; Poly, 2005).

Географическое распространение

В XX в. стали регулярно появляться публикации (Cunnington, 1913; Monod, 1928; Wilson, 1902; 1924; 1944; Ringuelet, 1943), в которых накапливались сведения, позволившие сформировать современные представления о распространении Branchiura (Fryer, 1956, 1968; Rushton-Mellor, 1994; Poly, 2008). Пресноводные Branchiura встречаются на всех континентах за исключением Антарктиды. Больше всего видов (40) найдено в Африке, в Южной Америке — 33, в Северной Америке — 18, в Юго-Восточной Азии — 16, в Палеарктике — 8 и в Австралии — 3

(Poly, 2008). Самое широкое распространение имеют виды рода *Argulus* — они встречаются на всех континентах с максимумом в Африке (25 видов). *Dolops* встречаются в основном в Южной Америке (11 видов) и по одному виду в Африке и Австралии. *Chonopeltis* (14 видов) — эндемики Африки, а *Dipteropeltis* (1 вид) — Южной Америки. В настоящее время наиболее широко распространен *A. japonicus*, который попал на все континенты с рыбами, вывозимыми из Юго-Восточной Азии. Ареалы большинства видов Branchiura сравнительно невелики, за исключением нескольких видов: в Африке — *D. ranarum* и *A. africanus*; в Палеарктике — *A. foliaceus*.

Сведения о географическом распространении большинства видов Branchiura и их разнообразии отрывочны и крайне неравномерно охватывают поверхность континентов. Основные усилия по их изучению, вероятно, связаны с районами интенсивного рыболовства и рыбоводства. Подчеркивается необходимость более интенсивного изучения фауны Branchiura в слабо исследованных регионах (Poly, 2008; Møller, 2009).

Биология и жизненный цикл

Строение тела, распространение и биология Branchiura изучены крайне неравномерно. Основная часть сведений получена на трех видах рода *Argulus* (*A. foliaceus*, *A. japonicus* и *A. coregoni*) и *Dolops ranarum*. Среди них бесспорное лидерство принадлежит *A. foliaceus*, у которого, кроме морфологии и развития, исследовали питание, размножение, поведение, демографию и жизненный цикл. Сведения, которые мы будем приводить и обсуждать в дальнейшем, если нет специальных оговорок, относятся к *A. foliaceus*.

Питание. Единственным источником пищи для облигатных эктопаразитов Branchiura служат покровы и кровь их хозяев — рыб. Внутренние энергетические резервы обеспечивают автономную жизнедеятельность взрослых рачков в течение нескольких суток, а вышедшим из яиц метанауплиусам менее 48 часов (Kollatsch, 1959). Определение «кровососущие (blood-sucking) паразиты» нередко наводит недостаточно осведомленного читателя на мысль, что прикрепившиеся к рыбе рачки, подобно комарам, прокалывают ее покровы и, добравшись до кровеносных сосудов, сосут кровь. Довольно долго считалось, что основную роль при этом играет прероральный стилет. На самом деле стилет, длина которого сильно различается у разных видов аргулид, слишком короток и непрочен, чтобы проткнуть многослойные покровы взрослой рыбы и достичь кровеносных сосудов. Это, без сомнения, справедливо для всех взрослых паразитов и, тем более, для ранних стадий аргулид.

Пищедобывательный цикл и пищевое поведение облигатных паразитов Branchiura не многим проще, чем поведение многих свободноживущих хищников, включая их хозяев — рыб. Как у любого хищника, у свободноплавающих аргулид чувство голода вызывает стереотипную последовательность реакций: поиск, локализацию, выбор, преследование и поимку жертвы /прикрепление к хозяину. Паразит не всегда начинает питаться в том месте, в котором он прикрепился к рыбе. Перемещение рачка по поверхности тела рыбы, возможно, связано с поиском участков, где легче проникнуть через покровы тела к кровеносным сосудам хозяина. Выбрав такой участок, паразит закрепляется с помощью крючьев и присосок и, действуя выделениями желез и механически нарушая ткани хозяина, добирается до кровеносных сосудов рыбы. Доказательством того, что аргулиды питаются кровью, служит окрашенное в красный цвет остатками крови хозяина содержимое зоба и дивертикул у питающихся рачков (Walker et al., 2003).

Регуляция пищевого поведения аргулид происходит на двух уровнях: контроль активности свободно плавающих рачков, влияющей на вероятность встречи с тем или иным хозяином; контроль двигательной и пищедобывательной активности рачков на поверхности тела хозяина. Скорость плавания — основная характеристика поведения свободноплавающего рачка при поиске рыбы — возрастает в течение нескольких дней после того как паразит покинул хозяина; затем, по мере истощения энергетических запасов, поисковая активность начинает снижаться (Mikheev et al., 2000).

Практически неизученными остаются закономерности пищедобывательного поведения паразитов на поверхности тела хозяина: уровень и ритм активности, траектории перемещения по поверхности хозяина, локализация точек питания и конкурентные отношения при питании. Эти задачи, интересные сами по себе, также крайне важны с точки зрения взаимодействий между пищевым, репродуктивным (поиск и выбор полового партнера, копуляция) и агрегирующим поведением (образование скоплений на отдельных рыбах, приводящее к неравномерному размещению паразитов в популяции хозяев).

Традиционные вопросы трофологии: оценки интенсивности, избирательности питания и конкуренции за пищу в исследованиях по питанию аргулид не ставились, хотя результаты подобных работ были бы важны не только с точки зрения биоэнергетики паразитов, но и для более точной оценки ущерба, наносимого рыбам. Для количественной оценки ущерба важно знать не только общий объем органического вещества, отнятого паразитами у хозяина, но и состав съеденных тканей, локализацию и объем повреждений.

Размножение. Все Branchiura размножаются половым путем, откладывая оплодотворенные яйца на субстрат. Кладка *A. foliaceus* прикрепляется на поверхность древесных или травянистых растений и представляет собой плоскую фигуру из нескольких (от 2 до 6) ровных рядов яиц, покрытых прочной защитной оболочкой; *A. coregoni* откладывает яйца в виде бесформенного пятна, как правило, на поверхность камней. Копуляция происходит на теле хозяина или на стенках/дне экспериментального аквариума (Pasternak et al., 2000). Оплодотворенная самка откладывает яйца в несколько приемов (до 10), и общее число яиц, отложенных одной самкой, может достигать 1500 экз. (Kollatsch, 1959). После откладки очередной порции яиц самка должна снова прикрепиться к рыбе, чтобы пополнить запасы энергии и сформировать новые яйца для следующей кладки.

Развитие эмбрионов начинается при температуре 8–10 °C (Stammer, 1959). В водоемах умеренных и высоких широт отложенные в конце лета и осенью яйца зимуют; дружный выход метанауплиев наблюдается во второй половине мая — начале июня (Pasternak et al., 2000). Детальное изучение динамики выклева рачков из пере-

зимовавших в водоемах Финляндии кладок *A. foliaceus* и *A. coregoni* показало, что дружный (в течение нескольких дней) выход метанауплиев захватывает основную часть (около 80%), но не всю популяцию. Гораздо менее интенсивное, но постоянное пополнение продолжается еще несколько месяцев (Pasternak et al., 2000; Mikheev et al., 2001). Адаптивное значение стратегии размножения аргулид в условиях изменчивой и слабо предсказуемой плотности популяции хозяев заключается в оптимизации динамики пополнения. Весной, в период нереста и нагула молоди многих видов рыб в прибрежных водах, происходит основное, массовое пополнение; в случае неудачи, если максимумы концентрации паразита и хозяев не совпали в пространстве или во времени, растянутое «остаточное» пополнение позволяет сохранить хотя бы часть популяции паразита. Одна из основных черт такой стратегии пополнения популяции – распределение рисков во времени (bet hedging) (Hakalahti et al., 2004b). В многочисленной популяции паразита в условиях рыбоводного хозяйства «демографический след» дружного весеннего пополнения сохраняется в виде выраженного пика численности одного из размерных классов в течение всего лета (Mikheev et al., 2001).

В водоемах средней Финляндии самки весенней генерации откладывают яйца уже в июле. Первые личинки появляются в зависимости от температуры через 25–50 сут. Выклев последующих паразитов очень сильно варьирует во времени даже в пределах одной кладки. Развитие некоторых из отложенных в конце лета – начале осени оплодотворенных яиц может растягиваться на несколько месяцев (до 240 сут), несмотря на постоянно высокую (около 20 °C) температуру в лаборатории (Pasternak et al., 2000). В водоемах зимующие яйца сохраняют жизнеспособность как на поверхности субстрата, так и под слоем донных осадков. Однако в последнем случае массовый выклев происходит не через несколько дней после повышения температуры, как в нормально зимовавших кладках, а после экспозиции извлеченных из грунта кладок в течение 3–4 мес. при естественной освещенности (Mikheev et al., 2001). Самые первые личинки появлялись через 1.5–2 мес. после извлечения из грунта камней с прикрепленными к ним кладками *A. coregoni*.

Рост и развитие. У видов *Argulus*, *Dolops* и *Chonopeltis* из яиц выходят свободно плавающие личинки, получившие не вполне корректное название «метанауплиус» (Shafir, van As, 1986; Rushton-Mellor, Boxshall, 1994). Развитие *Dipteropeltis hirundo* до сих пор не изучено. Согласно принятому определению (Kaestner, 1967), у метанауплиуса должны быть сформированы и работать лишь две пары антенн и мандибулы. У личинок Branchiura I стадии (hatching stage), кроме антенн и мандибул, уже развиты две пары максилл и имеются зачатки торакальных конечностей (Møller et al., 2007). Разные авторы выделяли в развитии *A. foliaceus* от 5 (Claus, 1875), 6 (Clark, 1902) до 9 (Stammer, 1959), 11 (Rushton-Mellor, Boxshall, 1994) стадий развития. Сходную с «метанауплиусом» *A. foliaceus* I личинку имеют также *A. catostomi* Dana and Herrick, *A. americanus* Wilson, *A. maculosus* Wilson, *A. lepidostei* Kellicott, *A. tientsinensis* Ku and Wang, *A. yui* Wang и *A. chinensis* Ku and Wang. На более поздней стадии развития, имея уже большой крюк на терминальном сегменте эндоподита II антенны, появляются из яйца личинки другой группы видов: *A. megalops* Smith, *A. funduli* Kroyer, *A. stizostethi* Kellicott, *A. puthenveliensi* Ramakrishna (Rushton-Mellor, Boxshall, 1994).

У личинок I-ой стадии (иногда эту стадию называют «предпаразитической») в плавании участвуют экзоподиты второй (антенны II) и третьей (мандибулы) пары личиночных конечностей; недоразвитые торакальные конечности для плавания пока не используются. Крючья на антеннах и максиллах, служащие позднее паразитам для прикрепления к поверхности тела хозяина, на этой стадии используются при очистке экзоподитов плавательных конечностей от мусора. Сведения о способности личинок I-ой стадии прикрепляться к хозяину и питаться его тканями противоречивы, несмотря на наличие развитых и готовых к работе придатков (мандибулы, максиллы). У личинок *A. catostomi* на I-ой стадии ни разу не наблюдали прикрепления к хозяину, даже если рядом находились разные виды рыб (Wilson, 1902). Личинки *A. coregoni* успешно атаковали рыб еще до первой линьки (3–4 сут. после выклева) (Shimura, 1981).

Через 3–6 сут., в зависимости от вида и температуры, рачки линяют и переходят во II-ую личиночную стадию. Личиночные плавательные структуры, экзоподиты вторых антенн и мандибул, редуцируются. Рачки на этой стадии, как и взрослые паразиты, уже имеют все основные морфологические структуры; 4 пары двуветвистых торакопод в общих чертах напоминают конечности взрослых. Иногда для этой стадии используют термин «молодь» (juvenile). В дальнейшем на плавательных конечностях с каждой линькой лишь прибавляется число щетинок и возрастает их опушенность, что повышает эффективность плавания. Аргулюсы — хорошие пловцы в течение всей жизни; хорошо плавают и *Dolops*; взрослые *Chonopeltis* практически не способны к плаванию (Wilson, 1902; Fryer, 1956).

Следующее большое изменение в морфологии после формирования торакальных плавательных ног — преобразование I-х максилл в присоски. На стадиях 1–5 концы каждой максиллы вооружены парой зубчатых крючьев, которые помогают паразиту закрепиться на скользкой поверхности хозяина. Полностью сформированные присоски появляются на 6-ой стадии. После десятой линьки в торакальном отделе самки уже различимы яйца.

На первых двух стадиях *A. foliaceus*, *A. coregoni* и *A. japonicus* практически не различимы. Четкие морфологические отличия (число щетинок на максиллах) появляются на 3–4 стадиях (Rushton-Mellor, Boxshall, 1994).

В условиях лаборатории (температура 18–20 °C; высокая плотность популяции рыб-хозяев) от выклева личинок до откладки первых порций яиц у *A. coregoni* проходило примерно 40 сут (Pasternak et al., 2004). За это время рачки вырастали до 10–12 мм. Половозрелые самки в среднем крупнее самцов.

Необходимость поиска хозяина практически сразу после выхода из яйца делает обязательным выполнение целого ряда сложных поведенческих функций, что возможно лишь при наличии соответствующих локомотор-

ных, прикрепительных и сенсорных структур. В связи с этим необходимо подчеркнуть два аспекта в развитии Branchiura: а) выход из яйца уже хорошо морфологически и функционально развитой личинки; б) смена функций у структур (конечностей), которые развиваются в первую очередь. Только что выклюнувшийся из яйца метанауплиус I-ой стадии у *A. foliaceus* по степени морфологического развития и функциональных возможностей конечностей приблизительно соответствуют 2-ой копепоидной стадии копепод и 6-ой стадии пенеидных креветок (Walossek, 1993). Конечности головного отдела, развивающиеся в первую очередь, в ходе развития претерпевают значительные структурные изменения и кардинально меняют свои функции. Первые максиллы утрачивают дистальные крючья и превращаются в присоски — структуры, которые позволяют паразитам не только закрепляться, но и быстро передвигаться по слизистой поверхности тела хозяина; вторые антенны и мандибулы после первой линьки теряют экзоподиты и перестают использоваться для плавания.

Размерно-половой диморфизм. Различия между самцами и самками аргулид появляются на самых ранних стадиях развития. У *A. japonicus* и *A. coregoni* по наличию рудиментарных половых органов в передней части абдомена самцов и самок можно различать уже на I-ой стадии (Tokioka, 1936; Shimura, 1981). Однако другие авторы (Stammer, 1959; Rushton-Mellor, Boxshall, 1994) не обнаружили никаких признаков семяприемников и семенников у столь ранних личинок *A. foliaceus* и *A. japonicus*. Кроме хорошо заметных морфологических признаков, самцы и самки аргулюсов различаются по поведению, а также по размерам (Pasternak et al., 2000; Пастернак и др., 2004).

Размерно-половой диморфизм и соотношение численности полов — одни из основных демографических характеристик, влияющих на репродуктивный успех популяции. У ракообразных, как свободноживущих, так и паразитических, самки, как правило, крупнее и многочисленнее самцов (Marshall, Orr, 1955; Raibaut, Trilles, 1993). Иногда, например, среди копепод сем. Lichomolgidae и Caligidae, самцы крупнее самок. Обычно половой диморфизм изучали на животных, достигших дефинитивных размеров. Однако половой диморфизм может проявляться и на более ранних стадиях онтогенеза, развиваясь в ответ на давление отбора, которое может быть разным для самцов и самок. В течение жизненного цикла Branchiura это давление может меняться в зависимости от сложности решаемых задач (поиск и выбор полового партнера, копуляция, откладка яиц на субстрат и возвращение на хозяина).

Гипотеза о непостоянстве соотношения размеров самцов и самок проверялась на популяции *A. coregoni* в условиях рыбной фермы (Пастернак и др., 2004). В первые 10 дней после выхода из яиц самцы и самки не различались по размерам (пол уверенно различали начиная с 6-дневного возраста). В следующие 2 недели самцы росли быстрее и обгоняли самок в размерах. Такое соотношение сохранялось до периода, предшествующего размножению, когда самцы стали часто покидать хозяев; вскоре начались копуляции. В этот период удельный линейный прирост самцов снизился, и они стали мельче самок.

В отличие от большинства работ по половому диморфизму у паразитических ракообразных, в которых сравнивали лишь дефинитивные размеры особей, у *A. coregoni* были прослежены различия в размерах и соотношении полов в течение всего жизненного цикла (Пастернак и др., 2004). Подтвердилось предположение, что размерный диморфизм у этого вида — не постоянная характеристика, а меняется в ходе онтогенеза. В период наиболее интенсивного поиска половых партнеров и копуляции более крупные размеры и большая численность самцов могут иметь существенное адаптивное значение. Впоследствии, в период продуцирования и откладки яиц, популяция получает пользу от более крупных размеров и большей численности самок. Это позволяет им производить более многочисленное потомство.

У аргулид и некоторых паразитических копепод (например, Ergasilidae и Caligidae), которые не очень тесно связаны с хозяином и легко могут его покинуть, размерно-половой диморфизм выражен не так сильно, как у тесно связанных с хозяином паразитов (Pennellidae, Sphyrriidae). В крайних случаях (Lernaepodidae) совсем мелкие, карликовые, самцы прикреплены к самкам (Kabata, 1979). У высокоспециализированных паразитов асимметричное давление отбора на самцов и самок приводит к тому, что самки становятся значительно крупнее, обеспечивая повышение плодовитости; роль самцов гораздо проще, и они могут быть мелкими. У менее специализированных паразитов давление отбора на оба пола не столь сильно различается. Сравнительно крупными должны быть не только самки, обеспечивающие высокую численность потомства, но и самцы, выполняющие сложную роль поиска партнеров в разреженной популяции.

У аргулид, откладывающих яйца на субстрат, локальная плотность популяции и концентрация на хозяевах, вероятно, не столь высоки, как у паразитических копепод, которые носят яйца в прикрепленных мешках (молодь вылупляется из них в непосредственной близости от хозяина). Это может приводить к более агрегированному распределению паразитических копепод по сравнению с аргулидами. У последних основную роль в поиске половых партнеров играют самцы. Мы показали, что как у *A. foliaceus* (Pasternak et al., 2000), так и *A. coregoni* (Pasternak et al., 2004) самцы более подвижны и покидают хозяев гораздо чаще, чем самки.

Обнаруженный в популяциях аргулид половой диморфизм по размерам и поведению хорошо согласуется с представлениями о разном давлении отбора на самцов и самок и о «разделении труда» между полами. Функцию поиска выполняют в основном самцы, темпы роста, размеры и активность которых максимальна перед размножением и в начале репродуктивного периода; сравнительно малоподвижные самки обгоняют самцов по темпам роста и размерам в период размножения.

Сходство и различия симпатрических *Argulus foliaceus* и *A. coregoni*. Облигатное паразитирование на рыбах с сохранением способности к свободному плаванию, сходная у большинства видов Branchiura морфология

наводят на мысль о том, что экологические характеристики у разных видов этой группы должны быть близки. Это предположение представляется особенно вероятным в отношении симпатрических видов.

В озерах центральной Финляндии *A. foliaceus* и *A. coregoni* нередко обитают совместно. Кроме заметных различий в размерах (длина тела взрослых особей *A. coregoni* достигает 13–15 мм, а у *A. foliaceus* не превышает 6–8 мм), обращает на себя внимание разное отношение к выбору хозяев. Если *A. foliaceus* можно встретить практически на любом виде рыб (Bower-Shore, 1940; Kollatsch, 1959; Stammer, 1959; Pasternak et al., 2000), то *A. coregoni* паразитирует почти исключительно на лососевых рыбах (Shimura, 1983; Valtonen et al., 1997; Mikheev et al., 2003). В условиях рыбоводных ферм (в Финляндии они, как правило, снабжаются водой, перетекающей из одного озера в другое) оба вида паразитов можно встретить на одной и той же особи лососевой рыбы (чаще всего это микижа, *Oncorhynchus mykiss*). Но чаще всего, даже в пределах небольшой фермы, наблюдается отчетливая биотопическая сегрегация — *A. coregoni* достигает самой высокой численности и преобладает в условиях глубоководных каналов с каменистым дном и сильной проточностью, где содержатся подростки рыбы; высокая численность *A. foliaceus*, напротив, наблюдается в мелководных слабопроточных прудах, где содержится молодь лососевых.

«Микроэкологические» различия между симпатрическими паразитами проявляются уже при откладке яиц. Ровные аккуратные ряды яиц *A. foliaceus* можно найти на мелководье (не глубже 1 м) на поверхности макрофитов, корнях деревьев и кустарников или древесных остатках; течения в таких местах почти нет. Кладки *A. coregoni*, представляющие собой бесформенные лепешки, почти всегда откладываются на поверхности камней (в основном на защищенной от набегающего потока воды стороне) на значительной глубине (глубже 1–2 м) на удалении от берега.

Различия в предпочтении хозяев половозрелыми особями симпатрических *A. foliaceus* и *A. coregoni* — одна из наиболее интригующих сторон их экологии. Какие поведенческие и экологические факторы формируют предпочтительный выбор лососевых рыб у *A. coregoni*? В первую очередь, обращают на себя внимание значительные различия в размерах двух видов паразитов. Известно, что размеры животного — один из ключевых факторов, определяющих многие физиологические, поведенческие и экологические характеристики (Шмидт-Ниельсен, 1987). Гораздо более крупный размер *A. coregoni* позволяет ему развивать большую скорость плавания и более эффективно разыскивать рыб-хозяев в относительно мало продуктивных северных водоемах (озера, реки), где плотность популяций рыб невысока. С другой стороны, с увеличением размеров рачка уменьшается его удельная поверхность, через которую происходит дыхание, и возрастает риск оказаться в условиях дефицита кислорода. Такие условия легко возникают в ночное время летом в любых водоемах, где есть заросшие макрофитами мелководья (Hutchinson, 1975). Многие виды карповых рыб, особенно молодь, довольно устойчивы к низкому содержанию кислорода и часто прячутся на мелководье, спасаясь от хищников.

Гипотезу о большей чувствительности крупных *A. coregoni* к недостатку кислорода мы проверяли в опытах с помещением свободно плавающих самцов и самок *A. foliaceus* и самцов, самок и молодь *A. coregoni* в разные контейнеры, где концентрация кислорода в воде различалась на порядок. В воде с высоким содержанием кислорода успешно выживали все рачки обоих видов. После пребывания в течение 1 часа в воде с низким содержанием кислорода более 90% половозрелых самок и около 60% самцов *A. coregoni* лежали без движения на дне; у *A. foliaceus*, эти показатели были гораздо ниже, 30 и 20% соответственно (Mikheev et al., 2007). Более того, все впоследствии перенесенные в хорошо аэрированную воду *A. foliaceus* «оживали» и возобновляли нормальное плавание; большинство *A. coregoni* оставались неподвижными. Молодь *A. coregoni* показала высокую устойчивость к недостатку кислорода. Эти результаты дают веские основания считать, что основная экологическая причина предпочтения взрослыми лососевых рыб связана с необходимостью находиться в хорошо аэрированных условиях. Это, в первую очередь, относится к готовым к откладке яиц половозрелым самкам — наиболее репродуктивно ценной части популяции. Паразитирование на оксифильных лососевых рыбах, избегающих заморных зон, служит *A. coregoni* гарантией обитания в оптимальных кислородных условиях.

Специального внимания заслуживает проблема формирования в онтогенезе избирательности при выборе хозяина. На ранних стадиях свободноплавающие личинки обоих видов прикрепляются к любой доступной рыбе, предпочитая наиболее яркие (хорошо отражающие свет) объекты, например, молодь плотвы, *Rutilus rutilus*, более тусклым сеголеткам форели, *Salmo trutta* (Mikheev et al., 2004). Предпочтение резко меняется, когда размер *A. coregoni* превышает 2 мм; рачки длиной 4–5 мм при равной доступности плотвы и форели выбирают почти исключительно форель (Mikheev et al., 2004). Несмотря на возросшую к этому времени роль хеморецепции, ведущую роль в поисковом поведении и выборе хозяина у *A. coregoni* играет зрение (Mikheev et al., 2007). В условиях лабораторных экспериментов с молодь форели и аргулидами показано, что успех поиска хозяина (оценивался по числу рачков, прикрепившихся к рыбе за стандартный отрезок времени) у *A. coregoni* на свету был в 2 раза выше, чем в темноте. Напротив, *A. foliaceus* показал более высокую эффективность поиска хозяина в темноте (Mikheev et al., 2007). Такие результаты не кажутся неожиданными, если учесть, что *A. coregoni* часто вынужден искать и преследовать своих хозяев на течениях. В таких условиях ориентация по химическим градиентам и колебаниям воды не слишком эффективна. Зрение, особенно в условиях длинных летних дней на севере, вероятно, — самый надежный источник информации при поиске хозяина.

Какова природа онтогенетической смены предпочтения хозяина у *A. coregoni*? В наших исходных экспериментах по выбору хозяина рачки всех возрастных групп были получены с лососевых рыб (*O. mykiss*), что позволяет предположить постепенное привыкание к этим рыбам, приводящее к формированию устойчивого предпочтения у подростков паразитов. Альтернативная гипотеза предполагает существование генетически обу-

словленной программы, согласно которой предпочтение лососевых рыб «включается» в определенный период онтогенеза, вне зависимости от того, на каком хозяине паразиты обитали в предшествующий период. Эти гипотезы проверяли на полученной из перезимовавших яиц лабораторной популяции *A. coregoni*. Недавно выключившиеся личинки (до контакта с хозяином), которых выпускали в аквариум с плотвичками и форелью одинакового размера, достоверно чаще выбирали более ярких плотвичек. Такое же предпочтение сохранялось у личинок, которые провели 15 часов на рыбе (часть популяции на плотве, другая часть — на форели). Пребывание на разных хозяевах никак не повлияло на характер выбора (предпочтение более яркой и заметной рыбы). Картина радикально изменилась лишь после 3-х недель содержания паразитов на хозяевах (одна часть популяции обитала на плотве, другая — на форели). Обе группы паразитов, помещенные в аквариумы с плотвичками и форелью, достоверно чаще выбирали форель. Высокая степень предпочтения наблюдалась у всех паразитов, независимо от того, на каком хозяине они обитали до этого (Mikheev et al., 2007). Эти результаты убедительно свидетельствуют в пользу гипотезы о генетически предопределенном формировании предпочтения хозяина у *A. coregoni*.

Убедившись в способности выживания молоди *A. coregoni* на разных категориях хозяев (карповые и лососевые рыбы), мы проверили также возможность завершения полного жизненного цикла (до откладки самками яиц) в условиях принудительного выращивания паразита на несвойственном хозяине (Pasternak et al., 2004). С этой целью в 10 проточных бассейнов, в 5-ти из которых находились по пять особей плотвы, а в других 5-ти по пять форелей, были выпущены по 200 метануплиусов *A. coregoni*, полученных из перезимовавших яиц. Через каждые 5 сут. по несколько десятков паразитов случайным образом собирали с плотвы и с форели. Рачков усыпляли, добавляя в воду углекислоту, а после измерения длины тела и определения пола выпускали в соответствующие бассейны. Как самцы, так и самки, начиная с 2-недельного возраста, росли быстрее на форели, чем на плотве. Смертность имела место в обоих случаях, но на плотве к концу эксперимента выжило примерно в 8 раз меньше паразитов, чем на форели. Тем не менее, кладки оплодотворенных яиц были обнаружены как в опытах с форелью (через 37 сут.), так и в опытах с плотвой (42 сут.). Таким образом, несмотря на генетически закрепленную предрасположенность половозрелых паразитов к обитанию на лососевых рыбах, *A. coregoni* может завершить жизненный цикл даже на несвойственном хозяине, хотя и с гораздо худшими результатами. Более медленный рост и повышенная смертность при выращивании на плотве, вероятно, свидетельствует о частых случаях открепления от хозяина, что приводит к снижению суммарного времени питания на хозяине, большим тратам энергии и повышенному риску быть съеденным рыбой (в условиях высокой плотности экспериментальных популяций как хозяев, так и паразитов, этот риск весьма высок). В естественных условиях такое поведение, скорее всего, приведет к смене карповых хозяев на лососевых, но в условиях слишком низкой численности последних, у паразита остается возможность «дотянуть» до половозрелости, используя «резервного» хозяина.

Это сравнение двух близких и обитающих совместно видов рода *Argulus* показывает, сколь ненадежным может быть использование сведений о биологии одного хорошо изученного вида при изучении другого, даже очень близкого к нему, вида. Можно предположить, что в условиях симпатрии такое расхождение свойств обусловлено необходимостью снижения межвидовой конкуренции, по аналогии с «принципом конкурентного исключения» (Gause, 1934). Однако в условиях сравнительно низкой плотности популяций паразитов и невысокой экстенсивности заражения в естественных водоемах, конкуренция между паразитами за общий ресурс вряд ли играет заметную роль. Имеющиеся сведения о физиологии, поведении и экологии *A. foliaceus* и *A. coregoni* указывают на существенную роль такой простой, но очень важной характеристики, как размер тела паразита.

Взаимодействие с хозяином

Будучи моноксенными паразитами, Branchiura в принципе могут совершить полный цикл развития, не покидая ту единственную рыбу, к которой они прикрепилась, выключившись из яйца. Однако, в действительности, так никогда не бывает. Гибель хозяина, необходимость поиска полового партнера (эта функция возложена на самцов), повторные возвращения самок на рыбу после откладки очередной порции оплодотворенных яиц, и, наконец, случайная потеря хозяина — все эти события делают поиск рыбы важнейшей задачей в жизни паразита. Поэтому основные вопросы, затронутые в этом разделе статьи, связаны с поиском и выбором рыб-хозяев. Это не значит, что прикрепившиеся к рыбе паразиты перестают быть активными. Их поведение на теле хозяина представляет большой интерес и, вероятно, дает заметный вклад в приспособленность паразита, но отсутствие сведений об этой стороне жизнедеятельности Branchiura вынуждает нас сосредоточиться на других аспектах их поведения.

Поисковое поведение. Один из наиболее «дорогостоящих» видов активности у мелких водных животных — поиск источника пищи или другого ресурса, например, полового партнера. Задача поиска особенно сложна, если средняя концентрация ресурса в среде невысока, и он размещен непредсказуемо как в пространстве, так и во времени (Bell, 1991). Чем мельче плавающее животное, тем выше удельные траты энергии, связанные с необходимостью преодолевать сопротивление вязкой среды (Шмидт-Ниельсен, 1987). Минимизировать траты энергии и повысить успех поиска помогают а) хорошо развитые органы чувств, обеспечивающие получение надежной информации на большом расстоянии от объекта; б) эффективная локомоция, которая достигается через выбор адекватного способа передвижения, траектории и скорости плавания; и в) оптимальное размещение поисковых усилий во времени и пространстве.

По набору и уровню развития органов чувств аргулиды не уступают свободноживущим ракообразным, используя при поиске хозяина зрение, химическую, гидромеханическую и тактильную рецепцию. Важность

зрительной рецепции, на первый взгляд, не должна вызывать никаких сомнений, поскольку пара крупных хорошо развитых глаз хорошо заметна не только у ранних личинок, но даже в яйце (Kollatsch, 1959; Stammer, 1959; Keskinen, Meyer-Rochow, 2004). Обработка зрительной информации обеспечивается одним из самых крупных ганглиев в нервной системе (Madsen, 1964). Локализация и строение органов, ответственных за химическую, гидромеханическую и тактильную рецепцию у *Branchiura*, до сих пор практически не изучены.

Несмотря на эти, давно известные, сведения, во многих современных статьях и учебниках утверждалось, что ведущая роль при поиске и выборе хозяина свободно плавающими аргулюсами принадлежит химической, гидромеханической и тактильной рецепции. Зрению отводилась второстепенная роль, связанная с выбором участка среды с наиболее пригодной освещенностью. Ретроспективный анализ работ, в которых обсуждалось поисковое поведение аргулюсов, в первую очередь *A. foliaceus*, привел нас к объемной и обстоятельной статье К. Хертера (Herter, 1927), которая до сих пор служит одним из основных источников сведений по поведению *A. foliaceus*. Оценивая роль разных органов чувств при поиске хозяина, автор пришел к выводу, что встреча паразита с рыбой происходит случайным образом, а органы чувств (в основном гидромеханическая и тактильная рецепция) начинают работать в непосредственной близости от рыбы. В более поздних работах (Kollatsch, 1959; Stammer, 1959) эти сведения, с небольшими добавлениями, в основном повторяются. В этих рассуждениях нас смутило не только то, что зрению отводилась более чем скромная роль, но и то, что основой организации поисковой активности паразита считается механизм «случайного поиска» (random walk). Этот механизм требует больших затрат энергии и может успешно использоваться лишь в условиях высокой концентрации ресурса (Bell, 1991; Михеев и др., 1997).

Повторив эксперименты Хертера, мы получили сходный результат — в хорошо освещенном стеклянном аквариуме активно плавающие аргулюсы демонстрировали крайне низкий успех поиска хозяев (молодь плотвы и окуня), нередко игнорируя рыбок, проплывающих всего в 1–5 см от них (Mikheev et al., 1998). Чаще всего паразиты с довольно высокой скоростью плавали вблизи стенок аквариума, совершая частые повороты и броски. Предположив, что паразитов привлекают и возбуждают блики на стенках аквариума и особенно в углах и вблизи мениска, мы выложили внутреннюю поверхность темным пластиком с низкой отражательной способностью. Все прочие условия оставались неизменными. Поведение паразитов после этой простой процедуры изменилось радикально — средняя скорость плавания снизилась почти в 5 раз, изменился характер плавания (рачки «парили» в толще воды или медленно перемещались, чтобы через некоторое время «зависнуть» в другой точке) и частота посещения разных участков аквариума (вблизи стенок рачков наблюдали в 6–7 раз реже, чем в прозрачном аквариуме). Успех поиска хозяина (число паразитов, прикрепившихся к одной рыбе за стандартный отрезок времени) в слабо отражающем свет аквариуме вырос в несколько раз по сравнению с обычным стеклянным аквариумом. Это увеличение было выражено гораздо сильнее при атаках на молодь плотвы с их серебристыми боками, чем на более тусклых окуньков. В оптически адекватной среде (аквариум, выложенный пластиком) частота атак на проплывающих неподалеку плотвичек была более чем в 4 раза выше, чем на окуньков. Эти эксперименты убедительно показали ведущую роль зрения при поиске хозяина аргулюсом на свету. Вывод К. Хертера и других исследователей о незначительной роли зрения был, очевидно, основан на искаженной картине поведения паразита в условиях «оптического шума», на фоне которого сложно уловить «полезный сигнал» (Milinski, 1990; Dukas, Ellner, 1993).

Полученные результаты (Mikheev et al., 1998) не объясняли, почему собранные в ближайшем озере окуньки были гораздо сильнее заражены аргулюсом, чем плотвички. Ответ удалось получить в ночных экспериментах (Mikheev et al., 1998; 2000), которые показали, что *A. foliaceus* прикрепляется к окунькам почти в 3 раза чаще, чем к плотвичкам. Вероятно, это в первую очередь связано с характером двигательной активности этих видов рыб ночью — окуньки значительно снижали уровень активности, чередуя остановки и перемещения; плотвички двигались без остановок почти с той же скоростью, что и днем. Вероятно, при таком характере движения окуни становились гораздо более удобной целью для *A. foliaceus*, ночное поведение которого резко отличалось от дневного (Mikheev et al., 2000).

Детальное изучение поискового поведения *A. foliaceus* днем и ночью (с помощью прибора ночного видения) позволило выявить две альтернативные тактики поиска: 1) «скрадывание» (sit-and-wait or ambush) в дневное время, когда активно плавающие рыбки время от времени попадают в поле зрения «парящих» или медленно скользящих в толще воды паразитов; и 2) «крейсерское» плавание (cruising) ночью, когда активно плавающие рачки отыскивают сравнительно малоподвижных рыб (Mikheev et al., 2000). Кроме различий в скорости плавания, в обнаруженных тактиках существенно различаются характер движения и положение тела паразитов. Днем плоскость карапакса занимает промежуточное между горизонтальным и вертикальным положение, а движение представляет собой чередование непродолжительных перемещений и остановок. Ночью рачки в горизонтальном положении непрерывно движутся вблизи дна, совершая резкие повороты после довольно длинных прямых пробегов.

В пределах этих тактик поведение, в частности скорость плавания, может значительно меняться под влиянием внешних стимулов и внутреннего состояния паразита (Mikheev et al., 2000). Запах рыбы, колебания воды, а также сочетание этих раздражителей заставляло паразитов повышать двигательную активность как днем, так и ночью. Недавно снятые с рыбы паразиты не показывали четких различий в дневном и ночном плавании. Лишь примерно через сутки и в последующие 3–4 дня альтернативные тактики поиска отчетливо различались. У голодавших около недели рачков эти различия вновь исчезали.

Использование альтернативных тактик позволяет паразитам не только повысить успех поиска хозяина, но и существенно экономить энергию (на свету траты энергии значительно ниже, чем в темноте) (Mikheev et al., 2000) и подвергать себя меньшему риску быть съеденным. Иногда рыбы поедают или повреждают свободно плавающих в воде аргулюсов, а «зависание» рачков в толще воды в светлое время делает их менее заметными для зрительных хищников. Наряду с разнообразным и эффективным сенсорным и локомоторным оснащением, разнообразие поведенческих тактик позволяет аргулюсам, обитающим в северной части своего ареала, решать сложную задачу поиска хозяина в условиях сравнительно невысокой численности популяций рыб.

Агрегированное распределение и манипулирование поведением хозяина. Средняя плотность популяций у большинства животных сравнительно невелика и, если они размещены в пространстве равномерно или случайно, то найти жизненно важный объект, например, полового партнера, бывает крайне сложно. Выход из положения возможен только при агрегированном или скученном (clumped, aggregated) размещении организмов. Важность образования скоплений в малочисленных популяциях подчеркивалась давно, что нашло выражение в «правиле Олли» (Allee, 1938), согласно которому в диапазоне низких значений численности приспособленность с увеличением локальной плотности возрастает. При достижении высокой средней численности популяции эта тенденция меняется на противоположную.

У мелких планктонных ракообразных, обитающих в тех же биотопах, что и свободноплавающие аргулюсы, плотные одновидовые скопления (до нескольких десятков особей в литре) образуются довольно легко. Чаще всего адаптивное значение таких скоплений связывают с репродуктивным или оборонительным поведением (Ambler, 2002). Branchiura, большинство из которых в течение всей жизни не теряют способности перемещаться как во внешней среде, так и по телу рыбы, ничто не мешает образовывать скопления как на хозяевах, так и в воде.

По нашим наблюдениям, в толще воды рачки друг на друга практически не реагируют и не формируют скоплений даже при сравнительно высокой концентрации, когда в поле рецепции каждого плавающего паразита есть несколько соседей. Группа из нескольких десятков рачков в течение 2-х часов свободно плавала в экспериментальном аквариуме, не меняя характера своего распределения в пространстве. Несмотря на то, что основную часть экспериментальной группы составляли половозрелые самки и самцы, никаких признаков взаимного притяжения рачков не наблюдалось. Регулярная фоторегистрация показала, что среднее расстояние между особями оставалось неизменным, что указывало на отсутствие тенденции к образованию агрегаций.

Агрегации *A. foliaceus* и *A. coregoni* наблюдаются лишь при размещении по хозяевам — большинство особей в популяции хозяина несет на себе небольшое число паразитов или не имеет их вовсе, но на отдельных особях могут скапливаться десятки и даже сотни паразитов (Valtonen et al., 1997; Bandilla et al., 2005; наши наблюдения). Механизмы формирования таких агрегаций могут быть различными и зависеть от характеристик паразита, так и хозяина. Агрегации легче формируются в условиях высокой средней плотности паразитов. Ослабленные и малоподвижные рыбы, вероятно, более доступны для паразитов. Заметность и доступность рыбы для свободно плавающих аргулюсов на некоторое время значительно возрастает после того, как к ней прикрепился хотя бы один паразит. Это, очевидно, связано с повышением общей подвижности и возрастанием дыхательной активности рыб, потревоженных прикрепившимся рачком (Poulin, FitzGerald, 1989; Laitinen et al., 1996; Mikheev et al., 1998).

Кроме перечисленных, важнейшим фактором, способствующим обнаружению рыбы-хозяина плавающими паразитами и перемещению паразитов с одного хозяина на другого, служит локальная плотность популяции рыб. Большинство рыб, особенно молодь, держится в стаях разного размера и плотности. Однако даже в стаях расстояние между рыбами и их подвижность могут быть слишком велики и служить серьезным препятствием для плавающих в поисках хозяина аргулюсов. Могут ли паразиты повлиять на поведение своих хозяев-рыб таким образом, чтобы облегчить себе их поиск и выбор? Другими словами, способны ли моноксенные эктопаразиты, подобно передающимся по пищевой цепи гетероксенным паразитам, манипулировать поведением своих хозяев в собственных интересах (host manipulation hypothesis) (Poulin, 1994; Mikheev et al., 2010; Михеев, 2011)?

Эту гипотезу мы проверяли в экспериментах с молодью форели, *Salmo trutta*, поведение которой регистрировалось до влияния паразитов (*A. foliaceus*), после влияния паразитов и в контрольных опытах, где паразиты не использовались (Михеев, Пастернак, 2010). Прикрепление паразитов к рыбам (через 1–3 мин после выпуска рачков в аквариум на каждой рыбе было хотя бы по одному паразиту) быстро (в пределах 1 мин) меняло поведение хозяев: среднее расстояние между рыбами уменьшалось почти в два раза, резко снижалась средняя скорость плавания рыб, более чем на порядок уменьшилась частота агонистических взаимодействий.

Адаптивное значение повышенной агрегированности и сниженной подвижности рыб для эктопаразитических рачков, вынужденных активно отыскивать и преследовать своих хозяев, вероятно, связано с возрастанием доступности рыб для паразитов. Ранее мы показали, что *A. foliaceus* чаще всего заражали рыб, чередующих резкие всплески активности с периодами замедления активности (Mikheev et al., 2000). В опытах с молодью микижи мы наблюдали короткие (< 1 мин) всплески двигательной активности рыб сразу после того, как к ним прикреплялся паразит. После этого движение рыбы резко замедлялось. Такое поведение привлекает других рачков, что ведет к агрегированному распределению паразитов среди особей хозяев. Таким образом, вызванные паразитами модификации поведения рыб могут приводить к образованию агрегаций, как хозяев, так и паразитов. В агрегациях (стаях) рыб паразиты легче находят хозяев и половых партнеров. Агрегации паразитов формируются на сравнительно небольшом числе особей хозяев. При низкой средней плотности популяции паразитов,

что часто наблюдается у эктопаразитических ракообразных, агрегирование паразитов существенно повышает вероятность контакта между особями.

Каковы механизмы воздействия паразитических рачков на поведение рыб? Если короткие всплески активности, следующие за прикреплением паразитов к рыбе, можно объяснить раздражением вооруженными конечностями или стилетом рачка нервных окончаний на теле рыбы, то более сложный ответ, сопровождающийся изменением социальных отношений, может быть связан с эффектом манипулирования поведением хозяев. Считается, что механизмы манипулирования связаны с воздействием на нервную или гормональную систему (Klein, 2003). Возможно, прикрепившийся к поверхности тела паразит быстро воздействует на нервную систему. Гормональный ответ развивается значительно медленнее (Klein, 2003). Другой возможный механизм связан с воздействием паразитов на клетки, выделяющие «вещество тревоги» (alarm substance), которое резко меняет оборонительное поведение рыб, если кто-то из соседей подвергнется нападению хищника. Социальное поведение незараженных особей микижи менялось под влиянием «вещества тревоги», выделявшегося при нарушении покровов рыб, зараженных церкариями трематод *Diplostomum* sp. (Poulin et al., 1999). Сходство поведенческих ответов рыб, вызываемых хищниками и паразитами, позволяет считать, что в основе реагирования лежит общий механизм, эволюционно возникший в комплексе коллективной защиты рыб от хищников. Образование стаи и ее уплотнение — наиболее действенные элементы этого комплекса (Pitcher, Parrish, 1993).

Влияя на социальные взаимодействия, двигательную активность и агрегированность рыб, эктопаразитические рачки делают хозяев более доступными и повышают эффективность взаимодействий в пределах своей популяции. Обнаруженные эффекты сходны с явлением «манипулирования хозяином», которое ранее наблюдалось лишь у эндопаразитов.

Экологические и поведенческие адаптации

Населяющие водоемы умеренных и высоких широт Палеарктики *A. foliaceus* и *A. coregoni* обитают в условиях, непохожих на те, с которыми сталкивается большинство видов Branchiura в центрах их разнообразия — тропических и субтропических районах Африки, Южной Америки и Юго-Восточной Азии. Как абиотические (средние значения и сезонные колебания температуры, прозрачность и химический состав воды), так и биотические (продуктивность экосистемы, биологическое разнообразие организмов и численность популяций потенциальных хозяев — рыб) условия в мезо- и олиготрофных озерно-речных системах севера Европы, где чаще всего изучали биологию и экологию *A. foliaceus* и *A. coregoni*, могут быть далеки от оптимальных. Поэтому вопросы, связанные с адаптациями этих паразитов к обитанию в водоемах высоких широт, особенно важны и интересны.

Эти вопросы, в зависимости от масштаба явлений (кратковременные и долговременные) и объекта изучения (отдельные особи или популяции), можно объединить в две категории: экологические и поведенческие адаптации. Где самки откладывают яйца? Когда начинается выход личинок из яиц? Какова динамика пополнения? Эти вопросы экологического уровня связаны с проблемой «перекрытия» (match-mismatch) в пространстве и времени популяций паразита и хозяина. Перекрытие, но в гораздо меньшем масштабе (активность отдельных особей), реализуется на уровне поведения паразита при поиске хозяина.

Чаще всего яйца аргулид можно встретить в тех частях водоема, где летом и в начале осени обычно держатся их хозяева. Самки *A. foliaceus*, хозяевами которым обычно служат карповые и окуневые рыбы, откладывают яйца на мелководье озер и водохранилищ, где держится основная масса молоди этих рыб. В этих же биотопах в конце следующей весны — начале лета будет происходить нагул молоди и нерест взрослых рыб, что повысит вероятность встречи личинок, в массе выходящих из перезимовавших яиц, с хозяевами. Напротив, паразиты лососевых рыб *A. coregoni*, откладывают яйца в хорошо аэрированных более глубоких частях водоемов, нередко на течении (Shimura, Egusa, 1980; Mikheev et al., 2001).

Высокая вероятность перекрытия популяций паразита и хозяина во времени достигается за счет синхронизации основных событий весной в прибрежных хорошо прогреваемых участках водоемов. Основной сезонный пик пополнения, дающий первую генерацию аргулюсов, приходится на период, когда многие из перезимовавших рыб скапливаются недалеко от берега, где часто происходит и нерест и нагул. Растянутый на все лето «хвост» гораздо менее интенсивного выхода паразитов из кладок служит своего рода подстраховкой для популяции паразита на случай, если большинство личинок из «весеннего пика» почему либо не найдет хозяев.

Если место и время появления паразитов на свет «выбраны» правильно, то дальнейший успех встречи паразита и хозяина будет зависеть от их поведенческих взаимодействий (behavioural interplay). В сложных для аргулид условиях водоемов высоких широт, где основным лимитирующим фактором, вероятно, служит сравнительно низкая плотность популяций рыб, эффективность поиска хозяина зависит от целого ряда морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций. К ним относятся разнообразные органы чувств и эффективное локомоторное оснащение, которые вполне развиты уже на самых ранних личиночных стадиях. Кроме того, разнообразие поведенческих тактик позволяет паразитам осуществлять поиск хозяев в любое время суток при любой освещенности.

Таким образом, комплекс адаптаций экологического и поведенческого уровня позволяет аргулидам поддерживать вполне устойчивые популяции на краю их ареала в районах, далеких от центров их разнообразия.

Практическое значение

При высокой плотности популяции хозяев, в частности в условиях аквакультуры, аргулюсы, повреждая покровы рыб и вызывая гибель рыб, могут приносить значительный вред (Stammer, 1959; Bauer, 1970; Gault et al., 2002). Больше всего от прямого воздействия этих паразитов, особенно при высокой температуре, страдает молодь рыб, которая может в массе погибнуть в рыбоводных хозяйствах на обширных территориях (Bauer, 1970). Более крупные рыбы медленнее растут, из-за повреждений эпителия и кожных покровов теряется их товарный вид (Menezes et al., 1990).

Не менее значительной может быть роль Branchiura как агентов, способствующих проникновению в рыбу патогенных микроорганизмов и вызывающих вторичную инфекцию (Cusack, Cone, 1986; Bandilla et al., 2006). Паразиты могут облегчать проникновение патогенов в организм рыбы, повреждая ее покровы (Buchmann, Vreščiani, 1997), действуя как переносчики (Cusack, Cone, 1986), или снижая действенность иммунной защиты (Bowers et al., 2000). В экспериментах с заражением радужной форели *O. mykiss* (сеголетки длиной 15 см) бактериями *Flavobacterium columnare* (вызывают поражение жабр и покровов, нарушают осмотический баланс и вызывают гибель рыб) обнаружено, что гибель рыб от патогена в присутствии *A. coregoni* была в 2 раза выше, чем без них. Механическое нарушение покровов и стресс предполагаются в качестве основных факторов, отягчающих действие инфекции (Bandilla et al., 2006). Сами паразиты при средней интенсивности заражения около 7-ми аргулюсов на рыбу достоверного отрицательного влияния на выживаемость хозяев не оказывали.

Для борьбы с аргулюсами при высокой численности, достигшей уровня эпизоотии, использовали разные методы: погружение деревянных досок или пластиковых пластин в воду с последующим уничтожением отложенных на них яиц; частичное осушение прудов, при котором кладки паразитов на мелководье высыхают (для ускорения гибели яиц иногда используют раствор формалина); механическое удаление паразитов с крупных рыб с помощью щеток и встряхивание более мелких рыб в сачке, погруженном в раствор поваренной соли (Bauer, 1970; Gault et al., 2002; Hakalahti et al., 2008). Из практики выращивания атлантического лосося, *Salmo salar*, где урон от эктопаразитических ракообразных бывает велик, в пресноводную аквакультуру можно внедрить перепахивание дна осушенных водоемов (Bron et al., 1993) и культивирование рыб совместно с мелкими рыбами-чистильщиками (Treasurer, 2002). Применявшийся для борьбы с копеподами (*Lepeoptheirus salmonis*) emectin benzoate (препарат вводится в рыбу с гранулированным кормом и вызывает нарушение работы нервной системы и гибель рачков), успешно использовался для снижения численности *A. coregoni* в культуре радужной форели (Hakalahti et al., 2004a). Недостатки препарата – высокая стоимость, необходимый эффект достигается лишь через несколько недель его применения, не исследованы долговременные последствия его использования. Кроме того, существует возможность привыкания к нему паразитов.

Сравнение эффективности различных методов борьбы с аргулезом показывает, что а) нет одного, самого хорошего метода; и б) полностью уничтожить паразитов даже в небольшом водоеме или на отдельной рыбоводной ферме практически невозможно. Даже после продолжительных и интенсивных мероприятий по уничтожению паразита часть пула яиц сохраняет жизнеспособность в течение нескольких лет и при удачном стечении обстоятельств может дать начало новой вспышке численности. Речь может идти лишь о снижении численности до приемлемого уровня. При этом наиболее перспективным признается комплексный подход к «управлению популяцией паразита» (Integrated Pest Management concept) (Mordue (Luntz), Pike, 2002). В случае с популяциями аргулюса последовательность мер борьбы с паразитом состоит в уничтожении кладок яиц, удалении молоди и взрослых рачков с рыб механическими, химическими и биологическими способами, минимизации площади поверхностей, пригодных для откладки яиц.

Работа поддержана грантами РФФИ 11-04-00136а, 10-04-00386а и федерального агентства по науке и инновациям в рамках ФЦП "Научные и научно-педагогические кадры инновационной России" на 2009–2013 годы, госконтракт 02.740.11.0280.

Список литературы

- Михеев В.Н. Моноксенные и гетероксенные паразиты рыб по-разному манипулируют поведением хозяев. Журнал Общей Биологии. 2011. 72: 183–197.
- Михеев В.Н., Бобырев А.Е., Криксунов Е.А., Михеев А.В. Стратегии поиска корма молодью рыб: исследование на математической модели. Вопросы ихтиологии. 1997. 37: 242–247.
- Михеев В.Н., Пастернак А.Ф. Паразитические ракообразные влияют на социальные отношения у рыб. Доклады Академии Наук. 2010. 432(11): 1–3.
- Пастернак А.Ф., Михеев В.Н., Валтонен Э.Т. Адаптивное значение размерно-полового диморфизма у *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura), эктопаразита рыб. Доклады Академии наук. 2004. 399(2): 282–285.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 1987. 259 с.
- Abele L.G., W. Kim B.E. Felgenhauer. Molecular evidence for inclusion of the phylum Pentastomida in the Crustacea. Molecular Biology and Evolution. 1989. 6: 685–691.
- Allee W.C. The social life of animals. New York. Norton & Company. 1938. 318 p.
- Ambler J.W. Zooplankton swarms: characteristics, proximal cues and proposed advantages. Hydrobiologia. 2002. 480: 155–164.
- Avenant-Oldewage A., van As J.G. The digestive system of the fish ectoparasite *Dolops ranarum* (Crustacea: Branchiura). Journal of Morphology. 1990. 204: 103–112.
- Avenant-Oldewage A., Swanepoel J.H., Knight E. Histomorphology of the digestive tract of *Chonopeltis australis* (Crustacea: Branchiura). South African Journal of Zoology. 1994. 29: 74–81.
- Bandilla M., Hakalahti T., Hudson P.J., Valtonen E.T. Aggregation of *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura) on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a consequence of host susceptibility or exposure? Parasitology. 2005. 130: 169–176.

- Bandilla M., Valtonen E.T., Suomalainen L.R., Aphalo P., Hakalahti T. A link between ectoparasite infection and susceptibility to bacterial disease in rainbow trout. *International Journal for Parasitology*. 2006. 36: 987–991.
- Bauer O.N. Parasite diseases of cultured fishes and methods of their prevention and treatment. In: *Parasitology of Fishes*. Hong Kong: T.F.H. Publications. 1970, pp. 265–298.
- Bell W.J. Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources. London: Chapman & Hall. 1991. 568 pp.
- Benz G.W., Otting R.L. Morphology of the fish louse (*Argulus*, Branchiura). *Drum Croaker*. 1996. 27: 15–22.
- Bower-Shore C. An investigation of the common fish louse, *Argulus foliaceus* (Linn.). *Parasitology*. 1940. 32: 361–371.
- Bowers J.M., Mustafa A., Speare D.J., Conboy G.A., Brimacombe M., Sims D.E., Burka J.F. The physiological response of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., to a single experimental challenge with sea lice, *Lepeophtheirus salmonis*. *Journal of Fish Diseases*. 2000. 23: 165–172.
- Bron J.E., Sommerville C., Wooten R., Rae G.H. Following of marine Atlantic salmon, *Salmo salar* L., farms as a method for the control of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Kroyer, 1837). *Journal of Fish Diseases*. 1993. 16: 487–493.
- Buchmann K., Bresciani J. Parasitic infections in pond-reared rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in Denmark. *Diseases of Aquatic Organisms*. 1997. 28: 125–138.
- Clark F. N. *Argulus foliaceus*. A contribution to the life history. *Proceedings of the South London Entomological & Natural History Society (for 1902)*. 1902, pp. 12–21.
- Claus C. Über die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*. 1875. 15: 1–68.
- Cunnington W.A. Zoological results of the Third Tanganyika Expedition, conducted by Dr. W.A. Cunnington, 1904–1905. Report on the Branchiura. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1913. 19: 262–283.
- Cusack R., Cone D.K. A review of parasites as vectors of viral and bacterial diseases of fish. *Journal of Fish Diseases*. 1986. 9: 169–171.
- Dukas R., Ellner S. Information processing and prey detection. *Ecology*. 1993. 74: 1337–1346.
- Fryer G. A report on the parasitic Copepoda and Branchiura of the fishes of Lake Nyasa. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1956. 127: 293–344.
- Fryer G. The parasitic Crustacea of African freshwater fishes; their biology and distribution. *Journal of Zoology London*. 1968. 156: 45–95.
- Galarowicz T., Cochran P.A. Response by the parasitic crustacean *Argulus japonicus* to host chemical cues. *Journal of Freshwater Ecology*. 1991. 6: 455–456.
- Gault N.F.S., Kilpatrick D.J., Stewart M.T. Biological control of the fish louse in a rainbow trout fishery. *Journal of Fish Biology*. 2002. 60: 226–237.
- Gause G.F. *The struggle for existence*. Baltimore: Williams and Wilkins. 1934. 212 p.
- Gresty K.A., Boxshall G.A., Nagasawa K. The fine structure and function of the cephalic appendages of the branchiuran parasite, *Argulus japonicus* Thiele. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. 1993. 339: 119–135.
- Hakalahti T., Lankinen Y., Valtonen E.T. Efficacy of emamectin benzoate in the control of *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura) on rainbow trout. *Diseases of Aquatic Organisms*. 2004a. 60: 197–204.
- Hakalahti T., Hakkinen H., Valtonen E.T. Ectoparasitic *Argulus coregoni* hedge their bets – studies on egg hatching dynamics. *Oikos*. 2004b. 107: 295–302.
- Hakalahti T., Mikheev V.N., Valtonen E.T. Control of freshwater fish louse *Argulus coregoni*: a step towards an integrated management strategy. *Diseases of Aquatic Organisms*. 2008. 82: 67–77.
- Heller C. Beiträge zur Kenntniss der Siphonostomen. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*. 1857. 25: 89–108.
- Herter K. Reizphysiologische Untersuchungen an der Karpfenlaus (*Argulus foliaceus* L.). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1927. 5: 283–370.
- Hutchinson G.E. *A treatise on limnology. Chemistry of lakes*. New York: John Wiley & Sons. 1975. 546 p.
- Jurine M. Mémoire sur l'Argule foliacé (*Argulus foliaceus*). *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*. 1806. 7: 431–548.
- Kabata Z. Parasitic copepoda of British Fishes. Ray Society, London. 1979. 323 p.
- Kaestner A. *Lehrbuch der Speziellen Zoologie Band I: Wirbellose 2. Teil*. Jena: Gustav Fischer Verlag. 1967. 393 p.
- Keskinen E., Meyer-Rochow V.B. Postembryonic photoreceptor development in the fishlouse *Argulus coregoni* Thorell, 1865 (Crustacea, Branchiura). *Acta Parasitologica*. 2004. 49(4): 336–347.
- Klein S. Parasite manipulation of the proximate mechanisms that mediate social behavior in vertebrates. *Physiology & Behavior*. 2003. 79: 441–449.
- Kollatsch D. Untersuchungen über die Biologie und Ökologie der Karpfenlaus (*Argulus foliaceus* L.). *Zoologische Beiträge*. 1959. 5: 1–36.
- Krøyer H. Bidrag til kundskab om Snyltekrebsene. *Naturhistorisk Tidsskrift*. 1863. 3: 1–352.
- Laitinen M., Siddall R., Valtonen E.T. Bioelectronic monitoring of parasite-induced stress in brown trout and roach. *Journal of Fish Biology*. 1996. 48: 228–241.
- Lavrov D.V., Brown W.M., Boore J.L. Phylogenetic position of the Pentastomida and (pan)crustacean relationships. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 2004. 271: 537–544.
- Leydig F. Ueber *Argulus foliaceus*. *Neue Mittheilung. Archiv für Mikroskopische Anatomie*. 1889. 33: 1–51.
- Madsen N. The anatomy of *Argulus foliaceus* Linné with notes on *Argulus coregoni* Thorell and *Argulus africanus* Thiele. Part I: Integument, central nervous system, sense organs, praoral spine, and digestive organs. *Kungliga Fysiografiska Sällskapets Handlingar* N.F. 1964. 74: 1–32.
- Marshall S.M., Orr A.P. The biology of a marine copepod, *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). *Edinburg: Oliver and Boyd*. 1955. 187 p.
- Martin M.F. On the morphology and classification of *Argulus* (Crustacea). *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1932. 103: 771–806.
- Martin J.W., Davis G.E. *An updated classification of the recent Crustacea*. Los Angeles, California. 2001. 124 p.
- Meehan O. L. A review of the parasitic Crustacea of the genus *Argulus* in the collections of the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum*. 1940. 88: 459–522.
- Menezes J., Ramos M.A., Pereira T.G., Moreira de Silva A. Rainbow trout culture failure in a small lake as a result of massive parasitosis related to careless fish introductions. *Aquaculture*. 1990. 89: 123–126.

- Mikheev V.N., Valtonen E.T., Rintamaki-Kinnunen P. Host searching in *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura): the role of vision and selectivity. *Parasitology*. 1998. 116: 425–430.
- Mikheev V.N., Mikheev A.V., Pasternak A.F., Valtonen E.T. Light-mediated host searching strategies in a fish ectoparasite, *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura). *Parasitology*. 2000. 120: 409–416.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T., Lankinen Y. Spatial distribution and hatching of overwintering eggs of a fish ectoparasite, *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura). *Diseases of Aquatic Organisms*. 2001. 46: 123–128.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T. How do fish ectoparasites *Argulus* spp. (Crustacea: Branchiura) match with their hosts at the behavioural and ecological scales? *Journal of General Biology (Zhurnal Obshchei Biologii)*. 2003. 64: 238–247.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T. Tuning host specificity during the ontogeny of a fish ectoparasite: behavioural responses to host-induced cues. *Parasitology Research*. 2004. 92: 220–224.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T. Host specificity of *Argulus coregoni* increases at maturation. *Parasitology*. 2007. 134: 1767–1774.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. Parasite-induced aggression and impaired contest ability in a fish host // *Parasites & Vectors*. 2010. 3: 17–23.
- Milinski M. Information overload and food selection. In: *Behavioural mechanisms of food selection* (ed. R.H. Hughes), NATO ASI Series Vol. G20. Springer-Verlag, Berlin. 1990, pp. 721–737.
- Monod T. Les Argulidés du Musée du Congo. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*. 1928. 16: 242–274.
- Mordue (Luntz) A.J., Pike A.W. Integrated pest management in salmon farming. *Pest Management Science*. 2002. 58: 513–629.
- Møller O.S. Branchiura (Crustacea) – Survey of Historical Literature and Taxonomy. *Arthropod Systematics & Phylogeny*. 2009. 67(1): 41–55.
- Møller O.S., Olesen J., Waloszek D. Swimming and cleaning in the free-swimming phase of *Argulus* larvae (Crustacea, Branchiura) – Appendage adaptation and functional morphology. *Journal of Morphology*. 2007. 268: 1–11.
- Møller O.S., Olesen J., Avenant-Oldewage A., Thomsen P.F., Glenner H. First maxillae suction discs in Branchiura (Crustacea): Development and evolution in light of the first molecular phylogeny of Branchiura, Pentastomida, and other “Maxillopoda”. *Arthropod Structure & Development*. 2008. 37: 333–346.
- Pasternak A.F., Mikheev V.N., Valtonen E.T. Life history characteristics of *Argulus foliaceus* L. (Crustacea: Branchiura) populations in Central Finland. *Annales Zoologici Fennici*. 2000. 37: 25–35.
- Pasternak A.F., Mikheev V.N., Valtonen E.T. Growth and development of *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura) on salmonid and cyprinid hosts. *Diseases of Aquatic Organisms*. 2004. 58: 203–207.
- Piasecki W., Avenant-Oldewage A. Diseases caused by Crustacea. In: *Fish Diseases*. Science Publishers, Enfi eld (NH). 2008, pp. 1115–1200.
- Pitcher T.J., Parrish J.K. Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: *Behaviour of Teleost Fishes*. 2nd edition. London: Chapman and Hall. 1993, pp. 363–438.
- Poly W. J. *Argulus yucatanus* n. sp. (Crustacea: Branchiura) parasitic on *Cichlasoma urophthalmus* from Yucatan, Mexico. *Gulf and Caribbean Research*. 2005. 17: 1–13.
- Poly W.J. Global diversity of fishlice (Crustacea: Branchiura: Argulidae) in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008. 595: 209–212.
- Poulin R. The evolution of parasite manipulation of host behaviour: a theoretical analysis. *Parasitology*. 1994. 109: S. 109–118.
- Poulin R., FitzGerald G.J. A possible explanation for the aggregated distribution of *Argulus canadensis* Wilson, 1916 (Crustacea: Branchiura) on juvenile sticklebacks (Gasterosteidae). *Journal of Parasitology*. 1989. 75: 58–60.
- Poulin R., Marcogliese D.J., McLaughlin J.D. Skin-penetrating parasites and the release of alarm substances in juvenile rainbow trout. *Journal of Fish Biology*. 1999. 55: 47–53.
- Raubaut A., Trilles J.P. The sexuality of parasitic crustaceans. *Advances in Parasitology*. 1993. 32: 367–444.
- Ringuelet R. Revision de los argulidos argentinos (Crustacea, Branchiura) con el catálogo de las especies neotropicales. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)*. 1943. 3: 43–99.
- Rushton-Mellor S.K. The genus *Argulus* (Crustacea: Branchiura) in Africa: identification keys. *Systematic Parasitology*. 1994. 28: 51–63.
- Rushton-Mellor S.K., Boxshall G.A. The developmental sequence of *Argulus foliaceus* (Crustacea: Branchiura). *Journal of Natural History*. 1994. 28: 763–785.
- Shimura S. The larval development of *Argulus coregoni* Thorell (Crustacea: Branchiura). *Journal of Natural History*. 1981. 15: 331–348.
- Shimura S. Seasonal occurrence, sex ratio and site preference of *Argulus coregoni* Thorell (Crustacea: Branchiura) parasitic on cultured freshwater salmonids in Japan. *Parasitology*. 1983. 86: 537–552.
- Shimura S., Egusa S. Some ecological notes on the egg deposition of *Argulus coregoni* Thorell (Crustacea: Branchiura). *Fish Pathology*. 1980. 15: 43–47.
- Shafir A., van As J.G. Laying, development and hatching of eggs of the fish ectoparasite *Argulus japonicus* (Crustacea: Branchiura). *Journal of Zoology London*. 1986. 210: 401–414.
- Stammer J. Beiträge zur Morphologie, Biologie und Bekämpfung der Karpfenläuse. *Zeitschrift für Parasitenkunde*. 1959. 19: 135–208.
- Thiele J. Beiträge zur Morphologie der Arguliden. *Mitteilungen aus der Zoologischen Sammlung des Museums für Naturkunde Berlin*. 1904. 2: 5–51.
- Tokioka T. Larval development and metamorphosis of *Argulus japonicus*. *Memoirs of the College of Science, Kyoto (Imperial) University*. 1936. 12(1): 93–114.
- Treasurer J.W. A review of potential pathogens of sea lice and the application of cleaner fish in biological control. *Pest Management Science*. 2002. 58: 546–558.
- Valtonen E.T., Holmes J.C., Koskivaara M. Eutrophication, pollution, and fragmentation: effects on parasite communities in roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in four lakes in central Finland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1997. 50: 572–585.
- Walker P.D., Haond C., Russon I.J., Wendelaar Bonga S.E. Evidence of blood feeding by the crustacean ectoparasite of fish, *Argulus japonicus* Thiele (Crustacea: Branchiura). *Book of Abstracts, 11th International Conference of the EAAP-Diseases of Fish and Shellfish*. 2003, p. 546.
- Walker P.D., Flik G., Wendelaar Bonga S.E. The biology of parasites from the genus *Argulus* and a review of the interactions with its hosts. In: *Host-Parasite Interactions* (Eds. G.F. Wiegertjes, G. Flik). Garland, BIOS Scientific Publishers. 2004, pp. 107–129.

- Walossek D. The Upper Cambrian rehbachiella and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fossils Strata*. 1993. 32: 1–202.
- Waloszek D., Repetski J.E., Maas A. A new Late Cambrian pentastomid and a review of the relationships of this parasitic group. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*. 2006. 96: 163–176.
- Wilson C.B. North American parasitic copepods of the family Argulidae, with a bibliography of the group and a systematic review of all known species. *Proceedings of the United States National Museum*. 1902. 25: 635–742.
- Wilson C.B. New North American parasitic copepods, new hosts, and notes on copepod nomenclature. *Proceedings of the United States National Museum*. 1924. 64: 1–22.
- Wilson C. B. Parasitic copepods in the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum*. 1944. 94: 529–582.
- Wingstrand K.G. Comparative spermatology of a pentastomid, *Raillietiella hemidactyli*, and a branchiuran crustacean, *Argulus foliaceus*, with a discussion of pentastomid relationships. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*. 1972. 19: 1–72.

ECTOPARASITIC CRUSTACEANS BRANCHIURA: MORPHOLOGY, LIFE CYCLES, AND BEHAVIOUR

V.N. Mikheev, A.F. Pasternak

The paper is a concise review of knowledge of taxonomy, species diversity, and geographic distribution of a relatively small subclass of crustaceans, Branchiura. All representatives of this group (one family, 4 genera, about 210 species) are obligate ectoparasites of fish, mainly freshwater fish. Basic traits of their morphology, growth, development, reproduction, and feeding are considered. Special attention is paid to their behaviour (the role of different sensory modalities at searching and choosing of the host, control of locomotion, alternative tactics of the host searching), as well as to ecological adaptations that maximize “overlapping” of the host and parasite populations spatially and temporally. Peculiarities of the size and sexual dimorphism, ecology and host specificity in two sympatric species of different body size (*Argulus foliaceus* n *A. coregoni*), formation of clumped spatial distribution of parasites, and host manipulation hypothesis are discussed. We suggest that the argulid species, inhabitants of fresh waters of the northern Europe, meet conditions which are far from those in the centers of their diversity (Africa, South America, South-Eastern Asia). Nevertheless, they persist due to a complex of morphological, ecological, and behavioural adaptations. These adaptations allow parasites to find their hosts even under relatively low density of fish populations. Finally, we briefly touch some questions related to harm from Branchiura at fish farming and approaches to minimize this harm.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ФАУНЫ ОСТРАКОД (CRUSTACEA, OSTRACODA) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

Л.М. Семенова

*Институт биологии внутренних вод РАН. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
semenova@ibiw.yaroslavl.ru*

Остракоды принадлежат к числу наиболее древних гидробионтов нашей планеты. Они населяют самые разнообразные водоемы — от морей и океанов, континентальных водоемов (как пресных, так и солоноватых), до микроводоемов, начиная от пляжной полосы моря до почв и интерстициальных биотопов, обитают в пазухах листьев наземных растений и в дуплах деревьев. Ракушковые рачки трофически универсальны, что способствует значительному разнообразию типов их поселений и биоценологических связей.

Систематическое изучение этой группы началось с 1973 г. и продолжается до настоящего времени. Основная цель исследования — эколого-фаунистическое изучение остракод в водоемах России, составление аннотированного систематического списка видов, проведение зоогеографического анализа фауны. За этот период обследована фауна 10 волжско-камских водохранилищ, водоемов и водотоков Архангельской, Вологодской, Ивановской, Костромской, Ярославской, Кировской, Пермской, Тюменской, Астраханской областей; озер Северо-Двинской водной системы; островов Новая Земля; полуостровов Таймыр, Ямал, Тазовский, Гыданский; северных районов Красноярского края; водоемов и водотоков Алтайского, Усть-Ленского, Кандалакшского, Дарвинского заповедников.

К настоящему времени в водоемах и водотоках России зарегистрировано 148 таксономических единиц остракод (226 — здесь и далее, включая сопредельные государства), относящихся к 38 родам и 12 семействам подотряда Podocora Sars, 1866. Для сравнения видового состава остракод в различных районах страны, вся территория изученных водоемов условно разделена на 5 регионов: 1 — Европейский — от архипелага Новая Земля до Северного Кавказа, 2 — Западно-Сибирский, от Урала до р. Енисей на востоке и Алтайского края на юге, Восточно-Сибирский, от р. Енисей до Дальнего Востока, 3 — Алтайский, 4 — Северо-Кавказский (Старобогатов, 1970).

Европейский регион в зоогеографическом отношении входит в Европейско-Сибирскую подобласть Палеарктики. Фауна остракод здесь наиболее богата и представлена 129 (178) видами (~ 87.2% всего состава), 37 родами и 12 семействами (табл. 1).

Таблица 1. Таксономическое разнообразие остракод в различных зоогеографических регионах на территории России

Семейство	Всего в семействе		Число видов в регионах				
	родов	видов	Европейский	Западно-Сибирский	Восточно-Сибирский	Алтайский	Северо-Кавказский
Candonidae	7	61(79)	52(68)	22(22)	29(29)	9(9)	21(24)
Cyprididae	15(16)	37(58)	37(46)	18(18)	8(8)	12(12)	20(25)
Cypridopsidae	3	19(28)	17(22)	6(6)	4(4)	4(4)	8(12)
Ilyocyprididae	1	9(13)	8(11)	3(3)	0(0)	3(3)	3(7)
Darwinulidae	1	1	1	1	1	1	1
Cytheridae	1	1	1	0	0	0	0
Cytherideidae	2	3(5)	2(3)	3	2	2	2(4)
Hemicytheridae	1(2)	1(4)	1(4)	0	0	0	1(4)
Leptocytheridae	1	3(15)	1(12)	0	0	0	1(7)
Limnocytheridae	4(5)	10(14)	6(10)	2	4	3	3
Loxoconchidae	1	2(7)	2(5)	0	0	0	1(3)
Paradoxostomatidae	1	1(1)	1	0	0	0	1
Всего	38(41)*	148(226)	129(174)	55(55)	48(48)	34(34)	62(90)

* — цифры в скобках — суммарные данные Россия + сопредельные страны.

Четыре семейства Candonidae, Cyprididae, Cypridopsidae и Ilyocyprididae составляют 87.7% фауны. Наибольшего видового разнообразия в этих семействах достигают роды *Candona* (45 видов), *Eucypris* (18 видов), *Cypridopsis* и *Ilyocypris* (по 11 видов). Широко распространенные по побережью Индийского океана виды рода *Stenocypris*, описаны из теплого Мошковичского залива Иваньковского водохранилища (*S. bronsteini* Sem.) и 1 вид недавно найден в пруду на дачном участке (Семенова, Гусаков, 1996б). Проводится идентификация еще двух видов этого рода. Наблюдается продвижение на север в высокоарктические бассейны ряда видов, границы ареалов которых не наблюдались выше полярного круга. К ним относятся *Candona acuminata* (Fisch.), *Cyprois marginata* Straus, *Limnocythere inopinata* (Baird), *L. sancti-patricii* Brady & Roberts (Семенова, 2003а). Зарегистрировано проникновение далеко на юг видов рода *Candona* (*C. fabaeformis*, (Fisch.) *C. marchica* Hartw.), считавшихся до сих пор обитателями северных и средних широт Голарктики.

Западно-Сибирский регион генетически входит в Европейско-Сибирскую подобласть Палеарктики. Фауна остракод представлена 55 видами (37.1% общего состава), 19 родами и семью семействами. На долю первых четырех семейств приходится 91% всех видов региона. Доминируют роды *Candona* (16 видов) и *Eucypris* (10 видов). Отсутствуют представители родов *Isocypris*, *Cyprois*, *Scottia*. Зарегистрированы остракоды, известные ранее только из водоемов архипелага Новая Земля и относящиеся к представителям кандонид (*Candona mülleri*

Hartw., *C. lapponica* var. *arctica* Alm, *C. pedata* Alm, *C. groenlandica* Brehm), обнаруженных на полуостровах Ямал, Гыданский, Тазовский. Здесь отмечен также *Cyprideis torosa* (Jones), известный ранее только на Кавказе и юге европейского региона. В водоеме-охладителе Тюменской ТЭЦ-1 впервые обнаружен представитель средиземноморской фауны *Stenocypris* sp., численность которого в июле достигала ~ 30 тыс. экз./м² (Semenova, Sharapova, 2012) Большинство выявленных таксонов широко распространены в Евразии. За пределы региона не выходит только *Potamocypris arcuata* Sars.

Регион Восточной Сибири входит в Восточно-Сибирскую подобласть Палеарктики. Здесь обнаружено 48 видов остракод (32.4% всей фауны) из 17 родов и шести семейств. Четыре первых семейства составляют 85.4%. Типичными представителями восточной фауны являются виды сем. Candonidae (60.4%) всего состава, из них только на один род *Candona* приходится 21 вид. К сожалению, фауна Восточной Сибири изучена слабо. В устье р. Лены найдены высокоарктические виды *Candona groenlandica*, *C. rectangulata* Alm, *C. pedata*. Не выходят за границы региона: *Athalocythere chankensis* Schorn., *Candona ustlenski* Sem., *C. inaequivallis* G.O. Sars, *C. krochini* Bronst. (Бронштейн, 1947; Семенова, 1996а; Шорников, 1986). Полностью отсутствуют виды широко распространенных в Палеарктике родов *Ilyocypris*, *Hungarocypris*, *Stenocypris*, *Cyprois*, *Herpetocypris* из сем. Cyprididae.

Алтайский регион относится к Восточно-Сибирской подобласти, и выделен в Алтайскую провинцию. Фауна остракод представлена 34 видами, или 22.9% общего состава, семью семействами и 18 родами. В отличие от предыдущих регионов, где лидерство принадлежало сем. Candonidae, здесь доминируют Cyprididae (35.3%). Остальные семейства очень бедны, ≤ 1–3 таксона. Виды *Ilyocypris lacustris* Kaufm. и *Limnocythere mongolica* (Daday) впервые указываются для водоемов России, оба являются вселенцами из Монголии (Семенова, 2003б). Остракоды этого региона широко распространены в Палеарктике.

Северный Кавказ по зоогеографической классификации относится к Гирканской провинции Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики, а часть территории — к Понто-Каспийской области. Фауна остракод региона по видовому разнообразию занимает второе место после Европейского. Здесь обнаружено 62 вида, или 41.2% всего состава, 10 семейств и 25 родов подотряда Podocopa. Как и в предыдущих регионах доминируют первые четыре семейства. Большая часть видов зарегистрирована в Краснодарском и Ставропольском краях. Некоторые виды вселились в опресненные водоемы дельты Кубани из Азовского моря (*Leptocythere striatocostata* (Schwejer)), а *Loxococoncha pontica* Klie и *Candona schwejeri* Schorn. из Каспийского. Средиземноморское происхождение и проникновение из водоемов Ирана и Турции имеют *Cypris bispinosa* Lucas, *Dolerocypris sinensis* G.O. Sars, *Hemicythere sicula* (Brady).

Таблица 2. Распределение остракод в зависимости от глубины

Название вида	Глубина, м				
	0.1-0.9	1-2	5-9	10-15	16-30
<i>Eucypris affinis</i>	+	-	-	-	-
<i>E. clavata</i>	+	-	-	-	-
<i>E. crassa</i>	+++	-	-	-	-
<i>E. lilljeborgi</i>	+	-	-	-	-
<i>E. pigra</i>	+	-	-	-	-
<i>E. virens</i>	+	-	-	-	-
<i>Notodromas monacha</i>	++	-	-	-	-
<i>Cypris pubera</i>	+++	-	-	-	-
<i>Cyprois marginata</i>	+	-	-	-	-
<i>Dolerocypris fasciata</i>	+++	-	-	-	-
<i>Stenocypris fischeri</i>	+	-	-	-	-
<i>Herpetocypris reptans</i>	+	-	-	-	-
<i>Heterocypris incongruens</i>	++	-	-	-	-
<i>Hungarocypris madaraszii</i>	+	-	-	-	-
<i>Cyclocypris laevis</i>	+++	++	-	-	-
<i>C. ovum</i>	+++	++	-	-	-
<i>Cypria exsculpta</i>	++	++	+	-	-
<i>C. ophthalmica</i>	+++	+++	++	+	-
<i>Ilyocypris gibba</i>	+	++	+	+	+
<i>I. biplicata</i>	+++	++	+	+	+
<i>I. decipiens</i>	+++	++	++	+	+
<i>Cypria curvifurcata</i>	+	+	++	++	+
<i>Candona candida</i>	+	+	+	+	+
<i>Darwinula stevensoni</i>	+	+	++	++	++
<i>Limnocythere inopinata</i>	+++	++	+	+	+
<i>Cytherissa lacustris</i>	-	+	++	+++	++

“+” — вид присутствует в водоеме, “+++” — вид доминирует, “-” — отсутствие вида.

Анализ экологических особенностей фауны остракод позволяют заключить, что по температурным режимам наибольшую долю составляют виды, обладающие широкой толерантностью к температурным условиям. По приуроченности к жизненным условиям преобладают виды, связанные с литоралью, зарастающими биотопами и небольшими глубинами, что составляет ≥ 70%. К ним относятся *Cypris pubera* O.F. Müller, *Cyprois marginata*, большинство видов родов *Eucypris*, *Dolerocypris fasciata* и многие другие. Такие виды как *Darwinula stevensoni* (Brady & Rob.), *Cypria curvifurcata* Klie, *Cytherissa lacustris* Sars предпочитают профундаль (табл. 2). По пищевой специализации большинство видов являются полифагами, используя в пищу растительный детрит с живущими на нем микроорганизмами, ослабевших или погибших животных, микрофлору и илы. По сезонным аспектам остракоды делятся на ранне-весенних, летних и осенне-зимних.

В результате инвентаризационных исследований и таксономического анализа фауны остракод в водоемах и водотоках России выявлено 148 видов из 37 родов и 7 семейств подотряда Podocopa Sars. 18 видов отмечены как новые для водоемов России, 3 — *Candona ustlenski*, *Stenocypris bronsteini*, *S. acatovae* определены автором как новые для науки. Основной ее фонд составляют палеарктические и голарктические виды. Видовое разнообразие остракод различных водоемов и водотоков неодинаково. Однако состав доминирующих видов более или менее сходен.

Но в силу огромной протяженности территории России, различий климатических зон, фауна остракод в каждом регионе имеет свои индивидуальные черты. Широко распространены во всех водоемах и водотоках 18 видов, 8 из них являются космополитами (*Cyclocypris ovum*, *Cypria ophthalmica*, *Heterocypris incongruens*, *Her-*

petocypris reptans, *Cypridopsis aculeata*, *C. newtoni*, *Potamocypris villosa*, *Darwinula stevensoni*). Исследования последних лет показали, что многие виды, отмеченные ранее только в водоемах и водотоках европейской Арктики, на самом деле имеют более широкий ареал и распространены по всему арктическому побережью России. К ним относятся *Candona groenlandica*, *C. pedata*, *C. rectangulata*, *C. lapponica* var. *arctica*, *C. candida* var. *humilis*. Только в северных водоемах и водотоках обнаружены *Eucypris glacialis*, *C. mülleri* (самая южная точка — Шекснинское водохранилище), *Potamocypris pallida*. Только в палеаркто-ориентальной области найдены *Candona lepnevae*, *C. krochini*, *C. sibirica*, *C. ustlenski*, *Cypria kolymensis*. *Loxococoncha pontica* и *Candona schwejeri* являются представителями Понто-Каспийской фауны, а *Limnocythere mongolica* и *Ilyocypris lacustris*, найденные на Алтае — вселенцами из Монголии.

Таксономический состав и таксономическое богатство фауны остракод России сопоставимы с другими территориями по которым имеются соответствующие данные (Украина, Молдавия, Германия, Франция, Бельгия, Польша и др.) (табл. 3). К примеру, из 122 видов, зарегистрированных в фауне Польши, 100 являются общими с фауной остракод России, из 69 видов Украины — 63. Наблюдается значительное сходство структурообразующего комплекса во многих водоемах и водотоках европейских стран и отсутствие такового в азиатских (Löffler, Danielopol, 1978).

Таблица 3. Коэффициент общности видового состава остракод между различными странами

Государство	Число видов	Общие виды	Коэффициент видового сходства
Латвия	74	65	41.4
Молдавия	83	56	33.7
Украина	69	63	40.8
Польша	122	100	59.2
Франция	131	77	38.1
Германия	72	59	36.6
Азербайджан	83	63	37.5
Средняя Азия	65	45	26.8
Иран	55	39	24.5
Индия	55	5	2.5
Австралия	43	3	1.4

Список литературы

- Бронштейн З.С. Фауна СССР. Ракообразные. Ostracoda пресных вод. М. – Л.: Издательство АН СССР. 1947. Т. 2. Вып. 1. 339 с.
- Семенова Л.М. Новый вид остракоды рода *Candona* Baird (Crustacea, Ostracoda) из Восточной Сибири // Зоол. ж. 1996а. Т. 75. Вып. 3. С. 460–462.
- Семенова Л.М. Видовой состав и распространение остракод (Crustacea, Ostracoda) в водоемах архипелага Новая Земля и острова Вайгач // Биология внутр. вод. 2003а. № 2. С. 20–26.
- Семенова Л.М. Новые сведения о фауне остракод (Crustacea, Ostracoda) Алтая // Биология внутр. вод. 2003б. № 3. С. 24–27.
- Семенова Л.М., Гусаков В.А. Первое нахождение видов рода *Stenocypris* (Ostracoda, Crustacea) в водоемах России и Украины // Зоол. ж. 1996б. Т. 75. Вып. 2. С. 315–319.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 370 с.
- Шорников Е.И. Новые таксоны остракод Limnocytheridae из водоемов Дальнего Востока и Средней Азии // Донные организмы пресных водоемов Дальнего Востока. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. 1986. С. 19–29.
- Löffler H., Danielopol D. Ostracoda, in: Limnofauna Europea. Stuttgart-New-York-Amsterdam, 1978. P. 196–208.
- Semenova L.M., Sharapova T.A. Ostracods (Crustacea, Ostracoda) in the Zooperiphyton of Waterbodies and Watercourses of Tyumen Oblast (Western Siberia) // Inland Water Biology. 2012. Vol. 5, № 1. P. 61–66.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ФИЗИОЛОГИИ КЛАДОЦЕР

Н.Н. Смирнов

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Ленинский проспект 33, Smirnov08520@mail.ru

В течение последних десятилетий в области питания, дыхания, размножения, осморегуляции и обмена веществ кладоцер получены принципиально новые данные. Объектом исследования почти всегда были дафнии. В противоположность им, представители других групп кладоцер ведут существенно иной образ жизни — это придонные виды, детритофаги, аноксибионты и другие специализированные виды. Их физиология может существенно отличаться. Открывается обширное поле дальнейших исследований литоральных кладоцер с их специфическими физиологическими особенностями.

В недавнее время в области физиологии кладоцер получены значительные результаты, как при изучении специально кладоцер, так и при использовании их как удобного объекта исследований. Данные по физиологии этих массовых ракообразных обнаруживают их специфичность и могут в значительной мере объяснить причинность связанных с ними процессов в водоёмах.

Питание. Кладоцера едят почти непрерывно, однако вовсе не потребляя постоянно и всё подряд. Например, было показано, что 85% суточной фильтрации дафний происходит на рассвете и закате (Haney, Hall, 1975). Другие авторы отмечали, что фильтрующая деятельность дафний выше ночью (Starweather, 1975; Haney, 1985; Steiner, Kasprak, 2000).

Источники пищи кладоцер — водоросли, бактерии, детрит и аллохтонный материал. Детрит представляет собой в основном смесь органических остатков на разных степенях разложения и бактерий. Потребляемый материал зависит от его доступности и от избирательности, известной для кладоцер.

Придонные ветвистоусые живут в условиях избытка детрита. Вероятно, в литорали имеется набор видов со ступенчатой физиологической адаптацией к питанию в разной степени разложившимся органическим материалом. Эта сторона их жизни совершенно не изучена. Как известно, в литорали есть также падальщик (*Pseudochydorus*, питающийся на трупах кладоцер), эктопаразит (*Anchistropus*, питающийся тканями гидр) и *Polyphemus* со смешанным питанием.

Напротив, планктонные фильтраторы живут в условиях периодического ограничения количества пищи (сестона и водорослей). Имеются многочисленные данные о том, как реагируют фильтраторы на количество и состав пищи и о влиянии различных факторов среды на питание. Физиология питания планктонных хищников *Leptodora* и *Bythotrephes* не изучена.

Для кладоцер характерно частое наполнение и опорожнение кишечника — пища остаётся в нём всего 7–30 минут. Этого оказывается достаточно для роста и размножения.

Питание кладоцер связано с их анатомическими особенностями (выясненными на дафниях): 1) стенка кишечника складчатая и покрыта густо расположенными ворсинками (Quaglia et al., 1976; Авцын, Петрова, 1986); 2) наличие перитрофической мембраны (Chatton, 1920); 3) наличие специального органа — жирового тела, размер которого зависит от стадий межличинного цикла и условий питания (Jaeger, 1935; Sterba, 1956).

Быстрое переваривание пищи может быть связано с наличием тесно расположенных ворсинок, во много раз увеличивающих контактирующую с пищей поверхность. Извлечению питательных веществ способствует также перемешивание пищевой массы при перистальтике и антиперистальтике, в том числе при анальном заборе воды, что легко наблюдать. Фокс (Fox, 1952) был один из первых, который отметил это.

Есть некоторые данные о регуляции перистальтики. Её стимулирует у *Sida* пилокарпин гидрохлорат и некоторые другие вещества, известные в качестве слабительных (McCallum, 1905), пилокарпин, физостигмин, гуанидин и мехолил у *Daphnia magna* (Sollman, Webb, 1941). Сильные сокращения кишечника у *Daphnia magna* вызывает ацетилхолин и физостигмин (эзерин) (Obreshkove, 1941a, b), у *Simocephalus* — ацетилхолин, карбаминоил-холин, простигмин (Mooney, Obreshkove, 1948).

Перистальтику ингибирует атропин (на примере *Sida*, McCallum, 1905), эпинефрин, хинин, хинидин, метразол и кокаин (на примере *Daphnia magna*, Sollman and Webb, 1941). Атропин блокирует действие ацетилхолина, пилокарпина и др. (Obreshkove, 1941a, b).

Сокращение кишечной мускулатуры дафний вызывает Ca^{2+} , расслабление — K^{+} (Ермаков, 1936).

К известным данным о пищеварительных ферментах кладоцер недавно прибавилось сообщение о наличии у них целлюлазы. Оказалось, что эффективность переваривания и усвоения целлюлозы достигает 11.5%, как было показано для *Daphnia magna*, *Acantholeberis curvirostris* и *Pseudosida bidentata* (Schoenberg et al., 1984).

Для пищи кладоцер характерен дефицит азота и фосфора при избытке соединений углерода.

Содержание P в кладоцерах исследовали на фоне диапазона соотношений C : P в пище от 140 до 1000 (Ferrão-Filho et al., 2007). Оно значительно изменялось у *Daphnia ambigua*, но *Ceriodaphnia richardfi* и *Moina micrura* поддерживали гомеостазис в узких пределах.

Критическим уровнем состава пищи для размножения дафний было соотношение C : P 225–375 (Brett et al., 2000). Более высокие величины (т.е., когда меньше фосфора) ограничивают размножение.

Кладоцера получают несбалансированную по составу пищу. Они потребляют пищу с явным избытком углеводов. В процессе питания возникает необходимость избавляться от лишних углеводов. Было, например, определено (Lampert, 1978), что 10–17% C водорослей, потреблённых *Daphnia pulex* освобождается в виде растворенного органического C. Дафнии избавляются от излишнего потреблённого C за счёт дыхания, более интенсивной экскреции и поддерживают баланс и гомеостазис соединений C.

При кормлении зелеными водорослями с соотношением С : Р 400–80 дыхание дафний, получавших корм с высокими величинами этого отношения (то есть с избытком С), было более интенсивным (Darchambeau et al., 2003). Уровень экскреции растворённого органического углерода также был выше (13.4% от содержания С в теле в сутки). При низкой величине отношения С : Р эта величина составляла 5.7%.

Установлено, что у кладоцер не более 2% от содержащихся в них липидов отличается от таковых у водорослей (Goulden, Place, 1993), возможно за счет видоизменения липидов, полученных от водорослей. Согласно этим авторам, липиды дафнид состоят из резервных липидов (триглицеридов и эфиров воска) и структурных липидов (фосфолипидов и стеролов).

Сезонные изменения содержания липидов у пелагических кладоцер обнаружили четкую зависимость от содержания липидов в водорослях и показали передачу липидов по пищевой цепи (Arts et al., 1993a, b, 1997; Бычек, Гущина, 1999; Vychek, Guschina, 2001).

Несколько массовых групп водорослей характеризуются запасанием липидов, в отличие от зелёных водорослей, запасающих преимущественно крахмал. Наиболее известны в этом отношении диатомеи, которые превращают первичный продукт фотосинтеза — углевод в липиды. Данные о физиологии накопления липидов криптофитцами, динофлагеллятами, синезелёными и другими группами водорослей совершенно недостаточны. Есть указания, что кладоцера используют липиды синезелёных, но этот процесс обременён наличием в них токсинов.

Недавно подытожено (Schlechtriem, 2006), что у дафний, получающих в пищу высоконенасыщенные жирные кислоты (HUFА) (например, 20:5 ω 3 или арахидоновую кислоту (20:4 ω 6), возрастает их содержание; докозагексаеновая кислота (22:6 ω 3) не накапливается, но превращается в 20:5 ω 3, α -линоленовую кислоту (18:3 ω 3) и линолевую кислоту (18:2 ω 6).

Исследования динамики незаменимых полиненасыщенных жирных кислот выполнены для некоторых водоёмов России (Сущик и др., 2002; Гладышев, Сущик, 2005; Сущик, 2008). Н.Н. Сущик (2008) опубликовала обзор работ по этой проблеме.

В единственном пока аналогичном исследовании питания литорального вида *Eurycercus* (Desvillettes et al., 1994) показано чрезвычайное сходство состава липидов в его теле и в его пище.

Совокупность исследований потребления и преобразований липидов составляет крупное достижение гидробиологии, показывающее реальные пути перемещения незаменимых органических соединений от водорослей к рыбам и человеку.

Были выполнены исследования питания кладоцер при достаточной пище, при избытке пищи, при недостатке пищи, при неполноценной пище. Например, кормление дафний только крахмалом (Flückiger, Flück, 1952) привело к ослаблению работы мускулов антенн и торакальных конечностей, дискоординации работы волокон сердца и крайнему уменьшению жирового тела. Дафнии погибли примерно через 6 дней.

Кладоцера потребляют много хлорофилла, но его судьба в процессе пищеварения почти не выяснена. По имеющимся данным он слегка видоизменяется и выбрасывается. Фокс и др. (Fox et al., 1949) предполагали, что формирование гемоглобина у кладоцер не связано с хлорофиллом их пищи.

Не удалось найти данных о переработке хлорофилла в процессе пищеварения и для травоядных млекопитающих.

Крайне недостаточны данные о химическом составе фекалий. Было показано (Soma et al., 2005), что в фекалиях присутствуют как образующиеся в процессе метаболизма стеролы, так и неизменённые стеролы съеденных водорослей.

Физиология голодания. При голодании в течение 5 суток дыхательный коэффициент (Д.К.) у *Daphnia pulex* снижался с 1.13 до 0.71 (Lampert, 1978), что указывает на перемену от преобладающей утилизации углеводов на метаболизм белков и жиров. Рост продолжается в течение некоторого времени за счёт внутренних ресурсов, а при поступлении корма дафнии возобновляют рост (Bradley et al., 1991a, 1991b).

У голодающих дафний снижается концентрация крови (Fritzsche, 1917), что указывает на пищу как источник веществ, обеспечивающих гипертонию. При голодании снижается содержание каротеноидов во всех тканях, как было показано на *Simocephalus* (Green, 1966a). Было отмечено снижение частоты сердцебиений при голодании у *Daphnia longispina* (Ingle and Banta, 1937).

При голодании *D. magna* в энтероцитах её средней кишки происходит ряд изменений (Elendt, Storch, 1990): исчерпываются резервы липидов и гликогена, высота клеток уменьшается, вздуваются митохондрии, происходит редукция эндоплазматического ретикулаума и диктисом.

Длительное голодание приводит к исчезновению активности лактат дегидрогеназы (анаэробного метаболизма) (Hebert, 1973), как было показано на гомогенате дафний.

Химический состав. Есть ряд данных по содержанию основных органических компонентов — белков, липидов и углеводов. Такие данные обнаруживают значительный разброс, в особенности по содержанию липидов. Как бывает в случае разброса данных, их рассмотрение в связи с каким-либо фактором может выявить зависимость. Так, обнаружены чёткие изменения состава основных органических компонентов дафний в процессе голодания (Lemke, Lampert, 1975). Также есть данные о сезонных изменениях химического состава (Heisig-Gunkel, Gunkel, 1982).

Выполнен ряд исследований пигментов кладоцер, в том числе каротиноидов (Green, 1966a, b, 1971) и меланинов (Hebert, Emery, 1990).

Кладоцера синтезируют и содержат много хитина, но биохимический путь его синтеза известен лишь в общей форме.

В целом, химический состав кладоцер лабилен. Они могут накапливать как полезные, так и вредные или бесполезные вещества. Есть ряд данных о накоплении кладоцерами ксенобиотиков.

Дыхание. Показано, что дыхание у кладоцер осуществляется через всю поверхность тела (Pirow et al., 1997, 1998, 1999a, b, 2001, 2004; Pirow, Buchen, 2004). Из основных форм дыхания — нормоксии, гипоксии и аноксии — изучена в основном нормоксия.

Между тем, придонные кладоцеры существуют в условиях аноксии, по крайней мере, периодической. Такие кладоцеры, как закапывающиеся в грунт *Hyocryptus*, живут заведомо при отсутствии кислорода, и, может быть, довольствуются его следами. У литоральных хидорид был обнаружен гемоглобин (Смирнов, 1970). Несмотря на обычность аноксии в литорали, у кладоцер её почти не изучали.

Пелагические кладоцеры живут при распределении кислорода, хорошо известной из гидрологии и гидрохимии, и сосредоточены в условиях достаточного снабжения кислородом, нормоксии.

При гипоксии у *Daphnia magna* учащается частота сердцебиений, то есть имеет место компенсаторная тахикардия (Colmogren, Paul, 1995; Pirow, Buchen, 2004). За этим следовало повышение концентрации гемоглобина у дафний. В общем, дафнии упорно сохраняют аэробный метаболизм.

При аноксии у *D. magna* частота и амплитуда движений торакальных ног снижалась, частота сердцебиений сохранялась, но ударный объём сердца снижался (Colmogren, Paul, 1995). В течение первых двух часов аноксии проявляются признаки анаэробного обмена, а именно накопление L-лактата в теле и снижение pH в теле (метаболический ацидоз) (Paul et al., 1998). В условиях нормоксии pH возвращалась к нормальному уровню. Отмечали также повышение концентрации молочной кислоты при низкой концентрации кислорода перед смертью у дафний (Usuki, Yamaguchi, 1979).

В недавнее время дыхание дафний изучено с помощью флуорохрома и компьютерной регистрации величин потребления кислорода по всей поверхности дафнии Пировым, Паулем с сотрудниками (Paul et al., 1990; Pirow et al., 2001, 2004). Процедура исследования включала закрепление *D. magna*, инъекцию флуорохрома в область перед сердцем и дальнейшую регистрацию.

Имеется ряд исследований гемоглобина у дафний (Fox, 1945–1955; Hoshi, 1957–1963a, b). В одном из них гемоглобин блокировали окисью углерода, и дафнии нормально существовали (Fox et al., 1948). Общее впечатление, что гемоглобин у пелагических кладоцер играет вспомогательную роль.

Дыхательный коэффициент (Д.К.). У *Daphnia pulex* Д.К. был определён как 0.92–1.11 при длине 1.6 мм и 0.95–1.24 у более крупных дафний (Risman, 1958). Как известно, величина Д.К. близкая к 1 характерна для метаболизма углеводов, 0.711 — для метаболизма жиров, 0.781 — для метаболизма белков (Коштоянц, 1951). Величины Д.К., превышающие 1, могут указывать на преобразование углеводов в жиры (сопровождающееся связыванием кислорода) (например, при отложении в яйца) или на аноксобиоз (при ферментации в бескислородной среде).

Токи воды, создаваемые торакальными конечностями, участвуют как в питании, так и в дыхании. Данные о суточном объёме воды, фильтруемой одной особью, показывают, что с учётом численности кладоцер, они профильтровывают значительную часть воды водоёма. В общем, величины фильтрации у одной особи кладоцер бывают от 0.9 до 145 мл в сутки.

Кровообращение. Гемолимфа приводится в движение сокращениями сердца и движениями частей тела. Токи крови хорошо видны, благодаря плывущим гемоцитам. Время полной циркуляции гемоцита у дафний около 10–20 с (Dearborn, 1903; Maynard, 1960).

Известно, что внутренняя полость тела дафний разделена мембранами на несколько частей, что сказывается на направлении потоков крови (гемолимфы). Эти прозрачные мембраны изучены только у дафний (Heraud, 1905; Pirow et al., 1999).

Частоту сердцебиений измеряли многочисленные авторы. Чаще всего объектом была дафния. Была также определена частота сердцебиений у представителей ряда родов (Смирнов, 1965). В общем оказалось, что частота сердцебиений у кладоцер одного порядка, 200–360 ударов в минуту при средних температурах, за исключением илиокриптуса, у которого она в намного меньше — 120 ударов в минуту. Было исследование, в котором длительность жизни *Macrothrix* предлагали измерять в числе ударов сердца (Meijering, 1959; Meijering, Redfern, 1962; Huchzermeyer, 1963).

Иногда допускали, что этот показатель, чётко измеряемый количественно, пропорционален уровню обмена веществ. Он возрастает при повышении температуры. На самом деле величина частоты сердцебиений в общем устойчива и падает лишь непосредственно перед гибелью особи. Частота сердцебиений увеличивается примерно на 20% при беспокоействе.

Сердце кладоцер миогенной природы, его деятельность угнетается ацетилхолином (Postmes et al., 1989). Имеется значительная литература о влиянии различных веществ на деятельность сердца дафний и её регуляции. Влияние различных веществ на частоту сердцебиений обычно изучали без оперативного вмешательства. В одном исследовании, для стандартизации, дафний помещали в раствор Рингера и в дорзальных покровах делали два разреза — один перед сердцем, другой позади него (Levy, 1927a, b). В большинстве случаев через полчаса частота сердцебиений стабилизировалась. Испытания показали, что избыток калия в растворе приводил к повышению частоты сердцебиений, а избыток кальция — к снижению.

Ещё в конце 19 в. было обнаружено (Pickering, 1894), что частоту сердцебиений повышают сульфат атропина (в концентрации 3 мг на 1 мл воды) и кофеин. Позже было показано, что действие атропина зависит от его концентрации — ускорение при 2.5 : 10000 — 5.24 : 100000 (Bekker, Krijnsman, 1951), замедление при 1 : 50 (Ермаков, 1936, 1937). Частоту сердцебиений повышают также тироидин (Нукес, 1926), адреналин (Нукес, 1926; Suomalainen, 1939; Ермаков, 1936, 1937 — раствор 1 : 100000). Однако, было показано, что адреналин в низких концентрациях (2 : 1000000) замедляет частоту сердцебиений (Bekker, Krijnsman, 1951). Частоту сердцебиений ускоряют 1-адреналин битартрат, d-адреналин битартрат, 1-норадреналин битартрат, 1-эфедрин гидрохлорид, дигидроэрготамин метансульфонат и оксифенилэтаномектиламин тартрат (Flückiger, 1952).

Частоту сердцебиений кладоцер повышает сыворотка крови млекопитающих, лягушек и карпа (остановка в систоле) (Vatovec, Timet, 1952), независимо от пола донора (Vatovec, Timet, 1955).

Частоту сердцебиений дафний замедляют пилокарпин (остановка в диастоле) (Ермаков, 1936, 1937; Bekker, Krijnsman, 1951), эрготамин (1 : 10000) (Ермаков, 1936, 1937), дигиталис (Sollman, Webb, 1941), ацетилхолин, NaHSO₃, KCl (Baylor, 1942); адреналин, норадреналин, аминазин, апрофен, атропин, дигидроэрготоксин, эфедрин, исадрин, пилокарпин, питуитрин и строфантин (Бейм и др., 1970); холин (Suomalainen, 1939); дигиталин, ротенон и тетраэтипирофосфатаза (Bekker, Krijnsman, 1951); фенобарбитал (Postmes et al., 1974); кофеин (Campbell et al., 2004), пропанолаол (Campbell et al., 2004; Dzialowski et al., 2006), метопролол (Dzialowski et al., 2006). Противоречия, вероятно, объясняются различиями испытанных концентраций.

Частоту сердцебиений дафний замедляет также питуитрин и экстракт тимуса (вилочковой железы) млекопитающих (Нукес, 1926), этинилэстрадиол (эстрогенное вещество) (Walker et al., 1998), лактоза в концентрации 40–200 мМ (Campbell et al., 2004).

От констатации к выяснению физиологических механизмов перешли значительно позже. Надо отметить попытки Ермакова (1936) выяснить пути регуляции деятельности сердца дафний, а затем к этому вопросу пришли уже в конце 20 в. Постмес и др. (Postmes et al., 1989) исследовали воздействие на агонистов адреноцепции (1-эпинефрин битартрат, 1-норэпинефрин битартрат, 1-фенилэфрин-HCl, фенальтерол-HCl) и антагонистов адреноцепции (dl-метопролол-тартрат и dl-пропанолаол-HCl) и нашли, что эпинефрин не может быть блокирован пропанолаолом и значит его действие не передаётся адреноцепторами.

В опытах Вайдия с соавторами (Vaidya et al., 2009) дифенгидрамин (ДФГМ) снижал частоту сердцебиений дафний, а куркумин повышал. Эти авторы предположили, что ДФГМ может прекращать симпатическое действие гистамина, парасимпатический агент ацетилхолин (Ach) может связывать Ach-R на клетках миокардия и поэтому снижать частоту сердцебиений. Куркумин может быть антагонистом гистамин N-метил трансферазы и препятствовать метилированию гистамина.

Ермаков (1936) доказал, что центральная нервная система дафний не принимает прямого участия в регуляции деятельности сердца. Позднее указывали на присутствие в сердце дафний рецепторов АТФазы, чувствительных к верапамилу, и адренергических рецепторов (Villegas-Navarra et al., 2003).

Совпадение экспериментальных результатов по действию холинолитиков на дафний и крыс привело к заключению о сходстве структуры М-холинорецепторов у кладоцер и млекопитающих (Тонкопий и др., 1994).

Работа сердца сопровождается колебаниями электрического потенциала, была определена кардиограмма дафнии (Tasse, Samougris, 1965).

Сердце кладоцер иногда останавливается на длительное время и потом, также по непонятным причинам, его активность восстанавливается (Смирнов, 1971). Никакого вреда при этом для кладоцер не происходит. Так бывает, например, у латонуры (остановка до 20 минут) и хидоруса.

Допускали, что клетки крови у кладоцер одного типа. Число их составляет, например, у *Eurycerus* несколько тысяч, у небольшого *Acroperus* несколько сот. Места формирования гемоцитов и процесс гемопоэза у кладоцер неизвестны.

Фагоцитоз был показан на дафниях ещё в 1884 г. И.И. Мечниковым, с тех пор его на кладоцерах не изучали. Лишь недавно подтверждено, что у дафнии есть сферические гранулоциты и амёбоидные клетки, способные к фагоцитозу (Auld et al., 2010).

Прямые наблюдения показывают, что плавающие в русле крови клетки иногда садятся на поверхность органов (адгезия клеток). Иногда это происходит с большей их частью. Причины такого процесса остаются неизвестными. Лишь отмечали, что клетки крови дафний принимают участие в формировании жирового тела (Jaeger, 1935).

Выделение. Органы выделения кладоцер представлены парой максиллярных желез. Они хорошо описаны, но их работу почти не изучали. Имеются лишь некоторые суммарные данные о нормах выделения азота, фосфора, других веществ

Следующие величины выделения (µг на г сухого веса в час) были определены для кладоцер (*Daphnia*, *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Scapholeberis*) (Ejmsont-Karabina, 1984): для N-NH₄ 0.8–2.6, для P 0.26–0.58. Петерс (Peters, 1987) обобщил величины экскреции: для азота 1, для фосфора 0.5.

Осморегуляция. Считают, что обмен ионов у кладоцер происходит в основном через затылочный орган и эпиподиты торакальных конечностей (Potts, Durning, 1980).

Н.В. Аладин (1982а, б, в) исследовал особенности осморегуляции экологически разных кладоцер, существу исчерпав возможности метода микрокриоскопии. В пресной воде кладоцерам необходимо удалять из тела избыток воды, а в солёной воде — удалять избыток солей. Третий тип осморегуляции, по Аладину, характерен для каспийских и аральских подонид. При солёности ниже 8‰ они способны к гиперосмотической регу-

ляции, а выше 8‰ — к гипоосмотической. К этому типу относится также обитатель континентальных гипергалинных вод *Moina mongolica*.

Возможно, единственное пока определение осмотического давления крови, мочи и внешней воды у *Daphnia magna* выполнено Аладиным и Плотниковым (1985).

Кладоцера успешно поддерживают тургор и гомеостазис.

Тканевый и клеточный метаболизм. В последние десятилетия получены многочисленные данные о ферментах управляющих процессами обмена веществ у дафний. Один из примеров — исследование свойств холинэстеразы дафний, выполненное Мензиковой (1988).

Рост и линька. Длительность жизни кладоцер достигает несколько месяцев. За это время происходят многочисленные линьки.

Измерения физиологических показателей в течение линичного цикла очень редки (например, для содержания стронция). Стронций накапливается в покровах и элиминируется при каждой линьке, затем его содержание постепенно повышается, как было показано на *Daphnia magna* (Marshall et al., 1964).

Желательно определение хода различных физиологических показателей в течение межлиничного цикла (в том числе для потребления кислорода).

Регенерация. Поврежденные особи в природе обычны. Результатом регенерации могут быть гипоморфозы, гиперморфозы, тератоморфозы и дихотомии (Ермаков, 1927, 1929). Примером могут быть босмины, у которых рострум с антеннулами часто имеет уродливое строение, будучи обкусан хищными циклопами и регенерирован.

Надо отметить хемоморфозы, т.е. морфологические видоизменения кладоцер вызываемые экзогенными химическими агентами (Hebert and Grewe, 1985). Неоднократно сообщали о возникновении форм дафний с шипами в присутствии хищника *Chaobogus* или его выделений (кайромонов) (Havel, 1985; Hanazato, 1991; Hanazato, Ooi, 1992; Hunter, Pyle, 2004). Сам факт установлен, но физиологические пути его реализации пока неясны.

Старение. Данных о физиологии старения немного. В конце жизни у дафний снижается частота сердцебиений (MacArthur, Baillie, 1929; Dudycha, 2003) и плодовитость (Dudycha, 2003). Рост крайне замедляется. Известно также, что у дафний исчерпываются липиды в жировом теле, деградирует эпителий средней кишки, мускулы, снижается общая активность (Schulze-Robbecke, 1951), теряется натрий (Stobbert et al., 1977). Самцы становятся стерильны (Meijering, 1962).

Макрушин (2011), однако, показал, что у самок моин естественная смерть наступает до того как они утрачивают репродуктивную способность.

На примере дафний была предложена гипотеза, что их гибель наступает как осуществление программы суммирующей сенсорную информацию (Гайнутдинов и др., 1997). Для цериодафний было оказано увеличение продолжительности жизни в результате прекращения программы старения прибавление раствора антиоксиданта (Анисимов и др. 2009).

Размножение. Как известно, кладоцера размножаются партеногенетически и иногда переходят к двуполому размножению (гамогенезу). Партеногенетическое потомство кладоцеры приносят каждые несколько дней. Самки формируют либо два крупных потомка (у большинства хидорид), либо много мелких (например, у дафнид или *Sida*).

Плодовитость сильно зависит от количества и качества пищи. При этом реакция в виде снижения количества яиц наступает с запозданием (лаг-эффект). Макрушин (1966) показал, что яйцеклетки *D. pulex* и *D. longispina* распадаются, если голодание наступает на первой стадии их развития или в начале второй стадии, но не позже. Критическое время голодания, определяющее число яиц, у дафнии составляет около 0.5 межлиничного периода, позже колебания обилия пищи уже не влияют на число яиц (Bradley, Baird, et al., 1991; Bradley, Perrin, et al., 1991). Также Эберт и Ямпольский (Ebert, Yampolsky (1992)) показали, что число яиц снижается, когда голодание наступает, по крайней мере, за 0.6 длительности линичного цикла перед откладкой яиц в выводковую камеру.

Кладоцеры переходят к двуполому (гамогенетическому) размножению и образованию стойких яиц под воздействием сочетания неблагоприятных факторов.

Половые гормоны представляют собой производные стероидов: мужские гормоны — тестостерон и андростерон, женские — эстрон (прогестерон) и эстрадиол. Первые публикации, показавшие наличие и роль половых гормонов у дафнид появились с 1994 г.

Им предшествовали работы Ден (Dehn, 1950, 1955), которая привлекла внимание к липидам пищи как фактору, контролирующему динамику популяций кладоцер. Экспериментируя с *Moina* Ден нашла, что повышенное содержание липидов в угасающих популяциях водорослей вызывает появление самцов. Кормление *Moina* цельными или обезжиренными дрожжами с добавлением экстракта содержащего эргостерин приводило к появлению 30% самцов и самок с гамогенетическими яйцами.

Было определено, что в растворе с добавлением гонадотропина (мочи не беременных коров) число молодежи у дафний удваивалось по сравнению с гонадотропином инактивированным нагреванием до 68 °C (Čehović, 1954a).

Нормальным содержанием глюкокортикоидов у *Daphnia magna* оказалось 8.4–12.7 пмоль/г для гидрокортизона и 6.0–10.1 пмоль/г для кортикостерона (Полунина, 1999). Эти концентрации повышались при добавлении в культуру эстрадиола.

Были исследованы наличие и биотрансформация мужского гормона тестостерона у *Daphnia magna* (Baldwin, LeBlanc, 1994; Baldwin et al., 1995; Parks, LeBlanc, 1996).

Замечательным событием оказалось также возможность управления появлением самцов. Их появление определяется гормональным путём. Олмстед и Леблан (Olmstead, Leblanc, 2002) открыли гормон, определяющий формирование самцов у дафний. Экспонирование культуры *D. magna* в растворе метилфарнезоата в концентрации выше 30 нМ, приводило к образованию самцов при воздействии на яйца 12–14 часа до этого. Эти авторы также отмечают, что метилфарнезоат образуется в мандибулярном органе.

Действие некоторых ксенобиотиков оказалось аналогично действию гормонов, и при определённых концентрациях таких агентов было можно получить самцов. Эти данные способствуют как изучению механизма образования самцов, так и практическому получению и исследованию неизвестных самцов ряда видов, чем воспользовались, например, Ким, Котов и Тейлор (Kim et al., 2006) и Синёв (Sinev, La-Orsri, 2011).

Движение. В пробе литоральных кладоцер можно видеть суетливое и разное движение десятков пойманных видов. Их траектории видоспецифичны и не изучены.

Напротив, для пелагических дафний (Brewer, 1998) и босмин (Kerfoot, 1978) траектории изучались и показана их специфичность. С помощью современной техники были также получены трехмерные записи движения дафний (O'Keefe, 1998; Baillieul, Blust, 1999; Seurat et al., 2004).

Имеются данные о скоростях движения литоральных и пелагических кладоцер.

Движение как особи в целом, так и её отдельных структур определяется мускулами и их опорными структурами экзоскелета. Исследование мускулатуры дафнии, выполненное Биндер (Binder, 1931), не было продолжено в полном объёме. Разные авторы указывали лишь некоторые мускулы разных отделов тела. Пока не выяснена специфика работы мускулов тела у представителей разных родов, в особенности у придонных кладоцер.

Информация по физиологии мускулов кладоцер невелика. Помимо того, что указано выше для сердца и кишечника, известно следующее. Эпинефрин и никотин стимулировали активность поперечно-полосатых мускулов *Daphnia magna*, пилокапин, мехолил и физистигмин не оказывали заметного влияния (Sollman, Webb, 1941). Кураре сначала повышал активность, затем приводил к полной остановке всех движений.

Движение мускулов плавательных антенн дафний замедляли (Flückiger, 1952): l-адреналин битартрат, d-адреналин битартрат, l-норадреналин битартрат, l-эпинефрин гидрохлорид, дигидроэрготамин метансульфонат и оксифенилэтанометиламин тартрат. При этом чёткого воздействия на мускулы торакальных конечностей не было.

В экспериментальных целях применяли различные способы обездвиживания кладоцер.

Нервная система и органы чувств. В целом, нервная система кладоцер представляет собой лесенку с парными ганглиями в каждом сегменте тела. Её строение изучали у *Sida* (Samassa, 1891), у *Daphnia* (Fischel, 1908). Недавно выполнено детальное исследование нервной системы *Leptodora* (Kirsch and Richter, 2007).

В итоге оказалось, что нервная система кладоцер не упрощена и её волокна иннервируют различные системы органов, в том числе периферические структуры. В особенности замечательны в этом отношении исследования на дафниях, выполненные Жангом с соавторами (Zhang et al., 1997), обнаружившего периферические нейроны реактивные по отношению к гипергликемическому гормону, и МакКула с соавторами (McCooole et al., 2011), которые нашли гистаминэргическую систему, хорошо развитую в теле и в органах зрения.

Нервная система, как выяснено на дафниях, холинэргическая. Холинэстераза обладает признаками псевдохолинэстеразы, поскольку обнаруживает предпочтение пропионилтиохолина перед ацетилхолином (Vesel et al., 2006).

Тонкопий и др. (1994) показал, что М-холинолитики понижают токсичность для *Daphnia magna* армина, аминостигмина и апеколина; на основании экспериментов с холиномиметиками было сделано заключение, что дафнии обладают развитой холинэргической системой с холинорецепторами и эта система аналогична таковой млекопитающих.

Было обнаружено, что главные жизненные процессы кладоцер регулирует нейросекретция. Нейросекреторные клетки в нервной системе дафний обнаружил Штерба (Sterba, 1957). Эти клетки структурно обособлены, положительно окрашиваются по Гомори, содержание секрета в них периодически варьирует. Они найдены в протоцеребруме, дейтероцеребруме, антеннальном сегменте и мандибулярном сегменте. Штерба выяснил, что секрет этих клеток высвобождается без накопления в специальных резервуарах, а интенсивность секреции выше в начале созревания яиц. Наличие нейросекреторных групп клеток у дафний было затем подтверждено и исследовано рядом авторов (Angel, 1967; Halcrow, 1969; Bosch de Aguilar, 1969, 1972), у *Simocephalus* (Zahid et al., 1980).

Наблюдая состояние нейросекреторных клеток у дафний, стадии линьки и размножения Бош де Агиляр пришел к заключению, что пищеводная группа продуцирует фактор угнетающий линьку, мандибулярная группа контролирует развитие яиц, вентральная группа продуцирует фактор, угнетающий формирование эфиппиума.

Подосиновикова и др. (2001) ингибировали допаминовую систему дафний, блокируя В2-рецепторы галоперидолом. После этого дафний помещали в растворы холиноблокаторов (атропина, амизила, амедина, циклодола, норакина, пентифина) и оценивали их антиперидоловую активность.

Органы чувств. Зрение. Большинство кладоцер имеют развитый глаз и глазок (пигментное пятно). У литоральных видов есть тенденция к увеличению глазка. У некоторых из них утрачивается глаз или как глаз, так и глазок. Напротив, у пелагических видов глазок мал или отсутствует.

В многочисленных исследованиях зрения установлено, что кладоцера воспринимают обычный, поляризованный, окрашенный свет, чувствительны к ультрафиолетовой радиации. Они также чувствительны к рентгеновым лучам, электромагнитным полям (Усанов, 2001; Крылов, 2010).

Чувствительность кладоцер к поляризованному свету имеет особое значение, поскольку это свет, отраженный от их пищевых частиц, взвешенных в воде.

Ультрафиолетовая радиация (УВР) сопровождается появлением тёмноокрашенных (меланистических) форм. Обсуждая воздействие на дафний УВР необходимо иметь в виду одновременное действие повреждающей УВР-Б (длина волны 280–320 нм) и репарирующей УВР-А (длина волны 320–400 нм), причём последняя стимулирует фотоэнзиматическую репарацию (Willamson et al., 2001). Экспонирование дафний к УВР-А сопровождалось значительным окислительным стрессом (Vega, Pizarro, 2000).

Хеморецепция. Стимулы химической природы воспринимаются сенсиллами, расположенным на торакальных конечностях (у хидорид и макротрицид) и на антеннулах. Понятие о вкусе было применено к кладоцерам лишь однажды. Керфут и Кирк (Kerfoot, Kirk, 1991) считали, что *Bosmina* проявляет некоторую способность различать пищевые частицы по вкусу, в отличие от других кладоцер.

Кладоцера имеют органы осязания и способны к механорецепции. Отмечали (Harris, 1953), что различное натяжение мускулов разных сторон глаза приводит к таким ударам антенн, которые выполняют поворот дафнии. Яндер (Jander, 1966, 1975) предложил более полные схемы системы ориентировки дафний в пространстве.

Поведение кладоцер оказывается многогранным. Они адекватно реагируют на факторы среды, собираются в стаи и спасаются от хищников. Известно два типа реакции на хищника: бегство и акинез. Первый тип характерен для большинства пелагических кладоцер. Акинез (замирание, «обморок») характерен для хидорид (Смирнов, 1977). Его можно наблюдать, встряхивая стакан с литоральными кладоцерами. Керфут (Kerfoot, 1978) обнаружил с помощью киносъёмки кратковременный акинез у босмин: с приближением циклопа босмина замирает и падает на 2–3 своих диаметра — достаточно, чтобы циклоп промахнулся.

Хатчинсон (Hutchinson, 1953, с. 156) отметил, что все факторы среды действуют совокупно на все органы чувств кладоцер сразу и «имеется огромное число взаимосвязанных, внутренних ситуаций». Это крайне затрудняет определение результирующей учеными, но кладоцеры решают это и выполняют все функции и движения как следует.

Кладоцеры существенно воздействуют на состояние среды: профильтровывают значительные объёмы воды, седиментируют потребленный пищевой материал, выделяют продукты обмена веществ.

На основе физиологических данных возможно объяснение отношения кладоцер к некоторым факторам среды и их экстремальным уровням. Например, было показано (Farkas et al., 1984), что *Daphnia magna* не может перезимовать в активном состоянии, поскольку состав и физическое состояние фосфолипидов её клеточных мембран не могут адаптироваться к низкой температуре. Эти авторы нашли, что у дафнии в фосфолипидах отсутствует докозаполиеновая кислота и уровень полиеновой кислоты не повышается при падении температуры с 20 до 10 °С.

Физиологические основы интоксикации. Выполнен ряд исследований относительно механизмов физиологического воздействия ксенобиотиков, в отличие от первоначальных токсикологических работ, в которых использовали в основном показатели падения плодовитости и длительности жизни.

Примерами исследований нового типа могут быть определения *т р а н с ф о р м а ц и и* ксенобиотиков в теле кладоцер. Описаны преобразования гептахлора в теле *Daphnia magna* (Feroz et al., 1990). Другой пример — мышьяк, потреблённый с водорослями *Moina macroscopa*, аккумулируется ею в неорганической форме (75%), в форме моно-метил (6%) и ди-метил (16.6%) соединениях и затем выводится (Maeda et al., 1992). Пирен, потреблённый *Daphnia magna*, затем трансформируется в водорастворимые метаболиты (Ikenaka et al., 2006).

Теперь есть данные о механизме *д е т о к с и к а ц и и*. В процессе детоксикации принимают участие глутатион S-трансферазы (ГТС), выделенные у *D. magna* (LeBlanc et al., 1988; Baldwin, LeBlanc, 1996). ГТС в пяти основных формах у *D. magna* участвует в детоксикации 1-хлоро-2,4-динитробензола (ХДНБ) (Dierickx, 1987b). Вещества, угнетающие ГТС или повышающие её количество, усиливали или понижали токсичность ХДНБ. Детоксикация пентахлорофенола у *D. magna* происходит при конъюгации с сульфатами и с последующей экскрецией (Kukkonen and Oikari, 1988). Общая активность кислых фосфатаз у *D. magna* повышалась в присутствии хлорида кадмия, хотя активность различных молекулярных форм этого фермента повышалась или понижалась (Цветков и др., 1997). Таннины, потребляемые с пищей, подвергаются детоксикации у *Daphnia* и *Simocephalus* с участием цитохромов P-450, эстераз и ГТС (Rey et al., 2000).

Цитохром P-450 может способствовать детоксикации и акклиматизации *Daphnia magna* при хроническом воздействии токсафена (Kashian, 2004).

У дафний обнаружены металлотионеины, «детоксикационные белки», с молекулярным весом около 10 кДа. Более 80% кадмия в теле *Daphnia pulicaria*, выращенной в воде с кадмием, оказалось связанным с таким белком (Gingrich et al., 1984), в теле *D. magna* было обнаружено до 75% (Frayse et al., 2006). Повышенное содержание кадмия приводит к реорганизации внутриклеточных незаменимых металлов (меди и цинка) и к повышению их количества в растворимой фракции.

Передача ксенобиотика потомству D. magna была показана на примере метилртути. Передача метилртути, поглощённой в кишечнике к яйцам в выводковой камере заняла 2.5–3 дня (Tsui, Wang, 2004). Дафнии быстро акклиматизировались к ртути (Tsui, Wang, 2005). В случае селена оказалось, что 19–24% его в генерации F0 передаётся матерями при размножении генерации F1 (Lam, Wang, 2006); около 6.5% содержания меди у материнской особи передаётся потомству за 7 дней (Zhao et al., 2009).

Общие выводы. К настоящему времени накоплены обширные данные по большинству разделов физиологии кладоцер. В кратком обзоре было возможно отметить лишь новейшие или те данные, которые казались важнейшими.

Нет оснований считать физиологию кладоцер упрощенной.

Некоторые функции у кладоцер факультативны. Их сердце может останавливаться надолго и затем снова начинать нормальную деятельность, без видимого ущерба для особи. Гемоглобин в общем способствует активности кладоцер, однако у некоторых видов может отсутствовать или быть заблокирован СО, а особь остаётся активной. Как известно, роль гемоглобина у теплокровных позвоночных и рыб облигатна (за исключением хенихтид). Аномально безглазые или особи с удаленными глазами существуют вполне нормально.

Абсолютная величина отдельных показателей, приводимая для кладоцер, не характерна строго для вида, но зависит от клонального состава и от предшествующей акклимации.

В целом, основная часть данных по физиологии кладоцер получена на дафнидах. Представители других групп ведут существенно иной образ жизни — это придонные виды, детритофаги, аноксифильные и другие специализированные виды.

Открывается обширное поле исследований литоральных кладоцер с их специфическими физиологическими особенностями.

Список литературы

- Авцын А.П., Петрова Т.П. Резистентность пищеварительного канала *Daphnia magna* Straus к действию энтеропатогенных НАГ-вибрионов. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1986. Т. 102. № 9. С. 342–345.
- Аладин Н.В. Солёностные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 1. Зоологический журнал. 1982а. Т. 61. № 3. С. 341–351.
- Аладин Н.В. Солёностные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 2. Зоологический журнал. 1982б. Т. 61. № 4. С. 507–514.
- Аладин Н.В. Солёностные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 3. Зоологический журнал. 1982в. Т. 61. № 6. С. 851–860.
- Аладин Н.В., Плотноков Н.С. Микроскопическое исследование жидкости из максиллярной железы *Daphnia magna* Straus при акклимации к воде различной солёности. Гидробиологический журнал. 1985. Т. 21. № 4. С. 63–65.
- Бычек Е.А., Гущина Н.А. Возрастные особенности липидного состава у *Daphnia*. Биохимия. 1999. Т. 64. № 5. С. 652–655.
- Гладышев М.И., Суцук Н.И., Кравчук Е.С. и др. Сезонная динамика запасов незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в биомассе фито- и зообентоса на литоральной станции реки Енисей. Доклады АН. 2005. Т. 403. № 2. С. 277–278.
- Ермаков Н.В. Регенерация пресноводных Cladocera в свете учения об организационных центрах (1). Русский гидробиологический журнал. 1927. Т. 6. № 11–12. С. 213–224.
- Ермаков Н.В. Регенерация пресноводных Cladocera в свете учения об организационных центрах (2). Русский гидробиологический журнал. 1929. Т. 8. № 1. С. 54–62.
- Ермаков Н.В. (М.В.). Нервная система и деятельность сердца в безхребетных. Медицинский журнал АН УССР. 1936. Т. 6. № 3. С. 755–782.
- Ермаков Н.В. (М.В.). Нервная система и деятельность сердца в безхребетных. Медицинский журнал АН УССР. 1937. Т. 7. № 1. С. 263–275.
- Коштоянц Х.С. Основы сравнительной физиологии. Т 1. М.-Л. АН СССР. 1951. 521 с.
- Крылов В.В. Влияние низкочастотных магнитных полей и типичной магнитной бури на показатели производимого потомства *Daphnia magna* (сравнение экспериментальных данных). Биология внутренних вод. 2010. С. 64–70.
- Мензикова О.В. О свойствах холинэстеразы дафнии *Daphnia magna*. Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1988. № 4. С. 596–598.
- Мечников И.И. О грибковом заболевании дафний. Избранные труды. Вопросы иммунитета. М.: АН СССР. 1951 (1884). С. 19–36.
- Подосиновикова И.П., Комачев А.Б., Тонкопий В.Д. и др. Новые подходы к анализу взаимоотношений холинэргической и дофаминэргической медиаторных систем. Экспериментальная и клиническая фармакология. 2001. Т. 64. № 6. С. 20–22.
- Полунина Ю.Ю. Влияние экзогенных окситоцина и экстрადиола на *Daphnia magna* Str. Теоретические и прикладные аспекты биологии. Калининград, 1999. С. 70–75.
- Смирнов Н.Н. Частота сердцебиений ветвистоусых ракообразных как показатель их экологических особенностей и состояния. Гидробиологический журнал. 1965. № 6. С. 28–34.
- Смирнов Н.Н. Морфо-функциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. 4. Дыхательные адаптации хидорид. Журнал общей биологии. 1970. Т. 31. № 1. С. 34–38.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae Фауны Мира. Фауна СССР. Нов. Сер. 101. Л.: Наука, 1971. 531 с.
- Смирнов Н.Н. Морфо-функциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. 8. Акинез у Cladocera. Зоологический журнал. 1977. Т. 56. № 3. С. 471–472.
- Суцук Н.Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор). Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 4. С. 399–316.
- Суцук Н.Н., Гладышев М.И., Калачева Г.С. и др. Сезонная динамика зоопланктона и содержание незаменимых жирных кислот в sestone небольшого пруда. Биология внутренних вод. 2002. № 2. С. 60–68.
- Суцук Н.Н., Гладышев М.И., Махутова О.Н., и др. Сезонное перемещение пула незаменимой эйкозапентаеновой кислоты по пелагической трофической цепи эвтрофного водохранилища. Доклады АН. 2008. Т. 422. № 6. С. 848–849.
- Тонкопий В.Д., Комачев А.П., Загребин А.О. Сравнительный фармакологический анализ М-холинорецепторов у дафний и крыс. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1994. Т. 102. № 5. С. 497–499.
- Усанов Д.А., Шишкин Г.Г., Скрипаль А.В. и др. Дафния как биоиндикатор электромагнитных воздействий на водную среду. Петербургский журнал электроники. 2001. № 4. С. 38–42.
- Цветков И.Д., Зарубин С.Л., Уранцева Г.Ф. и др. Кислая фосфатаза гидробионтов как фермент-индикатор биохимической адаптации к воздействию токсических веществ. Известия АН, биол. 1997. № 5. С. 539–545.

- Angel M.V. A histological experimental approach to neurosecretion in *Daphnia magna*. In: Neurosecretion, Stutinsky F., ed., Springer, Berlin, etc. 1967. P. 229–237.
- Arts M.T., Evans M.S., Robarts R.D. Seasonal patterns of total energy reserve lipids of dominant zooplankton crustaceans from a hyper-eutrophic lake. *Oecologia*. 1993. V. 90. P. 560–571.
- Arts M.T., Robarts R.D., Evans M.S. Energy reserve lipids of zooplanktonic crustaceans from an oligotrophic saline lake in relation to food resources and temperature. *Canadian journal of fisheries and aquat. sci.* 1993. V. 50. № 11. P. 2404–2420.
- Arts M.T., Robarts R.D., Evans M.S. Seasonal changes in particulate and dissolved lipids in a eutrophic prairie lake. *Freshwater biology*. 1997. V. 38. № 3. P. 525–537.
- Auld S.K.J.R., Scholefield J.A., Little T.J. Genetic variation in the cellular response of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera) to its bacterial parasite. *Proceedings of the Royal Society B*. 2010. V. 277. P. 3291–3297.
- Baldwin W.C., LeBlanc G.A. Identification of multiple steroid hydroxylases in *Daphnia magna* and their modulation by xenobiotics. *Environmental toxicology and chemistry*. 1994. V. 13. N 7. P. 1013–1021.
- Baldwin W.C., LeBlanc G.A. Expression and induction of an immunochemically related class of glutathione S-transferases in *Daphnia magna*. *Comparative Biochem. and Physiol.* 1996. V. 113B. № 2. P. 261–267.
- Baldwin W.S., Milan D.L., LeBlanc G.A. Physiological and biochemical perturbations in *Daphnia magna* following exposure to the model environmental estrogen diethylstilbestrol. *Environmental toxicology and chemistry*. 1995. V. 14. № 6. P. 945–952.
- Baylor E.R. Cardiac pharmacology of the cladoceran, *Daphnia*. *The biological bulletin*. 1942. V. 83. № 2. P. 165–172.
- Bekker J.M., Krijisman B.J. Physiological investigations into the heart function of *Daphnia*. *Journal physiol.* 1951. V. 115. № 3. P. 249–257.
- Binder G. Das Muskelsystem von *Daphnia*. *Intern. Revue Hydrobiol.* 1931. V. 26. P. 54–111.
- Bosch de Aguilar Ph. van den. Les caractéristiques tinctoriales des cellules neurosecretives chez *Daphnia pulex* (Crustacea: Cladocera). *General and Comp. Endocrinol.* 1972. V. 18. № 1. P. 140–145.
- Bradley M.C., Baird D. J., Calow P. Mechanisms of energy allocation to reproduction in the cladoceran *Daphnia magna* Straus. *Biological journal of the Linnean Society of London*. 1991. V. 44. № 4. P. 325–333.
- Bradley M.C., Perrin N., Calow P. Energy allocation in the cladoceran *Daphnia magna* Straus, under starvation and refeeding. *Oecologia*. 1991. V. 86. № 3. P. 414–418.
- Brett M.T., Müller-Novarra D. C., Sang-Kyu Park. Empirical analysis of the phosphorus limitation on algal food quality for freshwater zooplankton. *Limnology and oceanography*. 2000. V. 45. № 7. P. 1564–1575.
- Byček E.A., Guschina I. The transfer of fatty acids in a freshwater planktonic foodweb of the Kuibyshevskoe Reservoir (middle reaches of the Volga). *Hydrobiologia*. 2001. V. 442. P. 261–268.
- Čehović G. Effet stimulant des gonadotrophines de mammifères sur la reproduction des Daphnies. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Paris*. 1954. V. 239. № 4. P. 363–365.
- Chatton E. Les membranes péritrophique des Drosophiles (Diptères) et des Daphnies (Cladocères) leur genèse et leur rôle à l'égard des parasites intestinaux. *Bull. Soc. Zool. France*. 1920. V. 25. № 2. P. 265–280.
- Colmorgen M., Paul R.J. Imaging of physiological functions in transparent animals (*Agonus cataphractus*, *Daphnia magna*, *Pholcus phalangoides*) by video microscopy and digital image processing. *Comparative Biochem. Physiology*. 1995. V. 111A. № 4. P. 583–595.
- Darchambeau F., Faerwig P.J., Hessen D.O. How *Daphnia* copes with excess carbon in its food. *Oecologia*. 2003. V. 136. P. 336–346.
- Dearborn G.U.N. Some physiological observations on a crustacean heart. *Med. News*. 1903. V. 82. P. 544–550, P. 596–601.
- Dehn M. Der Einfluss der Hefefettstoffe auf die Fortpflanzungart von *Moina rectirostris*. *Die Naturwissenschaften*. 1950. V. 37. № 18. P. 429–430.
- Dehn M. Die Geschlechtsbestimmung der Daphniden. Die Bedeutung der Fettstoffen untersucht an *Moina rectirostris* L. *Zool. Jahrb., Abt. 1*. 1955. V. 65. № 3. P. 334–356.
- Desvillettes C., Bourder G., Breton J.C., Combrouze P. Fatty acids as organic markers for the study of trophic relationships in littoral cladoceran communities of a pond. *Journal of plankton research*. 1994. V. 16. № 6. P. 643–659.
- Dierickx P.J. Glutathione transferases and detoxication function of glutathione in the waterflea *Daphnia magna* Straus. *Société Belge de Biochimie, Louvain-La-Neuve*. 1987. P. B121.
- Dudycha J. L. A multi-environment comparison of senescence between sister species of *Daphnia*. *Oecologia*. 2003. V. 135. P. 555–563.
- Dzialowski E.M., Turner P.K., Brooks B.W. Physiological and reproductive effects of beta adrenergic receptor antagonists in *Daphnia magna*. *Archives of environmental contamination and toxicology*. 2006. V. 50. № 4. P. 503–510.
- Ebert D., Yampolsky L.Yu. Family planning in *Daphnia*: when is clutch size determined? *Russian Journal of aquatic ecology*. 1992. V. 1. № 2. P. 143–147.
- Ejsmont-Karabin J. Phosphorus and nitrogen excretion rate by lake zooplankton. *Ekologia polska*. 1984. V.32. № 1. P. 3–42.
- Elenđ B.-P., Storch V. Starvation-induced alterations of the ultrastructure of the midgut of *Daphnia magna* Straus, 1829 (Cladocera). *Journal of crustacean biology*. 1990. V. 10. № 1. P. 79–86.
- Feroz M., Podowski A.A., Khan M.A. Oxidative dehydrochlorination of heptachlor by *Daphnia magna*. *Pesticide biochemistry and physiology*. 1990. V. 36. P. 101–105.
- Ferrão-Filho A. da S., Tessier A. J., DeMott W.R. Sensitivity of herbivorous zooplankton to phosphorus-deficient diets: testing stoichiometric theory and the growth rate hypothesis. *Limnology and oceanography*. 2007. V. 52. № 1. P. 407–415.
- Fischel A. Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren, insbesondere bei Cladoceren. Leipzig: Werner Klinkhardt. 1908. 69 p. (same in: *Internationale Revue der gesamt. Hydrobiol. und Hydrogr.* 1908. V. 1. P. 73–141).
- Flückiger E. Ueber die Wirkung von Sympathomimetica und Dihydroergotamin bei Daphnien. I. Wirkung auf Muskelfunktionen. *Acta physiologica scandinavica*. 1952. V. 27. № 2–3. P. 206–216.
- Flückiger E., Flück H. Die Wirkung von Vitamin B₁ am Herz von Daphnien. *Experientia*. 1952. V. VIII. № 6. P. 223–224.
- Fox H.M. The oxygen affinities of certain invertebrate haemoglobins. *The journal of experimental biology*. 1945. V. 21. № 3–4. P. 161–165.
- Fox H.M. The haemoglobin of *Daphnia*. *Proceeding of the Roy. Soc., B*. 1948. V. 135. P. 195–212.
- Fox H.M. Anal and oral intake of water by Crustacea. *The Journal of experimental biology*. 1952. V. 29. № 4. P. 583–599.
- Fox H.M. The effect of oxygen on the concentration of haem in invertebrates. *Proceedings of the Royal Soc., B*. 1955. V. 143. № 911. P. 203–214.

- Fox H.M., Hardcastle S.M., Dresel E. I. B. Fluctuations in the haemoglobin content of *Daphnia*. Proceedings of the Royal Soc., B. 143. V. 136. № 884. P. 388–399.
- Fox H.M., Gilchrist B.M., Phear E.A. Functions of haemoglobin in *Daphnia*. Proceedings of the Royal Soc., B. V. 138. P. 514–528.
- Fox H.M., Phear E.A. Factors influencing haemoglobin synthesis by *Daphnia*. Proceedings of the Royal Soc., B. V. 141. P. 179–189.
- Fraysse B., Geffard O., Berthet B., Biaganti-Risbourg S., Geffard A. Importance of metallothioneins in the cadmium detoxification in *Daphnia magna*. Comparative biochemistry and physiology, C. 2006. V. 144. № 3. P. 286–293.
- Fritsche H. Studien über Schwankungen des osmotischen Druckes der Koerperflüssigkeit bei *Daphnia magna*. Internat. Rev. ges. Hydrobiol. und Hydrogr. 1917. V. 8. № 1. P. 22–80, 124–203.
- Gingrich D., Shaw II C.F., Seidman L., Remsen C. 1984. A reductively labile cadmium-binding protein in *Daphnia pulicaria*. Marine environmental research 14, 1–4, 454–455.
- Goulden C.E., Place A.R. 1993. Lipid accumulation and allocation in daphniid Cladocera. Bulletin of marine science 53, 1, 106–114.
- Green J. Haemoglobin in the fat cells of *Daphnia*. Quart. journal Microsc. Sci. 96, 2, 173–176. Green J. 1956a. Growth, size and reproduction in *Daphnia* (Crustacea: Cladocera). Proc. Zool. Soc. London. 1955. V. 126. № 2. P. 173–204.
- Green J. Variation in the haemoglobin content of *Daphnia*. Proceed. of the Roy. Soc., B. 1956b. V. 919, № 145. P. 214–232.
- Green J. Carotenoids in *Daphnia*. Proceed. of the Roy. Soc., B. 1957. V. 928. № 147. P. 392–401.
- Green J. Biliverdin in the eyes of *Polyphemus pediculus* (L.) (Crustacea, Cladocera). Nature. 1961. № 4760. P. 227–228.
- Green J. Seasonal variation in eggs production by Cladocera. Journal animal ecology. 1966a. V. 35. № 1. P. 77–104.
- Green J. Variation in carotenoid pigmentation of *Simocephalus vetulus* (Crustacea: Cladocera). Journal zool. 1966b. V. 149. № 2. P. 174–187.
- Green J. Pigments in Cladocera. Trans. Amer. Microsc. Soc. 1971. V. 80. № 1. P. 115.
- Halcrow K. Sites of presumed neurosecretory activity in *Daphnia magna* Straus. Canadian journal of zoology. 1969. V. 47. № 4. P. 575–577.
- Hanazato T. Influence of food density on the effects of a *Chaoborus*-released chemical on *Daphnia ambigua*. Freshwater biology. 1991. V. 25. P. 477–483.
- Hanazato T., Ooi T. Morphological responses of *Daphnia ambigua* to different concentrations of a chemical extract from *Chaoborus*. Freshwater biology. 1992. V. 27. № 3. P. 379–385.
- Hancy J.F., Hall D.J. Diel vertical migration and filter-feeding activities of *Daphnia*. Archiv für Hydrobiologie. 1975. V. 75. № 4. P. 413–441.
- Haney J.F. Regulation of cladoceran feeding rates in nature by body size, food concentration, and diel feeding patterns. Limnology and oceanography. 1985. V. 10. № 2. P. 397–411.
- Harris J.E. Physical factors involved in the vertical migration of plankton. Quarterly. journal microsc. Science. 1953. V. 94. № 4. P. 537–550.
- Havel J.E. Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs. Limnology and oceanography. 1985. V. 30. № 4. P. 853–861.
- Hebert P.D.H. Phenotypic variability of lactate dehydrogenase in *Daphnia magna*. The journal of experimental zoology. 1973. V. 186. № 1. P. 33–38.
- Hebert P.D.N., Emery C.J. The adaptive significance of cuticular pigmentation in *Daphnia*. Functional ecology. 1990. № 4. P. 703–710.
- Hebert P.D.N., Grewe P.M. *Chaoborus*-induced shifts in the morphology of *Daphnia ambigua*. Limnology and oceanography. 1985. V. 30, № 6. P. 1291–1297.
- Heisig-Gunkel, Gunkel G. Distribution of a herbicide (atrazin, s-triazine) in *Daphnia pulicaria*: a new approach to determination. Archiv für Hydrobiol., Supplem. 1982. V. 59. № 4. P. 359–376.
- Hoshi T. Studies on physiology and ecology of plankton. XIII. Haemoglobin and its role in the respiration of the daphnid, *Simocephalus vetulus*. The Science reports of the Tohoku University, 4th ser. (Biology). 1957. V. 23. № 1. P. 35–58.
- Hoshi T. Studies on physiology and ecology of plankton. XV. Crystal of pyridine-haemochromogen from the blood haemoglobin of the daphnid, *Simocephalus vetulus*. Journal Fac. Sci. Niigata Univers., ser. II. 1963a. № 4. P. 87–92.
- Hoshi T. Studies on physiology and ecology of plankton. XVI. Crystal of haemin from the blood haemoglobin of the daphnid, *Simocephalus vetulus*. Journal of the Fac. Sci. Niigata Univers., ser. II. 1963b. № 4. P. 93–95.
- Huchzermeyer E.W. Herzfrequenz und Lebensablauf von *Macrothrix hirsuticornis*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1963. V. 168. № ½. P. 119–132.
- Hunter K., Pyle G. Morphological responses of *Daphnia pulex* to *Chaoborus americanus* kairomone in the presence and absence of metals. Environmental toxicology and chemistry. 2004. V. 23. № 5. P. 1311–1316.
- Hutchinson G.E. Turbulence as random stimulation of sense organs. Cybernetics. Transactions of the Ninth Conference, March 20–21, 1952, New York, 1953. P. 155–158.
- Hykes O.-V. Mouvements du coeur chez les Daphnies sous l'influence de quelques substances endocrines. Comptes rendues des seances de la Societe Biologie. 1926. V. 95. № 20. P. 58–60.
- Ikenaka Y., Fun H., Ishizaka M., Myanara Y. Metabolism of pyrene by aquatic crustacean, *Daphnia magna*. Aquatic toxicology. 2006. V. 80. № 2. P. 158–162.
- Ingle L., Wood T.R., Banta A.M. A study of longevity, growth and heart rate in *Daphnia longispina* as influenced by limitations in quantity of food. The journal of experimental zoology. 1937. V. 76. № 2. P. 325–352.
- Jaeger G. Über den Fettkörper von *Daphnia magna*. Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. 1935. V. 22. № 2. P. 98–181.
- Jander R. Die Phylogenie von Orientierungsmechanismen der Arthropoden. Zoologischer Anzeiger 29. Supplementband. 1966. P. 266–306.
- Jander R. Interaction of light and gravity orientation in *Daphnia pulex*. Fortschritte der Zoologie. 1975. V. 23. № 1. P. 174–184.
- Kerfoot W.C. Combat between predatory copepods and their prey: *Cyclops*, *Epischura*, and *Bosmina*. Limnol. Oceanography. 1978. V. 23. № 6. P. 1089–1102.
- Kerfoot W.C., Kirk K.I. Degree of taste discrimination among suspension-feeding cladocerans and copepods: implications for detritivory and herbivory. Limnology and oceanography. 1991. V. 36. № 6. P. 1107–1123.
- Kim K., Kotov A.A., Taylor D.J. Hormonal induction of undescribed males resolves cryptic species of cladocerans. Proceedings of the Royal Society B. 2006. V. 273. P. 141–147.

- Kirsch R., Richter S. The nervous system of *Leptodora kindtii* (Branchiopoda, Cladocera) surveyed with confocal scanning microscopy (CLSM) including general remarks on the branchiopod neuromorphological ground pattern. *Arthropod structure and development*. 2007. V. 36. № 2. P. 143–156.
- Kukkonen J.K. Effects of pH and natural humic substances on the accumulation of organic pollutants on two freshwater invertebrates. *Lecture notes in earth sci.* 1991. V. 33. P. 413–422.
- Lam I.K.S., Wen-Xiong Wang. Transgenerational retention and material transfer of selenium in *Daphnia magna*. *Environmental toxicology and chemistry*. 2006. V. 25. № 9. P. 2519–2525.
- Lampert W. Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. *Limnology and oceanography*. 1978. V. 23. № 4. P. 831–834.
- LeBlanc G.A., Hilgenberg B., Cochrane B.J. Relationships between the structures of chlorinated phenols, their toxicity, and their ability to induce glutathione S-transferase activity in *Daphnia magna*. *Aquatic toxicology*. 1988. V. 12. P. 147–156.
- Lemcke H. W., Lampert W. Changes in weight and chemical composition of *Daphnia pulex* during starvation. *Archiv für Hydrobiologie, Supplem.* 1975. V. 48. № 1. P. 108–137.
- Lévy R. Mode de préparation de la daphnie permettant de battre son coeur en milieu artificiel. *Comptes rendus Société de Biologie, Paris*. 1927a. V. 97. P. 1600–1601.
- Lévy R. Sensibilité aux actions chimiques du coeur de la Daphnie préparée, battant en milieu artificiel. *Comptes rendus Société de Biologie, Paris*. 1927b. V. 97. P. 1601–1605.
- MacArthur J.W., Baillie W.H.T. Metabolic activity and duration of life in *Daphnia magna*. I, II. *The journal of experimental zoology*. 1929. V. 53. № 2. P. 221–268.
- Maeda S., Ohki A., Kusadome K., Kuroiwa T., Yoshifuku I., Naka K. 1992. Bioaccumulation of arsenic and its fate in a freshwater food chain. *Applied organometallic chemistry*. 1992. V. 6. № 2. P. 213–219.
- Makrushin A.V. Senescence of *Moina macrocopa* (Cladocera, Crustacea). *Advances in gerontology*. 2011. V. 24. № 1. P. 24–25.
- Maynard D.M. Circulation and heart function. In: *The Physiology of Crustacea*. Ed. T.H. Waterman. Academic Press, New York and London, vol. 1. 1960. P. 161–226.
- McCallum J.B. The action of purgatives in a crustacean (*Sida crystallina*). *Univ. Calif. Publ. Physiol.* 1905. V. 2. № 6. P. 65–70.
- Meijering M.P.D. Längewachstum und Geschlechtsreife bei Männchen von *Daphnia magna* Straus. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1962. V. 167. № 1–2. P. 116–121.
- Meijering M.P.D., Redfern J.B. Heart-beat as a measure of biotic time in the life of Daphniidae. *The American naturalist*. 1962. V. 96. № 886. P. 61–64.
- Mooney R., Obreshkove V. Action of prostigmine, carbaminoyl-choline (doryl) and acetyl-B-methyl-choline (mecholy) on intestine of a cladoceran. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine*. 1948. V. 68. № 1. P. 42–46.
- Obreshkove V. The action of acetylcholine, atropine, and physostigmine on the intestine of *Daphnia magna*. *Biol. bull.* 1941a. V. 81. № 1. P. 105–113.
- Obreshkove V. Cardiac inhibition of a cladoceran and the action of acetylcholine and physostigmine. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine*. 1941b. V. 49. № 3. P. 427–431.
- O'Keefe T.C., Brewer M.C., Dodson S. Swimming behavior of *Daphnia*: its role in determining predation risk. *Journal of plankton research*. 1998. V. 20. № 5. P. 973–984.
- Olmstead A.W., Leblanc G.A. Juvenoid hormone methyl farnesoate is a sex determinant in the Crustacean *Daphnia magna*. *Journal of experimental zoology*. 2002. V. 293. № 7. P. 736–739.
- Parks L.G., LeBlanc G.A. Reductions in steroid hormone biotransformation/elimination as a biomarker of pentachlorophenol chronic toxicity. *Aquatic toxicology*. 1996. V. 34. № 4. P. 291–303.
- Paul R., Colmorgen M., Hüller S., Tyroller F., Zinkler D. Circulation and respiratory control in millimeter-sized animals (*Daphnia magna* and *Folsomia candida*) studied by optical methods. *Journal of comparative physiology B*. 1997. V. 167. № 6. C. 399–408.
- Paul R., Colmorgen M., Pirow R., Chen Yi-H., Tsai M.-Ch. Systemic and metabolic responses in *Daphnia magna* to anoxia. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*. 1998. V. 120. № 3. P. 519–530.
- Peters R.H. Metabolism in *Daphnia*. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*. 1987. V. 45. P. 193–243.
- Pickering J.W. 1894. On the action of certain substances on the hearts of daphniae. *Journal of physiology*. 17, 357–363.
- Pirow R., Bäumer C., Paul R.J. Benefits of haemoglobin in the cladoceran crustacean *Daphnia magna*. *The journal of experimental biology*. 2001. V. 204. P. 3425–3441.
- Pirow R., Bäumer C., Paul R.J. Crater landscape: two-dimensional oxygen gradients in the circulatory system of the microcrustacean *Daphnia magna*. *The journal of experimental biology*. 2004. V. 207. P. 4393–4405.
- Pirow R., Buchen I. The dichotomous oxyregulatory behaviour of the planktonic crustacean *Daphnia magna*. *The journal of experimental biology*. 2004. V. 207. P. 683–696.
- Pirow R., Wollinger F., Paul R.J. The importance of the feeding current for oxygen uptake in the water flea *Daphnia magna*. *The Journal of experimental biology*. 1999a. V. 202. № 5. P. 553–562.
- Pirow R., Wollinger F., Paul R.J. The sites of respiratory gas exchange in the planktonic crustacean *Daphnia magna*: an in vivo study employing blood haemoglobin as an internal probe. *The Journal of experimental biology*. 1999b. V. 202. № 22. P. 3089–3099.
- Postmes T.J., Prick R., Brorens I. The deceleration of the heart frequency in the waterflea *Daphnia magna* by adrenoceptor agonists and antagonists. *Hydrobiologia*. 1989. V. 171. P. 141–148.
- Potts W.T.W., Durning C.T. Physiological evolution in the Branchiopods. *Comparative Biochemistry Physiology* 67B. 1980. P. 475–484.
- Quaglia A., Sabelli B., Villani L. Studies on the intestine of Daphniidae (Crustacea, Cladocera). *Journal of morphology*. 1976. V. 150. № 3. P. 711–726.
- Ray D., David J.P., Cuany A., Amichot M., Heyran J.C. Differential sensitivity to vegetable tannins in planktonic crustacea from alpine mosquito breeding sites. *Pesticide biochemistry and physiology*. 2000. V. 67. № 2. P. 103–113.
- Richman S. The transformation of energy by *Daphnia pulex*. *Ecol. Monogr.* 1958. V. 28. № 3. P. 273–291.
- Schulze-Robbecke G. Untersuchungen über Lebensdauer, Altern und Tod bei Arthropoden (*Daphnia magna* Straus, *Dixippus (Carausius) morosus* Brunner V. Wattenwyl und *Melolontha melolontha* L.). *Zool. Jahrb. Abt. Allgemeine Zoologie und Physiol. Tiere*. 1951. V. 62. № 4. P. 366–394.
- Samassa P. Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cladoceren. *Arch. Mikroskopische Anatomie*. 1891. V. 38. P. 100–141.
- Schlechteriem C., Arts M.T., Zellmer I.D. Effect of temperature on the fatty acid composition and temporal trajectories of fatty acids in fasting *Daphnia pulex* (Crustacea, Cladocera). *Lipids*. 2006. V. 41. № 4. P. 397–400.

- Schoenberg S.A., Maccubbin A.F., Hodson R.E. Cellulose digestion by freshwater microcrustacea. *Limnology and oceanography*. 1984. V. 29. № 5. P. 1132–1136.
- Seurat L., Schmitt F.G., Brewer M.C., Strickler R, Soussi S. From random walk to multifractal random walk in zooplankton swimming behavior. *Zoological studies*. 2004. V. 43. № 2. P. 498–510.
- Sollman T., Webb W. Pharmacological responses of *Daphnia magna*. *The journal of experimental therapeutics*. 1941. V. 71. № 1. P. 261–267.
- Soma Y., Itoh N., Tani Y. Sterol composition of steryl chlorine esters (SCEs) formed through grazing of algae by freshwater crustaceans: relevance to the composition of sedimentary SCEs. *Limnology (Springer)*. 2005. V. 6. №1. P. 45–51.
- Starkweather P.L. Diel patterns of grazing in *Daphnia pulex* Leydig. *Verh. Intrnat. Verein. Limnol.* 1975. V. 19. Part 4. P. 2851–2857.
- Steiner S., Kasprzak P. Cladoceran grazing and the fate of planktonic primary production in a mesotrophic stratified lake. *Internat. Vereinig. Limnol.* 2000. V. 27. Part 5. P. 3005–3008.
- Sterba G. Zytologische Untersuchungen an Grosskernigen Fettzellen von *Daphnia pulex* unter besonderer Beruecksichtigung des Mitochondrien-Formwechsels. *Zeitschrift f. Zellforschung*. 1956. V. 44. P. 456–487.
- Sterba G. Die Neurosekretorischen Zellgruppen einiger Cladoceren (*Daphnia pulex* und *D. magna*, *Simocephalus vetulus*). *Zoolog. Jahrb., Abteil. Anat.* 1957. V. 76. P. 303–310.
- Stobbs R.H., Keating J., Earl R. A study of sodium uptake by the water flea *Daphnia magna*. *Comparative biochemistry and physiology A*. 1977. V. 58. № 3A. P. 299–309.
- Suomalainen P. 1939. The effect of adrenaline and choline on the heart rate in *Daphnia pulex* Geer. *Annales zoologici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae Vanamo* 7, 3, 1–6.
- Tasse J., Camougis G. Electrographic studies on cardiac activity of the cladoceran, *Daphnia*. *Crustaceana*. 1965. V. 8. № 2. P. 197–205.
- Tatarazako N., Oda S. The water flea *Daphnia magna* (Crustacea, Cladocera) as a test species for screening and evaluation of chemicals with endocrine disrupting effect on crustaceans. *Ecotoxicology*. 2007. V. 16. № 1. P. 197–203.
- Tatarazako N., Oda S., Watanabe H., Morita M., Iguchi T. Juvenile hormone agonists affect the occurrence of male *Daphnia*. *Chemosphere*. 2003. V 53. № 8. P. 827–833.
- Tsui M. T.K., Wang W.-X. Multigenerational acclimation of *Daphnia magna* to mercury: relationships between biokinetics and toxicity. *Environmental toxicology and chemistry*, 2005. V. 24. № 11. P. 2927–2933.
- Usuki I., Yamaguchi K. Physiological significance of the extracellular haemoglobin on the survival and lactic acid production of *Daphnia magna* Straus in low oxygen conditions. *Sci. Rep. of the Niigata Univ., ser. D (Biol.)*. 1979. № 16. P. 5–12.
- Vaidya A.R., Gurenlian L., Brady L., Romero N.E., Kohn R. Cardioactive effect of diphenhydramine and curcumin in *Daphnia magna*. *Impulse: The premier journal for undergraduate publications in the neurosciences*. 2009. P. 1–12.
- Vatovec S., Timet D. About the influence of vertebrates sera on the heart beat of *Daphnia*. II. Differences in serum activity of various species. *Bull. Internation. de l'Academie Jugoslave des Sciences et des Beaux Arts*. 1955. V. 14. P. 49–58.
- Vega M.P., Pizarro R.A. Oxidative stress and defence mechanisms of the freshwater cladoceran *Daphnia longispina* exposed to UV radiation. *Journal of photochemistry and photobiology B: Biol.* 2000. V. 54. P. 121–125.
- Vesel S., Ondruka V., Kua K., Patoka J. Freshwater microcrustacean *Daphnia magna* Straus as an early screen model to compare toxicity of acetylcholinesterase inhibitors. *Journal of applied biomedicine*. 2006. V. 4. P. 105–110.
- Villegas-Navarro A., Rosas-L E., Reyes J.L. The heart of *Daphnia magna*: effect of four cardioactive drugs. *Compar. biochem and physiol., part C*. 2003 V.136. P. 127–134.
- Walker M., Read L., Jackson K., McFarlane P. The effects of oestrogenic substances on two components of freshwater ecosystems. *Journal of biological education*. 1998. V. 32. № 3. P. 226–229.
- Williamson C.E., Neale P.J., Grad G., DeLange H.J., Hargraves B.R. Beneficial and detrimental effects of UV on aquatic organisms: implications of spectral variation. *Ecological applications*. 2001. V. 11. № 2. P. 1843–1857.
- Zahid Z.R., Khalaf A.N., Al-Haidaby M.T. A light microscopical study of the nervous system of *Simocephalus vetulus* Schödler (Cladocera) with special reference to neurosecretion. *Crustaceana*. 1980. V. 38. № 1. P. 2–18.
- Zhang Q., Keller R., Dirksen H. Crustacean hyperglycaemic hormone in the nervous system of the primitive crustacean species *Daphnia magna* and *Artemia salina* (Crustacea: Branchiopoda). *Cell tissue res*. 1997. V. 287. № 3. P. 565–576.
- Zhao C.-M., Fan W.-H., Wang W.-X. Aqueous and dietary copper uptake and elimination in *Daphnia magna* determined by the ⁶⁷Cu radiotracer. *Environmental toxicology and chemistry*. 2009. V. 28. № 11. P. 2360–2366.

RECENT STATE OF INVESTIGATIONS IN CLADOCERAN PHYSIOLOGY

N.N. Smirnov

Institute of Ecology and Evolution. Russian Academy of Sciences, Leninskiy prospect 33, Moscow 119871, Russia

A brief review of recent state of investigations in cladoceran physiology. The overwhelming part of the available data is obtained with reference to Daphniidae. On the contrary, representatives of other groups live differently. They are benthic species, detritivorous species, anoxybionts, and other specialized species. Their physiology may be significantly different. There is a wide field for investigation of littoral Cladocera with their specific physiological distinctions.

РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АМФИПОД КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

В.В. Тахтеев,¹ Д.А. Сидоров²

¹ Иркутский государственный университет,
664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1, Amphipoda@yandex.ru

² Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
690022, г. Владивосток, пр-т 100 лет Владивостоку, sidorov@biosoil.ru

По какому принципу следует разделять регионы по составу обитающей в них фауны? Существуют достаточно общепринятые биогеографические схемы, которыми руководствуются многие зоологи (например: Старобогатов, 1970). Территорию всей планеты он разделил на основе локального разнообразия фауны моллюсков. В этом отношении «повезло» оз. Байкал, который благодаря огромному эндемизму и видовому богатству получил ранг самостоятельной биогеографической области. До этого Л.С. Берг (1949) на основе богатства рогатковидных рыб (Cottoidei) придавал Байкалу ранг зоогеографической подобласти.

В дальнейшем Я.И. Старобогатов (1986) внес изменения в схему зоогеографического районирования, опять же на основе анализа фауны моллюсков. Он делил север Евразии на следующие области: Палеарктическую (с 3 подобластями), Сино-Индийскую (с 4 подобластями; также носит название ориентальной) и Байкальскую. Соглашаясь с таким подразделением, рассмотрим основные особенности формирования биоразнообразия амфипод в регионе, включающем Байкальскую и большую часть Палеарктической области. Его здесь и называем как «Северная Евразия».

Амфиподы (Crustacea: Amphipoda) являются одной из доминирующих в видовом и количественном отношении групп высших ракообразных, освоивших самые различные морские, континентальные, подземные воды, и даже отчасти наземную среду обитания (подотр. Talitroidea).

Дать оценку общего числа видов в рассматриваемом регионе весьма непросто. По подсчетам, проведенным Д.А. Сидоровым, в континентальных водах России, занимающей большую часть Северной Евразии, встречается 26 семейств, 106 родов и более 560 видов амфипод (см. список в конце статьи). Без учета видов с неопределенным таксономическим положением, на байкальские виды приходится 65% состава фауны (данные о видовом разнообразии см. ниже), на понтोकаспийские — 14% (77 видов), на солоноватоводные прибрежные — 8% (47 видов), на подземные — 6% (32 вида). Реликты морских трансгрессий составили 2% (10 видов), наземные виды — 2% (9 видов).

Среди *эпигейных амфипод* в северной части Евразии по занимаемой территории преобладают, безусловно, представители рода *Gammarus* Fabr. Род очень крупный и постоянно растет в объеме. В обобщающей сводке Бернардов (J.L. Barnard, C.M. Barnard, 1983) насчитывалось 117 видов *Gammarus* (большая часть пресноводных). Сейчас общее количество видов этого рода превышает 200 (Hou et al., 2011), и описания новых видов публикуются практически ежегодно. На территории России обитает 19 эпигейных видов *Gammarus* (см. список), это 3% от состава всей фауны. Род все больше нуждается в капитальной ревизии. В частности, нужно учитывать то, что в разных горных массивах Азии не исключен процесс параллельного видообразования от одних и тех же предковых форм. По современным представлениям, основанным на данных молекулярной генетики, род *Gammarus* возник в солоноватых водах бассейна океана Тетис в палеоцене; солоноватоводная линия рода разошлась по обе стороны Атлантики около 55 млн. лет назад; последующая регрессия Тетиса и Паратетиса совпадает с колонизацией видами этого рода пресных вод Евразии в эоцене — среднем миоцене (Hou et al., 2011).

Фауна амфипод Северной Евразии особенно обогащена видами рода *Gammarus* и представителями других родов (в частности, в Европе это *Echinogammarus*) в регионах, прилегающих к Средиземному морю, и к азиатским горным массивам. Так, локальные эндемики связаны с горными цепями Центральной Азии (Karaman, Ruffo, 1994; Hou et al., 2007; Sket, 2000; Сафронов, 1993; Safronov, 2006; Тахтеев, Механикова, 2000; Sidorov, 2012 и др.). В то же время обширные пространства Западной и Восточной Сибири с равнинным или слаборасчлененным рельефом населены лишь различными морфами одного вида — *Gammarus lacustris* Sars. Этот вид является лимнофильным, населяет пресные и осолоненные озера, хотя встречается также в пресных и минеральных источниках, иногда в крупных реках на участках со слабым течением (Тахтеев, 2009). Западную Европу и также Восточную до бассейна Волги включительно охватывает ареал другого часто встречающегося, но реофильного вида *Gammarus pulex* (L.). На азиатской части региона этот вид отсутствует.

Безусловно, ярким феноменом является *байкальская фауна* амфипод, которая отличается поразительной уникальностью в масштабе всей биосферы. Эта группа разными авторами признавалась мезолимнической по возрасту. Мы также придерживаемся этой точки зрения. Озеро Байкал имеет площадь водного зеркала 31500 км² (это немногим более 0.000006% от площади земной поверхности — 510200 млн. км²), максимальную глубину около 1640 м, среднюю глубину около 700 м. По нашим подсчетам, из Байкала известны 275 видов и 75 подвидов амфипод (в сумме 350), распределенные по 41 роду и 7 семействам. Из них не имеет байкальского генезиса только один — *Gammarus lacustris* (в Байкал он лишь изредка выносится из других водоемов, в самом озере не обитает). По данным на 2000 г., даже без учета таксонов подвидового ранга, в Байкале было сосредоточено 4.3% всей мировой фауны амфипод и 45.3% амфипод — обитателей континентальных водоемов планеты, без учета подземных видов (Тахтеев, 2000). Но и с учетом стигобионтной фауны доля байкальских видов, как можно рассчитать из данных, приводимых R. Väinölä et al. (2008), составляет 28.5% всех известных пресноводных амфипод.

Не менее таксономического впечатляет исследователя и экологическое разнообразие амфипод оз. Байкал. Здесь сформировались жизненные формы обитателей мелководных и глубоководных каменистых грунтов, песков, илов, нектобентические амфиподы, симбионты губок и др. Только в морских водоемах имеются экологические аналоги мизидоподобных пелагиобионтов. В Байкале эту жизненную форму представляет *Macrohectopus branickii* из монотипического семейства Macrohectopodidae — единственный в мире истинно пелагический пресноводный вид амфипод (подробную характеристику см.: Тимошкин и др., 1995). Как в океанах, в озере имеется жизненная форма глубоководных бентопелагических стервятников (виды родов *Ommatogammarus* и *Polyacanthisca*) (Тахтеев, 1995). Очень оригинальна жизненная форма паразитических амфипод (семейство Pachyschesidae); в пресных водах они нигде, кроме Байкала, неизвестны, а в морях их экологическими аналогами являются преимущественно изоподы — паразиты выводковых камер других ракообразных (Тахтеев, 2000).

Сейчас многие авторы пишут о том, что пресноводное оз. Байкал является водоемом океанического типа по самым различным характеристикам: геологическим, геоморфологическим, гидрофизическим, по составу и структуре (таксономической и функционально-экологической) своей биоты. В этой связи рассматриваются перспективы использования Байкала как миниатюрной модели океана, в том числе и при исследовании механизмов и факторов эволюции гидробионтов. Абиотические и биотические факторы эволюции эндемичной фауны Байкала обсуждались большим количеством авторов, в том числе и нами (Тахтеев и др., 2003). Среди амфипод, помимо упомянутых примеров экологически обусловленного (конвергентного) сходства, имеются и другие примеры, тривиально не объясняемые наличием схожих условий обитания. Прежде всего, это относится к разнообразному кутикулярному вооружению животных. Так, давно известно сходство в вооружении тела у амфипод Байкала и антарктических морей (Andres, 1990), Байкала и озера Титикака (Dejoux, 1992); относительно недавно описана находка «байкалоидного» вооруженного вида в китайском карстовом озере Fuxian Hu (Sket, 2000). Нам представляется, что мы наблюдаем параллельную реализацию генотипического потенциала у амфипод из различных семейств в условиях крупных водных экосистем (закономерное, или номогенетическое сходство).

Как уже сказано, оз. Байкал рассматривается как самостоятельная зоогеографическая область — небольшой «анклав» внутри громадной Палеарктики. Внутреннее зоогеографическое районирование Байкала впервые было проведено В.Ч. Дорогостайским (1923). На основе своеобразия фауны и наличия локальных эндемиков он выделил в его пределах 6 провинций, имеющих своих локальных эндемиков — Центральную (глубоководную), Южную, Северную, Селенгинскую, Маломорскую, Островную; еще одна, седьмая провинция — Ангарская, охватывала истоковый участок реки Ангара. Рассматривая распределение амфипод в озере, можно прийти к выводу, что схема Дорогостайского может считаться наиболее оптимальной вплоть до сегодняшнего дня.

Под воздействием антропогенного фактора разрушаются естественные барьеры в пределах самой котловины Байкала. Впервые на роль научных исследований (!) как фактора, нарушающего природную изоляцию, указал В.П. Семерной (2004). Действительно, нередки случаи, когда поднятый со дна Байкала живой материал достаточно долго содержит на палубе научно-исследовательского судна, а затем выбрасывают за борт. За это время судно успевает пройти по озеру десятки километров.

В окружении Байкала (Ангарская провинция Палеарктики), как, вероятно, и на большей части территории Сибири, широко распространен лишь один вид эпигейных амфипод — лимнофильный *Gammarus lacustris*; недавно был описан еще один, реофильный вид — *Gammarus dabanus* из холодных горных водотоков на склоне хребта Хамар-Дабан, обращенном к Байкалу (Тахтеев, Механикова, 2000). В бассейне Байкала, но уже за пределами России, в монгольском оз. Хубсугул известны два эндемичных для этого озера вида рода *Gammarus* — *G. kozhovi* и *G. hanhi* (Сафронов, 1993; Safronov, 2006).

Подобные локальные «очаги», содержащие несколько эндемичных видов, имеются в других крупных озерах Центральной Азии — Телецкое (включая его бассейн) и Иссык-Куль.

Группа **эмигрантов из Байкала** не очень многочисленна, однако, как в группе «молодых» морских реликтов (см. далее), ее представители являются важными палеогеографическими маркерами. Сюда входит 65 байкальских видов, расселившихся вниз по течению рек Ангара и Енисей на различное расстояние — от первых десятков километров от истока Ангары и вплоть до устья Енисея (Камалтынов, 2009). Из р. Ангара описаны 14 эндемичных видов и подвидов, в том числе 1 род — *Fluviogammarus*, по системе А.Я. Базикаловой (1945) и в нашем ее варианте (Тахтеев, 2000). К сожалению, его представители (4 реофильных вида) после строительства Иркутской и Братской ГЭС и смены речного режима на озерный больше не встречались в пробах и были включены в Красную книгу Иркутской области (2010) как вероятно исчезнувшие.

Особого внимания заслуживает вид байкальского комплекса (но в самом Байкале отсутствующий), широко известный под названием *Pallasea quadrispinosa* Sars (спорные вопросы номенклатуры мы здесь не обсуждаем). Он расселился в озерах самых северных широт материка от Восточной Сибири до Фенноскандинавии, где и является наиболее известным. До конца не понятно время и способ его расселения; «дорогой» могли служить перигляциальные озера в высоких широтах, возникшие в плейстоценовый период. Мы уже обсуждали этот вопрос подробнее (Тахтеев, 1999, 2000). Из оз. Белуэж на арктическом острове Новая Земля описан еще один вид — *Pallasea laevis* (Ekman, 1923). Позднее его синонимизировали с *P. quadrispinosa*, однако необходима проверка современными методами. Возможно, это одна из многочисленных морф *P. quadrispinosa*; но не исключено и другое — что сам этот вид будет разделен на несколько. Морфологически схожая *Pallasea* встречена одним из авторов в сборах из двух пещер в Архангельской области (Сидоров и др., 2011).

Эмигранты из Понто-Каспийского бассейна по своему генезису могут быть отнесены отчасти к мезолимнической фауне и отчасти к неолимнической. Они расселились в бассейне Волги и Камы, а также в бассейне Азовского моря. Это, в частности, представители родов *Chelicorophium*, *Pontogammarus*, *Niphargoides*, *Obesogammarus*, *Chaetogammarus*. Современные эндемики Понто-Каспийского бассейна, так же как и эндемики Байкала, имеют весьма молодой эволюционный возраст (что не исключает древности «корней»). Их возникновение может быть связано с неоднократными колебаниями уровня вод, площади водного зеркала и солёности водоемов в течение плиоцена–плейстоцена, образованием и закрытием проливов в бассейны Черного моря и Северного Ледовитого океана (Тургайский пролив).

Так, в позднем плиоцене в данном регионе существовало Акчагыльское озеро-море. На севере оно захватывало нижнее течение Волги и доходило до средней Камы; на западе сообщалось с Азовским морем; на юго-востоке заходило в район пустыни Каракумы. На примере ископаемых моллюсков показано, что акчагыльская фауна не имела преемственной связи с фаунами бассейнов предшествующих эпох (Старобогатов, 1970). Соответственно, именно в позднем плиоцене могло произойти пополнение этой фауны неолимническими элементами и их расселение в бассейны указанных рек.

Неолимнические эмигранты из бассейна Ледовитого океана. К этой группе в первую очередь относятся виды *Monoporeia affinis* (Lindström) и *Gammaracanthus lacustris* (Sars). Их нередко называют также ледниковыми (или гляциальными) морскими реликтами, что не совсем верно. Уровень Мирового океана существенно повышался в сравнении с современным в периоды не похолоданий, а потеплений (межледниковий). Это связано с увеличением континентального стока в океаны и тепловым расширением водных масс.

За последнее столетие фауна пресных вод европейской части континента пополнилась **инвазивными видами** (вселенцами). Часть этих видов — понто-каспийского происхождения, другая часть — североамериканского (Thienemann, 1950; Березина, 2004; Березина, Петряшев, 2012; Grabowsky et al., 2012 и мн. др.). Связано это с развитием судоходства и со строительством каналов, соединяющих бассейны разных рек. К настоящему моменту в сильно распресненных и совершенно пресноводных участках Финского залива Балтийского моря (Невская губа) обитает 6 видов-вселенцев: *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars), *Chelicorophium curvispinum* (Sars), *Pontogammarus robustoides* (Sars), *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing), *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 и *Orchestia cavimana* Heller (Березина, Петряшев, 2012). Широкое расселение байкальского эврибионтного вида *Gmelinoides fasciatus* обусловлено его преднамеренной интродукцией в озера и водохранилища европейской России и Западной Сибири с целью улучшения кормовой базы промысловых рыб.

В составе **гипогейной (подземной) фауны** амфипод, как можно видеть из списка, имеются, с одной стороны, палеолимнические виды, с другой — виды, имеющие морское происхождение.

Дальнейших существенных фаунистических открытий в группе амфипод можно ожидать опять-таки в оз. Байкал, и в подземных водах рассматриваемой территории.

В заключение приводим контрольный список состава родов в фауне амфипод на территории России по эколого-биогеографическим группам; такое деление является весьма условным и не отражает филогенетических отношений (например, сем. Talitridae и Dogielinotidae находятся в разных группах, хотя филогенетически они близки). Кроме того, многими авторами давно замечено, что четких барьеров — либо биогеографических либо экологических — в природе не существует.

Обозначения эколого-биогеографических групп: Brackish water coastal — прибрежные солоноватоводные; Ponto-Caspian — понто-каспийские; Baikalian — байкальские; Old limnetic — палеолимнические (древнепресноводные); Glacial relicts — реликты морских трансгрессий; Subterranean with marine ancestry — подземные морского происхождения; Terrestrial — наземные; Epigeal Gammarus — эпигейные виды рода *Gammarus*, условная группа. G — общее число родов в семействе, S — общее число видов в семействе; в каждом роде цифрами справа указано число видов.

1. FAMILY ACANTHOGAMMARIDAE Garjajew, 1901 [12 (G), 94 (S)] Baikalian
 1. *Acanthogammarus* Stebbing, 1899 16 species
 2. *Brandtia* Bate, 1862 14
 3. *Burchania* Tachteew, 2000 1
 4. *Carinurus* Sowinsky, 1915 11
 5. *Cheirogammarus* Sowinsky, 1915 1
 6. *Coniurus* Sowinsky, 1915 3
 7. *Garjajewia* Sowinsky, 1915 6
 8. *Hyalellopsis* Stebbing, 1899 26
 9. *Koshovia* Bazikalova, 1945 1
 10. *Paragarjajewia* Bazikalova, 1945 2
 11. *Plesiogammarus* Stebbing, 1899 9
 12. *Propachygammarus* Bazikalova, 1945 4
2. FAMILY ANISOGAMMARIDAE Bousfield, 1977 [4 G 12 S] Brackish water coastal
 13. *Eogammarus* Birstein, 1933 6
 14. *Jesogammarus* Bousfield, 1979 1
 15. *Locustogammarus* Bousfield, 1979 4
 16. *Spinulogammarus* Tzvetkova, 1972 1
3. FAMILY BEHNINGIELLIDAE Kamaltynov, 2001 [3 G 4 S] Ponto-Caspian
 17. *Behningiella* Derzhavin, 1948 1
 18. *Cardiophilus* G.O. Sars, 1896 2

19. *Zernovia* Derzhavin, 1948 1
4. FAMILY CARINOGAMMARIDAE Tachteew, 2000 [4G 29 S] Baikalian
 20. *Carinogammarus* Stebbing, 1899 3
 21. *Echiuropus* Sowinsky, 1915 19
 22. *Gmelinoides* Bazikalova, 1945 2
 23. *Pseudomicrurus* Bazikalova, 1962 5
5. FAMILY CASPICOLIDAE Birstein, 1945 [1 G 1 S] Ponto-Caspian
 24. *Caspicola* Derzhavin, 1945 1
6. FAMILY COROPHIIDAE Leach, 1814 [3 G 12 S] Brackish water coastal
 25. *Chelicorophium* Bousfield & Hoover, 1997 10
 26. *Corophium* Latreille, 1806 1
 27. *Monocorophium* Bousfield & Hoover, 1997 1
7. FAMILY CRANGONYCTIDAE Bousfield, 1973 [4 G 12 S] Old limnetic
 28. *Amurocrangonyx* Sidorov & Holsinger, 2007 1
 29. *Crangonyx* Bate, 1859 1
 30. *Stygobromus* Cope, 1872 3
 31. *Synurella* Wrześniowski, 1877 7
8. FAMILY DOGIELINOTIDAE Gurjanova, 1953 [2 G 2 S] Brackish water coastal
 32. *Allorchestes* Dana, 1849 1
 33. *Dogielinotus* Gurjanova, 1953 1
9. FAMILY EUSIRIDAE Stebbing, 1888 [2 G 5 S]
 34. *Paramoera* Miers, 1875 1 Glacial relicts
 35. *Ganigamoera* 2 Subterranean with marine ancestry
 36. *Sternomoera* Barnard & Karaman, 1991 2 Glacial relicts
10. FAMILY GAMMARACANTHIDAE Bousfield, 1989 [1 G 3 (4?) S] Glacial relicts
 37. *Gammaracanthus* Bate, 1862 3-4
11. FAMILY GAMMARIDAE Leach, 1814 [28 G 189 S]
 38. *Abyssogammarus* Sowinsky, 1915 5 Baikalian
 39. *Akerogammarus* Derzhavin & Pjatakova, 1967 2 Ponto-Caspian
 40. *Amathillina* Grimm in G.O. Sars, 1894 5 Ponto-Caspian
 41. *Axelboeckia* Stebbing, 1899 1 Ponto-Caspian
 42. *Baikalogammarus* Stebbing, 1899 1 Baikalian
 43. *Baku* Karaman & Barnard, 1979 1 Ponto-Caspian
 44. *Bazikalovia* Takhteev, 2000 4 Baikalian
 45. *Cephalogammarus* Karaman & Barnard, 1979 1 Ponto-Caspian
 46. *Corophiomorphus* Bazikalova, 1945 10 Baikalian
 47. *Derzhavinella* Birstein, 1938 2 Ponto-Caspian
 48. *Echinogammarus* Stebbing, 1899 3 Ponto-Caspian
 49. *Eulimnogammarus* Bazikalova, 1945 60 Baikalian
 50. †*Fluviogammarus* Dorogostaisky, 1916 4 Baikalian
 51. *Gammarus* J.C. Fabricius, 1775 28
balcanicus-group 2 **Epigean Gammarus**
locusta-group 9 Brackish water coastal
pulex-group 17 **Epigean Gammarus**
 52. *Gmelina* Sars, 1894 2 Ponto-Caspian
 53. *Gmelinopsis* Sars, 1896 2 Ponto-Caspian
 54. *Heterogammarus* Stebbing, 1899 3 Baikalian
 55. *Kuzmelina* Karaman & Barnard, 1979 1 Ponto-Caspian
 56. *Lanceogammarus* Karaman & Barnard, 1979 1 Ponto-Caspian
 57. *Lobogammarus* Bazikalova, 1945 1 Baikalian
 58. *Macropereiopus* Sowinsky, 1915 8 Baikalian
 59. *Odontogammarus* Stebbing, 1899 9 Baikalian
 60. *Ommatogammarus* Stebbing, 1899 6 Baikalian
 61. *Profundalia* Kamal'tynov, 2001 1 Baikalian
 62. *Scytaelina* Stock, Mirzajani, Vonk, Naderi & Kiabi, 1998 1 Ponto-Caspian
 63. *Shablogammarus* Carausu, Dobreanu & Manolache, 1955 2 Ponto-Caspian
 64. *Sowinskya* Derzhavin, 1948 1 Baikalian
 65. *Yogmelina* Karaman & Barnard, 1979 6 Ponto-Caspian
12. FAMILY HYALIDAE Bul'ycheva, 1957 [2 G 2 S] Brackish water coastal
 66. *Parallorchestes* Shoemaker, 1941 1
 67. *Parhyale* Stebbing, 1897 1
13. FAMILY IPHIGENELLIDAE Kamal'tynov, 2001 [1 G 1 S] Ponto-Caspian
 68. *Iphigenella* G.O. Sars, 1896 1
14. FAMILY KAMAKIDAE Myers & Lowry, 2003 [1 G 1 S] Brackish water coastal
 69. *Kamaka* Derzhavin, 1923 1
15. FAMILY MACROHECTOPODIDAE Sowinsky, 1915 [1 G 1 S] Baikalian
 70. *Macrohectopus* Stebbing, 1906 1
16. FAMILY MELITIDAE Bousfield, 1973 [1 G 1 S] Brackish water coastal
 71. *Melita* Leach, 1814 1
17. FAMILY MICRUROPODIDAE Kamal'tynov, 1999 [3G 51 S] Baikalian

72. *Crypturopus* Sowinsky, 1915 5
 73. *Homocerisca* Bazikalova, 1945 4
 74. *Micruropus* Stebbing, 1899 42
18. FAMILY NIPHARGIDAE Bousfield, 1977 [1 G 8 S] Subterranean with marine ancestry
 75. *Niphargus* Schiödte, 1847 8
19. FAMILY OEDICEROTIDAE Lilljeborg, 1865 [3 G 3 S] Brackish water coastal
 76. *Acanthostepheia* Boeck, 1871 1
 77. *Deflexilodes* Bousfield & Chevrier, 1996 1
 78. *Oediceros* Krøyer, 1842 1
20. FAMILY PACHYSCHESIDAE Tachteew, 1998 [1 G 16 S] Baikalian
 79. *Pachyschesis* Bazikalova, 1945 16
21. FAMILY PALLASEIDAE Tachteew, 2000 (Tachteew, 1995, nomen nudum) [8 G 57 S] Baikalian
 80. *Ceratogammarus* Sowinsky, 1915 3
 81. *Gymnogammarus* Sowinsky, 1915 1
 82. *Hakonboeckia* Stebbing, 1899 1
 83. *Leptostenus* Bazikalova, 1945 1
 84. *Metapallasea* Bazikalova, 1959 1
 85. *Pallasea* Bate, 1862 18
 86. *Parapallasea* Stebbing, 1899 6
 87. *Poekilogammarus* Stebbing, 1899 26
22. FAMILY PANTOGAMMARIDAE Bousfield, 1977 [10 G 41 S] Ponto-Caspian
 88. *Compactogammarus* Stock, 1974 1
 89. *Dikerogammarus* Stebbing, 1899 9
 90. *Niphargogammarus* Birstein, 1945 4
 91. *Niphargoides* G.O. Sars, 1894 3
 92. *Obesogammarus* Stock, 1974 5
 93. *Pandorites* G.O. Sars, 1895 1
 94. *Paraniphargoides* Stock, 1974 3
 95. *Pontogammarus* Sowinsky, 1904 7
 96. *Stenogammarus* Martynov, 1924 7
 97. *Uroniphargoides* Stock, 1974 1
23. FAMILY PANTOPOREIIDAE Dana, 1853 [2 G 2 S] Glacial relicts
 98. *Pantoporeia* Krøyer, 1842 1
 99. *Monoporeia* Bousfield, 1989 1
24. FAMILY PSEUDOCRANGONYCTIDAE Holsinger, 1989 [2G 10 S] Old limnetic
 100. *Procrangonyx* Schellenberg, 1934 1
 101. *Pseudocrangonyx* Akatsuka & Komai, 1922 10
25. FAMILY TALITRIDAE Rafinesque, 1815 [5 G 9 S] Terrestrial
 102. *Orchestia* Leach, 1814 2
 103. *Paciforchestia* Bousfield, 1982 1
 104. *Platorchestia* Bousfield, 1982 3
 105. *Traskorchestia* Bousfield, 1982 2
 106. *Trinorchestia* Bousfield, 1982 1
26. FAMILY URISTIDAE Hurley, 1963 [1 G 5 S] Brackish water coastal
 107. *Onisimus* Boeck, 1871 5

Список литературы

- Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкал // Тр. Байкал. лимнолог. ст. 1945. Т. 11. С. 1–440.
 Берг Л.С. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 3. С. 930–1370.
 Березина Н.А. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. С. 254–268.
 Березина Н.А. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море) // Росс. журн. биол. инвазий. 2012. № 1. С. 2–18.
 Дорогостайский В.Ч. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал // Сб. тр. проф. и препод. Гос. Иркут. ун-та. Иркутск, 1923. Вып. 4. С. 103–131.
 Камалтынов Р.М. Высшие ракообразные (Amphipoda: Gammaroidea) Ангары и Енисея // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. II: Водоёмы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 1. Новосибирск: Наука, 2009. С. 297–329.
 Сафронов Г.П. Состав и экология видов рода *Gammarus* Fabricius юга Восточной Сибири: Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Иркутск, 1993. 24 с.
 Семерной В.П. Олигохеты озера Байкал. Новосибирск: Наука, 2004. 528 с.
 Сидоров Д.А. Загадочная *Pallasea* (Crustacea: Amphipoda) из пещер Голубинский провал и Китеж // Карстовые системы севера в меняющейся среде. Сб. тез. Междунар. конф., посвящ. 300-летию со дня рождения М.В. Ломоносова, 5–10 сент. 2011. Голубино-Пинега, Архангельская область, Россия, 2011. С. 85–87.
 Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
 Старобогатов Я.И. Фауна озер как источник сведений об их истории // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. Л.: Гидрометеиздат, 1986. С. 33–50.

- Тахтеев В.В. К экологии редкого вида бокоплавов *Polyacanthisca calceolata* (Crustacea, Amphipoda) из озера Байкал в связи с вопросом о параллелизме в развитии байкальской и океанической глубоководных фаун // Зоол. журн. 1995. Т. 74, № 3. С. 141–143.
- Тахтеев В.В. К вопросу о предполагаемых элементах общего генезиса в байкальской и ледовитоморской фаунах бокоплавов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104, вып. 4. С. 3–11.
- Тахтеев В.В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. 350 с.
- Тахтеев В.В. (науч. ред.). Водные беспозвоночные: амeboидные, пиявки, ракообразные / Г.Л. Окунева, Н.М. Пронин, В.В. Тахтеев (сост.) // Красная книга Иркутской области. Иркутск: ООО Изд-во «Время странствий», 2010. С. 305–321.
- Тахтеев В.В., Механикова И.В. Новый вид бокоплавов (Crustacea Amphipoda) из горных водотоков хребта Хамар-Дабан // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. С. 115–123.
- Тахтеев В.В., Механикова И.В., Говорухина Е.Б. Экологические механизмы эндемичной эволюции бокоплавов (Crustacea Amphipoda) озера Байкал // Сибир. эколог. журн. 2003. № 3. С. 305–310.
- Тимошкин О.А., Механикова И.В., Шубенков С.Г. Морфологические особенности *Macrohectopus branickii* // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). Новосибирск: Наука, 1995. С. 485–511.
- Andres H.G. Amphipoda (Flohkrebse) // Fauna der Antarktis / Hrsg. J. Sieg, J.W. Wägele. Berlin und Hamburg: Verl. Paul Parey, 1990. S. 133–143, Farbtaf. VIII, IX.
- Barnard J.L., Barnard C.M. Freshwater Amphipoda of the world. Virginia: Mt. Vernon, 1983. 830 p.
- Dejoux C. The Amphipoda // Lake Titicaca: a synthesis of limnological knowledge / Eds. C. Dejoux, A. Ittis. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1992. P. 346–356.
- Ekman S. Süßwasserkrustazeen aus Nowaja Semlja // Report of the scientific results of the Norwegian expedition to Nowaja Semlja. Kristiania: A. W. Brøgger's boktrykkeri, 1923. P. 3–16.
- Grabowski M., Rachalewski M., Banha F., Anastacio P. *Crangonyx pseudogracilis* Bousfield, 1958 – the first alien amphipod crustacean in freshwaters of Iberian Peninsula (Portugal) // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2012. Vol. 404, No. 11. 5 p. (<http://www.kmae-journal.org>).
- Hou Zh., Fu J., Li S. A molecular phylogeny of the genus *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda) based on mitochondrial and nuclear gene sequences // Molecular phylogenetics and evolution. 2007. Vol. 45. P. 596–611.
- Hou Zh., Sket B., Fišer C., Li S. Eocene habitat shift from saline to freshwater promoted Tethyan amphipod diversification // PNAS (Proc. Nat. Acad. Sci. USA). 2011. Vol. 108, No. 35. P. 14533–14538.
- Karaman G., Ruffo S. *Sinogammarus troglodytes* n. gen. n. sp. A new troglobiont gammarid from China (Crustacea Amphipoda) // Int. J. Speleol. 1994. Vol. 23, No. 3–4. P. 157–171.
- Safronov G.P. Gammaridae of Lake Hövsgöl // The geology, biodiversity and ecology of Lake Hövsgöl (Mongolia). Leiden: Backhuys Publ., 2006. P. 201–216.
- Sidorov D.A. Two new species of freshwater amphipods (Crustacea: Gammaridae) from Central Asia, with comments on the unusual upper lip morphology // Zootaxa. 2012. No. 3317. P. 1–24.
- Sket B. *Fuxiana yangi* g. n., sp. n. (Crustacea: Amphipoda), a “baikaloid” amphipod from the depths of Fuxian Hu, an ancient lake in the karst of Yunnan, China // Arch. Hydrobiol. 2000. Vol. 147, No. 2. P. 241–255.
- Thienemann A. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas // Die Binnengewässer. 1950. Bd. 18. 809 S.
- Väinölä R., Witt J.D.S., Grabowski M., Bradbury J.H., Jazdzewsky K., Sket B. Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. Vol. 595. P. 241–255.

ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГАРПАКТИЦИД (НАРПАКТИСОИДА) СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ ЕВРАЗИИ

Е.Б. Фефилова

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, e-mail: fefilova@ib.komisc.ru

Исследована фауна гарпактицид двух северных регионов Центральной Палеарктики: Северо-Востока европейской части России и западных отрогов плато Путорана. Найдено 33 вида, относящихся к восьми семействам, 22 вида принадлежат к семейству *Santhosamptidae*, 11 видов являются солоноводными (олиго- и мезогалинными) и обитают по побережью Баренцева моря. Выявлены космополитные, голарктические, палеоарктические, арктические, европейские и азиатские (сибирские) виды. Наибольшее число видов гарпактицид населяет крупные водоемы: реки, озера. Установлена специфичность и сходство фаун регионов исследований.

Гарпактициды (*Haracticoida*, *Copepoda*) имеют всеветное распространение и населяют различные местообитания: от микроводоемов в пазухах листьев наземных растений до крупных водоемов, включая Мировой океан. С точки зрения экологии и эволюционной теории эти ракообразные являются одной из интереснейших групп животного мира. В некоторых водоемах они развиваются в больших количествах и играют существенную роль в биопродукции экосистем (Боруцкий, 1952; Численко, 1964). Обладая относительно низкой биомассой в других (пресноводных) экосистемах, гарпактициды, тем не менее, являются источником высоких концентраций незаменимых биохимических соединений (Saramujo et al., 2008). Немногочисленные найденные ископаемые останки гарпактицид относятся к эпохам неолита (неидентифицированная особь из южной Англии) и миоцена и плейстоцена (в Северной и Южной Америке) (Huys, Boxshall, 1991).

Изученность гарпактицид территории России остается не достаточной, во многом, по причине определенных трудностей в идентификации этих ракообразных, связанных с их мелкими размерами (рис. 1) и необходимостью детального препарирования (Алексеев, 1995). На настоящий момент основным обобщающим трудом по фауне и экологии *Haracticoida* континентальных водоемов России остается монография Е.В. Боруцкого, где приводятся сведения о 248 видах и подвидах, многие из которых описаны с учетом “возможности нахождения их в пределах Советского Союза” (Боруцкий, 1952; с. 3).

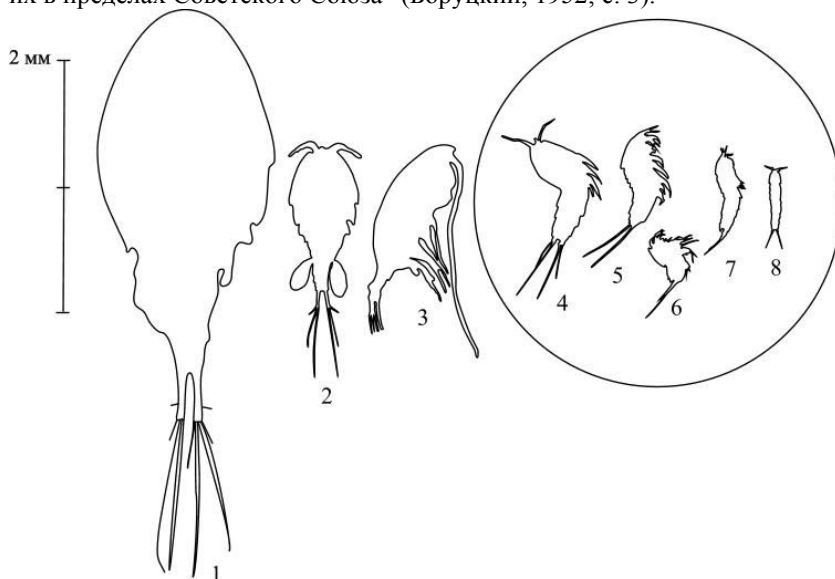


Рис. 1. Относительные размеры веслоногих раков. 1, 2 — *Cyclopoida*, 3 — *Calanoida*, 4–8 — *Haracticoida*. 1 — *Macrocyclops gigas*, 2 — *Paracyclops fimbriatus*, 3 — *Eudiaptomus gracilis*, 4 — *Neomrazekiella nordenskjöldi nordenskjöldi*, 5 — *Moraria duthiei*, 6 — *Bryocamptus pygmaeus*, 7 — *Moraria brevipes*, 8 — *Epactophanes richardi*.

В большинстве этих признаков проявляется половой диморфизм. Идентификация *Haracticoida* обычно возможна для самок и самцов. Существующие диагностические ключи содержат описания обоих полов. Форма и вооружение рудиментарной пятой пары ног и форма и вооружение фуркальных ветвей гарпактицид часто существенно варьируют даже внутри рода, но не всегда являются признаками, достаточными для определения вида. Общими диагностическими признаками для почти всех гарпактицид является наличие трех хорошо развитых апикальных щетинок и двух латеральных на каждой из фуркальных ветвей (рис. 2). Рудиментарные конечности, как правило, двучленисты и состоят из основного и конечного члеников (рис. 3).

Отряд *Haracticoida* насчитывает 53 семейства, только три из которых (*Ameiridae*, *Santhosamptidae* и *Parasitenocarididae*) широко представлены в пресных водах (около 1000 видов и подвигов). Другие пресноводные, а также некоторые солоноводные семейства ограничены в континентальных экосистемах небольшим числом видов (Dole-Olivier et al., 2000; Boxshall, Halsey, 2004).

Методы сбора пресноводных *Haracticoida* не отличаются от методов сбора других представителей мейобентоса. Следует учитывать, что некоторые виды гарпактицид могут быть обнаружены не на поверхности субстрата, а на некоторой глубине. Поэтому для получения полного представления о фауне мягких грунтов необходимо отбирать пробу с захватом их верхнего слоя. Планктонные виды гарпактицид встречаются в пробах зоопланктона, отобранных стандартными методами.

Гарпактициды обладают богатым набором признаков, которые могут служить для их определения. Форма, размер, вооружение рострума, число члеников и вооружение антенн и конечностей, форма и вооружение фуркальных ветвей являются специфическими систематическими признаками *Haracticoida*.

В данной работе обсуждаются материалы, собранные в двух регионах, относящихся к Центральной Палеарктике. Европейский регион — Северо-Восток европейской части России — включает Республику Коми и Ненецкий национальный округ, Печорский и Вычегодский бассейны (континентальная часть) и острова Баренцева моря: Новую Землю, Вайгач, Долгий. На востоке на континенте регион ограничен Уральскими горами (Полярный, Приполярный, Северный Урал), на севере — побережьем Баренцева моря, на западе — Мезенским бассейном, на юге — северными отрогами Северных Увалов. Регион лежит в зонах тундры и тайги. В этом регионе изучались разнотипные водоемы: озера, реки, лагуны, временные водоемы, верховые болота (Фефилова, 2006).

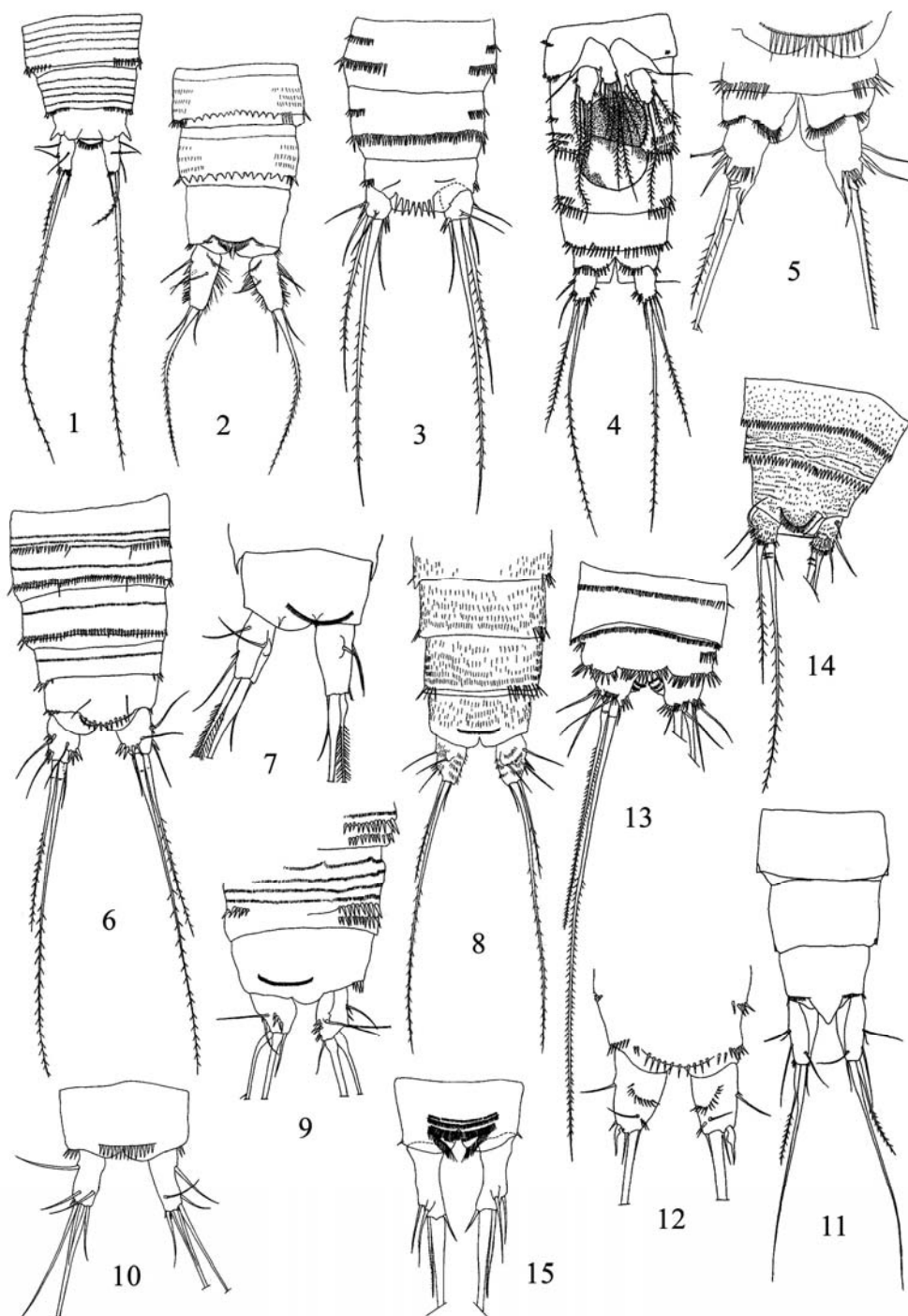


Рис. 2. Фурки гарпактицид (самок). 1 — *Canthocamptus staphylinus staphylinus*, 2 — *Paracamptus schmeili*, 3 — *Bryocamptus (Rheocamptus) pygmaeus*, 4 — *B. (Arcticocamptus) krochini*, 5 — *B. (A.) cuspidatus*, 6 — *Maraenobiotus brucei*, 7 — *Elaphoidella gracilis*, 8 — *Attheyella crassa*, 9 — *Neomrazekiella nordenskjöldi nordenskjöldi*, 10 — *Epaetophanes richardi*, 11 — *Moraria brevipes*, 12 — *Phyllognatopus paludosa*, 13 — *Nitokra spinipes*, 14 — *Nanopus palustris*, 15 — *Laophonte mohammed*.

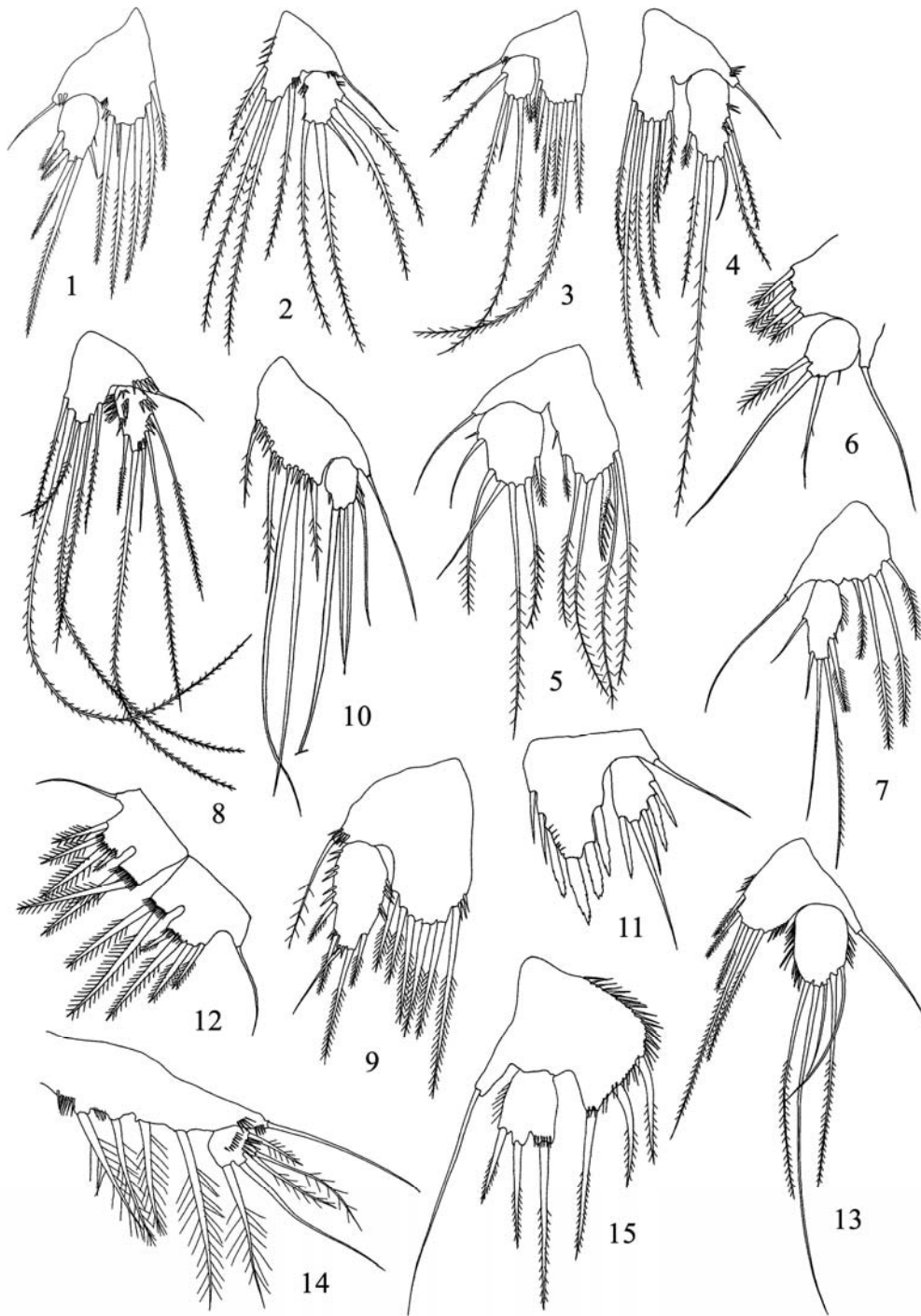


Рис. 3. Конечности пятой пары гарпактицид (самок). 1–15 — те же, что в рис. 2.

Сибирский регион расположен на севере Красноярского края, на западных отрогах плато Путорана. В этом регионе изучались только озера (Дубовская и др., 2010). Полученные нами сведения о гарпактицидах Красноярского края являются первыми такого рода для Западной и Центральной Сибири.

В исследованных нами северных регионах Палеарктики обнаружено 33 вида и формы гарпактицид, относящихся к восьми семействам, 22 вида принадлежат к *Santhocamptidae*. Существенные различия в числе видов в изученных регионах объясняется гораздо меньшим объемом материала, которым мы располагали для озер плато Путорана (табл. 1). Напротив, сходство известной фауны *Naupacticoidea* обследованных регионов (совместно) и фауны поверхностных вод территории Фенноскандии (Illies, 1978) можно охарактеризовать как значительное, наибольшее для пресноводных фаун (коэффициент Сьеренсена — 0.76). По соотношениям видового богатства солоноводных и пресноводных гарпактицид фауна севера Центральной Палеарктики близка фаунам других европейских лимнофаунистических районов: Центральной Европы, Великобритании и Исландии (Illies, 1978). Число известных для обследованных северных регионов России видов было сопоставимо с числом видов европейских районов северо-восточного расположения или островного (Illies, 1978) и более чем в 1.5 раза ниже по сравнению с территориями более южными и западными: Волжский бассейн (Дзюбан, Ривьер, Столбунова

1978), бассейн р. Днепр (Монченко, 1995), что согласуется с утверждением о бедности фауны гарпактицид центральной части Палеарктики относительно западно-европейской (Боруцкий, 1952).

Таблица 1. Систематический список видов Harpacticoida северных регионов Евразии

Таксон	Северо-Восток европейской России	Север Центральной Сибири (плато Путорана)
Сем. Ectinosomidae		
<i>Ectinosoma</i> sp.	+	—
<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1864)	+	—
Сем. Tachidiidae		
<i>Tachidius discipes</i> Giesbrecht, 1882	+	—
<i>T. incisipes</i> Klie, 1913	+	—
<i>T. littoralis</i> Poppe, 1882	+	—
Сем. Ameiridae		
<i>Nitocra typica</i> Boeck, 1864	+	—
<i>N. spinipes</i> Boeck, 1864	+	—
Сем. Vigiuerellidae		
<i>Vigiuerella paludosa</i> (Mrazek, 1894)	+	—
Сем. Canthocamptidae		
<i>Mesochra lilljeborgi</i> Boeck, 1864	+	—
<i>M. rapiens</i> (Schmeil, 1894)	+	—
<i>Canthocamptus staphylinus staphylinus</i> (Jurine, 1820)	+	—
<i>C. glacialis</i> Lilljeborg, 1902	+	—
<i>Paracamptus schmeili</i> (Mrazek, 1894)	+	+
<i>Bryocamptus vej dovskiyi</i> (Mrazek, 1893)	+	—
<i>B. (Rheocamptus) zschokkei komi</i> Borutzky, 1962	+	—
<i>B. (R.) pygmaeus</i> (G.O. Sars, 1863)	+	—
<i>B. (Arcticocamptus) arcticus</i> (Lilljeborg, 1902)	+	—
<i>B. (A.) cuspidatus</i> (Schmeil, 1893)	+	—
<i>B. (A.) krochini</i> Borutzky, 1951	+	+
<i>Maraenobiotus brucei brucei</i> (Richard, 1898)	+	—
<i>M. insignipes insignipes</i> (Lilljeborg, 1902)	+	+
<i>Attheyella crassa</i> (G.O. Sars, 1862)	+	—
<i>Neomrazeikiella northumbrica trisetosa</i> Schmeil, 1893	+	—
<i>N. nordenskjöldi nordenskjöldi</i> Lilljeborg, 1902	+	—
<i>Elaphoidella gracilis</i> (G.O. Sars, 1862)	+	—
<i>Moraria brevipes</i> (G.O. Sars, 1862)	+	—
<i>M. duthiei</i> (Scott, 1896)	+	—
<i>M. insularis</i> E. Fefilova, 2008	+	—
<i>M. schmeili</i> Van Douwe, 1903	+	+
<i>Epactophanes richardi</i> Mrazek, 1894	+	+
Сем. Laophontidae		
<i>Laophonte mohammed</i> Blanchard et Richard, 1891	+	—
Сем. Huntemaniidae		
<i>Nannopus palustris</i> Brady, 1880	+	—

Примечание. “+” — вид обнаружен, “—” — вид не обнаружен.

Представители семейств Ectinosomidae, Tachidiidae, Ameiridae, Laophontidae, Huntemaniidae и рода *Mesochra* (табл. 1) встречались в наших сборах только из солоноватых водоемов как континентальных, так и островных (острова Вайгач, Долгий, Новая Земля): дельт и устьев рек, впадающих в северные моря, лагун, сообщающихся с морем озер. Все они обнаруживали высокую степень приуроченности к олиго- или мезогалинным условиям. Из рода *Tachidius* наиболее обычны и многочисленны были *T. discipules* и *T. littoralis*, часто встречающиеся совместно. Из рода *Nitocra* преобладал в пробах *N. spinipes*, из рода *Mesochra* — *M. rapiens*. Все 11 солоноводных видов гарпактицид указывались ранее для опресненных участков северных и южных морей или соленых внутренних водоемов (табл. 2).

Единственная самка *V. paludosa* была обнаружена нами в пробе зоопланктона из малой реки на юге исследованного европейского региона. Эта очень мелкая гарпактицида (0.35–0.4 мм) распространена в сфагновых болотах и сплавинах озер Европы, Северной Америки и Центральной Африки (Боруцкий, 1952).

Остальные установленные для обследованных регионов пресноводные виды гарпактицид относятся к Canthocamptidae. Это богатое родами, нередко занимающими локальный ареал, семейство объединяет формы, имеющие, как правило, стройное строение, без резкого разграничения на отделы, с маленьким рострумом. Для России известны представители 15 родов (почти всех) (Боруцкий, 1952).

C. staphylinus staphylinus (рис. 2, 3) — вид гарпактицид, распространенный во всей Палеарктике и несколько шире. В западной Европе встречается почти повсеместно. Форма была найдена в Северной Африке (Dumont, Laureys, Pensaert, 1979), Японии (Ishida, 1995), Новой Зеландии (Damian-Georgescu, 1970). Этот вид распространен и на Северо-Востоке Европейской России — Республике Коми и в сопредельных районах: в

Большеземельской тундре, на архипелаге Новая Земля. Обилие сведений о географической приуроченности вида согласуется с относительно хорошей изученностью его биологии и экологии.

Таблица 2. Зоогеографическая характеристика фауны Harpacticoida Северо-Востока европейской части России

Распространение	Виды, подвиды	Краткая зоогеографическая характеристика
Северное и Южное полушария, всеветное (Damian-Georgescu, 1970; Rundle, Bilton, Shiozawa, 2000)	<i>E. richardi</i> , <i>L. mohammed</i>	Космополиты
Голарктика, голарктическое (Боруцкий, 1952; Damian-Georgescu, 1970; Rundle, Bilton, Shiozawa, 2000)	<i>T. discipes</i> , <i>T. littoralis</i> , <i>N. typica</i> , <i>N. spinipes</i> , <i>M. lilljeborgi</i> , <i>M. pygmaea</i> , <i>B. vej dovskiyi</i> , <i>Moraria duthiei</i> , <i>M. schmeili</i>	Голарктические
Палеарктика (Боруцкий, 1952; Damian-Georgescu, 1970; Rundle, Bilton, Shiozawa, 2000)	<i>M. rapiens</i> , <i>C. staphylinus staphylinus</i> , <i>P. schmeili</i> , <i>A. crassa</i> , <i>N. northumbrica trisetosa</i>	Палеарктические
ШИРОТНАЯ ГРУППА		
Арктика и горные холодноводные биотопы Европы (Боруцкий, 1952)	<i>B. cuspidatus</i>	Арктогорный
Арктические широты Палеарктики (Боруцкий, 1952; Damian-Georgescu, 1970)	<i>T. longicornis</i> , <i>M. insignipes insignipes</i> , <i>N. nordenskjöldi nordenskjöldi</i>	Арктические
Тундровая зона Северо-Востока европейской части России (Боруцкий, 1962, 1966)	<i>B. zschokkei komi</i> , <i>M. insularis</i>	
ДОЛГОТНАЯ ГРУППА		
Европа (Боруцкий, 1952; Damian-Georgescu, 1970)	<i>E. gracilis</i> , <i>M. brevipes</i>	Европейские
Европа, Северная Америка, Северная Африка (Боруцкий, 1952; Damian-Georgescu, 1970)	<i>V. paludosa</i> , <i>B. pygmaeus</i>	Европейский, североамериканский
ШИРОТНО-ДОЛГОТНАЯ ГРУППА		
Арктические широты Европы и горные холодноводные биотопы Европы (Боруцкий, 1952; Illies, 1978)	<i>A. arcticus</i>	Европейские, арктические (или арктогорные)
Арктические широты Европы (Боруцкий, 1952)	<i>M. brucei brucei</i>	
Побережье Северного Ледовитого океана от о. Новая Земля до р. Лена (Боруцкий, 1952)	<i>C. glacialis</i>	
Зоны тундры и северной тайги от восточной части Большеземельской тундры до Камчатки (Боруцкий, 1952)	<i>B. krochini</i>	Сибирские, арктические

Этому способствовали особенности рачка: его крупные для гарпактицид размеры (0.8–1.0 мм) и высокая экологическая пластичность. *C. s. staphylinus* обитает в водоемах самого различного типа: от весенних луж до крупных озер и рек. Адаптация вида к условиям мелких водоемов, позволяет культивировать его в лабораторных условиях в небольших по объему сосудах. Известно, что *C. s. staphylinus* размножается как половым путем, так и партеногенетически, что является редким явлением для гарпактицид (способность к партеногенезу установлена еще только для двух видов этих ракообразных). Для *C. s. staphylinus* бесполой тип размножения тоже не част. Так, партеногенетическая популяция вида (самцов 0.28% от численности) наблюдалась в оз. Пааярви в Финляндии, остальные же изученные популяции рачка в этой стране оказались бисексуальными (Sarvala, 1979). Периоды неблагоприятных условий (температурные условия, высыхание водоема) *C. s. staphylinus* проводит в стадии покоя в виде цист, в которых заключено взрослое животное (Krüger, 1911).

Образование цист не только помогает гарпактицидам переносить неблагоприятные условия среды, но и является обязательным в их жизни явлением, так как происходит и в крупных водоемах, где резких изменений экологических условий не наблюдается (Боруцкий, 1952). Активные стадии *C. s. staphylinus* наибольшей численности достигают в холодные сезоны. Температура и продолжительность светлого времени суток являются основными (но не единственными) факторами, инициирующими инцистирование рачка (Sarvala, 1979; Курашов, 1994). Дополнительно к ним имеют место также эндогенные механизмы. Размножение *C. s. staphylinus* происходит один или два раза в год. В некоторых источниках (Боруцкий, 1952) вид называется моноциклическим. Тогда как, для описанной в оз. Пааярви партеногенетической популяции и популяции Ладожского озера было характерно наступление периодов размножения дважды в год: весной и осенью (Sarvala, 1979; Курашов, 1994). Приуроченность размножения и пиков численности *C. s. staphylinus* к этим сезонам, возможно, помогает виду избежать конкуренции с другими формами гарпактицид, которые лучше приспособлены к интерстициальным условиям и максимально активны летом (Курашов, 1994). Е.В. Боруцкий называет *C. s. staphylinus* стенотермным холодолюбивым видом (Боруцкий, 1952).

На Северо-Востоке Европейской России мы наблюдали только двуполые популяции *C. s. staphylinus*. Рачки встречались весной и летом: с апреля по август. В прудах бассейна р. Вычегда самцы и самки, в том числе яйценосные, гарпактицид этого вида попадались в пробах, начиная с 26 апреля, когда температуре воды составляла около 3.0 °С. В конце мая – начале июня при температуре свыше 20 °С яйценосные самки еще присутствовали в популяциях, но большую часть их составляли неполовозрелые рачки.

C. glacialis — сибирский вид, тундровая зона Северо-Востока европейской части России на долготе архипелага Новая Земля является крайней западной границей его ареала (табл. 2). Далее на восток вид распространен в пресных водах по побережью Северного Ледовитого океана до р. Лена (Боруцкий, 1952). Вид присутствовал в наших сборах из небольших озер в бассейне р. Кара и на Южном острове Новой Земли.

Палеарктический *P. schmeili* (рис. 2, 3) встречался в обоих исследованных регионах. Этот вид повсеместно распространен в Европе (Damian-Georgescu, 1970; Illies, 1978; Särkkä, 1996), указан для Азии (Боруцкий, 1952), населяет крупные водоемы: реки, озера. Вид известен как не способный к плаванию, на дне водоемов обычно зарывается в субстрат (Sarvala, 1990). *P. schmeili* является в России единственным представителем рода, легко узнаваем по строению фуркальных ветвей самки и самца (рис. 2). В обследованных регионах вид широко распространен: от юга Республики Коми до Новой Земли, присутствовал в пробах зообентоса с июня по август. И. Сарвалой (Sarvala, 1990) показано, что продолжительность жизни *P. schmeili* варьирует с глубиной, на которой он обитает, от одного (в литорали) до трех лет (в нижней профундали на глубине 40 м). Такие межглубинные изменения жизненного цикла *P. schmeili* обусловлены, по мнению И. Сарвалы, температурой, наличием пищи и внутривидовой конкуренцией.

Род *Bryocamptus* представлен в обследованных регионах шестью видами, из которых *B. (A.) krochini* был общим для обеих территорий (табл. 1).

Голарктический *B. vej dovskiyi* встречался в наших сборах с мая по сентябрь. Это один из немногих видов гарпактицид обитателей как крупных, так и мелких временных водоемов (лесных луж). Период размножения *B. vej dovskiyi* на Северо-Востоке европейской России приходился на май, на сроки максимального наполнения временных водоемов.

B. (R.) zschokkei komi был описан Е.В. Боруцким из р. Уса (Республика Коми), позднее обнаружен им же в восточной части Большеземельской тундре (Боруцкий, 1952, 1966). Наши исследования показали, что ареал подвида ограничен этими территориями и Полярным, Приполярным Уралом. В олиготрофных тундровых озерах *B. (R.) zschokkei komi* являлся одной из доминирующей форм ракообразных в бентосе. Размножение этого моноциклического вида в Большеземельской тундре (оз. Большой Харбей) приходилось на июль–август.

B. pygmaeus является мелким представителем Harpacticoida (рис. 1–3). В Европе рачок распространен практически повсеместно (Illies, 1978; Fefilova, 2010), исключая зону тундр; для Сибири не указывался (Боруцкий, 1952). На Северо-Востоке европейской части России обитает в мелких реках, ручьях, небольших озерах повсеместно. Единично был обнаружен нами в бассейне р. Индига (Малоземельская тундра).

Представители подрода *Arcticocamptus* (рис. 2, 3) отличаются от других *Bryocamptus* особенностями биологии, которые позволяют им обитать в условиях Севера (или высокогорья) и которые дали Е.В. Боруцкому основания для выделения *Arcticocamptus* в род (Боруцкий, 1952). Известно 12 видов *Arcticocamptus*, для России показаны три. Самки всех *Arcticocamptus* продуцируют покоящиеся яйца (по два в яйцевом мешке), вылупление из которых науплиусов возможно лишь при температуре 8.0–9.0 °С, низкой минерализации и кислотности среды (Боруцкий, 1952). В соответствии с этими требованиями в обследованных регионах *Arcticocamptus* населяют: *B. arcticus* — верховые болота в тундровой и таежной зонах, редкий *B. cuspidatus* — некоторые малые водоемы Малоземельской тундры и озеро Полярного Урала, *B. krochini* — озера к востоку от Большеземельской тундры. Последний вид, обильный в наших сборах из озер восточной части Большеземельской тундры, Полярного и Приполярного Урала, плато Путорана, является компонентом сибирской фауны, распространенным до Камчатки (Боруцкий, 1952).

Представители рода *Maraenobiotus* указывались для обоих исследованных нами регионов (табл. 1). При чем европейский *M. brucei brucei* (рис. 2, 3) был обнаружен нами только на Северо-Востоке европейской части России, где встречался летом в тундровой зоне в небольших пойменных озерах, наземных мхах, в таежной зоне — в реках Урала и Тимана. Вне арктической и горных областей этот вид представлен другими подвидами, имеющими постоянные отличия от основной формы (Боруцкий, 1952; Damian-Georgescu, 1970; Illies, 1978; Fefilova, 2010). *M. insignipes insignipes* присутствовал в наших сборах как европейских, так и сибирских. В европейском регионе отмечался лишь в мелких озерах в Большеземельской тундре.

Палеарктический *A. crassa* является обычным, часто обильным видом гарпактицид для регионов, с менее суровым климатом, чем в обследованных нами (например, Боруцкий, 1952; Damian-Georgescu, 1970; Illies, 1978; Fefilova, 2010). На Северо-Востоке европейской России *A. crassa* был встречен в реках южной части Печорского бассейна и в дельте р. Печора.

Род *Neomrazekiella* включает достаточно крупные виды гарпактицид (рис. 1), которые ранее относились к роду *Atteyella (Brehmiella)* (Özdikmen, Pesce, 2006). От представителей современного *Atteyella* хорошо отличаются строением пятой пары ног (Фефилова, Алексеев, 2010). На Северо-Востоке европейской России два вида *Neomrazekiella* широко распространены (от бассейна р. Вычегда до Новой Земли), часто обильны, населяют водоемы различного типа: от тундровых микроводоемов до рек и озер. Относительно высокую долю в общей численности Harpacticoida *N. nordenskjöldi nordenskjöldi* составлял в бентосе водоемов Полярного, Приполярного и Северного Урала, в водных экосистемах восточного и горного расположения, более холодноводных.

Род *Elaphoidella* один из наиболее крупных родов Harpacticoida, подавляющее большинство представителей которого населяют тропики и субтропики. Для поверхностных вод России указано только два вида *Elaphoidella* (Фефилова, Алексеев, 2010). Распространение *E. gracilis* на Северо-Востоке европейской России сходно с *A. crassa*. Вид обитал повсеместно кроме зоны тундры. В южных областях региона наибольшего обилия рачок достигал в июне и сентябре. Представляет интерес способность *E. gracilis* обитать в Западноевропей-

ских регионах в условиях чрезвычайно широкого диапазона: он населяет полости гниющих водных растений (Green, 1959), почвы под опавшей листвой деревьев (Fiers, Ghenne, 2000), а также реки и озера.

Род *Morararia* представлен в обоих изученных регионах, причем на Северо-Востоке европейской России он оказался наиболее богат видами. Благодаря достаточно хорошей изученности фауны гарпактицид в этом регионе и недавним пополнением списка островной фауны новым видом: *M. insularis*. Род включает мелких и среднего размера рачков, многие из которых населяют интерстициальные биотопы и сфагновые болота.

M. duthiei (рис. 1–3) — самый часто встречающийся и многочисленный вид гарпактицид в пресноводных реках и озерах изученного европейского региона. Он доминировал по численности среди представителей своего отряда в бентосе озер Большеземельской тундры, реках Печорского бассейна, но не встречался на юге Республики Коми, южнее р. Вычегда. Показательным, на наш взгляд, является отсутствие этого вида в пробах из исследованного сибирского региона. Это свидетельствует, по меньшей мере, о более низком значении *M. duthiei* в таежной зоне Центральной Сибири, и подтверждает представление Е.В. Боруцкого о том, что основной ареал этого голарктического вида занимает арктическую область (Боруцкий, 1952). *M. duthiei* присутствовал в водоемах в теплые сезоны и размножался с июня по август.

Очень мелкий *E. richardi* (рис. 1–3) относится к видам с всесветным распространением (Rundle et al., 2000) и характеризуется как стенотермный, холодолюбивый (Dole-Olivier et al., 2000). Так же как и для *C. s. staphylinus* для этого вида известно как половое размножение, так и партеногенез (Боруцкий, 1952; Dole-Olivier et al., 2000). В обоих исследованных нами регионах *E. richardi* встречается в небольших количествах. На Северо-Востоке европейской части России рачок присутствовал только в мелких (но не временных) водоемах: заросших водными растениями заводях, в моховых подушках.

В исследованных северных регионах Центральной Палеарктики обитают виды гарпактицид как широко распространенные во всей Палеарктике, так и с ареалами, расположенными только на Севере, в Европе или Сибири. Известное распространение некоторых форм (*B. zschokkei komi*, *M. insularis*) ограничено узкими пределами крайнего Северо-Востока Европы или островом в Баренцева море. Озерная фауна Harpacticoida изученного сибирского региона более всего сходна с европейской арктогорной фауной. Существенными отличиями пресноводных фаун двух регионов являлось отсутствие (возможно, малочисленность и редкость) в водоемах плато Путорана *M. duthiei*, рачка, преобладающего в крупных водоемах европейского Северо-Востока. Наиболее обычными и распространенными в реках и озерах Северо-Востока европейской России являлись пять видов: *P. schmeili*, *N. northumbrica trisetosa*, *N. n. nordenskjöldi*, *M. duthiei* и *M. schmeili*. Временные водоемы населяли два вида: *C. s. staphylinus* и *B. vej dovskiy*, болота — *B. arcticus*.

Выражаю искреннюю благодарность всем сотрудникам лаборатории гидробиологии и ихтиологии Института биологии Коми НЦ УрО РАН за гарпактицид из проб зообентоса из рек и озер Северо-Востока европейской части России, О.П. Дубовской (Институт биофизики СО РАН) — за гарпактицид из гидробиологических проб из озер Красноярского края. Работа частично поддержана грантом РФФИ 11-05-00246 и проектами УрО РАН №№ 12-С-4-1011 и 12-4-7-004-АРКТИКА.

Список литературы

- Алексеев В.Р. Веслоногие раки: Общая часть; Cyclopoida, Harpacticoida // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том 2. Ракообразные. СПб: Зоологический институт Российской Академии наук, 1995. С. 80–128.
- Боруцкий Е.В. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. III; вып. 4. М., Л.: Издательство Академии наук СССР, 1952. 425 с.
- Дзюбан Н.А., Ривьер И.К., Столбунова В.Н. Подкласс Веслоногие // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 331–332.
- Боруцкий Е.В. Harpacticoida и Calanoida (Crustacea, Copepoda) водоемов бассейна р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 243–247.
- Боруцкий Е.В. Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) Вашуткиных озер (бассейна р. Усы) // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, 1966. С. 51–52.
- Дубовская О.П., Котов А.А., Коровчинский Н.М., Смирнов Н.Н., Синев А.Ю. Зоопланктон озер отрогов плато Путорана и прилегающих территорий (север Красноярского края) // Сибирский экол. журн. 2010. № 4. С. b571–608.
- Курашов Е.А. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. СПб: “Алга-Фонд”, 1994. 224 с.
- Монченко В.И. Гарпактикоиды (Copepoda Harpacticoida) Днепра (итоги фаунистических исследований) // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31. № 5. С. 33–37.
- Фефилова Е.Б. Распространение и биотопическое распределение гарпактицид (Harpacticoida, Copepoda) на Северо-Востоке Европейской России // Биол. внутр. вод. 2006. №4. С. 9–16.
- Фефилова Е.Б., Алексеев В.Р. Гарпактициды (Harpacticiformes) // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т.1 Зоопланктон. М.-СПб.: Тов. Науч. изд-ий КМК, 2010. С. 377–422.
- Численко Л.Л. Harpacticoida Кандалашского залива Белого моря: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1964. 20 с.
- Voxshall G.A., Halsey S.H. An Introduction to Copepod Diversity. V. 1. London: The Ray Society, 2004. 421 с.
- Caramujo M.-J., Boschker H.T.S., Admiraal W. Fatty acid profiles of algae mark the development and composition of harpacticoid copepods // Freshwater Biology. 2008. 53. P. 77–90.
- Damian-Georgescu A. Fauna Republicii Socialiste România. Crustacea. Volumul IV. Fascicula 11. Copepoda. Harpacticoida. Editura Academiei Republicii Socialiste România, 1970. 249 p.
- Dole-Olivier M.-J., Galassi D.M.P., Marmonier P., Creuze des Châtelliers M. The biology and ecology of lotic microcrustaceans // Freshwater Biology. 2000. № 44. P. 63–91.
- Dumont H., Laureys P., Pensaert J. Anostraca, Conchostraca, Cladocera and Copepoda from Tunisia // Hydrobiologia. 1979. Vol. 66. № 3. S. 259–274.

- Fefilova E. On the Estonian fauna of Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) // Estonian Journal of Ecology. 2010. V. 59. No 4. P. 281–295.
- Friers F., Ghenne V. Cryptozoic copepods from Belgium: diversity and biogeographic implications // Belg. J. Zool. 2000. 130 (1). P. 11–19.
- Green J. Hemoglobin and the habitat of the harpacticoid copepod *Elaphoidella gracilis* (Sars) // Nature (Engl.). 1959. Vol. 183. № 4678. P. 1834.
- Huys R., Boxshall G.A. Copepod evolution. London: The Ray Society, 1991. 468 pp.
- Illies J. Limnofauna Europaea. Stuttgart; N. Y.; Amsterdam: Gustav Fischer Verlag, 1978. 532 p.
- Ishida T. Copepods in the Floodplain Waters of Japan. I. Shiribetsu River Basin, Hokkaido, Northern Japan // Jpn. J. Limnol. 1995. Vol. 56. № 4. P. 297–302.
- Krüger P. Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Harpacticiden nebst biologischen Beobachtungen // Arch. f. Zellforsch. 1911. 6. 165 s.
- Özdikmen H., Pesce G. *Neomrazekiella* nom. Nov., a replacement name for the generic name *Mrazekiella* Brehm, 1949 (Crustacea: Copepoda: Canthocamptidae) // Mun. Ent. Zool. 2006. Vol. 1. No. 2. P. 95–96.
- Rundle S.D., Bilton D.T., Shiozawa D.K. Global and regional patterns in lotic meiofauna // Freshwater biology. 2000. V. 44. No 1. P. 123–134.
- Särkkä J. Meiofauna ratios as environmental indicators in the profundal depths of large lakes // Environmental Monitoring and Assessment. 1996. V. 42. No 3. P. 229–240.
- Sarvala J. A parthenogenetic life cycle in a population of *Canthocamptus staphylinus* (Copepoda, Harpacticoida) // Hydrobiologia. 1979. 62 (2). P. 113–129.
- Sarvala J. Complex and flexible life history of a freshwater benthic harpacticoid species // Freshwater Biology. 1990. 23. P. 523–540.

FAUNISTIC DIVERSITY OF HARPACTICOID COPEPODS (HARPACTICOIDA) ON THE NORTHERN REGIONS OF EURASIA

E. Fefilova

Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch, Russian Academy of Science, 167982 Syktyvkar, Kommunisticheskaya St., 28, e-mail: fefilova@ib.komisc.ru

Harpacticoid fauna of two northern region of Central Palaearctic (the North-East of European Russia and the Putorana Plateau and Adjacent Territories) was investigated. 33 species belonging to 8 families were found. 22 species were Canthocamptidae. 11 ologo- and mesohalophilic species were detected, they inhabit along the coast of the Barents Sea. Cosmopolitan, holarctic, palaeartic, Arctic, European and Asiatic (Siberian) species were found. The most number of harpacticoid species occur in the large water bodies: rivers and lakes. Specificity and similarity of the faunas of the studied regions were described.

МАТЕРИАЛЫ ДОКЛАДОВ

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЦИКЛОПОВ РОДА *EUCYCLOPS* CLAUS, 1893 (CRUSTACEA, COPEPODA) УЗБЕКИСТАНА

А.Н. Абдурахимова, И.М. Мирабдуллаев

Институт генофонда растительного и животного мира АН РУз,
100125 Узбекистан, г. Ташкент, ул. Дурман-йули, 32, albina.khairullina@mail.ru

В водоемах Узбекистана встречаются циклопы трех подсемейств — Halicyclopinae, Eucyclopinae и Cyclopinae. По систематике и морфологии двух подсемейств (Halicyclopinae и Cyclopinae) было проделано много работы и накоплен определенный запас знаний (Мирабдуллаев, Гетц, 1996; Туремуратова, 1999; Mirabdullayev, 1996; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev, Stuge, 1998). В систематике подсемейства Eucyclopinae Узбекистана имеется большой пробел. Мухамедиев А.М. (1986) более детально описал циклопов этого подсемейства, но, к сожалению, только для Ферганской долины.

В данном сообщении мы хотели бы остановиться на одном роде подсемейства Eucyclopinae — *Eucyclops* Claus, 1893. Систематика этого рода находится в запутанном состоянии. По литературным данным для Узбекистана были отмечены следующие виды — *E. serrulatus*, (Fischer, 1851), *E. serrulatus typical* (Fischer), *E. serrulatus proximus* (Lilljeborg), *E. serrulatus speratus* (Lilljeborg, 1901), *E. macruroides* (Lilljeborg, 1901), *E. macruroides denticulatus* (Graeter, 1903), *E. macrurus* (Sars, 1863) и *Eucyclops* sp. (Мухамедиев, 1986; Туремуратова, 1999; Абдурахимова, Мирабдуллаев, 2008; Мирабдуллаев и др., 2009).

Материалом послужили гидробиологические пробы из коллекции лаборатории ихтиологии, гидробиологии и аквакультуры Института генофонда растительного и животного мира АН РУз. Было просмотрено и обработано 56 проб (1987–1997 гг.).

Принятые сокращения: AI — антеннула, AII — антенна, P1–P5 — торакальные ноги 1–5-й пар, P4Enp3 — третий (концевой) членик 4-й пары торакальных ног, L — длина, W — ширина, Te — внешняя апикальная щетинка фурки, Ti — внутренняя апикальная щетинка фурки, Sd — дорзальная щетинка фурки.

E. serrulatus (Fischer, 1851) (Кашкадарьинский рыбхоз, маточный пруд у самого берега 02.05.1989 г.). Длина тела без фуркальных щетинок 860–1140 мкм. AI 12-членистые, достигающие конца второго сегмента цефалоторакса. В проксимальной части первого членика AI имеется один ряд мелких шипиков. Гиалиновая пластинка последних трех члеников AI гладкая. AII 4-членистые. У основания щупальца мандибулы имеется ряд мелких шипиков.

P1–P4 трехчленистые. Формула шипов дистальных члеников экзоподита — 3/4/4/3, щетинок — 5/5/5/5. Соединительная пластинка P4 несет три ряда тонких щетинок, средний ряд из которых прерывается по середине. Базиподит P4 имеет группы шипиков, характерные для вида. Внутренний край базиподита P4 заостренный. Соотношение длины к ширине Enp3P4 — 1.91–2.50. Внутренний шип Enp3P4 обычно несколько короче членика и примерно в 1.10–1.67 раза длиннее внешнего шипика. P5 одночленистая и несет три придатка (1 внутренний шип и 2 щетинки).

Фуркальные ветви слабо расходящиеся. Внешний край фуркальных ветвей с шипиками вдоль всей их длины. L/W фурки варьирует от 4.40–5.73. Соотношения: Ti/L фурки — 0.46–0.70, Ti/Te — 1.00–1.31, Ti/Sd — 1.53–2.40.

В таблице 1 показаны основные биометрические показатели *E. serrulatus* разных популяций из водоемов Узбекистана. Из нее видно, что даже рядом находящиеся популяции могут иметь разные биометрические показатели. Например, циклопы из двух проб из Китабского заповедника, отобранные на одном луге, но в разных его частях, имеют явно отличимые данные. То же самое можно наблюдать и для Чаткальского заповедника.

E. serrulatus обычен в разнообразных водоемах (озера, водохранилища, рисовые чеки, рыбоводные пруды, отстойники). В Узбекистане встречается практически во всех областях. Вероятно, представляет собой комплекс близких видов.

E. speratus (Lilljeborg, 1901). Длина тела без фуркальных щетинок 1230–1510 мкм. AI 12-членистые, достигающие середины второго сегмента цефалоторакса. В проксимальной части первого членика AI имеется один ряд мелких шипиков. Гиалиновая пластинка последних трех члеников AI с едва различимой зазубренностью. AII 4-членистые.

P1–P4 трехчленистые. Формула шипов дистальных члеников экзоподита — 3/4/4/3, щетинок — 5/5/5/5. Соединительная пластинка P4 несет три ряда тонких щетинок. Базиподит P4 имеет группы шипиков, характерные для вида. Внутренний край базиподита P4 заостренный. Соотношение длины к ширине Enp3P4 — 2.75–3.36. Внутренний шип Enp3P4 длиннее внешнего в 1.32–1.70 раза и примерно равен длине членика (0.95–1.15). P5 одночленистая и несет три придатка (1 внутренний шип, который несет очень “нежные” шипики и 2 щетинки).

Фуркальные ветви длинные параллельные. Внешний их край несет мелкие шипики на 1/3 их длины каудальной стороны ветви. L/W фурки варьирует от 6.33–8.00. Соотношения: Ti/L фурки — 0.41–0.64, Ti/Te — 1.18–1.50, Ti/Sd — 1.71–2.53.

Циклоп был отмечен весной в Ташкентской области во временном водоеме. В пробе были обнаружены только половозрелые самки, самцы и самки с мешочками не отмечены.

Таблица 1. Основные биометрические показатели *Eucyclops serrulatus* из водоемов Узбекистана

Место и дата отбора пробы	n	Body length, µm	Furca L/W	P4Enp3	
				L/W	Inner sp./ outer sp.
				mean±sd	mean±sd
Андижанская область					
Андижанский рыбхоз (25.03.1992 г.)	4	1202.50±53.15	5.60±0.21	2.24±0.23	1.49±0.05
Кашкадарьинская область					
Кашкадарьинский рыбхоз, маточный пруд (02.05.1989 г.)	15	1010.67±70.43	5.24±0.40	2.21±0.16	1.40±0.17
Кашкадарьинский рыбхоз, преднерестовые пруды (25.05.1989 г.)	5	1060.00±33.17	4.67±0.55	2.69±0.26	1.50±0.08
Кашкадарьинский рыбхоз, выборочно (26.06.1990 г.)	7	832.86±75.71	4.87±0.62	2.44±0.17	1.63±0.05
Кашкадарьинский рыбхоз, пруд №3 (25.02.1991 г.)	6	1118.75±91.25	5.15±0.19	2.84±0.35	1.33±0.06
Китабский заповедник, родник и заболоченности (15.08.1996 г.)	9	870.56±64.97	4.11±0.21	2.85±0.16	1.40±0.11
Китабский заповедник, родник и заболоченности (15.08.1996 г.)	7	1051.43±79.67	4.51±0.29	2.66±0.32	1.35±0.13
Перевал Ташкуртан-Калтаколь, заболоченность из родников (18.08.1996 г.)	8	938.75±41.73	4.28±0.18	2.59±0.09	1.45±0.07
Сурхандарьинская область					
Сурхандарьинский рыбхоз, Сариясийский участок (май-июль 1990 г.)	3	960.00±56.35	5.13±0.66	2.32±0.17	1.37±0.15
Ташкентская область					
Русло р. Аханагаран – старицы и родники между г. Ангрэн и г. Нурабад (12.08.1994 г.)	15	992.33±50.28	5.14±0.35	2.93±0.17	1.50±0.09
Чаткальский заповедник, лужицы в русле пересыхающего Бошкызылсая (23.07.1997 г.)	5	1006.00±42.78	4.73±0.21	2.64±0.13	1.43±0.05
Чаткальский заповедник, лужицы в русле пересыхающего Бошкызылсая (24.07.1997 г.)	6	1014.17±52.29	4.48±0.27	2.49±0.20	1.49±0.12
Хорезмская область					
Хорезмский рыбхоз, канавка у рыбзавода (28.04.1992 г.)	14	1163.93±91.74	6.17±0.41	3.06±0.22	1.33±0.06
Хорезмский рыбхоз, канавка напротив рыбзавода (30.05.1992 г.)	14	1000.36±41.30	5.05±0.37	3.24±0.14	1.30±0.05
Каракалпакстан					
Муйнакский район, канава (19.05.1993 г.)	15	1001.00±38.23	4.74±0.31	3.08±0.20	1.28±0.05
Муйнакский район, канава (24.09.1993 г.)	15	1017.67±71.76	4.61±0.32	3.05±0.18	1.41±0.07

Eucyclops sp. (*E. speratus ifniensis*). Длина тела без фуркальных щетинок 890–1110 мкм. АI 12-членистые, достигающие конца второго сегмента цефалоторакса. Гиалиновая пластинка последних трех члеников АI с едва различимой зазубренностью. АII 4-членистые. У основания щупальца мандибулы имеется два ряда мелких шипиков, между которыми хаотично расположены пять шипиков.

P1-P4 трехчленистые. Формула шипов дистальных члеников экзоподита — 3/4/4/3, щетинок — 5/5/5/5. Соединительная пластинка P4 несет один ряд тонких щетинок над наружным краем пластинки, боковые стороны также имеют пучки тонких щетинок. Внутренний край базиподита P4 заостренный. Соотношение длины к ширине Enp3P4 — 2.50–3.89. Внутренний шип Enp3P4 длиннее внешнего в 1.21–1.50 раза и примерно равен длине членика (0.93–1.13). P5 одночленистая и несет три придатка (1 внутренний шип, который несет очень “нежные” шипики и 2 щетинки). У основания шипа P5 имеются шипики.

Фуркальные ветви слабо расходящиеся. Внешний их край, начиная от латеральной щетинки, несет ряд несколько крупных шипиков, которые переходят в ряд мелких шипиков. Примерно на ½ длины фурки этот ряд переходит на вентральную сторону. По всей длине фуркальных ветвей на вентральной стороне имеются группы шипиков. Брюшная сторона анального сегмента несет неровный ряд шипиков. L/W фурки — 4.18–5.09. Соотношения: Ti/L фурки — 0.59–0.79, Ti/Te — 1.25–1.68.

Данный циклоп был отмечен весной в Сырдарьинской области в рыбоводных прудах. В Ташкентской области во временном водоеме были обнаружены две половозрелые самки, которые имеют сходное строение с вышеописанным циклопом. Но при этом имеются некоторые отличия: все сегменты постабдомена имеют ряды “пор”, вентральная сторона анального сегмента несет два ряда шипиков. В литературе (Dumont, Decraemer, 1977) дается описание этого циклопа как *Eucyclops speratus ifniensis*. Алексеев В.Р. (Alekseev et. al, 2006) указывает на то, что данный циклоп является представителем формы *S. E. serrulatus*.

Eucyclops sp. Длина тела без фуркальных щетинок 800–940 мкм. АI 12-членистые, достигающие конца второго сегмента цефалоторакса. Гиалиновая пластинка последних трех члеников АI гладкая. АII 4-членистые. У основания щупальца мандибулы имеется два ряда шипиков, образующих круг.

P1-P4 трехчленистые. Формула шипов дистальных члеников экзоподита — 3/4/4/3, щетинок — 5/5/5/5. Соединительная пластинка P4 несет три ряда тонких щетинок, два из которых прерываются на середине пластинки, а третий выходит за наружный край пластинки. Внутренний край базиподита P4 заостренный. Соотношение длины к ширине Enp3P4 — 2.30–3.00. Внутренний шип Enp3P4 длиннее внешнего в 1.05–1.47 раза и примерно равен длине членика (0.91–1.12). P5 одночленистая и несет три придатка (1 внутренний шип и 2 щетинки).

Последние три сегмента постабдомена на фронтальной стороне имеют ряд тонких штрихов. Фуркальные ветви слабо расходящиеся. Внешний их край несет ряд шипиков по всей длине ветви. L/W фурки — 3.40–4.78. Соотношения: Ti/L фурки — 0.73–0.95, Ti/Te — 1.31–1.70, Ti/Sd — 2.00–2.69.

Циклоп был обнаружен в родниках Китабского заповедника Кашкадарьинской области. Возможно, является одним из вариантов *E. serrulatus*.

Также в мелких горных водоемах Кашкадарьинской области вместе с *E. serrulatus* был обнаружен неизвестный циклоп. Этот циклоп имеет следующие характеристики: цвет красноватый, L/W фурки 2.8–3.5, внутренний край базиподита P4 закругленный, внутренний шип Enp3P4 длиннее членика и примерно вдвое длиннее внешнего шипа, P5 одночленистая, несет три придатка (1 внутренний шип и 2 щетинки). По-видимому, неизвестный для науки вид.

В данном сообщении приведены предварительные данные по биоразнообразию циклопов рода *Eucyclops* фауны Узбекистана. Работа по изучению циклопов этого рода продолжается.

Список литературы

- Абдурахимова А.Н., Мирабдуллаев И.М. Инвентаризация фауны циклопов подсемейства Eucycloporinae фауны Узбекистана // “Табиий фанларнинг долзарб муаммолари” Республика ёш олимлар илмий-амалий анжумани материаллари туплами. Самарканд, 2008. С. 14–15.
- Мирабдуллаев И.М., Гетц И. *Halicyclops spinifer* (Kiefer, 1931) (Crustacea, Copepoda) новый тропический представитель фауны Центральной Азии // Докл. АН РУз. 1996. № 4. С. 43–44.
- Мирабдуллаев И.М., Абдурахимова А.Н., Уразова Р.С. Циклопы подсемейств Halicycloporinae и Eucycloporinae (Crustacea, Copepoda, Cyclopoidea) фауны Узбекистана // Материалы научной конференции “Актуальные проблемы зоологической науки”. Ташкент, 2009. С. 36–39.
- Мухамедиев А.М. Ракообразные Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1986. 160 с.
- Туремуратова Г.И. Циклопы (Crustacea, Copepoda, Cyclopoidea) Каракалпакстана (морфология, систематика, распространение, экология): Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Ташкент: ИЗ АН РУз, 1999. 18 с.
- Alekseev V.R., Dumont H.J., Pensaert J., Baribwegure D., Vanfleteren J.R. A redescription of *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) (Crustacea: Copepoda: Cyclopoidea) and some related taxa, with a phylogeny of the *E. serrulatus*-group // Zoologica Scripta. 2006. V. 35, 2. P. 123–147.
- Dumont H.J., Decraemer W. On the continental Copepod fauna of Morocco // Hydrobiologia. 1977. V. 52, 2–3. P. 257–278.
- Mirabdullayev I.M. The genus *Mesocyclops* (Crustacea: Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) // Intern. Revue gesamt. Hydrobiol. 1996. V. 81. P. 1–8.
- Mirabdullayev I.M., Kuzmetov A.R. The genus *Thermocyclops* (Crustacea, Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) // Intern. Revue gesamt. Hydrobiol. 1997. V. 82. P. 201–212.
- Mirabdullayev I.M., Stuge T.S. Redescription of *Apocyclops dengizicus* (Lepeschkin, 1900) from Central Asia (Crustacea, Copepoda) // Spixiana. 1998. V. 21. P. 173–178.

РАЧКОВЫЙ ПЛАНКТОН ОЗЕР РАЗНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЗОН ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (НА ПРИМЕРЕ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ)

О.А. Алешина, Л.А. Козлова, Д.В. Усламин

Тюменский государственный университет, г. Тюмень, ул. Пирогова, 3, Aleshina8@yandex.ru

Хорологические исследования, раскрывающие закономерности распределения гидрофауны по регионам и водоемам земного шара, являются важным направлением в гидробиологии. Установление географических ареалов обитания видов, а также выделение условий, формирующих сообщество и их экологическую стабильность, является одной из центральных задач современной экологии. Кроме того, в последние годы в научной литературе все шире обсуждается вопрос о грядущих климатических перестройках, обусловленных парниковым эффектом. Изменение температуры происходит медленно, что обуславливает проникновение южных видов в более высокие широты и приводит к изменению структуры биоценозов.

В связи с реализацией проекта Тюменского Госуниверситета «Формирование качества вод и экосистем в условиях антропогенных нагрузок и изменения климата в Западной Сибири» в комплексе с другими исследованиями были отобраны пробы зоопланктона с ряда пресноводных озер, расположенных в разных географических зонах. Целью исследований было установление видового состава зоопланктона (Copepoda, Cladocera, Rotifera), структуры таксономических групп, количественного развития в местных условиях, биотопического распределения, географических и экологических особенностей.

Материалом для настоящей работы послужили 48 количественных планктонных проб, собранных в вегетационный период с 9 пресных озер, расположенных в различных природно-климатических зонах: Арктическая, Северная тайга, Средняя тайга, Южная тайга, Средняя лесостепь. Пробы планктона отбирались в пелагиали путем тотального лова от дна до поверхности при помощи количественной сети Апштейна с диаметром входного отверстия 16 см. На литорали отбирались путём процеживания 50 л воды через планктонную сеть из мельничного газа № 68. Одновременно отбирались гидрохимические пробы. Обнаруженные виды оценивались с позиций современной систематики (Коровчинский, 2004; Определитель ..., 1994, 1995, 2010).

В результате обработки собранного материала среди ракообразных было выявлено 39 таксонов, из которых 25 — ветвистоусые и 14 — веслоногие рачки (табл. 1). Обнаруженные виды характерны для Западной Сибири, большинство которых найдены в бассейне Средней и Нижней Оби (Долгин, Новикова, 1986; Новикова, 1974; Характеристика ..., 1990). Минимальное число таксонов обнаружено в Арктической зоне (7) и Средней

лесостепи (8). Наиболее богата видами Северная тайга (20 таксонов). В озерах Средней и Южной тайги соответственно встречено 15 и 14 таксонов. Основу видового разнообразия сообщества в Арктической зоне составляли копепода, а в остальных зонах — кладоцера.

Таблица 1. Таксономический состав планктонных ракообразных

Зоны Таксоны	I		II	III				IV	V	P%
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Cladocera										
<i>Alona rectangula</i> Sars									+	3.13
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)				+						3.13
<i>Alonella nana</i> (Baird)			+	+						9.38
<i>Alonopsis elongatus</i> (Sars)			+	+						12.50
<i>Acroperus harpae</i> Baird			+							3.13
<i>Anchistropus emarginatus</i> Sars.								+		3.13
<i>Bosmina (E.) longispina</i> Leydig			+	+	+			+	+	37.50
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	+		+	+		+				31.25
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig						+	+	+		21.88
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)			+	+				+		18.75
<i>Chydorus gibbus</i> (Sars)			+	+		+				12.50
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)				+	+			+	+	53.13
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller)					+					9.38
<i>Camptocercus rectirostris</i> (Schedler)								+		3.13
<i>D. (Daphnia) longiremis</i> Sars	+		+							18.75
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller			+		+	+	+		+	37.50
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievins)					+				+	21.88
<i>D. (Daphnia) cristata</i> Sars					+	+		+		25.00
<i>Daphnia galeata</i> Sars				+				+		15.63
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)								+		6.25
<i>Eurycercus glacialis</i> (Lill.)			+							3.13
<i>Holopedium gibberum</i> (Ladd)			+							15.63
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)					+	+		+	+	21.88
<i>Limnospira frontosa</i> Sars						+				9.38
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller)										3.13
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars)			+	+						0.93
Copepoda										
<i>Acanthocyclops juv</i>								+		6.25
<i>Cyclops scutifer</i> Sars	+									12.50
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer	+	+		+						6.25
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)								+		3.13
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus					+	+	+	+	+	46.88
<i>Microcyclops</i> sp.	+									3.13
<i>Diacyclops limnobioides</i> Kiefer									+	9.38
<i>Thermocyclops</i> sp.			+							3.13
<i>Arctodiaptomus (Rh.) acutilobatus</i> (Sars)							+			3.13
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lill.)	+		+							15.63
<i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars		+	+	+	+	+		+		68.75
<i>Eurytemora gracilis</i> (G.O. Sars)	+									9.38
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars			+							18.75
<i>Heterocope borealis</i> (Fisch.)							+			3.13

Примечание. I — Арктическая тундра, II — Северная тайга, III — Средняя тайга, IV — Южная тайга, V — Средняя лесостепь. Озера: 1 — Гольцовое, 2 — Лангатибейто, 3 — Халято, 4 — Пягунто, 5 — Томгалахтур, 6 — Рангетур, 7 — Лохтоткурт, 8 — Долгий сор, 9 — Угрюмово.

Важной характеристикой сообщества является встречаемость видов, что указывает на схожесть или различие условий обитания (см. табл. 1). При обработке материала не обнаружены виды, которые бы имели 100% встречаемость. В большинстве озер были обнаружены эврибионтные виды с всеветным и широким распространением: *Bosmina (E.) longispina*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*. Высокую встречаемость имел *Eudiaptomus gracilis*, свойственный северной зоне и умеренным широтам и более южным широтам — *Mesocyclops leuckarti*.

Нами отмечены виды, которые были обнаружены в озерах одной зоны. Так в Арктической зоне зафиксированы *Eurytemora gracilis* и *Cyclops scutifer*; в Северной тайге — *Rhynchotalona falcata*, *Eurycercus glacialis*, *Holopedium gibberum*, *Heterocope appendiculata*; в Средней тайге — *Limnospira frontosa*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Heterocope borealis*; в Южной тайге — *Camptocercus rectirostris*, *Anchistropus emarginatus*, *Eurycercus lamellatus*, *Macrocyclus albidus*; в Средней лесостепи — *Alona rectangula* и *Diacyclops limnobioides*.

Для выявления доминирующих видов в таксономических группах использовали «индекс значимости» (\sqrt{pv}). В результате рангового распределения видов была выявлена смена доминантов с севера на юг (табл. 2). В группе ветвистоусых рачков в основном характерны свои доминанты в каждой зоне. В отличие от них, в группе веслоногих рачков доминируют виды, характерные как для одной, так и для соседней зоны. Так в озерах

Арктической зоны и Северной тайги в структурообразующий комплекс входит *Eudiaptomus graciloides*. В Средней и Южной тайге, в Средней лесостепи в структурообразующий комплекс входит *Mesocyclops leuckarti*.

Таблица 2. Смена доминирующих видов

Арктическая зона	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Средняя лесостепь
Ветвистоусые ракообразные				
<i>D.(Daphnia) longiremis</i>	<i>Bosmina longirostris</i> , <i>Holopedium gibberum</i>	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> , <i>Daphnia longispina</i>	<i>Daphnia galeata</i> , <i>Bosmina (E.) longispina</i>	<i>Chydorus sphaericus</i>
Веслоногие ракообразные				
<i>Eudiaptomus graciloides</i> , <i>Eurytemora gracilis</i>	<i>Eudiaptomus graciloides</i> , <i>Heterocope appendiculata</i>	<i>Eudiaptomus gracilis</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i> , <i>Diacyclops limnobioides</i>

Важным показателем сообщества является плотность популяции, которая регулируется сложным взаимодействием факторов среды и эндогенными механизмами с популяционными ритмами видов. По численности рачков наиболее богаты озера Южной тайги и Средней лесостепи (табл. 3). Наименьшая численность отмечена в Арктической зоне.

Таблица 3. Средние количественные показатели рачкового планктона

Арктическая зона	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Средняя лесостепь
Ветвистоусые ракообразные				
4.3/0.02	237.8/3.0	9.0/0.32	360.0/9.2	451.4/0.8
Веслоногие ракообразные				
8.8/0.1	62.7/3.6	47.1/0.75	193.5/1.1	30.6/0.14
Σ13.1/0.23	Σ300.5/6.6	Σ56.1/1.07	Σ553.5/10.3	Σ482.0/0.94

Обозначения: числитель — численность (тыс. экз./м³), знаменатель — биомасса (г/м³).

В целом наблюдается определенная тенденция увеличения численности рачков с севера на юг. Увеличение происходит в основном за счет кладоцер. Подобная тенденция отмечена в работе М.Л. Пидгайко (1986). Определенной закономерности в распределении биомассы планктона не обнаружено. Наибольшие показатели отмечены в озерах Северной и Южной тайги, что связано с высокой индивидуальной массой обнаруженных видов. Необходимо отметить, что большинство крупных видов были встречены именно в этих зонах. Из малочисленных и единичных видов, встреченных в водоёмах, можно отметить следующие: *Eurycercus glacialis*, *Alonopsis elongatus*, *D (Daphnia) cristata*, *Alonella nana*, *Chydorus gibbus*. Из видов, которые развиваются в большом количестве, но встреченных только в водном из обследованных водоёмов, можно отметить: *Limnosida frontosa*, *Arctodiaptomus (Rh) acutilobatus*.

Для выявления особенностей распределения сообществ по озерам был проведен корреляционный анализ биологических показателей (видовой состав, численность и биомасса кладоцер и копепод) с основными гидрохимическими показателями воды (рН, Са, Mg Na, K, Si, NH₄, NO₃, NO₂, SO₄, CL, PO₄, P_{общ.}, HCO₃). Из перечисленных показателей наибольшее влияние имеют фосфаты, связанные в основном с численностью ($r = 0.77$) и биомассой ($r = 0.87$) *Cladocera*, а так же с биомассой *Copepoda* ($r = 0.73$). Численность копепод в основном связана с NH₄. С видовым составом в первую очередь связаны ионы Са ($r = 0.54$) и Mg ($r = 0.57$), характеризующие жесткость воды.

Таблица 4. Результаты факторного анализа

Переменные	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число таксонов Cladocera	-0.57	-0.51	-0.12	-0.10
Cladocera N	-0.37	-0.70	-0.41	-0.34
Cladocera B	-0.45	-0.55	-0.58	0.07
Число таксонов Copepoda	-0.39	-0.09	0.24	0.35
Copepoda N	-0.50	-0.54	-0.54	0.19
Copepoda B	-0.67	-0.18	-0.04	-0.58
Cu	0.52	-0.21	-0.59	0.48
Cr	0.46	0.30	-0.73	-0.06
Mn	-0.23	-0.45	-0.60	0.47
Zn	0.76	-0.50	-0.07	-0.24
Sr	0.66	-0.62	0.29	-0.10
Pb	0.51	0.48	-0.34	0.18
Fe	0.52	0.46	-0.55	-0.26
Ni	0.69	0.16	-0.66	0.01
Al	0.56	0.49	-0.47	-0.31
Cd	0.18	0.59	-0.22	0.27
Co	0.55	0.49	-0.47	-0.32
pH	0.75	-0.36	0.20	-0.17
Si	0.57	-0.63	-0.34	0.22
NH ₄	0.66	-0.52	-0.38	0.23
Ca	0.76	-0.57	0.11	-0.12
Mg	0.75	-0.56	0.22	-0.14
Na	0.88	-0.30	0.02	-0.28
K	0.80	-0.49	0.17	-0.18
SO ₄	0.90	-0.28	0.02	-0.25
NO ₃	0.09	-0.39	-0.51	0.66
Cl	0.89	-0.22	-0.04	-0.34
PO ₄	-0.24	-0.51	-0.74	0.11
F	0.74	-0.07	-0.17	-0.48
NO ₂	-0.45	-0.13	-0.12	-0.71
HCO	0.77	-0.52	0.22	-0.16
Собственные значения	13.86	8.93	5.74	3.90
% объяснимой дисперсии	35.54	22.92	14.73	10.02

Для выявления связи рачкового планктона с тяжелыми металлами были использованы следующие элементы: Cu, Cr, Mn, Sr, Zn, Pb, Fe, Ni, Co, Al, Hg. Из перечисленных элементов наибольшее влияние имеет Mn. Он в первую очередь тесно связан с численностью копепод ($r = 0.78$) и биомассой кладоцер ($r = 0.73$). Зависимость положительная. С видовым составом среднюю силу связи имеют Ni ($r = -0.57$), Fe ($r = -0.66$) и Al ($r = -0.67$). Зависимость отрицательная. Остальные значения r меньше 0.5. С помощью математического моделирования (Якимов, 2008) было выявлено, что тяжелые металлы оказывают наибольшее влияние на планктон не по отдельности, а в комплексе друг с другом. Так, биологические параметры имеют сильную связь с комплексами: Cr+Fe+Al+Co+Ni ($r = 0.91$), Cr+Fe ($r = 0.93$) и Zn+Sr ($r = 0.88$).

В связи с изучением большого числа показателей взаимосвязи между ними чрезвычайно сложные. Для подтверждения вышеизложенных данных, оценки варьирования исследованных показателей и определения основных факторов, влияющих на них проведен многомерный факторный анализ на основе программы STATISTICA (Statsoft, USA). Проанализирован 31 параметр. Основное варьирование исследованных показателей определяется 4 факторами и составляет 83.2% (табл. 4).

Первый фактор в существенной степени описывает содержание гидрохимических показателей в водоемах. Эти показатели имеют тесную связь между собой ($r > 0.7$). В эту группу признаков входят и тяжелые металлы Zn, Ni, Sr. Дисперсия 1 фактора связана с числом видов Cladocera и биомассой Sclerodonta. Дисперсия 2 фактора в основном связана с концентрацией катионов гидрохимических показателей, с содержанием Sr и Cd и количественными показателями планктона: численностью и биомассой Cladocera, численностью Sclerodonta. Дисперсия 3 фактора связана с содержанием PO_4 , Mn, Cr, Ni, Cu и численностью Sclerodonta и биомассой Cladocera. Четвертый фактор существенно связывает только нитраты и нитриты с биомассой веслоногих рачков.

Список литературы

- Долгин В.Н., Новикова О.Д. Гидробиология водоемов п-ва Ямал/Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1986. С. 98–108.
- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 410 с.
- Новикова О.Д. Коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные бассейна Средней Оби: Автореферат. Томск, 1974. 20 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: ЗИН, 1994. Т. 1: Низшие беспозвоночные. 394с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: ЗИН, 1995. Т. 2: Ракообразные. 627с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В.Р. Алексеева, С.А. Цалолыхина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 206 с.
- Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 49–69.
- Якимов И.М. Компьютерное моделирование: Учебное пособие. Казань: Изд-во Казан. Гос. техн. ун-та, 2008. 223 с.

ARTEMIA URMIANA GUNTER, 1899 (CRUSTACEA, ANOSTRACA) В ОЗЕРАХ КРЫМА И ЗАГАДКА ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Е.В. Ануфриева, Е.А. Галаговец, Н.В. Шадрин

Институт биологии южных морей НАН Украины

99011 Севастополь, пр. Нахимова, 2, Украина, e-mail: lena_anufrieva@mail.ru

Представители рода *Artemia* являются наиболее галотолерантными животными, широко распространенными в гиперсоленых водоемах всех континентов, кроме Антарктиды (Lenz, 1987). Их изучение представляет несомненный интерес для многих разделов биологии (Ruebhart et al., 2008), в частности, благодаря их многочисленным адаптациям, позволяющим существовать в различных экстремальных условиях (Gajardo, Beardmore, 2012). Велика и их практическая ценность, они — незаменимый пищевой объект для личинок многих культивируемых рыб и ракообразных (Литвиненко и др., 2009).

Выделяется 7 бисексуальных видов артемий и множество их партеногенетических популяций (Gajardo, Beardmore, 2012). Среди бисексуальных видов особый интерес представляет вид *A. urmiana*, считавшийся эндемиком озера Урмия в Иране. Этот вид — ключ к пониманию происхождения биоразнообразия азиатских артемий (Shadrin et al., 2012). Недавно он был обнаружен в озерах Крыма (Шадрин и др., 2008; Шадрин, Батогова, 2009), позднее — Алтая (Бойко, Мюге, 2009), что объяснялось его заносом в них птицами (Хоменко, Шадрин, 2009). Выяснилось, что *A. urmiana* появилась в озере Урмия не ранее 5 тыс. лет назад, несмотря на то, что возраст вида 11 млн. лет (Manaffar et al., 2011). В связи с этим сразу же возник вопрос: где зародился вид? Высказана гипотеза, что центром происхождения *A. urmiana* является Крым (Shadrin et al., 2012). Настоящее сообщение, суммируя наши данные по *A. urmiana* в водоемах Крыма и литературные данные по геологии и биогеографии, делает попытку развить данную гипотезу.

Материал и методы. Материалом для написания данного сообщения послужили результаты многолетнего (с 2000 г.) изучения гиперсоленых озер Крыма и ракообразных в них. Используемые в исследовании методы и основные результаты опубликованы. Общая характеристика изученных озер дана (Шадрин, 2008, 2009), а данные по изучению артемий представлены (Литвинчук и др., 2006; Балущкина и др., 2009 и др.). В работе приводятся новые данные по морфометрическим параметрам и их изменчивости в популяциях *A. urmiana* озер Крыма в сравнении со средними характеристиками рачков озера Урмия. Измерялись параметры у 50 рачков в

каждой группе. Изучены следующие морфометрические параметры: общая длина тела с фуркой (TL), длина абдомена (AL), длина цефалоторакса (CL), ширина первого сегмента абдомена (WA), ширина тельсона (TW), длина правой антенны (LAR), длина левой антенны (LAL), ширина яйцевого мешка (OW), количество щетинок на правой фурке (NFR), количество щетинок на левой фурке (NFL).

A. urmiana массовый вид в 3х водоемах Крыма — озерах Кояшское (Керченский п-ов) и Тереклы-Конрадское (СЗ Крым), маленьком озерце, прилегающем к оз. Тобечикскому (Shadrin et al., 2012). По многим характеристикам эти водоемы близки к таковым оз. Урмия (Хоменко, Шадрин, 2009). Идентичность *A. urmiana* из озер Крыма и озера Урмия подтверждена с использованием различных методов — от морфологических до молекулярно-генетических (Abatzopoulos et al., 2009). Для сравнения морфометрических характеристик рачков из крымских озер использовали данные по морфометрическим характеристикам *A. urmiana* из 2-х популяций озера Урмия (Asem, Rastegar-Pouyani, 2008). Результаты сравнения морфометрических характеристик приведены в таблице 1, пропорции рачков — в таблице 2, изменчивость морфометрических параметров (коэффициенты вариации) — в таблице 3.

Таблица 1. Морфометрические характеристики *A. urmiana* в озерах Крыма (К — Кояшское, Т — Тереклы-Конрадское) и двух точках оз. Урмия (U1, U2)

параметр/озеро		К	Т	U1	U2		К	U1	U2
TL	самки	10.06±0.30	9.34±0.83	12.60±1.10	15.20±0.95	самцы	9.36±0.48	8.96±0.88	13.2±0.93
AL		6.90±0.50	5.53±0.60	7.95±0.69	9.59±0.59		5.77±0.4	5.23±0.51	7.70±0.54
CL		3.60±0.20	3.95±0.35	-	-		3.64±0.20	-	-
WA		0.25±0.02	0.27±0.02	0.38±0.06	0.40±0.05		0.22±0.03	0.34±0.05	0.34±0.04
TW		0.20±0.02	0.17±0.03	-	-		0.19±0.03	-	-
LAR		0.67±0.06	0.68±0.04	1.01±0.08	1.07±0.12		1.00±0.13	1.38±0.13	1.45±0.15
LAL		0.68±0.05	0.70±0.04	1.00±0.09	1.08±0.11		0.96±0.22	1.38±0.11	1.42±0.15
OW		0.78±0.15	0.77±0.07	-	-		-	-	-
NFR		0-1	0-1	2.46±0.62	2.43±0.67		0-1	2.83±1.11	2.73±0.94
NFL		0-1	0	2.33±0.54	2.26±0.58		0-1	2.70±1.11	2.70±0.91

Таблица 2. Средние пропорции *A. urmiana* в озерах Крыма и оз. Урмия

озеро\пропорция	TL/AL	TL/CL	TL/LAL
самки			
К	1.54	2.94	15.60
Т	1.69	2.36	13.42
U1	1.59	-	12.63
U2	1.59	-	14.11
самцы			
К	1.62	2.57	9.75
U1	1.71	-	6.49
U2	1.71	-	9.30

Таблица 3. Коэффициенты вариации *A. urmiana* в озерах Крыма и оз. Урмия

озеро\параметр	самки			самцы		
	TL	AL	LAL	TL	AL	LAL
К	3.1	6.9	8.0	5.1	7.0	10.5
Т	8.9	10.8	6.1	-	-	-
U1	8.7	8.7	9.9	9.8	9.8	8.0
U2	6.2	6.1	10.2	7.0	7.0	10.6

Анализ различий средних значений морфометрических характеристик (t-критерий Стьюдента) рачков из разных озер, показал, что при попарном сравнении большинство из них достоверно различаются ($p = 0.001$). Достоверно различаются между собой и средние характеристики особей из разных популяций оз. Урмия. Ни в одной из популяций не выявлена направленная асимметрия по длине антенн и числу фуркальных щетинок. Некоторые характеристики крымских рачков существенно отличались от таковых особей из оз. Урмия: ширина первого сегмента абдомена и длина антенн в оз. Урмия были в среднем на 50% больше, а общая длина самок — больше на 40%. Количество щетинок на фурках у артемий оз. Урмия также было больше. Из таблицы 2 следует, что пропорции рачков из разных мест различаются незначительно. Из таблицы 3 видно, что в среднем (по трем признакам) изменчивость артемий (и самок, и самцов) в оз. Кояшском была самой низкой, а самая высокая изменчивость наблюдалась в одной из точек оз. Урмия. Следует отметить, что во всех озерах изменчивость самцов в среднем была выше, чем самок. Начиная с работ В. Шманкевича, В. Аникина и Н. Гаевской (Shadrin et al., 2012) известно, что соленость существенно влияет на общий размер и морфологию артемий. Позднее данное влияние в эксперименте и полевых исследованиях подтвердили многие ученые (Hontoria, Amat, 1992; Литвиненко и др., 2009; Naseur et al., 2012). Учитывая различия солености и других факторов в изученных водоемах, нельзя сделать однозначный вывод — отличаются популяции генетически или различия обусловлены физико-химическими факторами.

Сравнивая данные по морфометрии рачков нельзя понять, где место зарождения вида *A. urmiana*. Чтобы попытаться понять это, рассмотрим имеющиеся литературные данные. Озеро Урмия не может быть местом происхождения данного вида (Manaffar et al., 2011): *A. urmiana* отделилась от общего ствола артемий примерно 11 млн. лет назад, время формирования оз. Урмия определяется как 400–800 тыс. лет назад. Встает вопрос: где этот вид появился и как он попал в оз. Урмия? Результат анализа ДНК цист, экстрагированных из колонок грунта, взятых в оз. Урмия, показал, что *A. urmiana* появилась в озере не ранее 5 тыс. лет назад. Все цисты из более ранних отложений относились к партегенетическим артемиям. Следовательно, *A. urmiana* геологически недавно была занесена в оз. Урмия, скорее всего, птицами. Рассмотрим аргументы в поддержку гипотезы (Shadrin et al., 2012), что вид сформировался в палеоводоемах Крыма. Конечно, он не мог появиться в современных гиперсоленых озерах Крыма, где он сейчас найден, так как их возраст не превышает 1.5–3 тыс. лет (Шадрин,

2008). Однако, у оз. Кояшского, как и рядом с другими озерами, существуют отложения более древних соленых озер (Шнюков и др., 2009; М. Жен, устное сообщение). Возле оз. Кояшского и в других местах Керченского полуострова, найдены онколиты и строматолиты, которые свидетельствуют о нахождении там гиперсоленых озер в миоцене (Gerasimenko et al., 2008). Миоцен (23.03–5.332 млн. лет назад) — время формирования вида *A. urmiana*. Можно представить себе временную эстафету, когда более древние гиперсоленые водоемы передают цисты артемий, как эстафетную палочку, более молодым гиперсоленным водоемам. В Крыму прослеживается существование гиперсоленых озер с миоцена по настоящее время. Следовательно, Крым мог быть одним из центров формирования биоразнообразия артемий — происхождения *A. urmiana*. В гиперсоленых озерах/лагунах Паратетиса, которые располагались в Крыму и на прилегавших к нему территориях от общего предка с *A. salina* отделилась ветвь, впоследствии разделившаяся на *A. urmiana* и *A. franciscana*. Крым — перекресток Афро-Евразийских миграционных путей водных птиц. Показано, что наиболее вероятными переносчиками цист артемий между Крымом и оз. Урмия могут быть следующие виды птиц *Tadorna tadorna* (L., 1758), *Tringa totanus* (L., 1758) и *Recurvirostra avosetta* L., 1758 (Хоменко, Шадрин, 2009). Птицы могли транспортировать цисты артемий из Крыма на оз. Урмия и далее в озера Алтая, где *A. urmiana* также найдена (Бойко, Мюге, 2009). Миграции птиц являются основным фактором, обуславливающим обмен цистами/генами между удаленными популяциями, расположенными пятнисто (Green et al., 2005; Shadrin et al., 2012).

Геологические процессы — тектоника плит, рост горных систем, также как климатические изменения ведут к значительным изменениям в распределении территорий с солеными озерами, подходящими для обитания артемий. Изменялись и пути миграции птиц, розы ветров, что вело к изменению системы потоков генов артемий и ставило некоторые популяции артемий в состояние изоляции. Это интенсифицировало в свою очередь процессы диверсификации артемий. Суммируя данные исторической геологии, биогеографии и молекулярной биологии, авторы предложили следующую картину эволюции артемий (Shadrin et al., 2012). Дальний предок современных *Artemia* и *Parartemia* вероятно жил в соленых лагунах океана Панталасса, моря Тетис и/или соленых озерах суперконтинента Пангея 300–400 млн. лет назад. Пангея разделилась на Гондвану и Евразию примерно 150–220 млн. лет назад, дав начало дрейфу плит, что стало основной причиной важных событий в эволюции артемий. Общий предок *Parartemia* (Parartemiidae), *Artemia* (Artemiidae) и *A. persimilis* (Artemiidae?) существовал примерно 85–90 млн. лет назад. В это время происходила изоляция Австралии в результате дрейфа Индо-Австралийской тектонической плиты. Перелеты птиц и ветровой перенос цист между различными частями ареала предка нарушились, началась раздельная эволюция *Artemia* и *Parartemia*. В тоже время началась самостоятельная эволюция группы, приведшей к формированию *A. persimilis* на юге Южной Америки, отделившейся от Гондваны. Обсуждая процессы диверсификации *Artemia* необходимо помнить и о глобальных изменениях климата. Пространственная гетерогенность климата была слабо выражена во время существования протоартемий, он был теплее и суше. Гиперсоленых водоемов было больше, и они были распределены на большей территории. Это не способствовало диверсификации таксона. Кайнозойская эра началась с медленного похолодания, что вело к уменьшению числа гиперсоленых водоемов, увеличению расстояний между ними, северная граница обитания протоартемий сдвигалась к югу. На границе мезозоя и кайнозоя (примерно 65.5 млн. лет назад) произошло одно из крупнейших в истории биосферы массовых вымираний видов. Вероятно, один из переживших вымирание видов протоартемий дал начало формированию рода *Artemia* в лагунах северо-западного Тетиса 50–60 млн. лет назад. *A. salina* отделилась от общего предка примерно 40 млн. лет назад (Вахеванис et al., 2006). Дрейф Африканской плиты на север привел к уменьшению площади моря Тетис, за счет сближения Африки и Евразии. Во время позднего миоцена (15 млн. лет назад) Тетис разделился на Средиземное море и Паратетис. В дальнейшем эволюция *A. salina* связана с эволюцией бассейна Средиземного моря, а *A. urmiana* — с Паратетисом и его остаточными водоемами. Последний общий предок *A. urmiana* и *A. franciscana* существовал примерно 32 млн. лет назад (Вахеванис et al., 2006), вероятно, к северу и востоку от ареала формирования *A. salina*. Похолодание и расширение Атлантического океана явились причинами прекращения обмена генами между предшественниками *A. urmiana* и *A. franciscana*, формирование которой шло в Северной Америке. Столкновение Индийской плиты с Азией (45–50 млн. лет назад) дало начало процессу роста высочайших гор Земли и образованию Тибетского плато. В результате этого произошли изменения климата и разделение западного и восточного ландшафтов, что привело 8 млн. лет назад к ответвлению *A. sinica* от группы *A. urmiana* (Вахеванис et al., 2006). Два других азиатских бисексуальных вида (*A. tibetiana* и *A. sp.* из Казахстана) отпочковались от группы *A. urmiana* позже. Детальней это рассмотрено ранее (Shadrin et al., 2012).

Вернемся к *A. urmiana*. Начальная точка — миоцен, 11–12 млн. лет назад, когда в палеолагунах Паратетиса от общего с *A. franciscana* предшественника начинает отделяться *A. urmiana*. Происходило это, вероятно, в Крыму и на прилегавших территориях, которые как бы соединяли Средиземное море и Паратетис. В соответствии с современными геологическими представлениями Крым — остаток палеоостровной дуги, существовавшей еще в Тетисе (Шнюков и др., 1997). Гипотеза временной эстафеты с передачей цист артемий, начиная с миоцена, выглядит в соответствии с этим вполне правдоподобной. Сравнительно геологически недавно, вероятно, существовали гиперсоленые водоемы и на территориях, которые ныне являются дном Азовского моря и Каркинитского залива Черного моря. Они были затоплены в результате прорыва Босфора 7–8 тыс. лет назад (Dimitrov, Dimitrov, 2004).

Сформировавшись здесь *A. urmiana* птицами стала распространяться на север и восток, заселяя пригодные водоемы. Дата заноса вида птицами в оз. Урмия примерно известна — 5 тыс. лет назад. Когда *A. urmiana* была

занесена на Алтай? — можно только предположить, что не ранее 11 тыс. лет назад, когда закончилось последнее оледенение Алтая (Shadrin et al., 2012).

Для проверки гипотезы необходимы сравнительные молекулярно-генетические исследования существующих популяций артемий в озерах Крыма, Алтая и оз. Урмия, как и цист из отложений палеозер/лагунов в этих регионах. Следует отметить, что популяции артемий в озерах Крыма практически не изучены генетически.

Список литературы

- Балушкина Е.В., Голубков С.М., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф., Шадрин Н.В. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 6. С. 504–514.
- Бойко Е.Г., Мюге Н.С. Видовая и популяционная идентификация артемий (*Artemia* sp.) в водоемах Российской Федерации // X Съезд Гидробиологического общества при РАН. Тезисы докладов. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 495.
- Литвинчук Л.Ф., Шадрин Н.В., Бельмонте Д.Ж. Зоопланктон Крымских гиперсоленых озер морского происхождения // Науч. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. 2006. Т. 29. № 2. С. 74–76.
- Хоменко С.В., Шадрин Н.В. Иранский эндемик артемия урмиана в гиперсоленом озере Кояшское (Крым, Украина): предварительное обоснование заноса птицами // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции: 2009. Т. 12. С. 81–91.
- Шадрин Н.В. Гиперсоленые озера Крыма: общие особенности / Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. Севастополь: Экокси-гидрофизика, 2008. С. 85–93.
- Шадрин Н.В., Батогова Е.А. Иранский эндемик *Artemia urmiana* Gunther 1890 (Anostraca, Artemiidae) в гиперсоленых озерах Крыма: новые находки // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8. № 4. С. 90.
- Шадрин Н.В., Батогова Е.А., Белмонте Дж., Москателло С., Литвинчук Л.Ф., Шадрин С.Н. *Artemia urmiana* Gunther, 1890 (Anostraca, Artemiidae) в Кояшском озере (Крым, Черное море) – первая находка вида за пределами озера Урмия (Иран) // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7. № 1. С. 30.
- Шнюков Е.Ф., Щербаков И.Б., Шнюкова Е.Е. Палеоостровная дуга севера Черного моря. К.: Чернобыльинтеринформ, 1997. 287 с.
- Шнюков Е.Ф., Науменко С.П., Маслаков Н.А., Парышев А.А., Сокол Э.В., Рыбак Е.Н. Грязевые вулканы озера Тобечик // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. 2009. № 4. С. 79–83.
- Abatzopoulos T.J., Amat F., Baxevanis A.D., Belmonte G., Hontoria F., Maniatsi S., Moscatello S., Mura G., Shadrin N.V. Updating geographic distribution of *Artemia urmiana* GÜNTHER, 1890 (Branchiopoda: Anostraca) in Europe: An integrated and interdisciplinary approach // Internat. Rev. Hydrobiol. 2009. V. 94. № 5. P. 560–579.
- Asem A., Rastegar-Pouyani N. Morphological differentiation of *Artemia urmiana* Gunther 1899 (Crustacea: Anostraca) in geographical stations from Urmia Lake, Iran // Res. J. of Biologic. Sci. 2008. V. 3. № 2. P. 222–228.
- Baxevanis A.D., Kappas I., Abatzopoulos T.J. Molecular phylogenetics and asexuality in the brine shrimp *Artemia* // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2006. 40. P. 724–738.
- Dimitrov P., Dimitrov D. The Black Sea, the flood, and the ancient myths // Slavena, Varna (Bulgaria). 2004. 91 p.
- Gajardo G. M., Beardmore J. A. The brine shrimp *Artemia*: adapted to critical life conditions *Frontiers in Physiology*. 2012. V. 3. № 185. P. 1–8; doi: 10.3389/fphys.2012.00185.
- Gerasimenko L.M., Zhegallo E.A., Mikhodyuk O.S., Ushatinskaya G., Shadrin N.V. The halophilic algae-bacterial mats and MN-stromatolites of Kerch peninsula. Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology // The Firth Intern. Conf., Chennai (India). 2008. P. 93–97.
- Green A.J., Sanchez M.I., Amat F., Figuerola J., Hontoria F., Ruiz O., Hortas F. Dispersal of invasive and native shrimps *Artemia* (Anostraca) via waterbirds // Limnology and Oceanography. 2005. 50. P. 737–742.
- Hontoria F., Amat F. Morphological characterization of adult *Artemia* (Crustacea, Branchiopoda) from different geographical origin. Mediterranean populations // J. Plankton Res. 1992. 14. P. 949–959.
- Lenz P.H. Ecological studies on *Artemia*: a review. In: Sorgeloos, Bengtson, Declair and Jaspers (eds) *Artemia* Research and its Applications. Ecology, Culturing, Use in Aquaculture // Universa Press, Wetteren. 1987. P. 5–18.
- Manaffar R., Zare S., Agh N., Siyabgods A., Soltanian S., Mees F., Sorgeloos P., Bossier P., Van Stappen G. Sediment cores from Lake Urmia (Iran) suggest the inhabitation by parthenogenetic *Artemia* around 5.000 years ago // Hydrobiologia. 2011. V. 671. № 1. P. 65–74.
- Naceur H.B., Jenhani A.B.R., Romdhane M.S. Impacts of Salinity, Temperature, and pH on the Morphology of *Artemia salina* (Branchiopoda: Anostraca) from Tunisia // Zoological Studies. 2012. V 51. № 4. P. 453–462.
- Ruebhart D.R., Cock I.E., Shaw G.R. Invasive character of the brine shrimp *Artemia franciscana* Kellogg 1906 (Branchiopoda: Anostraca) and its potential impact on Australian inland hypersaline waters // Marine and Freshwater Research. 2008. V. 59. № 7. P. 587–595. <http://dx.doi.org/10.1071/MF07221>
- Shadrin N.V. The Crimean hypersaline lakes: towards development of scientific basis of integrated sustainable management // 13th World Lake Conference, Wuhan, China, 1–5 November, 2009. <http://www.ilec.or.jp/eg/wlc/wlc13/wlc13papers1.html>
- Shadrin N.V., Anufrieva E.V., Galagovets E.A. *Artemia* distribution in Ukraine and general remarks on its historical biogeography // International Journal of Artemia Biology. 2012. V. 2, № 2. P. 30–42.

CRUSTACEA В ПЛАНКТОНЕ ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р.ЕНИСЕЙ И МАЛЫХ РЕК — ЕГО ПРИТОКОВ

Т.Н. Ануфриева

ФГБУ «Красноярский центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды с региональными функциями», Красноярск, ул. Сурикова, 28, Li-777@yandex.ru

Пробы мезозoopланктона отбирали на 75-км участке р. Енисей (от плотины Красноярской ГЭС до г. Сосновоборск) и в устьевых зонах малых рек Мана, Базаиха, Березовка, Есауловка, Кача в период апреля – октября 2010–2011 гг. (Ежегодник качества ..., 2011, 2012) методом зачерпывания воды с поверхностного слоя (0–0.5 м) в береговой зоне водотоков и фильтрации ее определенного объема через качественную сеть Апштейна (размер ячеек планктонного газа 68 мкм), объем пробы составлял 50–100 л. Пробы фиксировали 40% формалином до получения 4%-го раствора. Фиксированные пробы просматривались при помощи бинокулярного микроскопа МБС-10 ($\times 32$). Камеральная обработка проб зоопланктона проводилась по стандартным счетно-весовым методикам (Методические рекомендации ..., 1984; Кожова, Мельник, 1979).

Таксономическая принадлежность зоопланктонтов изучалась с использованием определителей Кутиковой Л.А. (1970), Мануйловой Е.Ф. (1964), Рылова В.М. (1940, 1948), Определителя пресноводных беспозвоночных ... (1977, 1995), Фауна СССР. Ракообразные (1976), Смирнова Н.Н. (1971, 1976), Определителя Calanoida пресных вод СССР (1991), Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология (2007), Telesh I.V., Heerkloss R. (2002, 2004).

В качестве показателей состояния гидробионтов использовались их структурные (видовой состав, численность, биомасса) характеристики и расчетные индексы.

Неполовозрелые стадии веслоногих рачков *nauplii* *soferopoda*, *soferopodit calanoida*, *soferopodit cyclopoida* таксономического значения не имели и учитывались только при расчете количественных структурных характеристик.

Р. Енисей. В сообществах зоопланктона определенный вклад в общую численность и биомассу вносит группа Cladocera (ветвистоусые рачки), большинство видов которой тяготеют к лимническим условиям обитания (наиболее выражен лимнофильный комплекс видов на станциях, расположенных выше г. Красноярска, в непосредственной близости плотины КГЭС и Красноярского водохранилища) и в реофильных условиях представлены видами сем. Chydoridae, характерными для мелководных, прогретых вод прибрежий, зарослей и речного песка. Группу Copepoda в большинстве составляют неполовозрелые копеподитные и науплиальные стадии веслоногих рачков и взрослые копеподы, обитатели водоемов северных широт.

В видовом составе зоопланктона реки Енисей на участке от плотины Красноярской ГЭС до г. Сосновоборска зарегистрировано Cladocera — 9 таксономических единиц, Copepoda — 10. В зависимости от станций наблюдения и месяца отбора проб количество видов менялось. Зоопланктон представлен видами космополитами и организмами с широкими ареалами распространения, это комплекс реофильных ветвистоусых и веслоногих ракообразных приуроченных к обитанию в прибрежных участках рек, где течение замедленное и позволяет развиваться автохтонным организмам.

В сезонном аспекте отмечается наибольшее развитие зоопланктона летом – в начале осени, когда прогревается вода и увеличивается количество пищи. Ветвистоусые рачки достигают максимального разнообразия в конце лета (в августе), неполовозрелые стадии копепод (науплии и копеподиты циклопов и калянид) и гарпактициды встречаются в пробах в течение всего вегетационного периода.

Численность (N , экз/м³) и биомасса (B , мг/м³) планктонных ракообразных р. Енисей представлена в таблице 1.

Зоопланктон участков реки выше г. Красноярска представлен лимническими организмами, вынесенными из вышерасположенного Красноярского водохранилища. Группу клadoцер составляют немногочисленные рачки рода *Daphnia* и единичные прибрежно-придонные хидориды. Группа веслоногих рачков состоит из различных видов лимнофильных циклопов (неполовозрелых и взрослых), калянид *Eudiaptomus graciloides* и *Heterocope borealis*, гарпактицид.

Максимум численности организмов приходился на июнь – июль, биомассы — на июль за счет развития крупных веслоногих рачков-хищников *Heterocope borealis* ($N=1300$ экз./м³, $B=1030.7$ мг/м³ в 2011 г.), составляющих 12.5% в общей численности сообщества и 93.1% — в общей биомассе.

Зоопланктонный комплекс видов на участке реки ниже г. Красноярска представлен мелкими ветвистоусыми рачками *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus* и *Disparalona rostrata*, развивающимися летом и осенью после прогрева воды. В группе веслоногих рачков отмечен более реофильный состав организмов, влияние водохранилища менее выражено. Зарегистрированы зарослевые формы циклопов, каляниды, гарпактициды. Истинно лимнические виды, такие как *Mesocyclops leuckarti*, в пробах практически не встречаются.

В 75-ти км от плотины ГЭС влияние водохранилища на зоопланктонные сообщества уже практически не прослеживается. Группа немногочисленных клadoцер представлена придонными хидоридами, мелкими босминами, фитофильными *Macrothrix laticornis*. В составе веслоногих рачков отмечены зарослевые циклопы (pp. *Cyclops* и *Diacyclops*), встречающиеся в течение всего периода отбора проб гарпактициды, единичные крупные хищные *Heterocope borealis*, которые течением выносятся с вышерасположенных участков реки и, исходно, из Красноярского водохранилища.

Р. Мана. Зоопланктон реки беден, в его видовом составе зарегистрировано Cladocera — 1, Copepoda — 6 таксономических единицы. Представлен типичным речным комплексом видов, характерных для чистых рек со значительной скоростью течения. В пробах обнаружены единичные хидориды *Alona quadrangularis*, *Chydorus*

sphaericus неполовозрелые и взрослые циклопы родов *Cyclops* и *Diacyclops*, гарпактициды. В сезонном аспекте зоопланктон развивается только летом и осенью, весной низкие температуры воды (отбор проб из-под льда), половодье и высокая скорость течения являются не благоприятными условиями для функционирования зоопланктона. Зоопланктон реки скудный по обилию (табл. 1).

Р. Базаиха. В зоопланктонном сообществе реки обнаружено Cladocera — 4, Copepoda — 3 таксономических единицы. Зоопланктон верхнего и нижнего участков беден и мало различается по видовому составу. Сообщество составлено по большей части транзитными видами, так как высокая скорость течения затрудняет развитие автохтонного зоопланктона. Ветвистоусые рачки на обеих станциях представлены хидоридами р. *Alona*, *Leydigia leydigii* и зарослевыми формами *Macrothrix laticornis*. Группу веслоногих рачков в течение всего периода исследований составляли, в основном, неполовозрелые — науплиальные и копепоидитные — стадии циклопов, постоянно встречались гарпактициды. Единично были зарегистрированы взрослые циклопы *Paracyclops fimbriatus*, обитатели зарослей макрофитов.

В сезонном аспекте, за исключением представителей сем. Naupacticoidea и неполовозрелых стадий циклопов, зоопланктон развивался в очень небольшом количестве летом и осенью. В количественном отношении зоопланктон реки скудный (табл. 1).

Р. Березовка. В таксономическом составе зоопланктона реки обнаружено Cladocera и Copepoda по 4 таксономических единицы. Кладоцеры малочисленны, их разнообразие невелико, представлены мелкими *Bosmina longirostris*, цериодафниями, хидоридами *Chydorus sphaericus*, фитофилами *Simocephalus vetulus*. Группа копепод состоит из неполовозрелых стадий циклопов и взрослых гарпактицид, встречающихся в пробах постоянно, немногочисленных половозрелых циклопов-обитателей зарослей (рр. *Eucyclops*, *Diacyclops*), зарегистрированных только в летний период и рачков рода *Paracyclops* (апрель). Средневегетационные количественные характеристики зоопланктона представлены в таблице 1.

Р. Есауловка. Зоопланктон реки носит реофильный характер, зарегистрировано Cladocera — 2, Copepoda — 9 таксономических единиц. Кладоцеры представлены зарослевыми видами *Macrothrix laticornis* и лимнофилами *Daphnia galeata*, отмеченными в единичном количестве и вероятно вынесенными из вышерасположенных озеровидных водоемов или стариц. В видовом составе веслоногих рачков прослеживается влияние р. Енисей (станция отбора проб расположена вблизи устья реки, в районе впадения р. Есауловка в р. Енисей и подпора), вода рек смешивается, и в пробах зарегистрирован состав организмов обеих рек. Это взрослые и неполовозрелые циклопы, каляниды *Eudiaptomus graciloides*, *Heterocope borealis*, гарпактициды.

В сезонном аспекте, за исключением неполовозрелых копепод, развивающихся в течение всего года, зоопланктон летний, начинает появляться с прогревом воды и наступлением благоприятных пищевых условий. В количественном отношении зоопланктон скудный (табл. 1).

Р. Кача. В зоопланктоне реки зарегистрировано Cladocera — 8, Copepoda — 7 таксономических единиц. Кладоцеры представлены прибрежно-придонными зоопланктонными сем. Chydoridae и зарослевыми видами *Macrothrix laticornis*, *Ilyocryptus sordidus*, *Simocephalus vetulus*. Среди веслоногих рачков также зарегистрированы фитофильные организмы — циклопы рр. *Eucyclops*, *Diacyclops*, *Ectocyclops*, *Paracyclops* — обитатели зарослей макрофитов, придонные гарпактициды. Зоопланктон развивается только в летний и осенний периоды, пик его развития приходится на конец лета-осень. Численность и биомасса в среднем за летне-осенний период представлены в таблице 1.

Таблица 1. Средневегетационные численность (N, экз./м³) и биомасса (B, мг/м³) зоопланктона рек Енисей, Мана, Базаиха, Березовка, Есауловка, Кача, 2010–2011 гг.

Станция, №№	Год	N cladocera	N copepoda	B cladocera	B copepoda
Р. Енисей выше г. Красноярска					
1	2010	40±24	3045±4484	1.6±0.9	236.3±95.3
	2011	170±82	5152±1676	8.5±4.2	246.5±171.9
2	2010	0	216±98	0	7.2±3.7
	2011	3±2	395±200	0.02±0.01	3.08±1.21
Р. Енисей ниже г. Красноярска					
3	2010	11±7	203±40	0.04±0.02	32.2±17.4
	2011	1±1	311±164	0.01±0.01	7.14±3.28
4	2010	13±9	118±27	0.08±0.05	9.3±5.8
	2011	9±3	223±96	0.04±0.02	1.38±0.4
СР.	2010	14±5	456±163	0.3±0.1	31.3±13.2
	2011	43±22	1424±548	1.98±1.15	59.89±42.22
Р. Мана					
5	2010	2±2	108±51	0.03±0.03	0.7±0.4
	2011	7±4	180±75	0.09±0.07	1.86±0.93
Р. Базаиха					
6	2010	34±28	41±18	0.4±0.3	0.2±0.1
	2011	3±3	127±72	0.02±0.02	0.95±0.76
7	2010	7±4	114±86	0.04±0.02	0.8±0.7
	2011	0	80±27	0	0.21±0.11
СР.	2010	21±14	78±43	0.2±0.2	0.5±0.3
	2011	2±2	103±37	0.01±0.01	0.58±0.38
Р. Березовка					
8	2010	13±6	240±50	0.1±0.1	2.7±1.6
	2011	34±28	351±78	0.14±0.10	0.65±0.13
Р. Есауловка					
9	2010	5±2	200±59	0.02±0.01	6.3±2.5
	2011	6±6	329±102	0.06±0.06	4.91±2.72
Р. Кача					
10	2010	313±186	705±356	1.8±1.1	1.9±0.9
	2011	93±49	2130±1486	0.39±0.25	5.04±2.44

Примечание. СР. — среднее по участку (станции №№ 1–4 р. Енисей; станции №№ 6–7 р. Базаиха).

Список литературы

- Ежегодник качества поверхностных вод суши по гидробиологическим показателям на территории деятельности Красноярского ЦГМС-Р за 2009 г. Красноярск, 2011.
- Ежегодник качества поверхностных вод суши по гидробиологическим показателям на территории деятельности Красноярского ЦГМС-Р за 2010 г. Красноярск, 2012.
- Кожова О.М., Мельник Н.Г. О представительности многолетних количественных материалов по зоопланктону оз. Байкал // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Иркутск: Иркутский ун-т, 1979. С.13–36.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: Зоопланктон и его продукция / Под ред. Салазкина А.А., Ивановой М.Б., Огородниковой В.А. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.

ВИДОВОЙ СОСТАВ РАКООБРАЗНЫХ ВОДОЕМОВ БАССЕЙНОВ ОЗЕРА УЛААГЧНЫ ХАР (ЗАПАДНАЯ МОНГОЛИЯ) И НАЙМАН НУУР (ХАНГАЙСКОЕ НАГОРЬЕ)

Ч. Аюушурэн

Иркутский государственный университет Иркутск, ayush_ch21@yahoo.com

Исследование ракообразных озер бассейнов Улаагчны Хар и Найман проходило в рамках изучения популяции пеляди, акклиматизированной в этих ранее безрыбных водоемах. Зоопланктон играет важную роль в питании пеляди, основными объектами ее пищевого рациона являются копеподы и кладоцеры. Пелядь активно выедает зоопланктон, при этом очень быстро набирает вес, а затем, при снижении его численности, включает в свой пищевой рацион и зообентос, в результате чего меняется количественное соотношение групп гидробионтов, их распределение и перестраивается экологическая система всего водоема.

Материалы и методы. Исследования проводились в августе–сентябре 2011 г. на озерах Улаагчны Хар, Бага, Жаахан (Западная Монголия) и на озерах системы Найман нуур (Хангайское Нагорье) в марте 2007 г. и июле 2011 г. Для полной характеристики качественного и количественного состава зоопланктона оз. Улаагчны Хар включены данные подледных наблюдений в ноябре–январе 2010–2011 гг.

Озера Улаагчны Хар, Бага, Жаахан расположены в Западной Монголии Завханского аймака, Эрдэнэхайрхан сомона, среди знаменитых монгольских песков «Бор-Хар». Самое большое по площади и глубине это озеро Улаагчны Хар, длина — 32 км, наибольшая ширина — 7 км, объем воды составляет 1.7 км³, водосборная площадь — 1450 км². Оно расположено на высоте 1980 м н. у. м, имеет удлинённую форму, в западной части с двумя большими островами. Наибольшая глубина достигает 50 м, средняя — 25 м.

Озеро Жаахан находится на юго-западном берегу в 10 м от оз. Улаагчны Хар. По всей вероятности, в большую воду соединяется с ним, оно является самым мелководным и малым из исследуемых озер. Другое озеро Бага нуур находится на северо-западе от Улаагчны Хар в 2 км от него, по площади уступает Улаагчны Хар, является относительно глубоководным, максимальная глубина достигает 25 м. Озера бессточные, питаются в основном атмосферными осадками и подземными ключами. Озера замкнутые, берега у них низкие, каменистые, в некоторых местах скалистые горы обрываются прямо в воду, где сразу начинаются значительные глубины. Дно озер песчано-илистое, местами встречаются песчанокаменистые грунты с растительностью. Озера покрываются льдом в конце ноября, начале декабря. Толщина льда достигает 120–150 см. Вскрывается ото льда полностью в конце июня (Дулмаа, 1998, 2007).

Озера системы Найман нуур расположены на территории Увурхангайского аймака, в 120 км от центра Арвайхээр, на высоте 2450 м над уровнем моря. Они представляют собой систему восьми последовательно чрез 0.5–3 км соединенных озер — Ширээт, Мухар, Халиут, Бугат, Хаяа, Шанаа, Дуроо, Хуйс. На севере есть степь, которая покрыта вулканическими породами в окружении голых гор. Самые крупных из озер — Ширээт (325 га), Мухар, Халиут, Дуроо. Прозрачность воды колеблется от 2.5 до 4.5 м, температура поверхности озер летом достигают 15–18 °С. По химическому составу воды озер относятся к гидрокарбонатному классу. По степени минерализации — это ультрапресный водоем. Суммарная соленость составляет 58.1 мг/л. Активная реакция воды 6.90–6.97. В мае–июне содержание растворенного кислорода достигает 7.41–8.16 мг/л, в октябре 9.60 мг/л, в подледный период — 8.0 мг/л (Дулмаа, 1985).

Пробы зоопланктона отбирались сетью Джели с диаметром входного отверстия 25 см, с конусом из мельничного сита с размером ячеек 64 мкм. Процеживая слой воды от дна до поверхности. На мелководье количественные и качественные пробы отбирались фильтрованием 50 л воды через планктонный сачок из мельничного сита с таким же размером ячеек. Собранный материал фиксировался 4%-м формалином. Одновременно со сбором проб измеряли прозрачность воды диском Секки и температуру в поверхностном горизонте. Определение организмов проводилось по возможности до вида (Определитель ..., 1995, 2010). При исследованиях применяли микроскоп Olymtrus и бинокляр МБС-10.

Результаты исследования. В оз. Улаагчны Хар найдено 23 таксонов рангом ниже рода, относящихся к 16 родам, 6 семействам и 3 отрядам (см. табл.). В зоогеографическом отношении состав зоопланктона в равных частях (по 82.6%) представлен голарктами и палеарктами, космополиты составляют 17.4%. В период открытой воды структурообразующее ядро составляют ракообразные *Bosmina longirostris*, *Cyclops vicinus*, в период ледостава — холодолюбивые *Cyclops abyssorum*. Веслоногих ракообразных зарегистрировано 13 видов, из них 3 вида Calaniformes и 10 видов Cycloporiformes. Среди ветвистоусых ракообразных выявлено 10 видов.

Интересной особенностью оз. Улаагчны Хар является наличие в составе ракообразных ветвистоусого *Pleuroxus annandalei*. В период открытой воды этот вид не отмечен, возможно, он находится в диапаузе. В пе-

риод открытой воды в планктоне доминируют все возрастные стадии популяции ракообразных *Cyclops abyssorum*, *C. vicinus*, а также *Bosmina longirostris*. В подледный период доминирующее ядро по численности и биомассе составлял *Cyclops abyssorum*. Средняя численность зоопланктона в озере в августе 2011 г. составляла 13.8 тыс. экз./м³, при биомассе около 0.19 г/м³.

Зоопланктон оз. Жаахан в период наблюдений в августе 2011 г. был представлен 6 видами ракообразных (по 3 вида веслоногих и ветвистоусых) (см. табл.). Основу ядра зоопланктона составляли *Daphnia longispina*, *Chydorus sphaericus*, *Cyclops vicinus*, *Arctodiaptomus bacillifer*. Эти виды определяли биомассу зоопланктона, которая была около 0.74 г/м³.

Наименьшим разнообразием фауны ракообразных и количественными показателями характеризуется оз. Бага. Здесь в период исследований в сентябре 2011 г. присутствовало только 5 видов ракообразных, численность не превышала 6.72 тыс. экз./м³ при биомассе 0.12 г/м³.

Таблица. Видовой состав ракообразных озера бассейна Улаагчны хар и Найман нуур

Вид	Зоогеогр. хар-ка	Улаагчны Хар		Бага		Жаахан		Найман	
		Д*	С	Д**	С	Д**	С	Д***	С
<i>Branchinecta orientalis</i> G.O. Sars, 1901	П	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Triops cancriformes</i> Bosc, 1801	П	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Scapholeberis mucronata</i> O.F. Müller, 1776	П	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Daphnia galeata</i> Sars 1863	П	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>D. longispina</i> O.F. Müller, 1785	Г	+	-	+	+	+	+	-	-
<i>D. pulex</i> Leydig, 1860	Г	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	П	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Macrothrix rosea</i> (Jurine, 1820)	П	+	+	+	-	+	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	К	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>Pleuroxus annandalei</i> Daday, 1908	П	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. aduncus</i> (Jurine, 1820)	К	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Alona rectangularis</i> Sars, 1862	П	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	Г	+	+	+	-	+	-	-	-
<i>A. affinis</i> (Leydig, 1860)	К	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1848)	К	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler, 1863)	Г	+	+	-	-	+	-	-	-
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	К	+	+	-	+	+	-	-	-
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski, 1887)	Г	-	-	+	+	+	-	+	+
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i> (Koelbel, 1885)	П	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Mixodiaptomus incrasatus</i> (Sars, 1903)	Г	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	П	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	К	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>E. dumonti</i> Alekseev, 2000	П	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	П	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	К	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>Cyclops lacustris</i> Sars, 1863	П	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	Г	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>C. vicinus</i> Uljanin, 1875	Г	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>C. abyssorum</i> Sars, 1863	П	+	+	+	-	+	-	-	-
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	Г	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	Г	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>A. viridis</i> (Jurine)	Г	-	-	-	-	-	-	+	-

Примечание. Д* — Дулмаа, 2007; Д** — Дулмаа, 1998; Д*** — Дулмаа, 1985; С — собственные данные; + — вид обнаружен; «-» — вид не обнаружен; К — космополит, Г — голаркт, П — палеаркт.

Разнообразие ракообразных планктона в оз. Найман нуур составляет 13 видов, среди них 5 — веслоногих, 8 — ветвистоусых. Состав доминирующих видов довольно разнообразный: копеподы *Arctodiaptomus denticornis*, *Cyclops lacustris*, кладоцеры *Daphnia longispina*. Состав доминантов непостоянен, зимой доминируют копеподы (науплии *Cyclops lacustris*, *Arctodiaptomus denticornis*). В период исследований в марте 2007 и в июле 2011 гг. присутствовали только 2 вида ракообразных (*Cyclops lacustris*, *Arctodiaptomus denticornis*).

Видовой состав ракообразных водоемов двух бассейнов идентичен несмотря на разные экологические условия.

Список литературы

- Дулмаа А. Биологическое обоснование акклиматизации пеляди в бассейне оз. Улаагчны Хар. Улаанбаатар, 1978.
- Дулмаа А., Нансалмаа Б., Цэрэвсанбуу С., Туяа Ц. Гидробиологическое исследование озера Найман нуур // Тр. института общей и экспериментальной биологии. 1980. № 15. С. 89–99.
- Дулмаа А. Акклиматизация байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) в бессточных водоемах Гобийской зоны Монголии // Синантропизация растений и животных. Иркутск, 2007. С. 88–90.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий: Т. 2. Ракообразные. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. Т. 2. 627 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России: Т. 1. Зоопланктон. М.-СПб., 2010. 494 с.
- Шевелева Н.Г., Пенькова О.Г., Шабурова Н.И., Макаркина Н.В., Кривенкова И.Ф., Аюушсурэн Ч. Состав и структура зимнего оопланктонного сообщества разнотипных озер // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования:

Материалы Всерос. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. Б.Г. Иоганзена и 80-летию в ТГУ кафедры ихтиологии и гидробиологии. Томск, 2011. С. 145–149.

Kotov A.A., Sheveleva N.G. Separation of *Pleuroxus pamirensis* (Werestschagin, 1923) from *P. annandalei* (Dady, 1908) (Cladocera: Chydoridae) // Zootaxa. 2008. P. 25–38.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ *CYCLOPS SCUTIFER* SARS В ОЗЕРЕ АЗАБАЧЬЕ (КАМЧАТКА)

Л.А. Базаркина

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683602, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18. E-mail: bazarkina.l.a@kamniro.ru

Сообщество планктонных ракообразных пелагиали оз. Азабачье представлено небольшим количеством форм, характерных для северных озер: Copepoda — *Cyclops scutifer* Sars и *Eurytemora kurenkovi* Borutzky, Cladocera — *Daphnia galeata* Sars и *Leptodora kindti* Focke. *C. scutifer* присутствует в планктоне озера во все сезоны года; *E. kurenkovi*, *D. galeata* и *L. kindti* — только в летне-осенние месяцы. Ветвистоусые ракообразные зимуют в водоеме на стадии покоящихся яиц.

Cyclops scutifer широко распространенный и, в основном, доминирующий вид зоопланктона озер Камчатского полуострова. Популяция циклопов оз. Азабачье, подобно популяциям мезотрофных озер Дальнее, Ближнее и Начикинское, имеет однолетний цикл развития (Kurenkov, 1973). В олиготрофных озерах Курильское и Кроноцкое жизненный цикл вида продолжается два года (Носова, 1970; Куренков, 1978).

Популяция *C. scutifer* оз. Азабачье моноциклична с ограниченным периодом размножения в летне-осенние месяцы, что позволяет четко проследить за развитием одного поколения рачков. Массовое вылупление науплиусов циклопов обычно происходит в августе. В сентябре появляются копеподиты *C. scutifer*, которые к установлению ледостава достигают V копеподитной стадии. В подледный период (декабрь–май) метаморфоз циклопов замедляется, а копеподиты V стадии *C. scutifer* и яйценозные самки *E. kurenkovi* в марте–апреле мигрируют в иловые отложения водоема, где пребывают в состоянии диапаузы (Базаркина, 1993). Реактивация Copepoda начинается в мае. В июне, по истечении 7–10 дней после вскрытия водоема, в планктоне появляются самцы *C. scutifer*, через декаду — самки, а яйценозные особи *E. kurenkovi* после рождения науплиусов погибают. К июлю циклопы, вылупившиеся в августе–сентябре предыдущего года, достигают половой зрелости и в течение июля–сентября размножаются. Первыми в популяции элиминируют самцы. Отмирающие особи хорошо отличимы: рачки имеют прозрачное тело, у самцов — слабо закручены антенны, у самок — пустые яичники. В сентябре элиминаций взрослых особей *C. scutifer* завершается жизненный цикл поколения вида.

Изучая *C. scutifer* оз. Азабачье, И.И. Куренков (1972) предположил, что популяция вида в водоеме состоит из двух когорт, но из-за частичного их перекрывания в общем жизненном цикле, автору не удалось выделить каждую экологическую группу. Присутствие нескольких когорт в популяциях циклопов характерно для озер Швеции (Lindström, 1958; Axelson, 1961), Норвегии (Halvorsen, Elgmork, 1976) и некоторых водоемов Камчатки (Куренков, 1975).

В целях проверки гипотезы о существовании когорт в популяции *C. scutifer* оз. Азабачье нами был проведен подробный анализ динамики численности возрастных групп *C. scutifer* поколения 1991–1992 гг. Материалом для исследований послужили результаты обработки тотальных планктонных проб, собранных в пелагиали озера в 1991–1992 гг. сетью Джеди средней модели ежедекадно в летне-осенние месяцы и один раз в месяц в период ледостава.

Науплиусы циклопов поколения 1991–1992 гг. появились в первой декаде августа 1991 г. из яиц, продуцированных самками в июле (рис.). Первый максимум численности был отмечен 4 сентября (188 тыс. экз./м³), второй — 23 октября (48 тыс. экз./м³). К установлению ледового покрова численность науплиусов понизилась до 22 тыс. экз./м³. В подледный период количество особей этой возрастной группы постепенно убывало, а в мае 1992 г. науплиусы окончательно исчезли из планктона.

Копеподиты I стадии существовали в планктоне с первой декады сентября до ноября 1991 г. и с февраля до мая 1992 г. (рис.). Максимумы их численности приходились на 13 октября 1991 г. (107 тыс. экз./м³) и 12 февраля 1992 г. (14 тыс. экз./м³). Особи II копеподитной стадии встречались со второй декады сентября до конца ноября 1991 г. и с марта до июля 1992 г. Максимальную численность осенних копеподитов II стадии (86 тыс. экз./м³) наблюдали 25 сентября 1991 г., зимних (12 тыс. экз./м³) — 15 апреля 1992 г. Копеподиты III стадии присутствовали в планктоне постоянно с октября 1991 г. до июля 1992 г., достигая максимумов численности 23 октября 1991 г. (74 тыс. экз./м³) и 26 июня 1992 г. (9 тыс. экз./м³). Циклопы IV копеподитной стадии встречались в планктоне с третьей декады октября 1991 г. по вторую декаду июля 1992 г., но имели единственный максимум численности в конце ноября 1991 г. (58 тыс. экз./м³). Копеподиты V стадии появились в планктоне в декабре 1991 г. В январе 1992 г. численность этой возрастной группы достигла 20 тыс. экз./м³, а в феврале начала убывать. В марте–апреле 1992 г. копеподиты V стадии в планктоне отсутствовали и вновь появились в мае. В конце июня циклопы V копеподитной стадии достигли максимальной численности (40 тыс. экз./м³). С первой декады августа особи этой стадии не встречались.

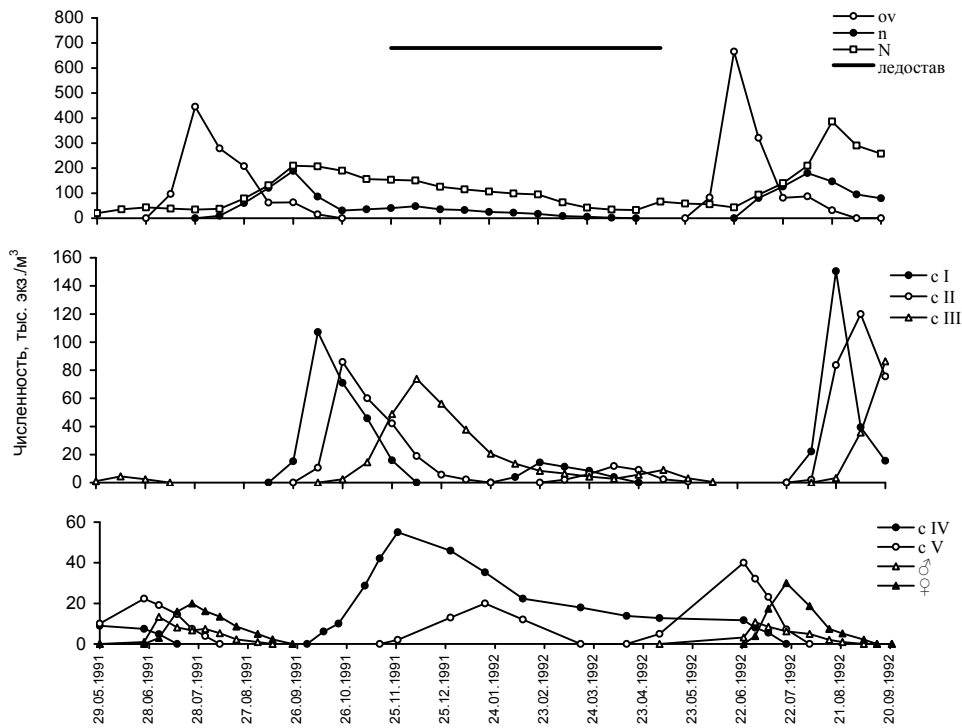


Рис. Динамика численности популяции *C. scutifer* оз. Азабачье: N — общая численность, ov — количество яиц в популяции, n — науплиусы, с I–V — копеподиты, ♂ — самцы, ♀ — самки.

Взрослые циклопы существовали в планктоне с конца июня до начала сентября 1992 г. Максимальную численность самцов наблюдали 3 июля (11 тыс. экз./м³), самок — 22 июля (30 тыс. экз./м³) (рис.). Средняя абсолютная плодовитость самок изменялась от 31 до 15 яиц. Как в 1991 г., так и в 1992 г., наибольшее количество яиц в популяции *C. scutifer* наблюдали в июле (450 и 670 тыс. экз./м³, соответственно), вторые пики численности яиц в сентябре каждого года были менее выражены. Максимальная суммарная численность всех возрастных групп популяции как в 1991 г. (209 тыс. экз./м³), так и в 1992 г. (240 тыс.

экз./м³), была отмечена в первой декаде сентября каждого года (рис.). Таким образом, наличие в динамике численности *C. scutifer* поколения 1991–1992 гг. двух неравнозначных пиков науплиусов, копеподитов I–III стадий и общего количества яиц может свидетельствовать о присутствии двух когорт в популяции циклопов оз. Азабачье: одной, представляющей основную часть популяции, и второй малочисленной.

Продолжительность развития науплиусов, копеподитов I–V стадий первой когорты и копеподитов I–II стадий второй когорты равна интервалу времени между датами, в которые численность последовательных стадий была минимальной, но превышала 10% общей численности популяции (табл. 1).

Таблица 1. Продолжительность развития (D) возрастных стадий популяции *C. scutifer* поколения 1991–1992 гг. в оз. Азабачье

Стадия развития	Период развития в планктоне	Средняя температура, °C	D, сутки	Число градусо-дней при t ₀ = + 2 °C	D*, сутки
1-я когорта					
Яйца	14.07.91–12.08.91	8.3	29	183	28
Науплиусы	13.08.91–5.09.91	10.6	24	206	77
Копеподиты					
I	6.09.91–14.09.91	9.6	9	68	12
II	15.09.91–1.10.91	8.6	17	112	18
III	2.10.91–25.10.91	7.2	24	125	28
IV	26.10.91–27.12.91	4.2	63	139	48
V	28.12.91–25.06.92	2.5	181	91	63
Итого	14.07.91–25.06.92		347	924	274
2-я когорта					
Яйца	28.08.91–21.09.91	9.0	25	183	27
Науплиусы	22.09.91–15.01.92	4.4	116	278	72
Копеподиты					
I	16.01.92–1.04.92	2.5	76	38	35
II	2.04.92–20.05.92	3.5	42	66	42
III	21.05.92–22.06.92	4.0	33	66	42
IV	23.06.92–22.07.92	6.2	30	126	36
V	23.07.92–15.08.92	8.4	25	160	31
Итого	28.08.91–15.08.92		347	917	285

D* — продолжительность развития, рассчитанная по данным М.Б. Ивановой (1985).

Длительность развития науплиусов и копеподитов III–V стадий второй когорты соответствует интервалу времени между датами наблюдения пиков численности этих возрастных стадий в планктоне (Rigler, Cooley, 1974). Идентификацию копеподитов IV–V стадий двух когорт, одновременно пребывающих в планктоне с мая по июль 1992 г., проводили на основании отличий длины их тела: перезимовавшие рачки имели заметно меньшие размеры (табл. 2).

Продолжительность развития яиц *C. scutifer* первой когорты соответствует интервалу времени между появлением в планктоне самок с прикрепленными сперматофорами и пиком массового вылупления науплиусов, который в 1991 г., при средней температуре водной толщи пелагиали озера 8.2 °С, длился 29 дней (табл. 1). За начало периода развития яиц второй когорты было принято 28 августа 1991 г., когда происходило пополнение общего количества яиц в популяции (рис.). При средней температуре водных масс пелагиали водоема 9.0 °С в сентябре 1991 г. продолжительность развития яиц второй когорты *C. scutifer*, рассчитанная путем введения температурной поправки к длительности развития яиц первой когорты (Винберг, 1968), составила 25 дней.

Исходя из данных о продолжительности развития *C. scutifer* V копепоидитной стадии и времени пребывания в планктоне копепоидитов V–VI стадий, продолжительность жизни самок первой когорты составляет 60 дней, второй — 30 дней. Следовательно, самки первой когорты за период своей жизни способны продуцировать две кладки яиц, а самки второй генерации — только одну.

При эффективной (начальной) температуре развития популяции *C. scutifer* в оз. Азабачье 2.0 °С, метаморфоз двух генераций происходит в течение 347 дней, при этом каждой экологической группе требуется практически одинаковое количество градусо-дней (табл. 1). Сравнение рассчитанных нами значений продолжительности развития *C. scutifer* разного возраста каждой когорты с эмпирическими данными, полученными М.Б. Ивановой (1985) для Сорерода, указывает на несколько ускоренное развитие науплиусов первой когорты и значительно замедленное развитие копепоидитов V стадии первой когорты и науплиусов второй когорты (табл. 1). Ряд авторов объясняют задержку развития популяций циклопов снижением температуры среды обитания рачков (Elgmork, Langeland, 1980; Иванова, 1985) и недостатком пищи (Boers, Carter, 1978).

Выживаемость и смертность особей каждой когорты популяции *C. scutifer* оз. Азабачье хорошо описывает “таблица выживания” Дж. Коннела (Connell, 1970) (табл. 3).

Таблица 3. Выживаемость и смертность популяции *C. scutifer* поколения 1991–1992 гг.

Стадия развития	Средняя численность живых особей, экз./м ³	Доля особей, выживших к началу возрастного интервала	Число особей, погибших в каждом возрастном интервале, экз./м ³	Смертность в течение возрастного интервала
1-я когорта				
Яйца	257500	1.000	163700	0.636
Науплиусы	92800	0.364	33800	0.360
Копепоидиты				
I	62000	0.240	11300	0.182
II	50700	0.196	10000	0.209
III	40100	0.156	9300	0.232
IV	30800	0.120	14800	0.480
V	16000	0.062	-3500	-0.219
VI (♂, ♀)	19500	0.076	19500	1.000
2-я когорта				
Яйца	44000	1.000	16900	0.384
Науплиусы	27100	0.616	15300	0.565
Копепоидиты				
I	11800	0.268	2900	0.246
II	8900	0.202	1100	0.124
III	7800	0.177	1000	0.128
IV	6800	0.154	900	0.132
V	5900	0.134	900	0.153
VI (♂, ♀)	5000	0.114	5000	1.000

Установлено, что наибольшая гибель циклопов первой когорты происходит на стадии яиц, второй когорты — на стадии науплиусов, а из 1000 рожденных рачков до половозрелого состояния доживает, в среднем, 100 особей. Отрицательное значение смертности *C. scutifer* V копепоидитной стадии первой когорты указывает на миграцию рачков из донных отложений.

Следует полагать, что образование двух когорт в популяции *C. scutifer* в оз. Азабачье является одним из способов адаптации вида к сезонным изменениям условий окружающей среды в целях повышения вероятности выжить и оставить потомство.

Список литературы

- Базаркина Л.А. Диапауза циклопов (*Cyclops scutifer*) озера Азабачье // Зоол. журнал. 1993. Т. 72, вып. 11. С. 22–28.
 Винберг Г.Г. Зависимость скорости развития от температуры // Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшая школа, 1968. С. 59–72.
 Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 36–128.

- Куренков И.И. Гидробиологическая характеристика озера Азабачьего по материалам 1949-1963 гг. // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 82. С. 33–49.
- Куренков И.И. Структура популяции *Cyclops scutifer* Sars в озерах Камчатки // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 97. С. 147–156.
- Куренков И.И. Планктон Кроноцкого озера (Камчатка) // Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 46–55.
- Носова И.А. Данные по биологии размножения и развития *Cyclops scutifer* Sars озера Курильского // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 78. С. 171–185.
- Axelsson J. On the dimorphism in *Cyclops scutifer* (Sars) and the cyclomorphosis in *Daphnia galeata* (Sars) // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1961. N 42. S. 169–182.
- Boers J.J., Carter J.C.H. The life history of *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda: Copepoda) in small lake of the Matamek River System, Quebec // Canad. J. Zool. 1978. V. 56. P. 2603–2607.
- Connell J.H. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais* // Ecol. Monogr. 1970. V. 40. P. 49–78.
- Elgmork K., Langeland A. *Cyclops scutifer* Sars – one and two-year life cycles with diapause in the meromictic lake Blankvath // Arch. Hydrobiol. 1980. Bd. 88, N 2. S. 178–201.
- Halvorsen G., Elgmork K. Vertical distribution and seasonal cycle of *Cyclops scutifer* Sars (Crustacea, Copepoda) in two oligotrophic lakes in southern Norway // Norw. J. Zool. 1976. V. 24. P. 143–160.
- Kurenkov I.I. The biological cycles of pelagic copepods in the lakes of Kamchatka // Hydrobiologia. 1973. V. 1–2. P. 39–44.
- Lindström T. Observations sur les cycles annuels des planctons crustacés // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1958. N 39. S. 99–145.
- Rigler F.H., Cooley J.M. The use of field data to derive population statistics of multivoltine copepods // Limnol. And Oceanogr. 1974. V. 19, N 4. P. 636–655.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ РОДА *EURYCERCUS* BAIRD, 1843 (CLADOCERA: ANOMIRODA: ERYCERCIDAE) МИРОВОЙ ФАУНЫ

Е.И. Беккер

*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, д.33, г. Москва, 119071, evbekker@ya.ru*

Вопросам биологической значимости ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Cladocera) и необходимости детального изучения этой группы посвящено множество работ (Коровчинский, 1992; Korovchinsky, 1996, 1997 и др.). Тем не менее, в систематике кладоцер остается много нерешенных проблем. Многие семейства нуждаются в полной систематической ревизии. Одно из них — семейство Eurycercidae Kurz, 1875 sensu Dumont et Silva-Briano, 1998, представленное единственным родом *Eurycercus* Baird, 1843. Это одни из наиболее крупных представителей отряда Anomiroda Sars, 1865, населяющие зарослевую зону многих континентальных водоемов и довольно часто встречающиеся в пробах прибрежного зоопланктона.

Первые описания представителей семейства были даны в работах, датированных концом XVIII и началом XIX веков (O.F. Müller, 1776, Baird, 1843). Это были, как правило, большие сводки, содержащие обзор нескольких групп пресноводных животных отдельных регионов. К наиболее крупным, адекватным и информативным описаниям конца XIX – начала XX века следует отнести работы Сарса и Лилльборга (Sars, 1861 (1993); Lilljeborg, 1901). Рукопись Сарса (Sars, 1861 (1993)) содержала подробное переписание *E. lamellatus* (O.F. Müller, 1776), а Лилльборг (Lilljeborg, 1887) описал новый вид с Командорских островов — *E. glacialis* Lilljeborg, 1887. Иллюстрации по эврицеркусам в работах Лилльборга были высокого качества и впоследствии были неоднократно повторены во многих определителях (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964; Кутикова, Старобогатов, 1977 и др.).

До середины 20 века работ, посвященных систематике представителей семейства, практически не появлялось. Очень важное обобщение имеющихся сведений по систематике рода было сделано в монографии Н.Н. Смирнова (1971), которая стала основополагающим источником для проведения последующих ревизий хидоридоподобных животных, в том числе, и эврицеркусов. Он рассматривал род *Eurycercus* в составе подсемейства Eurycercinae семейства Chydoridae. В монографии Смирнова приведены подробные описания *E. lamellatus* и *E. glacialis* с достаточно детальными оригинальными рисунками. Также приводятся некоторые сведения по распространению и образу жизни этих двух видов. Автор в качестве валидного вида рассматривал также *E. polyodontus*, описание морфологии этого вида было приведено по данным Дубовского и Гроховского (Dybowski et Grochowski, 1895).

Ситуация в систематике эврицеркусов существенно изменилась с появлением серии работ Д. Фрая (Freu, 1971, 1973, 1975, 1978), содержащих не только описания новых для науки видов, но и подробный анализ применимости в систематике семейства как традиционных, так и не использовавшихся ранее признаков. Впервые в систематику эврицерцид было введено использование таких признаков как форма головного щита, форма и положение главных головных пор (Freu, 1959, 1975), форма вершины лабрального кия и его относительная длина (Freu, 1973; 1975). После описания двух новых видов *E. macracanthus* Freu, 1973 и *E. pompholygodes* Freu, 1975, а также проведения сравнительного морфологического анализа известных видов, Фрай (Freu, 1975) предложил разделить род на три подрода: *Eurycercus* (*Eurycercus*) s.str., *E. (Bullatifrons)* Freu, 1975 и *E. (Teretifrons)* Freu, 1975. Это разделение было поддержано последующими авторами и использовалось до настоящего времени (см. ниже). Чуть позже Фраем (Freu, 1978) был описан еще один новый вид, принадлежащий к подроду *Eurycercus* (*Eurycercus*) s.str., *E. microdontus* Freu, 1978, эндемик юго-востока США.

В своих работах Фрай (Freu, 1973, 1975, 1978) предложил использовать некоторые морфометрические характеристики в качестве дополнительных признаков для различения видов. Они в дальнейшем активно применялись в работах Хэнн (Hann, 1982, 1990), которая использовала регрессионный анализ возрастной изменчивости 16 морфометрических признаков, а также сезонные различия в наступлении периода гамогенетического размножения для описания двух новых видов *E. vernalis* Hann, 1982 и *E. longirostris* Hann, 1982 из Северной Америки (Hann, 1982). Сезонная репродуктивная изоляция видов связана с тем, что *E. longirostris* распространен на севере США, а *E. vernalis* — на юге (Hann, 1982). Однако самостоятельность этих видов вызывала сомнения (Беккер, 2011). Позже Хэнн была опубликована еще одна крупная работа, посвященная систематике представителей подрода *E. (Teretifrons)* (Hann, 1990). Она содержала подробное переописание *E. glacialis*, основанное на типовом материале, и описание нового вида *E. nigracanthus* Hann, 1990. Для обоих видов в статье приведены подробные описания и рисунки довольно хорошего качества. Однако необходимо отметить, что описания Хэнн (Hann, 1990) содержат ряд довольно грубых неточностей.

Таким образом, на момент начала нашей ревизии было известно 8 валидных видов (см. табл. 1), однако многие из них нуждались в специальной проверке.

Таблица 1. Полный список формальных таксонов видовой группы, описанных для рода *Eurycercus*

Вид	до ревизии 2009-2012гг	после ревизии 2009-2012гг
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O. F. Müller, 1776)	валидный вид	валидный вид
<i>Lynceus laticaudatus</i> Fischer, 1851	младший синоним <i>E. lamellatus</i>	младший синоним <i>E. lamellatus</i>
<i>Eurycercus glacialis</i> Lilljeborg, 1887	валидный вид	валидный вид
<i>Eurycercus polyodontus</i> var. <i>goplanus</i> Dybowski et Grochowski, 1895	Nomen nudum	Nomen nudum
<i>Eurycercus polyodontus</i> Dybowski et Grochowski, 1898	младший синоним <i>E. lamellatus</i>	младший синоним <i>E. lamellatus</i>
<i>Eurycercus lamellatus</i> var. <i>minuta</i> Birabén, 1939	валидный вид	<i>species incorrigenda</i>
<i>Eurycercus macracanthus</i> Frey, 1973	валидный вид	валидный вид
<i>Eurycercus pompholygodes</i> Frey, 1975	валидный вид	валидный вид
<i>Eurycercus microdontus</i> Frey, 1978	валидный вид	валидный вид
<i>Eurycercus longirostris</i> Hann, 1982	валидный вид	валидный вид
<i>Eurycercus vernalis</i> Hann, 1982	валидный вид	младший синоним <i>E. longirostris</i>
<i>Eurycercus nigracanthus</i> Hann, 1990	валидный вид	валидный вид
<i>Eurycercus nipponika</i> Tanaka, Fujita, 2002	<i>species inquirenda</i>	валидный вид
<i>Eurycercus meridionalis</i> Bekker, Kotov, Elmoor-Loureiro, 2010	неизвестен	валидный вид
<i>Eurycercus norandinus</i> Aranguren, Monroy et Gaviria, 2010	неизвестен	валидный вид
<i>Eurycercus dumonti</i> Bekker, Kotov, Elmoor-Loureiro, 2010	неизвестен	младший синоним <i>E. norandinus</i>
<i>Eurycercus beringi</i> Bekker, Kotov, Taylor, 2012	неизвестен	валидный вид

Материалом для исследования послужили пробы из более чем 500 водоемов (см. Bekker et al., 2010, 2012). Пробы были использованы для проведения морфологического, молекулярно-генетического и филогенетического анализа.

Результаты морфологического и молекулярно-генетического анализа подтвердили выделение внутри рода только двух подродов: *Eurycercus (Eurycercus)* emend. nov. и *Eurycercus (Teretifrons)*. Отделение подрода *E. (Bullatifrons)* от *Eurycercus* s.str. было найдено неправомочным. Реконструкция филогении рода подтвердила полученные данные.

По оригинальному и типовому материалу были переописаны все известные ранее виды, 9 из них признано валидными (см. табл. 1). Для каждого вида было сделано подробное описание или переописание, сопровождающееся детальными рисунками (Беккер, 2012). В результате тщательного морфологического анализа, проведенного с использованием оценки изменчивости морфометрических признаков согласно методике использованной Б. Хэнн, *E. vernalis*, считавшийся ранее валидным видом, был признан младшим синонимом вида *E. longirostris*, а полученные в работах Б. Хэнн отличия для этих двух видов можно рассматривать только как результаты межпопуляционной изменчивости (Беккер, 2011). *E. nipponica* на основании изучения дополнительного материала с Камчатки и Японии был восстановлен в качестве валидного вида (Bekker et al., 2012). В 2010 г. были опубликованы две систематические ревизии неотропических представителей рода (Aranguren et al., 2010; Bekker et al., 2010), в которых нами и группой колумбийских исследователей был описан (с интервалом в один месяц!) один и тот же вид, который согласно принципу приоритета (ICZN, 2000) должен именоваться *E. norandinus*, в то время как *E. dumonti* Bekker, Kotov et Elmoor-Loureiro, 2010 должен быть признан его младшим синонимом. Также нами было найдено три новых вида: *E. meridionalis* из Бразилии (Bekker et al., 2010), *E. beringi* с Аляски (Bekker et al., 2012) и *E. sp. nov.* 2 из Южной Африки (Беккер, 2012). Все полученные результаты морфологического анализа были подтверждены молекулярно-генетическими методами. На основании полученных в ходе ревизии данных был составлен ключ для определения видов рода мировой фауны.

Ключ для определения видов рода *Eurycercus* мировой фауны (по партеногенетическим самкам)

1. Кишечник с одной петлей, печеночный вырост присутствует; головные поры расположены на куполообразном возвышении на головном щите, либо на поперечной складке в задней части головного щита с углублением за ней, либо на куполообразном возвышении, расположенном на поперечной складке, чувствительная щетинка антенны I расположена примерно в ее средней части ... подрод *Eurycercus (Eurycercus)* Baird, 1843, см. 2

– Кишечник с двумя петлями, печеночный вырост имеется или отсутствует; главная головная пора расположена непосредственно на головном щите или на очень низком и плоском возвышении и не выступает вовсе или лишь слегка выступает над спинным краем; чувствительная щетинка антенны I расположена суб-дистально подвид *Eurycercus (Teretifrons) Frey*, 1975, см. 11

2. Спинные головные поры не находятся на куполообразном возвышении, они расположены на поперечной складке в задней части головы; срединный спинной киль имеется на протяжении всего спинного края карапакса 3

– Спинные головные поры находятся на куполообразном возвышении, которое, в свою очередь, расположено на поперечной складке в задней части головы или непосредственно на головном щите; срединный спинной киль полностью отсутствует или выражен только в задней части спинного края карапакса 5

3. Тело сильно сжато с боков, спинной край головы уплощенный или слабо выпуклый на участке между сложным глазом и областью спинных пор, зубцы на анально-постанальной границе массивные, многовершинные *E. microdontus* Frey, 1978

– Тело умеренно сжато с боков, спинной край головы на всем протяжении выпуклый, зубцы на анально-постанальной границе тонкие, одиночные или двойные 4

4. Главная головная пора расположена на поперечной складке на головном щите с достаточно сильным углублением позади нее, глубина которого больше высоты главной головной поры *E. sp. nov.* 2

– Главная головная пора расположена на поперечной складке на головном щите с небольшим углублением позади нее, глубина которого заметно меньше высоты главной головной поры *E. lamellatus* (O. F. Müller, 1776)

5. Куполообразное возвышение расположено на выступающей поперечной складке; спинной срединный киль выражен только в задней части спинного края карапакса *E. beringi* Bekker, Kotov et Taylor, 2012

– Куполообразное возвышение расположено непосредственно на головном щите; срединный спинной киль отсутствует 6

6. Лабральный киль короткий, достигает приблизительно середины антенны I

– Лабральный киль длинный, достигает приблизительно конца антенны I или даже выступает за него 8

7. Зубцы на анально-постанальной границе массивные, многовершинные; зубчики в круговых рядах на поверхности антенны I относительно крупные, не расположены на выступах; базальная группа спинул на внутренней дистальной доле торакопода I редуцирована *E. pompholygodes* Frey, 1975

– Зубцы на анально-постанальной границе тонкие, одиночные; зубчики в круговых рядах на поверхности антенны I мелкие, расположены на хорошо заметных выступах; базальная группа спинул на внутренней дистальной доле торакопода I хорошо развита *E. norandinus* Aranguren, Monroy et Gaviria, 2010

8. Вершина лабрального киля отчетливо угловатая *E. nipponica* Tanaka et Fujita, 2002

– Вершина лабрального киля закругленная 9

9. Крючковидная щетинка на внутренней дистальной доле особенно мощная, ее основание занимает всю верхнюю часть внутренней дистальной доли *E. macracanthus* Frey, 1973

– Крючковидная щетинка на внутренней дистальной доле более тонкая, ее основание занимает только часть верхней части внутренней дистальной доли 10

10. Зубчики на антенне I относительно крупные *E. longirostris* Hann, 1982

– Зубчики на антенне I очень мелкие *E. meridionalis* Bekker, Kotov et Elmoor-Loureiro, 2010

11. Главная головная пора расположена на очень низком и плоском возвышении, печеночный вырост имеется *E. nigracanthus* Hann, 1990

– Главная головная пора расположена непосредственно на головном щите, печеночный вырост отсутствует *E. glacialis* Lilljeborg, 1887

Наши данные еще раз опровергают теорию космополитического распространения ветвистоусых ракообразных. Наша ревизия показала, что популяции из южного полушария, ранее определявшиеся как *E. lamellatus*, принадлежат к двум самостоятельным эндемичным видам — *E. meridionalis* и *E. norandinus*. Единственную обнаруженную популяцию *E. lamellatus* s.str. в Бразилии мы рассматриваем как результат антропогенного заноса.

Кроме того, нами значительно уточнены представления о распространении отдельных видов. Два описанных ранее вида, *E. macracanthus* и *E. pompholygodes*, ранее были указаны из очень ограниченных областей Палеарктики (Frey 1973, 1975; Chen et al., 1995). Мы нашли, что эти виды имеют гораздо более широкий ареал, причем, оба вида присутствуют как в Азии, так и в Европе. Необходимо отметить, что все находки *E. macracanthus* из Азиатско-Тихоокеанского региона при отсутствии иллюстраций (Streletskaia, 2010) нуждаются в проверке, т.к. кроме этого вида в этом регионе возможны находки и *E. nipponica* и *E. beringi* (и даже *E. pompholygodes*). Первые два вида имеют более ограниченное распространение. Для *E. nipponica* область распространения — Япония-Камчатка, а *E. beringi* распространен только на Аляске.

Несмотря на то, что *E. macracanthus* широко распространен в Палеарктике, центр его распространения, вероятно, находится в бассейнах Лены и Амура (где он является наиболее обычным видом эврицерцид), в то время как в Западной Сибири и европейской части России это относительно редкий таксон.

Таким образом, в результате проведенной ревизии было установлено, что в Голарктике существует как минимум 10 видов, в Неотропиках — два вида (плюс единственная популяция *E. lamellatus*, которую мы рассматриваем как результат антропогенного заноса), а в Афротропической зоне — один вид, в Индомалайской зоне — присутствуют отдельные популяции *E. lamellatus*, широко распространенного в Палеарктике. Даже с

учетом различия в прошлом двух североамериканских «видов», описанных Б. Хэнн (Hann, 1982), видовое разнообразие рода *Eurycercus* в Голарктике было очень сильно недооценено. Примечателен тот факт, что, по крайней мере, половина всего видового разнообразия эврицерцид обитает в северных широтах Голарктики, в то время как разнообразие в южных широтах как Палеарктики, так и Неарктики несравненно ниже.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 12-04-90857-мол_рф_нр, 12-04-00207-а, 12-04-10052-к.

Список литературы

- Беккер Е.И. Морфологические основы систематики семейства Eurycercidae Kurz, 1875 sensu Dumont et Silva-Briano, 1998 (Cladocera: Anomopoda). Известия РАН. Серия биологическая, 2011, № 5. С. 557–568.
- Беккер Е.И. Морфология, систематика и филогения ветвистоусых ракообразных рода *Eurycercus* (Cladocera: Anomopoda: Eurycercidae): Диссертация ... к.б.н. – М.: ИПЭЭ РАН, 2012. 242 с.
- Бенинг А.Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси: Грузмедгиз, 1941. 384 с.
- Коровчинский Н.М. Современное состояние и проблемы систематики ветвистоусых ракообразных. В: Смирнов Н.Н. (ред.), Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных – СПб: Гидрометиздат, 1992. С. 4–46.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.-Л.: Наука, 1964. 327 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Кутикова Л.А., Старобогатов Я.И. (ред.). Л: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные 1 (2). Л.: Наука, 1971. 531 с.
- Aranguren N., Monroy D., Gaviria S. *Eurycercus (Bullatifrons) norandinus* (Crustacea: Branchiopoda: Eurycercidae), a new species of Cladocera in the Neotropical Region. Zootaxa. 2010. № 2550. P. 58–68.
- Baird W. The Natural History of the British Entomostraca. The Annals and Magazine of Natural History. 1843. № 68. P. 81–95.
- Bekker E.I., Kotov A.A., Elmoor-Loureiro L. The genus *Eurycercus* Baird, 1843 (Cladocera: Eurycercidae) in the Neotropics. Journal of Natural History. 2010. № 44. P. 2481–2508.
- Bekker E.I., Kotov A.A., Taylor D.J. A revision of the subgenus *Eurycercus* (*Eurycercus*) Baird, 1843 emend. nov. (Cladocera: Eurycercidae) in the Holarctic with description of a new species from Alaska. Zootaxa. 2012. № 3206. P. 1–40.
- Chen Shou Zhong, Tang Wen Qiao, Zhang Peng. A new record of Cladocera (*Eurycercus macrocanthus* Frey, 1973) in China. Sichuan Journal of Zoology. 1995. № 14. P. 68–69.
- Dybowski B., Grochowski M. Spis systematyczny wioślarek (Cladocera) krajowych. Kosmos, 1895, № 20. P. 139–165.
- Frey D.G. The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the Chydoridae (Cladocera). Internationale Revue gesamten Hydrobiologie. 1959. № 44. P. 27–50.
- Frey D.G. Worldwide distribution and ecology of *Eurycercus* and *Saycia* (Cladocera). Limnology and Oceanography. 1971. № 16. P. 254–308.
- Frey D.G. Comparative morphology and biology of three species of *Eurycercus* (Chydoridae, Cladocera) with description of *Eurycercus macrocanthus* sp. n. Internationale Revue gesamten Hydrobiologie, 1973. № 58. P. 221–267. (Corrections to: Comparative morphology and biology of three species of *Eurycercus* (Chydoridae, Cladocera), with a description of *Eurycercus macrocanthus* sp. nov. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie 58(4): 593).
- Frey D.G. Subgeneric differentiation within *Eurycercus* (Cladocera, Chydoridae) and a new species from Northern Sweden. Hydrobiologia. 1975. № 46. P. 263–300.
- Frey D.G. A new species of *Eurycercus* (Cladocera, Chydoridae) from Southern United States. Tulane Studies in Zoology and Botany. 1978. № 20. P. 1–25.
- Hann B.J. Two new species of *Eurycercus* (*Bullatifrons*) from Eastern North America (Chydoridae, Cladocera). Taxonomy, ontogeny, and biology. Internationale Revue gesamten Hydrobiologie. 1982. № 67. P. 585–610.
- Hann B.J. Redescription of *Eurycercus* (*Teretifrons*) *glacialis* (Cladocera, Chydoridae), and description of a new species, *E. (T.) nigracanthus*, from Newfoundland, Canada. Canadian Journal of Zoology. 1990. № 68. P. 2146–2157.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). International code of zoological nomenclature. Fourth edition. London: The Natural History Museum, 2000. 306 p.
- Korovchinsky N.M. How many species of Cladocera are there? Hydrobiologia. 1996. № 321. P. 191–204.
- Korovchinsky N. M. On the history of studies on cladoceran taxonomy and morphology, with emphasis on early work and causes of insufficient knowledge of the diversity of the group. Hydrobiologia. 1997. № 360. P. 1–11.
- Lilljeborg W. Cladocera Sueciae. Nova acta regiae societatis scientiarum upsaliensis, seriei tertiae, 3rd Series, 1901, № 19. P. 1–701.
- Müller O.F. Zoologiae Danicae prodromus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium. (Zoologiae Danicae Prodromus). Havniae (Copenhagen): Typis Hallageriis, N. Mülleri aviae regiae typographie et filii, 1776. 282 p.
- Sars G.O. On the freshwater crustaceans occurring in the vicinity of Christiania. Bergen Norway: University of Bergen, 1993. 199 p.
- Streletskaya E.A. Review of the fauna of Rotatoria, Cladocera, and Copepoda of the basin of the Anadyr' River. Contemporary Problems of Ecology. 2010. № 3. P. 469–480.

ЗНАЧЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ В КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Н.А. Березина^{1,2}, В.В. Петряшев¹, А.Н. Шаров²

¹Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, г. Санкт-Петербург, 199034

²Институт водных проблем Севера КНЦ РАН,

пр. А. Невского, 50, г. Петрозаводск 185030, e-mail: na-berezina@rambler.ru

Цель настоящего обзора — представление современного распространения и анализ состояния популяций видов-вселенцев класса Malacostraca в континентальных водоемах Северо-запада России. В экосистемах внутренних водоемов Северо-запада России всего зарегистрировано десять видов-вселенцев из класса Malacostraca: шесть видов разноногих ракообразных отряда Amphipoda: *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895), *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Gammarus tigrinus* Sexton 1939, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) и *Obesogammarus obesus* (Sars, 1894), два вида из отряда Decapoda: *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1853 и *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823), один вид отряда Isopoda *Jaera sarsi* Valkanov, 1936 и один вид отряда *Paramysis intermedia* (Czerniavsky, 1882). Некоторые виды, например, кумовый рачок *Stenocuma graciloides* (Sars, 1894) (2004 г., Анцулевич 2005) и понтокаспийский бокоплав *Chaetogammarus warpachowskyi* Sars, 1894 (2004 г., Orlova et al., 2006) отмечены в эстуарии р. Невы локально и единично, их статус требует подтверждения.

Наиболее распространенными в бассейне р. Невы стали байкальские амфиподы *G. fasciatus* в результате множественных преднамеренных интродукций в озера Карельского перешейка, оз. Ильмень, оз. Псковско-Чудское, Горьковское водохранилище и другие водоемы с целью улучшения кормовой базы рыб. В оз. Псковско-Чудском *G. fasciatus* был впервые обнаружен в 1972 г., в Рыбинском водохранилище — в 1986 г., в оз. Белом — в 1994 г., в оз. Ладожском — в 1988 г., в Невской губе — в 1996 г. и оз. Онежском — в 2001 г. и к началу 21 в. *G. fasciatus* стал обычным обитателем этих водоемов, вносящим существенный вклад в биомассу прибрежного зообентоса (см. обзор Березина, 2012).

Chelicorophium curvispinum — один из видов автохтонной фауны Каспийского моря и водоемов Азово-Черноморского бассейна, встречается в пресных и олигогалинных водах при солёности не выше 5‰. Основным способом заноса *C. curvispinum* в бассейн Балтийского моря из южных широт считается саморасселение по канално-речной сети и перевозка с судами (с балластом и в прикрепленных метаценозах). В 2005 г. *C. curvispinum* был обнаружен в восточной части Эстонского побережья Балтийского моря (Herky, Kotta, 2007) и, вскоре, в августе 2006, был отмечен и в Российской акватории Финского залива (Лужской губе) и в устье р. Луги (Малаявин и др., 2008).

Амфиподы понто-каспийского комплекса *P. robustoides* были впервые пойманы в Невской губе в 1999 г. (Березина, Петряшев, 2012); в этот же период они были обнаружены в Нарвском заливе и на Эстонском побережье Балтийского моря (Herky et al., 2009). История *P. robustoides* в бассейне Балтийского моря началась с 1960х годов, когда этот вид был преднамеренно интродуцирован из бассейна Черного моря в Каунасское водохранилище (на р. Неман); и затем после успешной акклиматизации вселен во внутренние водоемы Литвы, Латвии и Ленинградской обл. (Berezina, 2007, Gridule et al., 2008). В настоящее время *P. robustoides* широко распространен в Невской губе на южном побережье Финского залива и образует локальные поселения в северной части эстуария (в курортной зоне на участке пос. Репино-Ушково). Также, он отмечен в оз. Ладожском (Kurgashov, Barbashova, 2008).

Два другие вида-вселенца из Понто-Каспийского региона — *D. haemobaphes* и *O. obesus*, встречаются в водоемах бассейна Верхней Волги (Шахматова, Антонов, 1988). В 1990-е гг. *D. haemobaphes* был отмечен в верхней части Горьковского водохранилища и в р. Волге у г. Ярославля (Баканов, 2003). Другие находки этого вида в верхнем течении р. Москвы, в р. Волге в месте впадения канала, связывающего ее с р. Москвой, в 1995 г. (Львова и др., 1996) и в Рыбинском водохранилище в 1997 г. (Баканов, 2000) свидетельствуют об активном расселении этого вида вдоль Северного инвазионного коридора.

Вселенец из Атлантического побережья северной Америки *G. tigrinus* был впервые отмечен в Балтийском море в 1975 г. В 1990-х он широко расселился в водах южной и восточной Балтики. В эстуарии р. Невы *G. tigrinus* отмечен впервые в 2005 г., он скорее всего привезен с балластными водами судов из других районов Балтийского моря (Berezina, 2007). По-видимому, этот рачок легко и быстро адаптируется к условиям новых мест, что привело к освоению им солоноватых вод северной и южной частей эстуария р. Невы и широкому распространению.

Одновременно с появлением отмеченных видов амфипод наблюдалось снижение численности или даже исчезновение аборигенных видов высших ракообразных. Так, до 1960-х гг. амфиподы *Gammarus pulex*, *Gammarus lacustris*, *Monoporeia affinis* и *Pallasea quadrispinosa* были обычны и многочисленны в озерах бассейна и эстуарии р. Невы (Дерюгин, 1923; Алимов, 1968), а к настоящему времени заметно сузили свои ареалы.

Равноногие раки *Jaera sarsi* Valkanov, 1936 из солоноватых водоемов Черноморо-Азовского бассейна лишь недавно проникли в Европу (Holdish, Pockl, 2007). После открытия каналов, связавших реки Рейн, Майн и Дунай, этот вид широко распространился в бассейне р. Рейн, достигнув к 1997 г. его дельты, проник в р. Эльбу, где был обнаружен в 1999 и в дальнейшем расселился на территории Чехии (см. обзор Березина, 2012). Этот рачок был обнаружен в Копорской губе Финского залива в июле 2004 г. при солёности воды 2‰ (Berezina et al., 2011). Особи из Финского залива по морфологии соответствуют черноморскому подвиду *J. sarsi sarsi*. Эти ра-

кообразные могли проникнуть в Финский залив из Понто-Азовского бассейна в период интродукции понто-каспийских мизид и амфипод в Прибалтике, или с балластными водами судов по Северному инвазионному коридору.

В 1970-х гг. мизиды *Paramysis intermedia* (Czerniavsky, 1882) из Понто-Каспийского региона были интродуцированы в рыбохозяйственных нуждах в оз. Псковско-Чудское, откуда расселились по течению р. Нарвы. В настоящее время нет свидетельств о статусе популяции этого вида в оз. Псковско-Чудском. Вместе с тем, в 2008 г. *P. intermedia* был обнаружен в устье р. Нарва и в Рижском заливе, у острова Рухну (Herkül et al., 2009). Это свидетельствует о существовании устойчивой популяции в бассейне р. Нарва и возможном проникновении этого вида в бассейн р. Невы. В южной части Балтийского моря, озерах и реках Балтийского бассейна встречаются еще 3 вида мизид понтокаспийского происхождения — *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882), *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882), *Hemimysis anomala* Sars 1907. В 1960–70-е гг. они были акклиматизированы в ряд озер, водохранилищ и рек бывшего СССР. В 1963–1985 гг. этих мизид неоднократно вселяли из бассейна р. Днепр в озера Литвы и в Каунасское водохранилище (Arbaciauskas, 2002). Позже, *P. lacustris* из этого водохранилища был перенесен в бассейны рек Западной Двины и Волхова. Все три вида обычны в Куршском заливе Балтийского моря, а *H. anomala* встречается и у южного побережья Финляндии от Турку до Котки (первая находка в 1992 г.).

Eriocheir sinensis (Edwards, 1853) — китайский мохнаторукий краб, естественный ареал которого до интродукции в другие районы мира, можно было бы охарактеризовать, как западно-тихоокеанский субтропический. Впервые за пределами естественного ареала *E. sinensis* был отмечен в 1912 г. в р. Аллер, притоке р. Везер (северо-запад Германии). В последующие годы китайский мохнаторукий краб широко расселился вдоль берегов Северного и Балтийского морей, во впадающих в эти моря реках и связанных с ними озерах. В Финском заливе, у побережья Финляндии и под Выборгом был отмечен в 1933 г. (Herborg et al., 2003). В Невской губе *E. sinensis* впервые был отмечен впервые осенью 1982 г. при отсыпке грунтовой дамбы между поселком Горская и городом Кронштадт (Berezina et al., 2011). После этого 18 лет достоверных случаев поимки этого краба в данном районе не было. В 2000-х гг. находки *E. sinensis* в районе г. Санкт-Петербурга стали более многочисленными. В 1993 г. китайский краб был пойман у Пухтинских островов в Онежском озере (Berger et al., 1999), а в 2006–2011 гг. — в Кондопожской губе, Повенецком заливе и других районах этого озера. В середине 1990-х гг. он был отмечен и в р. Вуокса, впадающей в Ладожское озеро, в 2005 г. и в Тайполовском заливе оз. Ладожского (Panov, 2006).

В озерах и реках исследуемого региона широко распространен представитель десятиногих — узкопалый рак *A. leptodactylus*. Многие исследователи считают этот вид чужеродным для большей части Европейской территории и, в частности, для северного региона России (Holdich, 1999, Holdich et al., 2002). Первоначальный ареал *A. leptodactylus* охватывал водоемы юго-западной Азии и восточной Европы (Harlioglu, 2004), включая бассейны Каспийского, Черного и Азовского морей, а после открытия каналов эти раки начали расселяться вверх по течению р. Волги. Следует заметить, что во второй половине 20-го в. *A. leptodactylus* как ценный промысловый объект был преднамеренно интродуцирован в водоемы более чем 14 стран Европы и также широко расселялся самостоятельно (Skurdal, Taugbol, 2001), а к 2000-м гг. он стал обычным и широко распространенным видом в 27 странах Европы (Harlioglu, 2004). В озера бассейна Балтийского и Белого морей *A. leptodactylus* мог проникнуть и по канално-речной сети из р. Волги после открытия Беломоро-Балтийского канала (Holdich, 1999). Постепенно двигаясь на север и запад, он практически повсеместно заменил широкопалого *A. astacus*. Историю экспансии *A. leptodactylus* на территории бывшего СССР (как и в водоемах Северо-запада России) трудно проследить, поскольку кроме саморасселения, его распространению из южных в северные широты способствовали многочисленные случаи намеренных интродукций в разнотипные водоемы (Cukerzis, 1988; Holdich, 1999). Достоверные сведения о вселении этих раков в начале 20-го в. (1920–40-е гг.) в малые озера Карелии (Кончезерской группы, бассейна р. Шуи) сохранились (Гордеев, 1965). Благодаря этим интродукциям, к середине прошлого века *A. leptodactylus* широко расселились в малых озерах бассейна рек Шуя, Падас, Суна, Лижма и в крупных озерах Онежском и Ладожском (цит. по Гордеев, 1965). Исследование водоемов бассейна р. Шуя в 2009–2011 гг. подтвердили присутствие *A. leptodactylus* в бентофауне некоторых озер Карелии (Гомсельское, Габозеро, Вендюрское и др.).

Межвидовые трофические взаимодействия имеют большое значение при совместном сосуществовании ракообразных, особенно в случае вселившихся и аборигенных видов, и механизмы таких взаимодействий широко обсуждаются в литературе. В ряде случаев наблюдается прямое воздействие видов-вселенцев (в т.ч. хищничество) на местные виды (Dick et al., 1999). Исследование роли амфипод рода *Dikerogammarus* в пищевой сети водоемов методом стабильных изотопов ($\delta^{15}\text{N}$) показало, что они могут занимать тот же трофический уровень, что и бентоядные рыбы (цит. по: Бerezина, 2012). *Pontogammarus robustoides* переходит к хищничеству уже в молодом возрасте (при длине тела 6–7 мм), нападая на личинок хирономид и олигохет, часто превышающих хищников по размерам. Менее агрессивным хищником можно назвать байкальских амфипод *G. fasciatus*, которым в целом свойственна слабая избирательность. Несмотря на то, что крупные особи (7–13 мм) часто потребляют мелких ракообразных, коловраток, олигохет, личинок насекомых, водяных осликов, основу питания этого вида составляют детрит и растительные организмы.

Отчетливые онтогенетические различия в спектрах питания и доле животных и растительных компонентов в пищевом комке были отмечены у амфипод *P. robustoides* из эстуария р. Невы. Доля пищи животного происхождения (инфузории, коловратки, мелких насекомых, олигохет, ракообразных) в их рационе увеличивается с увеличением размера тела консумента. Так, молодые особи (5–7 мм) этих амфипод питаются в основном дет-

ритом (70–80% по массе от содержимого кишечника). Нитчатые водоросли, макрофиты, а также ассоциированные с ними мелкие беспозвоночные составляли основу питания у особей размером 8–12 мм. Крупные рачки (>13 мм) — преимущественно хищники, питающиеся планктонными рачками, олигохетами, изоподами, личинками хирономид, поденок и других насекомых. Сезонная изменчивость состава пищи этих и других амфипод определяется наличием и количеством тех или иных пищевых компонентов в местах обитания.

В большинстве своем преднамеренные интродукции высших ракообразных (амфипод, мизид и декапод) в континентальных водоемах Северо-запада России проводили с целью обогащения кормовой базы рыб, однако до сих пор не ясно как в реальности повлияли эти мероприятия на рыбопродуктивность водоемов. Некоторые авторы считают, что акклиматизация амфипод и мизид привела к увеличению запасов рыб, но реальных расчетов не было ни в одном водоеме. Анализ литературных данных (см. обзор Berezina, Strelnikova, 2010) свидетельствует о том, что байкальский вселенец *G. fasciatus* стал очень важным пищевым объектом частиковых рыб и молоди многих ценных видов рыб во всех реципиентных экосистемах. Так, в Ладожском озере *G. fasciatus* стал излюбленным пищевым объектом налимов (в возрасте 0+...1+), окуня (1+...3+), и ерша. В Рыбинском водохранилище этот рачок тоже составляет основу (90% по массе в пищевом комке) в питании сеголетков (0+, 70 мм) налима *Lota lota*. Причем, до вселения *G. fasciatus* налим этого возраста питался другими беспозвоночными (изоподами, водными насекомыми) и частично зоопланктоном. В оз. Отрадном (Ленинградская обл.) 80% продукции зообентоса потреблялось окунем 2+... 3+, и даже при длине 170 мм (6+) окунь питался преимущественно *G. fasciatus* (до 63% массы).

В заключении отметим, что, не смотря на замещение чужеродными ракообразными некоторых местных видов при вселении в водоемы, интродукции ракообразных на Северо-западе России имели позитивные последствия как пополнение запаса пищевых ресурсов для рыб и, в конечном итоге, увеличило продуктивность водных экосистем. Вместе с тем в дальнейших разработках, помимо качественных доказательств важной роли видов- вселенцев на трофические сети в водоемах, хотелось бы получить и количественные свидетельства.

Список литературы

- Алимов А.Ф. 1968. Донная фауна реки Невы. Загрязнение и самоочищение реки Невы. Л., Наука. С. 211–232.
- Анцупевич А. Е. 2005. Первое обнаружение кумовых (Cumacea) в Финском заливе. Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3 (Биология). С. 82–85.
- Баканов А.И. 2003. Современное состояние бентоса Верхней Волги в пределах Ярославской области. Биология внутренних вод. 1. С. 81–88.
- Бергер В.Я., Брызгин В.Ф., Наумов А.Д. 1999. Китайский мохнорукий краб *Eriocheir sinensis* - новый элемент фауны Восточной Фенноскандии. В кн. Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Петрозаводск. С. 260.
- Березина Н. А. 2012. Распространение чужеродных видов Malacostraca и их место в трофических сетях континентальных водоемов северо-запада России. В кн.: Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов / Под ред. А.Ф.Алимова, С.М. Голубкова. СПб, Наука.
- Березина Н.А., Петряшев В.В. 2012. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море). Русский журнал биологических инвазий. 1. С. 2–17.
- Гордеев О. Н. 1965. Высшие ракообразные озер Карелии. В кн: Фауна озер Карелии. Москва, Ленинград, Наука. С. 153–171.
- Дерюгин К. М. 1923. Гидрологические и гидробиологические исследования Невской губы. 1. Гидрология и бентос. Исследования р. Невы и ее бассейна. Птр. С. 31–38.
- Львова А.А., Палий А.В., Соколова Н.Ю. 1996. Понто-каспийские вселенцы в реке Москве и в черте г. Москвы. Зоологический журнал. 75. 8. С. 1273–1274.
- Малявин С. А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш. 2008. О находке *Chelicorophium curvispinum* Sars 1895 (Amphipoda: Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря. Зоологический журнал. 87. 6. С. 643–649.
- Шахматова Р.А., Антонов П.И. К изучению сезонной динамики, численности, биомассы и продукции волжских гаммарид. В кн.: Наземные и водные экосистемы. Межвузовский сборник. Горький: Горьковский гос. ун-т, 1988. С. 102–112.
- Arbaciauskas K. 2002. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relation with native malacostracans. Leppakoski et al. (eds). Invasive Aquatic Species of Europe. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. P. 104–115.
- Berezina N. A. 2007. Invasions of alien amphipods (Crustacea: Amphipoda) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences. Hydrobiologia. 590. P. 15–29.
- Berezina N. A., Petryashev V. V., Razinkovas A., Lesutienė J. 2011. Alien malacostracan crustaceans in the eastern Baltic Sea: pathways and consequences In: In the wrong place – alien marine crustaceans: distribution, biology, impact. B. Galil, P. Clark, eds. Springer, Dordrecht. P. 301-322.
- Berezina N. A., Strelnikova A.P. 2010. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir/ J. Applied Ichthyology. 26. P. 89–95.
- Cukerzis J. 1988. *Astacus astacus* in Europe. In: Freshwater crayfish: biology, management and exploitation, Holdich, D.M., Lowery, R.S., eds. P. 309–340.
- Dick J.T.A., Montgomery W.I., Elwood R. W. 1999. Intraguild predation may explain an amphipod replacement: evidence from laboratory populations. Journal of Zoology. 249. P. 463–468.
- Grudule N., Parele E., Arbaciauskas K. 2007. Distribution of Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* in Latvian waters. Acta Zool Lituanica. 17. P.28–32.
- Harlioglu M.M. 2004. The present situation of freshwater crayfish, *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) in Turkey. Aquaculture. 230. P. 181–187.
- Herborg L.-M., Rushton S.P., Clare A.S., Bentley M.G. 2003. Spread of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H.Milne Edwards, 1853) in Continental Europe: analysis of a historical data set. Hydrobiologia. 503. P. 21–28.

- Неркы К., Kotta J., 2007. New records of the amphipods *Chelicorophium curvispinum*, *Gammarus tigrinus*, *G. duebeni*, and *G. lacustris* in the Estonian coastal sea. Proc Estonian Acad Sci Biol Ecol. 56. P. 290–296.
- Неркы К., Kotta J., Пьсс Т., Kotta I. 2009 Crustacean invasions in the Estonian coastal sea. Estonian Journal of Ecology. 58. P. 313–323.
- Holdich D.M., Ackefors H., Gherardi F., Rogers W.D., Skurdal J. 1999. Alien crayfish in Europe: some conclusions. In: Crayfish in Europe as alien species - how to make the best of a bad situation. Gherardi F., Holdich, D. M. (eds). 11. Balkema, Rotterdam. P. 281–292.
- Holdich D.M., Ридкл М. 2007. Invasive crustaceans in European inland waters. In: Francesca Gherardi (ed.) Biological invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, 2. Springer, Dordrecht. P. 29–75.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. 2008. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia. Aquatic Invasions. 3. 2. P. 253–256.
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F. 2006. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea). Helgoland Marine Research. 2. P. 98–105.
- Panov V.E. 2006. First records of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H.Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Varunidae) from Lake Ladoga, Russia. Aquatic Invasions. 1. P. 28–31.
- Skurdal J., Taugbol T., 2001. Crayfish of commercial importance – *Astacus*. In: Holdish D.M. (ed.) Biology of freshwater crayfish. Part 2. Crayfish of commercial importance. Blackwell Science. Oxford. P. 467–510.

COMPOSITION DYNAMICS OF ZOOPLANKTON SPECIES IN THE LAKE SVENTE (LATVIA) FROM 2006 TO 2011

A. BRAKOVSKA, J. PAIDERE, R. ŠKUTE

Institute of Ecology . Daugavpils University, 13 Vienibas St., Daugavpils, LV-5401, Latvia. E-mail: aija.brakovska@inbox.lv; jana.paidere@du.lv

Abstract. Lakes are common feature of landscape in Latvia, moreover location of the lakes in Latvia is not regular. The biggest amount of lakes is situated in Latgale. The lake of Svente, where we carried out our research, is situated in the Augshzeme Highland and is included in the first top ten of the deepest lakes of Latvia. The average depth is 7.8 m, but the maximal depth reaches 38 m.

During the analysis of the samples, which were collected in Lake Svente, three zooplankton groups, i.e. Rotifera, Cladocera and Copepoda groups, among which 80 zooplankton taxa were identified. Rotatoria were the most dominant group consisting of 44 species, followed by Cladocera with 25 species and Copepoda with 11 species. In all localities of the sampling *Gastropus stylifer*, *Polyarthra vulgaris*, *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina* and *Conochilus hippocrepis* were dominant species in the Rotifera group. In its turn, *Daphnia cucullata* and *Diaphanosoma brachyurum* were dominant species in the Cladocera group, and *Cyclops sp.* and *Eudiaptomus gracilis* in the Copepoda group.

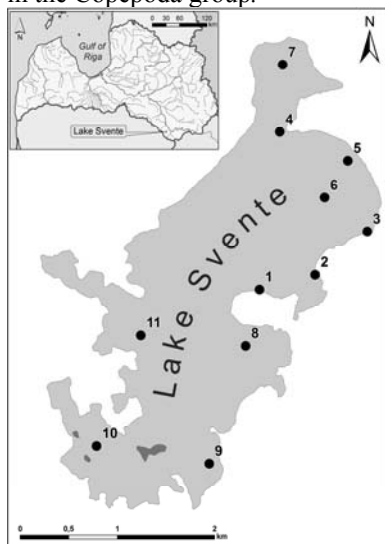


Figure 1 Locality of Lake Svente and localities of zooplankton sampling.

Introduction. Lake Svente is the tenth deepest Lake in Latvia. The maximum depth of the lake is 38 m and the average is 7.8 m (Tidriķis 1998). The lake is located in the SE part of Latvia and it is included in the specially protected natural area *Svente nature park*. It is also in the European specially protected natural area Natura 2000. In accordance with the trophic levels it belongs to the weakly eutrophic lakes. Water transparency during the Secchi season ranges from 5.2 m to 7.5 m, which is a very good indicator. Lake Svente also belongs to the Latvian priority salmonid fish water lake group, where zooplankton plays an important role in the salmonid fish feed base. Recently there has not been any sufficient research in the spatial and temporal aspects of zooplankton composition of Lake Svente, therefore the aim of this study was to reveal the spatial distribution of the zooplankton species composition in Lake Svente over several years, covering spring, summer and autumn seasons in order to get the complete picture of the current zooplankton species composition in Lake Svente.

Materials and Methods. Zooplankton samples were collected in Lake Svente from 11 different localities having different depths in the period from May to September in 2006–2011 (see Figure 1.). The sampling sites were chosen so as to reflect the diversity of the habitats in the Lake as much as possible. The depth of the sampling places varied from 1 m to 36 m. In order to determine the sampling sites in the lake and mark the geographical position of these sites,

echo-sounding device with a GPS receiver LOWRANCE LMS 522c was used. The map showing sampling sites of the lake (see Figure 1.) was prepared with the application ArcGIS 10 on the basis of the Latvian Geospatial Information Agency (LGIA) orthophoto maps in scale 1:10 000 made in 2005.

The zooplankton samples from the lake surface were taken from 0.5 m depth with DENMARK Apstein type plankton net (mesh size 65 µm) by filtering 100 liters of water. But in the deepest part of the lake the authors of the research used Hydro-bios Apstein type plankton net with an opening-closing mechanism (mesh size 64 µm) to filter the water column, which was taken from 0.5 to 32 m depth in the deepest place of the lake. The collected samples were fixed with 37-40% formaldehyde solution. As a result the sample was preserved with 4% formalin.

Two milliliters of each zooplankton sample were taken into a Gridded Sedgewick Rafter counting chamber and then analyzed in the light microscope Ampival (Carl Zeiss Jena) with a magnification of 16×10 (160). Each sample was analyzed three times (Brakovska & Škute 2009). We used the following zooplankton key-books (Dussart & Defaye 2001; Krauter & Streble 1988; Kutikova 1970; Manuilova 1964; Pontin 1978; Scourfield & Harding 1994; Sloka 1981).

Zooplankton density in the sample (number and biomass) was calculated on the basis of the number of organisms and biomass per cubic meter.

Results and Discussion. In total 80 zooplankton taxa from three zooplankton groups Rotifera, Cladocera and Copepoda were found in the Lake Svete. The dominant group of species in terms of diversity was Rotifera with 44 species, followed by Cladocera with 25 species and Copepoda with 11 species (see Table 1).

Table 1 Diversity of zooplankton species in Lake Svete (in all places of Lake). Samples were taken with Hydro-bios and DENMARK Apstein type plankton net

Species(taxon)					
ROTIFERA		CLADOCERA		COPEPODA	
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	1	<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1835)	1	Copepodite	
<i>A. ovalis</i> (Bergendal, 1892)	1	<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)	1	<i>Cyclops</i> O.F. Müller, 1776	1
<i>A. saltans</i> Bartsch, 1870	1	<i>Alonella nana</i> (Baird, 1843)	1	<i>Cyclops scutifer</i> Sars, 1863	1
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	1	<i>Bosmina crassicornis</i> Lilljeborg 1887	1	<i>Cyclops</i> sp. O.F. Müller, 1776	1
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	1	<i>B. coregoni</i> Baird, 1857	1	<i>Eudiaptomus gracilis</i> (G.O. Sars, 1863)	1
<i>B. sp.</i> Pallas, 1766	1	<i>B. longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	1	<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	1
<i>B. urceolaris</i> Müller, 1773	1	<i>B. longispina</i> Leydig, 1860	1	<i>Limnocalanus macrurus</i> G.O.Sars.	1
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	1	<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig, 1860	1	<i>Megacyclops</i> sp. Kiefer, 1927	1
<i>Collotheca</i> sp. Hanning, 1913	1	<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	1	<i>M. viridis</i> (Jurine, 1820)	1
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk, 1803)	1	<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	1	<i>Mesocyclops leucarti</i> (Claus, 1857)	1
<i>Conochilus</i> sp. Ehrenberg, 1834	1	<i>C. rectangula</i> (Jurine, 1820)	1	Nauplii	
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	1	<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	1	<i>Thermocyclops crassus</i> Fischer, 1353	1
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	1	<i>Chydorus ovalis</i> (Kurz, 1875)	1	<i>T. oithonoides</i> (Sars, 1863)	1
<i>Euchlanis</i> sp. Ehrenberg, 1832	1	<i>C. sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	1		
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	1	<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	1		
<i>F. major</i> (Colditz, 1914)	1	<i>D. cucullata</i> Sars, 1862	1		
<i>Gastropus stylifer</i> (Imhof, 1891)	1	<i>D. longispina</i> (O.F. Müller, 1776)	1		
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott, 1879	1	<i>D. longispina hyalina</i> (Leydig, 1860)	1		
<i>Keratella cochlearis</i> Gosse, 1851	1	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	1		
<i>K. cochlearis tecta</i> (Gosse, 1851)	1	<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	1		
<i>K. quadrata</i> Müller, 1786	1	<i>Perecantha truncata</i> (O.F. Müller, 1785)	1		
<i>Lecane ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	1	<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1758)	1		
<i>L. luna</i> (Müller, 1776)	1	<i>Rynchotalona rostrata</i> (Koch, 1841)	1		
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	1	<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	1		
<i>Lecane</i> sp. Nitzsch, 1827	1	<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	1		
<i>Lepadella</i> sp. Bory de St.Vincent, 1826	1				
<i>Ploesoma hudsoni</i> (Imhof, 1891)	1				
<i>P. lenticulare</i> Herrick, 1885	1				
<i>P. triacanthum</i> (Bergendal, 1892)	1				
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	1				
<i>P. major</i> Burckhardt, 1900	1				
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	1				
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	1				
<i>Rotatoria</i> sp. Scopoli, 1777	1				
<i>Synchaeta kitina</i> Rousselet, 1902	1				
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg, 1832	1				
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg, 1832	1				
<i>S. tremula</i> (Müller, 1786)	1				
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	1				
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zcharias, 1893)	1				
<i>T. cylindrica</i> (Imhof, 1891)	1				
<i>T. rousseleti</i> (Voigt, 1902)	1				
<i>T. similis</i> (Wierzejski, 1893)	1				
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	1				
Number of species	44		25		11

The greatest species diversity was observed in the localities No. 1–6, where the number of species was between 43 and 48 (see Table 3). The greatest number of species — 48 taxa (Rotifera — 27, Cladocera — 14, Copepoda — 7) was observed in the locality No.4. In all localities of the sampling *Gastropus stylifer*, *Polyarthra vulgaris*, *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Conochilus hippocrepis* were common species in the Rotifera group, whereas *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia cucullata*, *Ceriodaphnia pulchella* were common in the Cladocera group (see Table 3). In its turn, the Copepoda group demonstrated large number of immature specimens i.e. nauplii and copepodite. By contrast, in all the localities common species were not found among the adult specimens.

Differences in the species composition were also revealed while using different planktonnet in the deepest part of the lake (No. 6). For example, collecting samples with DENMARK Apstein type planktonnet, the species *Ascomorpha minima*, *Brachionus angularis* un *Polyphemus pediculus* were identified, but collecting with Hydro-bios Apstein type planktonnet they were not identified. In its turn, the following species were found when collecting with Hydro-bios Apstein type planktonnet *Ascomorpha saltans*, *Ploesoma lenticulare*, *Ploesoma triacanthum*, *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia rectangula*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Scapholeberis mucronata* un *Chydorus sphaericus* (these species were

not found when the authors of the research collected samples with DENMARK Apstein type planktonnet) (see Table 2 and Table 3). The differences could be explained by the amount of filtered water and the depth from which the zooplankton samples were taken.

Table 2 Diversity of zooplankton species in Lake Svente (in the deepest place of Lake). Samples were taken with Hydro-bios Apstein type plankton net

Species(taxon)			
ROTIFERA		CLADOCERA	COPEPODA
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	1	<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1835)	1 Copepodite
<i>A. ovalis</i> (Bergendal, 1892)	1	<i>Bosmina crassicornis</i> Lilljeborg 1887	1 <i>Cyclops</i> O.F. Müller, 1776
<i>A. saltans</i> Bartsch, 1870	1	<i>B. coregoni</i> Baird, 1857	1 <i>Cyclops scutifer</i> Sars, 1863
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	1	<i>B. longirostris</i> (O. F. Müller, 1776)	1 <i>Cyclops</i> sp. O.F. Müller, 1776
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	1	<i>B. longispina</i> Leydig, 1860	1 <i>Eudiaptomus gracilis</i> (G.O.Sars, 1863)
<i>Brachionus</i> sp. Pallas, 1766	1	<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig, 1860	1 <i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)
<i>B. urceolaris</i> Müller, 1773	1	<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	1 <i>Limnocalanus macrurus</i> G.O. Sars.
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	1	<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	1 <i>Megacyclops</i> sp. Kiefer, 1927
<i>Collotheca</i> sp. Hanning, 1913	1	<i>C. rectangula</i> (Jurine, 1820)	1 <i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk, 1803)	1	<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	1 <i>M. leucarti</i> (Claus, 1857)
<i>Conochilus</i> sp. Ehrenberg, 1834	1	<i>Chydorus ovalis</i> (Kurz, 1875)	1 Nauplii
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	1	<i>C. sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	1 <i>Thermocyclops crassus</i> Fischer, 1353
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	1	<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	1 <i>T. oithonoides</i> (Sars, 1863)
<i>Euchlanis</i> sp. Ehrenberg, 1832	1	<i>D. cucullata</i> Sars, 1862	1
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	1	<i>D. longispina</i> (O.F. Müller, 1776)	1
<i>F. major</i> (Colditz, 1914)	1	<i>D. longispina hyalina</i> (Leydig, 1860)	1
<i>Gastropus stylifer</i> (Imhof, 1891)	1	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	1
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott, 1879	1	<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	1
<i>Keratella cochlearis</i> Gosse, 1851	1	<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1758)	1
<i>K. cochlearis tecta</i> (Gosse, 1851)	1	<i>Rynchotalona rostrata</i> (Koch, 1841)	1
<i>K. quadrata</i> Müller, 1786	1	<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	1
<i>Lecane ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	1		
<i>L. luna</i> (Müller, 1776)	1		
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	1		
<i>Lecane</i> sp. Nitzsch, 1827	1		
<i>Lepadella</i> sp. Bory de St.Vincent, 1826	1		
<i>Ploesoma hudsoni</i> (Imhof, 1891)	1		
<i>P. lenticulare</i> Herrick, 1885	1		
<i>P. triacanthum</i> (Bergendal, 1892)	1		
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	1		
<i>P. major</i> Burckhardt, 1900	1		
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	1		
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	1		
<i>Rotatoria</i> sp. Scopoli, 1777	1		
<i>Synchaeta kitina</i> Rousselet, 1902	1		
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg, 1832	1		
<i>S. tremula</i> (Müller, 1786)	1		
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	1		
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zcharias, 1893)	1		
<i>T. cylindrica</i> (Imhof, 1891)	1		
<i>T. rousseleti</i> (Voigt, 1902)	1		
<i>T. similis</i> (Wierzejski, 1893)	1		
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	1		
Number of species	43		21
			11

The seasonal change of zooplankton group was also evident. For example, Rotifera dominated in number in May (see Fig. 2), in June and July its number decreased, but in the end of August and September, it started to increase again. While the changes in the number of Cladocera was quite opposite. In May the number of species was small (see Fig. 2), but this increased by July, in August it was nearly constant or slightly increased, but it showed a considerable decrease in September. In its turn, number of Copepoda (see Fig.3) was similar to Rotifera, it showed increase in May, then it reduced in June, it increased again in July, in August it showed a decrease and in September it increased again.

Having analysed all the changes in the taxa composition over the seasons, the highest number of taxa was observed in May and June, it showed a sharp decrease in early July, then in late July and early August the number of taxa started to increase again. In September the number of taxa began to decline gradually.

Based on these data, it can be concluded that differences in the number and diversity of the species are connected with the fact that zooplankton species are very sensitive to the changes in various environmental factors such as meteorological conditions change, to each site specific vegetation, e.g. peculiarities of the weeds, depth and physico-chemical parameters as well to biological peculiarities of each individual species, such as seasonality (Bērziņš & Pejler 1987; Bērziņš & Pejler 1989a; Bērziņš & Pejler 1989b; Bērziņš & Pejler 1989c; Pejler 1983).

Acknowledgements. The authors would like to thank science laboratory assistant of Institute of Ecology of Daugavpils University Edgars Iliško for his help in zooplankton samples collecting and for his sampling sites mapping with ArcGIS 10 program.

Table 3 Diversity of zooplankton species in Lake Svente (in all places of Lake). Samples were taken with DENMARK Apstein type plankton net

Species (taxon)	Occurrence of species (taxa) in sampling place											Common species
	No.1	No.2	No.3	No.4	No.5	No.6	No.7	No.8	No.9	No.10	No.11	
ROTIFERA	24	25	24	27	25	26	10	13	13	9	12	6
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Ascomorpha minima</i> Hofsten, 1909						+						
<i>Ascomorpha ovalis</i> (Bergendal, 1892)	+	+	+	+	+	+						
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851						+						
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	+		+	+		+						
<i>Collotheca</i> sp. Haring, 1913	+	+	+	+	+	+						
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Conochilus</i> sp. Ehrenberg, 1834		+										
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	+	+	+	+	+	+						
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	+	+	+	+		+	+	+		+	
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	+		+		+			+				
<i>Gastropus stylifer</i> (Imhof, 1891)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott, 1879	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Keratella cochlearis</i> Gosse, 1851	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Keratella cochlearis tecta</i> (Gosse, 1851)			+									
<i>Keratella quadrata</i> Müller, 1786	+	+	+	+	+	+	+	+		+		
<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+			+			
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)			+	+	+	+						
<i>Lepadella</i> sp. Bory de St. Vincent, 1826				+								
<i>Ploesoma hudsoni</i> (Imhof, 1891)	+	+	+		+	+						
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	+	+	+	+	+	+						
<i>Polyarthra major</i> Burckhardt, 1900	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	
<i>Rotatoria</i> sp. Scopoli, 1777		+	+									
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832						+						
<i>Synchaeta tremula</i> (Müller, 1786)	+	+	+	+	+	+			+			
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)		+	+	+	+	+						
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zcharias, 1893)	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	+	+	+	+	+	+						
<i>Trichocerca rousseleti</i> (Voigt, 1902)				+	+	+						
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	+	+	+	+	+	+					+	
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+						
CLADOCERA	12	13	14	14	13	9	7	7	5	8	8	3
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1835)			+	+								
<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)										+		
<i>Alonella nana</i> (Baird, 1843)	+				+							
<i>Bosmina crassicornis</i> Lilljeborg 1887	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	
<i>Bosmina coregoni</i> Baird, 1857											+	
<i>Bosmina longirostris</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	
<i>Bosmina longispina</i> Leydig, 1860	+	+	+	+	+	+				+	+	
<i>Bosmina reflexa</i> Seligo, 1907					+							
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig, 1860			+	+								
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ceriodaphnia rectangula</i> (Jurine, 1820)				+			+	+				
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	+	+	+						
<i>Chydorus ovalis</i> (Kurz, 1875)	+	+	+	+	+	+						
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller, 1776)		+	+					+	+	+	+	
<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862					+	+	+	+		+		
<i>Daphnia cucullata</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Daphnia longispina</i> (O. F. Müller, 1776)		+	+	+								
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Perecantha truncata</i> (O.F.Müller, 1785)			+									
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+						
<i>Rynchotalona rostrata</i> (Koch, 1841)	+	+	+	+	+							
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. Müller, 1776)	+		+									
COPEPODA	8	6	7	7	6	8	2	2	0	2	2	0
<i>Copepodite</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	
<i>Cyclops</i> O.F.Müller, 1776	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	
<i>Cyclops scutifer</i> Sars, 1863	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (G.O.Sars, 1863)	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+	+	+	+	+	+						
<i>Limnocalanus macrurus</i> G.O.Sars.	+		+		+	+						
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)						+						
<i>Mesocyclops leucarti</i> (Claus, 1857)	+	+		+		+						
<i>Nauplii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	
<i>Termocyclops crassus</i> Fischer, 1353	+	+	+	+	+	+						
<i>Termocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	+	+	+	+	+	+						
SUM:	44	44	45	48	44	43	19	22	18	19	22	9

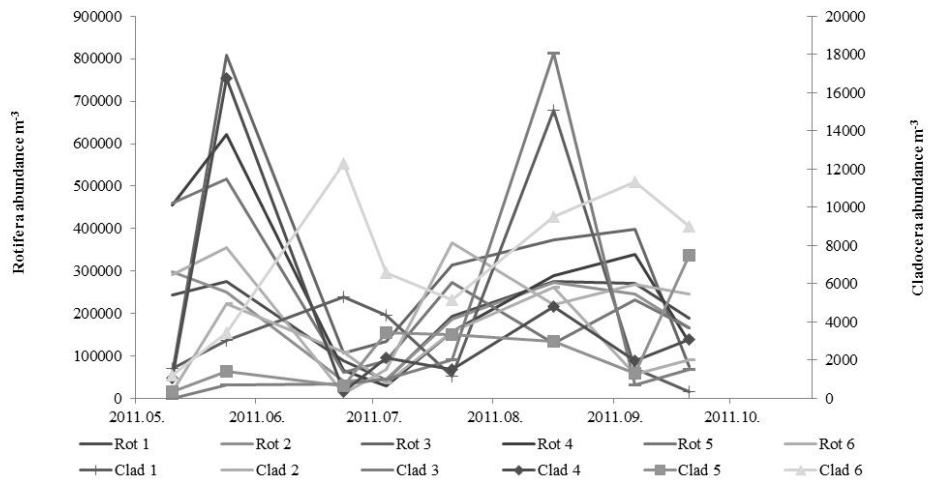


Figure 2 The abundance of the organisms of Rotifera and Cladocera group in 2011 (Sampling localities No 1–6).

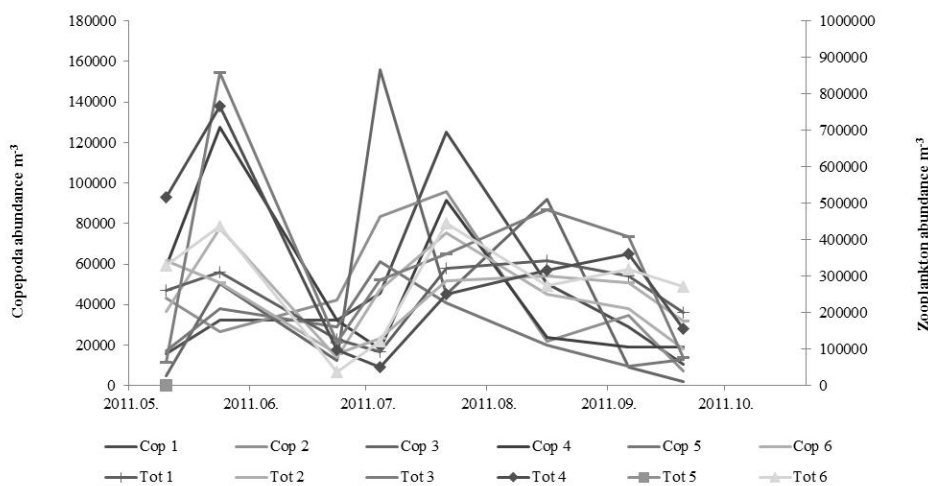


Figure 3. The abundance of the organisms of Copepoda group and zooplankton taxa in 2011 (Sampling localities No 1–6).

The research was supported by the European Social Fund project Formation of Interdisciplinarity Research Group for Securing the Sustainability of Salmonid Lakes in Latvia No. 2009/0214/1DP/1.1.1.2.0/09/APIA/VIAA/089

Literature

- Bērziņš B. & Pejler B. Rotifer occurrence in relation to oxygen content. *Hydrobiologia*, 1989b, 183: 165–172.
- Bērziņš B. & Pejler B. Rotifer occurrence in relation to pH. *Hydrobiologia*, 1987, 147: 107–116.
- Bērziņš B. & Pejler B. Rotifer occurrence in relation to temperature. *Hydrobiologia*, 1989a, 175: 223–231.
- Bērziņš B. & Pejler B. Rotifer occurrence in relation to water colour. *Hydrobiologia*, 1989c, 184: 23–28.
- Brakovska A., Škute R. 2009. Ecological evaluation of zooplankton groups in Lake Geranimovas-Ilzas and Lake Garais. Proceedings of the 7th International Scientific and Practical Conference Environment. Technology. Resources. Vol. 2: 43–50.
- Dussart B.H., Defaye D. 2001. Introduction to the Copepoda (2nd edition revised and enlarged) Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Vol. 16 Backhuys Publishers, Leiden. 344.
- Krauter D., Streble H. 1988. Life in the water drop. Microflora and microfauna of fresh water key-book. Kosmos. 429 [Krauter D., Streble H. 1988. Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers Ein Bestimmungsbuch. Kosmos. 429].
- Kutikova L.A. 1970. Fauna of Rotifera SSR. Leningrad: Nauka. 743 [Кутикова Л. А. 1970. Каловратки фауны СССР. Наука. Ленинград. 743]
- Lebedeva N.V., Drozdov N.N., Krivoluckij D.A. 2004. Biodiversity. Moscow: Gumanit. 432 [Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А. 2004. Биологическое разнообразие. Гуманит 432].
- Manuilova E.F. 1964. Fauna of Cladocera of the SSR. Moscow: Nauka 328 [Мануйлова Е.Ф. 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Москва: Наука. 328].
- Pejler B. Zooplankton indicators of trophy and their food. *Hydrobiologia*, 1983, 101: 111–114.
- Pidgaiko M. P. 1984. Zooplankton of water bodies of the European part of USSR. Moscow: Nauka. 207 [Пидгайко М.П. 1984. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. Москва: Наука. 207].
- Pontin R.M. 1978. A key to the freshwater planctonic and semi-planktonic Rotifera of the British isles. Freshwater Biological Association Scientific Publication No.38. 178.
- Scourfield D.J., Harding J.P. 1994. A key to the British Freshwater Cladocera. Freshwater Biological Association Scientific Publication No.5. 61.
- Sloka N.1981. A Key for to Animals of the Latvian SSR. Fauna of the Cladocera and a key of Latvia. Riga: LVU.146 [Sloka N. 1981. Latvijas PSR dzīvnieku noteicējs. Latvijas kladoceru fauna un noteicējs. Rīga: LVU. 146].
- Tidriķis A. 1998. Lake Svente. The Nature of Latvia. Vol.5 Riga: Publishing house. 180 [Тидриķис А. 1998. Sventes ezers. Latvijas daba. 5.sēj. Rīga: Preses nams.180].

В КАКИХ ВОДОЁМАХ ПРОХОДИЛА НАЧАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ CLADOCERA?

О.С. Бойкова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, oboikova@yandex.ru

В настоящее время известно более 600 видов ветвистоусых ракообразных (Cladocera) (Fogó et al., 2008), встречающихся на всех континентах (включая Антарктиду) и во всех типах водоемов (морях, озерах, прудах, реках, лужах, пещерных водоемах, болотах и пр.). Это одна из доминирующих и давно изучаемых групп беспозвоночных континентальных водоемов. Вопрос же о том, в каких водоемах первоначально возникли кладоцеры, до сих пор остаётся открытым.

По мнению А. Вейсмана (Weismann, 1880) и его многочисленных последователей (Ekman, 1904; Banta, 1930; Wagler, 1937; Бенинг, 1941 и др.), кладоцеры возникли во временных континентальных водоемах, где обитали их предки — «конхостраки» (в настоящее время таксон Conchostraca не считается валидным, вместо него признаются три независимых отряда Spinicaudata, Laevicaudata и Cyclotherida (см. Dumont, Negrea, 2002)). А.А. Котов (2006) писал, что «магистральное направление экологической эволюции кладоцер может быть описано как движение из мелких водоемов (возможно, временных) в крупные (и, определенно, постоянные), где обитает большая часть современных видов и родов». Представление о том, что кладоцеры возникли во временных водоемах, сложилось в тот период, когда их рассматривали как эволюционно молодую группу (Tasch, 1969). Вплоть до 1970-х гг. ископаемые остатки Cladocera были известны лишь из верхнекайнозойских отложений.

Д. Фрай (Freu, 1967), возможно, был одним из первых, кто выразил сомнение в столь позднем обособлении этой группы. Действительно, основываясь на новых данных, большинство исследователей (Fryer, 1995; Смирнов, 1971; Коровчинский, 2006 и др.) пришло к убеждению, что кладоцеры — древняя группа, имеющая, по-видимому, палеозойское происхождение. В настоящее время опубликованы описания девяти видов мезозойских кладоцер, относящихся к вымершим семействам Leptodorosididae Kotov (отр. CRYPTOPODA) и Prochydoridae Smirnov (с неясным таксономическим положением) и современному семейству Sididae Baird (отряд Stenopoda), а также эфипшиев кладоцер, принадлежащих представителям двух подродов *Daphnia* (O.F. Müller) и рода *Simocephalus* Schödler (отряд Anomopoda) (Смирнов, 1971; Fryer, 1991; Smirnov, 1992; Kotov, Korovchinsky, 2006; Kotov, 2007, 2009a, b; Kotov, Taylor, 2011). Имеются также описания двух видов палеозойских кладоцер: *Ebullitiocaris oviformis* из среднедевонской формации Райни (Anderson et al, 2004) и *Ebullitiocaris elatus* из пресноводных отложений карбона (Womack et al., 2012), но их принадлежность к данной группе вызывает сомнения. Основываясь на молекулярных данных, В.Сачерова и П. Хеберт (Sacherová, Hebert, 2003) высказали предположение, что главные линии хидорид возникли уже в середине палеозоя. Соответственно предковые формы кладоцер — «конхостраки» — должны были появиться значительно раньше. Однако их первые находки датируются верхним силуром (Walossek, 1995) или нижним девоном (Tasch, 1969). Очевидно, что главной причиной этого парадокса является неполнота палеонтологической летописи.

Согласно другой точке зрения (Старобогатов, 1970; Макрушин, 1992; Кауфман, 2005), предки кладоцер были обитателями моря. Это предположение основано на том, что фауна материковых водоемов сравнительно молода, и, хотя пресные воды никогда не были незаселёнными, в раннем палеозое их биота не могла иметь заметного развития. В то время не было ни континентальных водоемов, ни сформированной гидрографической сети в современном понимании, перенос продуктов терригенного разрушения мог осуществляться лишь небольшими временными потоками. Я.И. Старобогатов (1984) объяснял отсутствие отложений континентальных водоемов в додевонских слоях тем, что пресноводные экосистемы раннего палеозоя были ультраолиготрофными.

Ситуация изменилась с появлением сосудистой растительности. Самые ранние ее следы обнаружены в силуре (см. Кауфман, 2005). Она способствовала разделению амфибиотических ландшафтов на «настоящую сушу» и «настоящие пресноводные водоемы». На ранних этапах образования пресноводных водоемов большую роль в формировании их фауны и флоры играли вселенцы из моря. Заселение ими континентальных водоемов началось, вероятно, в верхнем силуре, а массовый характер приобрело в девоне–карбоне (Алексеев и др., 2001). Проникновение морских гидробионтов в пресные воды шло через обширные мелководья древних морей, эстуарии и лагуны, но основной путь проходил, вероятно, через обширные эпиконтинентальные моря, которые возникали в результате сильнейших регрессий Мирового океана (Бирштейн, 1949; Старобогатов, 1970; Цалолихин, 1992; Кауфман, 2005 и др.). Впадение крупных рек и поступление талой воды ледников приводило к опреснению этих водоемов (Зенкевич, 1933). При этом большая часть находившейся в них морской биоты погибала, но некоторым более эврибионтным организмам удавалось приспособиться к новым условиям. Из них формировалась пресноводная фауна.

Происходившие в разное время крупномасштабные геологические процессы приводили к восстановлению некогда потерянных связей этих опресненных водоемов с океаном, в результате чего их воды вновь осолонялись. При этом часть биоты, приспособленной к пресной воде, уходила в речные системы и через них попадала в бассейны других морей. Такие колебания солёности могли происходить как в одну, так и в другую сторону. Л.А. Зенкевич назвал это явление «солевыми пульсациями». По его мнению, они происходили неоднократно в истории Земли и вызывали крупные «волны» возникновения пресноводной фауны и флоры. Приспособление к новым условиям обитания сопровождалось всплеском видообразования (Кауфман, 2005).

Представление о неоднократном переходе морских организмов в пресные воды легло в основу концепции Г.Г. Мартинсона (1967) о палео-, мезо- и неолимничности пресноводной фауны, разработанной в основном на

примере моллюсков (Старобогатов, 1970) и подтвержденной на других пресноводных животных (Цалолихин, 1992). В соответствии с ней прогнозируется, что палеолимнические таксоны должны иметь более широкое распространение в континентальных водоемах, по сравнению с мезо- и неолимническими, поскольку они успели приспособиться ко всем типам водоемов, вплоть до пересыхающих луж. Я.И. Старобогатов (1970) применил эту концепцию к кладоцерам, поделив их на палео- и мезолимнических (неолимнических форм он не обнаружил), позже то же повторил А.В. Макрушин (1992). Вместе с тем никто из них не представил доказательств морского происхождения данной группы. Современные же морские виды кладоцер являются вторичноморскими, проникшими в море из континентальных водоемов путем их сноса реками (Мануйлова, 1964). По мнению Н.В. Аладина (1996), вселение их в Мировой океан произошло в миоцене.

Что касается предков кладоцер («*Conchostraca*»), то изначально они были, по-видимому, обитателями мелководных зон моря (Tasch, 1969, Друшиц, 1974; Кауфман, 2005 и др.). Первое проникновение их в континентальные водоемы произошло еще в верхнем силуре (Walossek, 1995) или девоне (Tasch, 1969). В конце палеозоя – начале мезозоя «конхостраки» достигли большого разнообразия и были очень широко распространены. Об этом свидетельствуют их массовые находки в опресненных морских, эстуарных и пресноводных отложениях. Некоторые виды сохраняли свою связь с морскими местообитаниями (морскими лагунами) вплоть до верхнего мела (Lana, Carvalho, 2002). В юрском и раннемеловом периоде «конхостраки» и кладоцеры обитали совместно в пресноводных озерах (Жерихин, 2003а). Но в середине мела «конхостраки», как и другие «крупные Branchiopoda», резко сократили свое разнообразие. Считалось, что в палеогене они совершенно исчезли из захоронений, поскольку населяли только временные водоемы, осадки которых, как правило, не сохраняются (Жерихин, 2003б). Однако находки «конхострак» в копролитах рыб, обитавших в эоценовом меромиктическом озере Мессель (Richter, Bazio, 2001), показывают, что это вытеснение не было полным.

В. Керфут и М. Линч (Kerfoot, Lynch, 1987) отметили, что наблюдаемые в мелу изменения в сообществе бранхиопод совпали по времени с появлением у рыб (главным образом, настоящих костистых (Teleostei)) нового способа питания – путем всасывания. Они предположили, что «крупные бранхиоподы», в том числе «конхостраки», были вытеснены во временные водоемы потому, что оказались неспособными выживать в условиях эффективного хищничества рыб. Кладоцеры, напротив, сохранили свое присутствие в постоянных водоемах. Более того, именно там живет большинство современных видов. Но состав фауны кладоцер сильно изменился по сравнению с мезозойской фауной (Котов, 2006).

Палеонтолог П. Тэш (Tasch, 1963) впервые обратил внимание на то, что ныне живущая «конхострака» *Cyclestheria hislopi* Sars очень похожа на форму, переходную от «конхострак» к кладоцерам. Эта точка зрения нашла очень широкую поддержку (Schminke, 1981; Martin, Cash-Clark, 1995; Richter et al., 2007 и др.). Большинство исследователей считает, и это подтверждают эмбриологические данные (см. Бойкова, 2010), что кладоцеры произошли от циклестерии — подобного предка путем педоморфоза. Молекулярно-генетические исследования подтвердили филогенетическое родство циклестерии и кладоцер (Richter et al., 2007). При конструировании филогенетического древа Branchiopoda неизменно получалась группировка Cyclestheria и четырех отрядов Cladocera, названная Cladoceramorpha (Ax, 1999). На этом основании семейство Cyclestheridae было выделено в отдельный отряд (см. Dumont, Negrea, 2002).

По палеонтологическим данным циклестериды известны с перми (Tasch, 1969). К ним относят 5 родов, 4 из которых — вымершие (Новожилов, 1960). Подавляющее большинство ископаемых находок циклестерид связано с неморскими отложениями. В современной фауне они представлены широко распространенным в тропиках видом *Cyclestheria hislopi* Sars (Dumont, Negrea, 2002), который встречается преимущественно в постоянных водоемах среди обильной погруженной растительности (Roessler, 1995). Это единственный среди крупных бранхиопод вид, способный сосуществовать вместе с рыбами.

Циклестерия и кладоцеры демонстрируют поразительное сходство в способах размножения и развитии яиц. Им свойственен так называемый циклический партеногенез (чередование партеногенетического и гамогенетического размножения) и, соответственно, два типа яиц. Преобладает партеногенетическое размножение, при котором яйца и эмбрионы полностью развиваются внутри дорсальной выводковой камеры. Развитие обоих типов яиц эмбрионизовано. Сообщение об обнаружении хейлофорных личинок в одной из популяций циклестерии представляется сомнительным (см. Бойкова, 2010).

В отличие от циклестерии и кладоцер, «конхостраки» отряда Spinicaudata размножаются исключительно гамогенетическим способом, они откладывают покоящиеся яйца (цисты), развитие которых проходит во внешней среде через 5–7 личиночных стадий (Olesen, 2004). Представление о том, что виды, относящиеся к семейству Limnadiidae, размножаются партеногенетически, оказалось ошибочным. Выяснилось, что *Limnadia lenticularis* (L.) — самооплодотворяющийся гермафродит, а *Eulimnadia texana* Packard и близкие к ней виды, чьи популяции представляют собой смесь из гермафродитов и самцов, обнаруживают особый редкий тип размножения (androdioecy) (см. Dumont, Negrea, 2002).

Вместе с тем, морфологически циклестерия мало отличается от спиникаудат, так как она сохраняет все основные черты их дефинитивной организации. Ее сходство с кладоцерами сводится, по существу, к двум признакам — наличию слитого сложного глаза и дистальному расположению эстетасков на антеннулах. Однако эти признаки не уникальны. У некоторых спиникаудат, таких как *Caenestheriella* sp., сложные глаза слились в той же степени, что у циклестерии и кладоцер (Richter et al., 2007), а у самцов циклестерии эстетаски располагаются не дистально, как у самок, а вдоль переднего края антеннулл (Olesen, 1999).

Э. Рёсслер (Roessler, 1995) обратил внимание на то, что циклестерия (следовательно, и кладоцеры) и спиникаудаты демонстрируют не только разные способы, но и разные стратегии размножения, которые он назвал «К» и «Г» стратегиями соответственно. Очевидно, он имел в виду концепцию жизненных циклов («К» и «Г» отбора), предложенную Р. Мак Артуром и Э. Уилсоном (см. Бигон и др., 1989). Она исходит из факта существования двух противоположных типов местообитаний. Согласно ей, популяции, подверженные «К»-отбору, существуют в предсказуемых сезонных местообитаниях, подвергающихся слабым колебаниям параметров среды. Эти местообитания благоприятствуют крупным размерам родителей и потомства, более растянутому периоду размножения, меньшей доле ресурсов, направляемых на размножение, более крупному и более малочисленному потомству. Напротив, популяции, формируемые «Г»-отбором, существуют в непредсказуемых, эфемерных местообитаниях. У них прогнозируется мелкий размер, ускоренное созревание, более высокая доля ресурсов, направляемых на размножение, и более крупное, следовательно, более многочисленное потомство.

Известно, что партеногенетическая самка *C. hislopi* в течение своей жизни откладывает около 7 кладок, не более 25 яиц в каждой, диаметр яйца около 240 мкм (Roessler, 1995). Партеногенетическая самка *Daphnia magna* откладывает 16–18 кладок по 35–55 яиц (максимум 94) в каждой, диаметр яйца около 300 мкм (Botnariuc et al., 1960, цит. по Dumont, Negrea, 2002). Плодовитость остальных кладоцер значительно меньше. Спиникаудаты, напротив, продуцируют в течение жизни всего 3–4 кладки по 400–2500 яиц (цист) в каждой, диаметр яиц 90–200 мкм (Botnariuc, 1947 цит. по Dumont, Negrea, 2002). Таким образом, самка циклестерии в течение своей жизни откладывает не более 200 крупных яиц, самка кладоцер — не более 1000 крупных яиц, а самка спиникаудат — 1600–10000 мелких яиц (цист). Следует, однако, учесть, что партеногенетические яйца циклестерии и кладоцер развиваются без диапаузы, рекрутируя все новые и новые поколения самок. Эти данные подтверждают справедливость высказывания Э. Рёсслера о разных стратегиях размножения этих ракообразных и дают основание предполагать, что стратегия одних (кладоцер и циклестерии) сформировалась в условиях постоянных водоемов, а стратегия других (спиникаудат) — в условиях временных водоемов.

Заметим, что в палеозое и мезозое «конхостраки» жили в водоемах иного типа, чем сейчас (см. выше). Тэш (Tasch, 1963) высказал предположение, что в то время стратегия их размножения могла быть иной. Поводом послужила находка яиц у жившей в карбоне *Cornia cebennsis* (семейство Limnadiidae). Яйца оказались крупнее, а их количество меньше, чем у современных форм. П. Тэш считал, что крупный размер яиц мог отражать переход от морского обитания к пресноводному. Адаптации морских видов к обитанию в пресной воде шли, по-видимому, в двух направлениях: поддержание осмотического гомеостаза через выработку системы гиперосмотической осморегуляции и обеспечение возможности размножения через поддержание жизнеспособности гамет и эмбрионов, наиболее чувствительных к изменению среды (Аладин, 1996). К репродуктивным адаптациям Н.В. Аладин относит переход от наружного оплодотворения к внутреннему, образование толстых яйцевых оболочек, яйцевиворождение (эмбрионизацию развития) и живорождение.

Й. Ульсен (Olesen, 1999) полагает, что общему предку кладоцер и циклестерии уже было свойственно эмбрионизованное развитие яиц. Необходимым условием для этого, как известно, является увеличение запаса желтка. В яйцах большинства кладоцер его так много, что во время эмбриогенеза он не расходуется полностью. В покоящихся яйцах желток служит, по-видимому, не только источником питания зародыша. В.С. Ильин (Pjin, 1935, цит. по Макрушину, 1985) пришел к выводу, что запасные питательные вещества, содержащиеся в семенах растений, делают их устойчивыми к обезвоживанию и низким температурам. А.В. Макрушин выделил несколько типов строения желтка у кладоцер. Исходным для них он считает негомогенный крупнозернистый желток с жировыми вакуолями, который свойственен партеногенетическим яйцам (кроме яиц *Leptodora Lilljeborg* и *Ilyocryptus Sars*) и тем гамогенетическим яйцам, которые не подвергаются обезвоживанию или промораживанию. Другой тип желтка — желток мелкозернистый, гомогенный без жировых вакуолей, его называют «эфиллоподным» за сходство с желтком покоящихся яиц крупных бранхиопод. Он характерен для тех видов кладоцер, покоящиеся яйца которых вынуждены находиться в крайне суровых условиях — на дне пересыхающих водоемов или вмерзать в лед. Этот тип желтка обнаружен у покоящихся яиц *Diaphanosoma Fischer* (Stenopoda), Moinidae и Daphniidae (Anomopoda). Близкий к нему тип желтка встречается у покоящихся яиц некоторых Macrothricidae и Chydoridae (Anomopoda). По мнению А.В. Макрушина, эфиллоподный тип желтка вторичен, возник в разных отрядах и семействах кладоцер независимо.

Прямое отношение к тому, что первично для кладоцер — приспособленность к жизни в лужах или в озерах — имеют следующие рассуждения А.В. Макрушина (1979). Он обращает внимание на то, что в озерах и морях необходимость смены способа размножения возникает всего один раз в году — осенью. В это время самки кладоцер переходят от партеногенеза к гамогенезу. Способностью переходить от гамогенеза к партеногенезу большинство озерных и морских видов не обладает, как не обладает ею циклестерия, она погибает после того, как отложит единственную в своей жизни кладку очень крупных покоящихся яиц (Roessler, 1995). Иначе обстоит дело у Daphniidae и Moinidae — обитателей луж. Они переходят не только от партеногенеза к гамогенезу, но, при необходимости, и, наоборот — от гамогенеза к партеногенезу. Такая высокая пластичность их воспроизводительной системы имеет, очевидно, позднее происхождение.

Вышеприведенные факты свидетельствуют о том, что те адаптации кладоцер, которые обеспечивают их выживание в жестких условиях временных водоемов — эфиллоподный тип желтка и более высокая пластичность системы размножения — вторичны. Из этого следует, что кладоцеры возникли, скорее всего, не во временных, а в постоянных водоемах типа озер и уже оттуда расселились по всем другим водоемам. Это подтверждает и присущая им стратегия размножения (см. выше).

Выражаю благодарность Коровчинскому Н.М. за прочтение и редактирование рукописи статьи, а также Котову А.А. за помощь в ознакомлении с новой литературой.

Список литературы

- Аладин Н.В. Соленостные адаптации Ostracoda и Branchiopoda // Труды ЗИН РАН. 1996. Т. 265. 204 с.
- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. 2001. Вып. 5. 124 с.
- Бенинг А.Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси: Грузмедгиз, 1941. 384 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Бирштейн Я.А. Некоторые проблемы происхождения и эволюции пресноводной фауны // Усп. совр. биол. 1949. Т. 27, Вып. 1. С. 119–40.
- Бойкова О.С. К вопросу о происхождении Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) // Экология водных беспозвоночных. Сборник материалов международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. 2010. С. 45–48.
- Друщиц В.В. Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во Московского ун-та. 1974. 528 с.
- Жерихин В.В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Тов. Научн. Изд. КМК, 2003а. С. 64–76.
- Жерихин В.В. Мезозойская биота: персистенция // Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Тов. Научн. Изд. КМК, 2003б. С. 131–138.
- Зенкевич Л.А. Некоторые моменты зоогеографии Северного Полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом // Зоол. ж. 1933. Т. 12, Вып. 4. С. 17–34.
- Кауфман Э.С. Происхождение биоты континентальных водоемов. Петрозаводск: Ин-т водн. проблем Севера, КарНЦ, 2005. 258 с.
- Котов А.А. Морфология, систематика и филогения ветвистоусых ракообразных отряда Anomopoda (Crustacea, Branchiopoda) // Автореф. дисс. докт. биол. наук. М., 2006. 44 с.
- Макрушин А.В. Адаптации первичноводных животных к обитанию в континентальных водоемах (на примере Cladocera) // Ж. общ. биол. 1979. Т. 40, № 5. С. 698–705.
- Макрушин А.В. Ангидробиоз первичноводных беспозвоночных: сохранение жизнеспособности в высушенном состоянии. Л., 1985. 104 с.
- Макрушин А.В. Эволюция воспроизводительной системы ветвистоусых ракообразных // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб: Гидрометеоздат, 1992. С. 46–64.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. инст. АН СССР. М.-Л.: Наука, 1964. 327 с.
- Мартинсон Г.Г. Проблема происхождения фауны Байкала // Зоол. ж. 1967. Т. 46, Вып. 10. С. 1594–1597.
- Новожилов Н.И. Подкласс Gnathostraca // Основы палеонтологии (Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные). М.: Наука, 1960. С. 216–253.
- Смирнов Н.Н. Новый вид рода Archedaphnia (Cladocera, Crustacea) из Юрских отложений Забайкалья // Палеонтол. ж. 1971. № 3. С. 119–121.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Старобогатов Я.И. Эволюция пресноводных экосистем // Тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 223. С. 24–33.
- Цалолихин С.Я. Жизнь в пресных водах: происхождение и развитие // Природа. 1992. № 2. С. 66–73.
- Anderson L.I., Crighton W.R. B., Hass H. A new univalve crustacean from the Early Devonian Rhynie chert hot-spring complex // Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sci. 2004. V. 94. P. 355–369.
- Ax P. Phyllopodomorpha // Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. Mainz: G. Fischer, 1999. P. 156–168.
- Banta A.M. The elimination of the male sex in the evolution of some lower animals // Sci. Monthly. 1930. V. 30, № 1. P. 59–65.
- Dumont H.J., Negrea S.V. Introduction to the class Branchiopoda // Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 19. Leiden: Backhuys Publishers, 2002. 398 p.
- Ekman S. Die Phyllopoden, Cladoceren und freischwebenden Copepoden der nordschwedische Hochgebirge. Ein Beitrag zur Tiergeographie, Biologie und Systematik der arktischer, nordischen und mitteleuropaischen Arten // Zool. Jb. Syst. 1904. V. 21. P. 1–170.
- Forró L., Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Petrusek A. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. V. 595. P. 177–184.
- Frey D.G. Cladocera in space and time // Proc. Symp. Crustacea, Marine Biol. Ass., Mandapan Camp, India. 1967. P. 1–9.
- Fryer G. A daphnid ephippium (Branchiopoda: Anomopoda) of Cretaceous age // Zool. J. Linn. Soc. 1991. V. 102. P. 163–167.
- Kerfoot W.C., Lynch M. Branchiopod communities: association with planktivorous fish in space and time // In: Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities. Hanover Univ. Press of New England. 1987. P. 367–378.
- Korovchinsky N.M. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) as a relict group // Zool. J. Linn. Soc. 2006. V. 147. P. 109–124.
- Kotov A.A. Jurassic Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) with a description of an extinct Mesozoic order // J. Nat. Hist. 2007. V. 41 (1–4). P. 13–37.
- Kotov A.A. New finding of Mesozoic ephippia of the Anomopoda (Crustacea: Cladocera) // J. Nat. Hist. 2009a. V. 43. P. 523–528.
- Kotov A.A. A revision of the extinct Mesozoic family Prochyridae Smirnov, 1992 (Crustacea: Cladocera), with a discussion of its phylogenetic position // Zool. J. Linn. Soc. 2009b. V. 155. P. 253–265.
- Kotov A.A., Korovchinsky N.M. First record of fossil Mesozoic Ctenopoda (Crustacea, Cladocera) // Zool. J. Linn. Soc. 2006. V. 146. P. 269–274.
- Kotov A.A., Taylor D.J. Mesozoic fossils (> 145 Mya) suggest the antiquity of the subgenera of *Daphnia* and their coevolution with chaoborid predators // BMC Evolut. Biol. 2011. 129.
- Lana C.C., Carvalho I.S. Cretaceous conchostracans from Potiguar Basin (northeast Brazil): relationships with West African conchostracan faunas and palaeoecological inferences // Cretaceous research. 2002. V. 23. P. 351–362.

- Martin J.W., Cash-Clark C.E. The external morphology of the onychopod “cladoceran” genus *Bythotrephes*, with notes on the morphology and phylogeny of the order Onychopoda // Zool. Scr. 1995. V. 24. P. 61–90.
- Olesen J. Larval and post-larval development of the branchiopod clam shrimp *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Conchostraca, Spinicaudata) // Acta Zoologica (Stockholm) 1999. V. 80. P. 163–184.
- Olesen J. On the ontogeny of the Branchiopoda (Crustacea): contribution of development to phylogeny and classification // In: G. Scholtz (ed.), Crustacean Issues 15. Evolutionary developmental biology of Crustacea. Abingdon, Exton (PA) and Tokyo: A.A. Balkema Publishers. 2004. P. 217–269.
- Richter G., Bazio S. Traces of a limnic food web in the Eocene lake Messel – a preliminary report on fish coprolite analysis // Palaeo. 2001. V. 166. P. 345–368.
- Richter S., Olesen J., Wheeler W. C. Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) based on a combined analysis of morphological data and six molecular loci // Cladistics. 2007. V. 23. P. 1–36.
- Roessler E.W. Review of Colombian Conchostraca (Crustacea) – ecological aspects and life cycles – family Cyclestheriidae // Hydrobiologia. 1995. V. 298. P. 113–124.
- Sacherová V., Hebert P.D.N. The evolutionary history of the Chydoridae (Crustacea: Cladocera) // Biol. J. Linn. Soc. 2003. V. 79. P. 629–643.
- Schminke N.K. Adaptation of Bathynellacea (Crustacea, Syncarida) to life in interstitial (“Zoea Theory”) // Int. Revue. ges. Hydrobiol. 1981. V. 66. P. 575–637.
- Smirnov N.N. Mesozoic Anomopoda (Crustacea) from Mongolia // Zool. J. Linn. Soc. 1992. V. 104. P. 97–116.
- Tasch P. Evolution of the Branchiopoda // In: Phylogeny and evolution of Crustacea. Cambridge, Mass. 1963. P. 145–157.
- Tasch P. Branchiopoda // In: Treatise of Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda. 1969. V. 4, № 1. P. 128–191.
- Wagler E. 1937. Crustacea // Tierwelt Mitteleuropas. 2. 224 p.
- Walossek D. The Upper Cambrian *Rehbachella*, its larval development, morphology and significance for the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea // Hydrobiologia. 1995. V. 298. P. 1–13.
- Weismann A. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden // Z. wiss. Zool. 1880. Bd. 33. S. 55–270.
- Womack T., Slater B.J., Stevens L.G., Anderson L.I., Hilton J. First cladoceran fossils from the Carboniferous: Palaeoenvironmental and evolutionary implications // Palaeo. 2012. V. 344–345. P. 39–48.

ДОЛЯ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКОВ В СООБЩЕСТВАХ ТРЕХ ПРУДОВ (ПЕНЗЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В.А. Бурдова

*Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского
ул. Лермонтова, 37, Пенза, 440602, Россия, e-mail: viktoriya0606@mail.ru*

Зоопланктон используется как система биоценологического уровня в индикационных целях при диагностике состояний озерных экосистем как стадий их естественного развития и при оценке изменений этого процесса под влиянием антропогенных факторов. Такая возможность основывается на использовании характеристик структурно-функциональной организации сообществ зоопланктона в озерах разного трофического типа. Одна из таких характеристик — соотношение коловраток и раков. Средние величины отношения биомасс ветвистоусых раков и коловраток (при практически одинаковых выборках) в эвтрофных озерах почти в 3.5 раза ниже, чем в олиготрофных. Это свидетельствует о меньшей доле ракообразных по сравнению с коловратками и, следовательно, меньшей кормовой ценности более мелкого в целом зоопланктона эвтрофных озер по сравнению с олиготрофными (Андроникова, 1996). Пруды более интенсивно, чем озера используются как места отдыха людей, для рыбной ловли, запасаания воды и других нужд человека. Поэтому также актуально знание их трофического состояния.

Цель настоящей работы — изучить долю ветвистоусых раков в зоопланктонных сообществах Арбековского пруда г. Пенза и Тоузаковского с Сытинским в Лунинском р-не. Первый пруд находится в городской черте и используется горожанами как пляж и место для рыбалки, два других — в сельской местности эксплуатируются менее интенсивно. Проточность и размеры городского водоема немного больше, чем Тоузаковского и Сытинского. Последний отличается более низким содержанием детрита. Температура воды в июне и июле самая высокая в Тоузаковском пруду, а в Сытинском самая низкая. Измерения проводили в течение 2011 г. С мая по август ежемесячно пробы (10 л поверхностной воды) брали на трех станциях по берегам каждого из прудов, фиксировали 4%-м формалином. Всего обработано 36 проб. Организмы идентифицировали до вида. Число особей каждого вида животных подсчитывали в камере Богорова. В ходе анализа определяли структурные показатели сообщества: видовой состав, численность (тыс. экз./м³), доминирующие виды, соотношение таксономических групп. Все полученные параметры обрабатывали с помощью программы MS Excel 2002.

За период исследования в прудах было обнаружено 30 видов коловраток, 12 видов ветвистоусых раков, а также циклопы и их личинки (науплиусы). Среди коловраток многочисленны виды родов *Trichocerca* (обитатели зарослей), *Brachionus*, *Keratella*, *Lecane*. По способу питания и передвижения в пространстве среди гидробионтов организмы, добывающие пищу: в толще воды — 11; с поверхности с субстрата — 29 и 2 прикрепленные к субстрату и способные к плаванию. По способу питания среди них бактериофаги, трипто-бактериофаги, фито- и зоофаги. 13 видов коловраток встречаются в трех прудах; 7 — общие для Арбековского и Сытинского; один — общий для Лунинских прудов; три — встречаются в Арбековском и Тоузаковском прудах. Есть немного видов, отмеченных только в одном из прудов.

Во всех прудах обитают четыре вида ветвистоусых раков *Bosmina longirostris* (Müller, 1785); *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862; *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785); *Scapholeberis mucronata* (Müller, 1776). *Alona affinis*

встречается в Арбековском и Сытинском водоемах; *Daphnia* sp. — в Лунинских прудах; четыре вида (*Alona quadrangularis* (Müller, 1785); *Daphnia cucullata* Sars, 1862; *D. longispina* Müller, 1785; *Simocephalus exspinosus* (De Geer, 1778) встречаются только в Арбековском, а два (*Alona costata* Sars, 1862; *Eurycercus lamellatus* (Müller, 1785) — в Сытинском прудах.

Арбековский пруд прогревается быстрее, поэтому уже в мае плотность зоопланктона самая высокая и летом постепенно снижается. В Тоузаковском и Сытинском прудах численность также снижается до июня, но с меньшей стартовой величины, а в июле вслед за температурой значительно возрастает. При этом численность зоопланктона в Тоузаковском пруду в 5 раз выше, по сравнению с Сытинским. В августе во всех прудах с понижением температуры, численность зоопланктонного сообщества падает.

В Арбековском пруду в течение всего вегетационного сезона преобладают коловратки (табл.). В этот же период исследования, только весной (май) в зоопланктоне Лунинских прудов высокая доля коловраток, летом в Сытинском и Тоузаковском водоемах доля клadoцер увеличивается, но в Тоузаковском пруду в августе раки почти исчезают. В Тоузаковском пруду в августе температура снизилась относительно июля более стремительно, чем в Сытинском (на 2 °C), что и повлекло перестройку сообщества зоопланктона.

Таблица. Соотношение коловраток, ветвистоусых и веслоногих раков (%) в трех пензенских прудах в 2011 г.

Таксономические группы	Арбековский				Сытинский				Тоузаковский			
	май	июнь	июль	август	май	июнь	июль	август	май	июнь	июль	август
Rotifera	43	63	78	72	61	40	3	27	92	4	4	96
Cladocera	6	7	3	7	27	20	86	45	0	61	89	1
Copepoda	51	30	19	21	12	40	11	28	8	35	7	3

Соотношение таксономических групп в Арбековском и Тоузаковском прудах с состоянием в 2010 г. почти не изменилось. В составе доминантов Сытинского и Тоузаковского прудов следующие клadoцеры: *B. longirostris*, *C. pulchella*, *S. mucronata*.

По всем структурным параметрам, а также динамике сообщества зоопланктона Арбековского и Лунинских прудов отличаются. В городском пруду, который испытывает большую антропогенную нагрузку, зоопланктеры мельче и хуже развиваются. Следовательно, здесь хуже кормовая база для рыб, а также к концу лета водоем более эвтрофирован.

Список литературы

Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб: Наука, 1996. 189 с.

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА POLYPHEMUS (CLADOCERA, ONYCHOPODA)

Л.Г. Буторина

ФНБУ ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН,

п. Борок Некоузского района Ярославской области, 152742, Россия, lgbut@mail.ru

Род *Polyphemus* O.F. Müller, 1785 составляет наиболее древнюю группу Cladocera, морфологически близкую к исходной форме Branchiopoda — Esteridae. Род насчитывает два вида: *P. exiguus* Sars, 1897 — эндемик Каспийского моря и пресноводный *P. pediculus* (Linnaeus, 1761). *P. pediculus* встречается в равнинных и горных водоемах Северной Америки, Европы, Азии, на Камчатке, Японских островах, обитает в озерах, реках, водохранилищах, болотах, во временных водоемах и скальных лужах Северного полушария от Гренландии до Сицилии (Буторина, 1990; Xu et al., 2009). Рачок предпочитает пресноводные мелководья, но прекрасно живет в больших озерах над глубинами до 30 м (Буторина, 1978; McNaught, 1966), а также в опресненных участках Балтийского и Аральского морей (Буторина и др., 1975).

По мнению Ксю с соавторами (Xu et al., 2009) *P. pediculus* появился в пресных водоемах 10–4 млн. лет до н.э. Его родиной послужили северные, возможно горные незамерзающие водоемы (Буторина, 2005; Xu et al., 2009). Расселение вида по разным континентам и водоемам происходило многократно и происходит постоянно с помощью покоящихся яиц, переносимых тающими ледниками и мигрирующими птицами. В некоторых водоемах покоящиеся яйца вида претерпели длительное оледенение и претерпевают постоянное сезонное промерзание, а в других — не подвергаются такому испытанию. Период активной жизнедеятельности популяции протекает при длине светового дня 12–17.5 часов и температуре воды от 2–8 до 23–25 °C (Буторина, 2010). При других условиях популяция переходит в состояние эмбриональной диапаузы, которая может длиться от 4–5 мес. до десятка лет (Буторина, 2005; Pesta, 1925).

До последнего времени считалось, что *P. pediculus*, как и многие планктонные ракообразные, космополит, поскольку особи из географически изолированных локальных популяций морфологически идентичны. Генетические исследования Ксю с соавторами (Xu et al., 2009) выявили значительную молекулярную дивергенцию особей как на меж- так и на внутри- континентальных уровнях, наличие внутри вида нескольких ярко выраженных, обособленных и далеко разошедшихся филогенетических групп. По мнению авторов *P. pediculus* явля-

ется древним видовым комплексом, состоящим, по крайней мере, из девяти высоко дивергентных и в значительной степени аллопатрических криптических видов.

Цель данной работы состояла в определении направления и степени индивидуальной изменчивости *P. pediculus*, обитающего в пресноводных мелководьях в районе Рыбинского водохранилища, в установлении особенностей морфометрических изменений особей разного возраста, пола и разных поколений, составляющих одну локальную популяцию на протяжении вегетационного сезона, в выявлении фенетически консервативных признаков, которые могут быть использованы в таксономических целях.

Рачков отбирали сачком из одной и той же стаи локальной популяции, находящейся на одном месте в выростном пруду экспериментальной базы ИБВВ на берегу Рыбинского водохранилища. Отбор проб происходил ежедневно в утренние часы суток, начиная с последних чисел апреля и до начала октября. В лаборатории принесенную пробу переливали в широкий кристаллизатор, из которого в течение дня отбирали особей для морфометрических исследований. Всего за сезон было обработано 1265 особей разного возраста, пола из разных поколений. У каждой особи анализировали 11 линейных (пластических) и 6 меристических признаков. Замер длины тела, хвостовых стебля и щетинок осуществляли под биноклем МБИ-1 при увеличении 4×8. Длину свободных члеников антеннул (Ant I), общую длину отпрепарированных плавательных антенн (Ant II), их отдельных частей, верхушечных щетинок и подсчет щетинок на третьих члениках эндоподитов грудных ног I–III пары производили под световым микроскопом при увеличении 9×7 и 20×7. Полученные данные были обработаны статистически по методу вариационного анализа с помощью компьютерной программы Statistica 6. Определены среднеарифметические размеры тел и их отдельных частей, среднеквадратические отклонения величин, ошибки, коэффициенты вариации, соотношение длины тела с его отдельными частями и между собой. Сравнение Ant II разных особей проводили по длине их наиболее стабильных частей: основания, ветвей, верхушечных щетинок и их суммарной величине (Буторина, 1995). Средний уровень индивидуальной изменчивости определяли как $\sum Cv/n\%$, где Cv — коэффициенты вариации исследуемых признаков, n — число исследуемых признаков.

Проведенные исследования показали, что размеры, антенн и вооружение грудных ног *P. pediculus* претерпевают значительные изменения на протяжении вегетационного сезона. Направление и степень изменчивости особей и поколений, составляющих одну локальную популяцию, определяется возрастом, полом рачков и сезонном их обитании в водоеме.

Одни и те же систематические признаки вида имеют различную амплитуду колебаний у рачков разного возраста и пола. Длина тела наиболее вариабельна у неполовозрелых особей и самок, хвостового отдела — у молодки и разнополых особей (табл. 1). Изменение длины плавательных антенн происходит у неполовозрелых в основном за счет колебаний длины их оснований, а у половозрелых особей — ветвей (табл. 2).

Таблица 1. Длина тела и хвостового отдела (мм) *P. pediculus* разного возраста и пола в локальной популяции на протяжении вегетационного сезона

Особь	Длина тела			Длина хвостового отдела						
	n	M ± m	Cv%	стебель			щетинок			
				n	M ± m	Cv%	n	M ± m	Cv%	
Самки	Неполовозрелые	189	0.399 ± 0.005	15.80	220	0.187 ± 0.003	24.20	225	0.228 ± 0.003	21.16
	партеногенетические	273	0.622 ± 0.006	16.03	284	0.310 ± 0.003	15.17	273	0.352 ± 0.003	12.81
	гамогенетические	122	0.643 ± 0.010	17.05	123	0.344 ± 0.005	16.41	116	0.389 ± 0.006	15.60
	Самцы	26	0.612 ± 0.018	14.33	34	0.313 ± 0.009	16.59	25	0.370 ± 0.013	16.93

Таблица 2. Длина отдельных частей Ant II (мм) *P. pediculus* разного возраста и пола в локальной популяции на протяжении вегетационного сезона

Особь	Основание Ant II			Ветви Ant II			Верхушечные щетинок Ant II			
	n	M ± m	Cv%	n	M ± m	Cv%	n	M ± m	Cv%	
Самки	Неполовозрелые	206	0.145 ± 0.002	17.16	249	0.159 ± 0.001	13.53	106	0.114 ± 0.004	31.70
	партеногенетические	270	0.210 ± 0.002	13.93	306	0.206 ± 0.002	15.18	110	0.168 ± 0.003	20.49
	гамогенетические	121	0.204 ± 0.002	12.29	141	0.203 ± 0.003	18.55	41	0.183 ± 0.003	8.83
	Самцы	25	0.188 ± 0.014	14.01	30	0.199 ± 0.006	16.02	13	0.156 ± 0.009	19.18

Интенсивность и направление изменчивости меняется у одной и той же особи с ее переходом в половозрелое состояние и различно у рачков одного возраста и пола в каждом новом поколении в связи с быстрой сменой условий обитания в пресноводном мелководье. Сезонная изменчивость вида выражена наиболее сильно. Длина тела, его отдельных частей, количество щетинок в наружных и внутренних рядах третьих члеников эндоподитов грудных ног различна у весенних, летних и осенних поколений особей одного и того же возраста и пола. Весной и особенно осенью при низкой температуре среды и уже коротком световом дне *P. pediculus*, как и большинство *Cladocera*, крупнее, чем летом при максимальной температуре среды и длительности светового дня (Мануйлова, 1964; Буторина, 2010). У весенних, летних поколений неполовозрелых и весенних поколений самцов доминируют по длине плавательные антенны, а у осенних неполовозрелых и летне-осенних самцов — хвостовой отдел (стебель + щетинок). Сезонная изменчивость самок носит иной характер: весной и осенью у них доминирует хвостовой отдел, а летом — Ant II.

Количество щетинок на третьих члениках эндоподитов грудных ног варьирует у одной и той же особи *P. pediculus* на ногах одной пары, различно в разных рядах на одном членике эндоподита. Наружные ряды щетинок ног I пары вооружены сильнее, чем внутренние, а на ногах II–III пары — внутренние (табл. 3).

Таблица 3. Количество щетинок на третьих члениках эндоподитов грудных ног I–III пары *P. pediculus* разного возраста и пола в одной локальной популяции на протяжении вегетационного сезона

Особь	Ноги I пары			Ноги II пары			Ноги III пары			
	наружный – внутренний ряд щетинок			наружный – внутренний ряд щетинок			наружный – внутренний ряд щетинок			
	n	M ± m	Cv%	n	M ± m	Cv%	n	M ± m	Cv%	
Неполовозрелые	423	7.9 ± 0.1 – 7.8 ± 0.1	16.3–13.4	422	5.1 ± 0.1 – 5.5 ± 0.1	13.7–16.6	416	3.1 ± 0.1 – 3.8 ± 0.1	19.0–15.2	
Самки	Партеногенетические	537	8.6 ± 0.1 – 8.2 ± 0.0	10.1–10.3	540	4.9 ± 0.1 – 5.9 ± 0.1	19.3–13.6	528	3.3 ± 0.1 – 3.8 ± 0.1	15.0–15.3
		Гамогенетические	242	9.6 ± 0.1 – 8.8 ± 0.1	8.5–7.4	252	5.9 ± 0.1 – 6.9 ± 0.1	10.3–8.3	248	3.5 ± 0.1 – 4.4 ± 0.1
Самцы	48		9.2 ± 0.3 – 8.7 ± 0.2	11.1–9.2	45	6.4 ± 0.3 – 7.0 ± 0.4	20.1–25.5	50	4.4 ± 0.3 – 4.7 ± 0.2	32.8–21.9

Число щетинок в обоих рядах увеличивается с переходом особи в половозрелое состояние и от весны к осени. Вооружение ног I пары подвержено более значительной возрастной, половой и сезонной изменчивости, особенно у неполовозрелых рачков и партеногенетических самок. У разнополовых оно варьирует слабее, особенно у гамогенетических самок. Третьи членики ног I–II пары разнополовых особей содержат на 1–3 щетинки больше, и их количество менее варибельное, чем у партеногенетических самок.

Особое положение занимают новорожденные и перелинявшие один раз неполовозрелые II стадии, вышедшие из покоящихся яиц (Butorina, 2011). Вооружение грудных ног у них ближе к половозрелому каспийскому *P. exiguus*, чем к неполовозрелым рачкам, вышедших из субитанных яиц, и тем более к взрослым особям пресноводного *P. pediculus*.

Средний уровень индивидуальной изменчивости локальной популяции *P. pediculus* составляет 19.6%, что значительно выше, чем у других Cladocera (Ревенко, 1980). Индивидуальная изменчивость неполовозрелых *P. pediculus* несколько выше половозрелых, тогда как у большинства Cladocera она более значительна у взрослых особей (Мануйлова, 1964). Средний уровень изменчивости неполовозрелых *P. pediculus* за вегетационный сезон ($\sum Cv/n$ %) составляет 17.6%, а половозрелых 15.6% (табл. 1–3). Индивидуальная изменчивость самцов выше, чем самок: $\sum Cv/n$ % = 16.4% и 13.0–14.7 % соответственно. Партеногенетических самок — больше, чем гамогенетических.

Фенотипическая изменчивость затрагивает все систематические признаки вида. Линейные признаки у *P. pediculus* более варибельны, чем меристические. Их $\sum Cv/n$ % = 25.9 и 15.3% соответственно. Средний уровень изменчивости линейных признаков неполовозрелых составляет 20.1%, меристических — 15.9%, а половозрелых — 17.8 и 14.1% соответственно. Среди половозрелых особей наиболее варибельны линейные и меристические признаки у самцов, что противоречит общепринятому мнению о наличии у разнополовых особей Cladocera более выраженных диагностических морфологических признаков, чем у партеногенетических самок (Kotov et al., 2009). Их $\sum Cv/n$ % = 18.0 и 15.3%. Изменчивость партеногенетических самок выше (14.7%), чем гамогенетических (12.7%), у которых меристические признаки наиболее стабильны ($\sum Cv/n$ % = 10.5%).

Особый характер изменчивости имеют неполовозрелые, выходящие из покоящихся яиц ранней весной (Butorina, 2011). Они появляются в водной среде на более ранней стадии развития, чем рачки из субитанных яиц. Средний уровень их изменчивости составляет 11.4%. Он ниже, чем у неполовозрелых, вышедших из субитанных яиц и половозрелых партеногенетических самок, как наблюдается у многих Cladocera. Их линейные и меристические признаки в отличие от неполовозрелых особей из субитанных яиц и половозрелых рачков меняются в равной степени - $\sum Cv/n$ % = 11.3–11.6%.

Таким образом, все систематические признаки вида подвержены значительной индивидуальной изменчивости во времени. Они обеспечивают адаптацию особей к конкретным условиям существования, крайне нестабильны и потому имеют ограниченное значение для систематики (Майр, 1947). Фенетически консервативны у *P. pediculus* только следующие морфометрические признаки, которые и могут служить диагностическими признаками пресноводного мелководного вида:

1. Ant I самок вооружены 5 эстетасками, а самцов — 6.
2. Тело рачков превышает длину хвостового стебля в 1.7–2 два раза, почти равно или несколько короче длины хвостового отдела (стебель + щетинки).
3. Хвостовые щетинки незначительно превышают длину хвостового стебля.
 1. Тело длиннее плавательных антенн (основание + ветви) в 1.5–1.8 раза, слегка превышает или равно длине Ant II с верхушечными щетинками и меньше ее общей длины (кокка + основание + ветви + верхушечные щетинки).
5. Ветви Ant II длиннее верхушечных щетинок в 1.2–1.5 раз.
6. Третьи членики эндоподитов грудных ног партеногенетических самок наиболее часто несут в наружных и внутренних рядах щетинок: на I паре 8–8, на II — 5–6 и на III — 3–4

7. Третьи членики эндоподитов грудных ног I–II пары гамогенетических самок и самцов несут на 1–3 щетинки больше, чем у партеногенетических самок. На I паре наиболее часто 10–9 щетинок, на II — 6–7 и на III — 4–4.

Проведенные исследования показали, что фенотип *P. pediculus* отличается необычайной пластичностью. Степень и направление индивидуальной изменчивости вида достаточно широки, что позволяет высказать предположение о широте контролирующих ее генетических факторов и наличии у *P. pediculus* генетического полиморфизма. Данное предположение подтверждается генетическими исследованиями Ксю с соавторами (Xu et al., 2009). Пластичность индивидуального развития *P. pediculus* приводит, как и у многих других животных, к формированию одного и того же фенотипа при разных условиях существования и «оказывает на эволюцию задерживающее влияние» (Майр, 1968, с. 128). По мнению Ксю с соавторами, вид «характеризуется выраженным морфологическим застоем» (Xu et al., 2010, p. 5175). *P. pediculus* из разных водоемов Европы, Азии, Северной Америки, находящиеся в географически изолированных локальных популяциях, морфологически идентичны, несмотря на значительную молекулярную дивергенцию (Буторина и др., 1975; Буторина, 1978; Xu et al., 2009).

Список литературы

- Буторина Л.Г. *Polyphemus pediculus* из озера Мичиган // Информ. Бюлл. ИБВВ АН СССР, Л.: Наука, 1978. № 38. С. 48–52.
- Буторина Л.Г. Экологические аспекты поведения водных беспозвоночных на примере *Polyphemus pediculus* (L.), Cladocera. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. д.б.н., М: МГУ, 1990. 50 с.
- Буторина Л.Г. К морфологии *Polyphemus pediculus* (Crustacea, Branchiopodiodes, Polyphemiformes). 1. Органы движения, размножения, чувств // Зоол. Журн. 1995. Т. 74, вып.8. С. 42–56.
- Буторина Л.Г. Влияние условий периода покоя на ритмику выхода молоди из покоящихся яиц яиц *Polyphemus pediculus* (Crustacea: Branchiopodiodes) // Гидробиол. журн. 2005. Т. 41, № 1. С. 16–28.
- Буторина Л.Г. Влияние длины светового дня и температуры среды на численность и демографический состав популяции *Polyphemus pediculus* (Crustacea: Cladocera) // Гидробиол. журн. 2010. Т. 46, № 6. С. 3–15.
- Буторина Л.Г., Сергеев В.Н. Картунова Т.А. О нахождении *Polyphemus pediculus* (L.) в солоноватых водах // Информ. Бюлл. ИБВВ АН СССР " Биология внутренних вод". Л.: Наука, 1975. № 27. С. 28–31.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Иностранная литература, 1947. 502 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Л.: Наука, 1964. 327 с.
- Ревенко Н.Г. Биотопическая изменчивость *Sida crystallina* (O.F.Müller) // Гидробиол. журн. 1980. Т.16, № 2. С. 35–41.
- Butorina L.G. Peculiarities of immature individuals developing from both resting and subitaneous eggs of *Polyphemus pediculus* (Cladocera, Onychopoda) // Crustaceana, 2011. V. 84 (12–13). P. 1421–1440.
- Kotov A.A., Ishida S., Taylor D.J. 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. P. 1–51.
- McNaught G. Depth control by planctonic Cladocerans in lake Michigan // Great Lakes. Res. Div, University Michigan, 1966. V. 15. P. 25–28.
- Pesta O. *Polyphemus pediculus* in der "Alten Dounau" bei Wein // Zool. J. 1925. V.62. P. 72–75.
- Xu S., Hebert P.D.N., Kotov A.A., Cristescu E. The noncosmopolitanism paradigm of freshwater zooplankton: insight from the global phylogeography of predatory cladoceran *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) (Crustacea, Onychopoda) // Molec. Ecology. 2009. V. 18. P. 5161–5179.

ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ДИМИКТИЧЕСКИХ ОЗЕРАХ

В.В. Вежновец

ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»,
220072, Академическая 27, Минск, Беларусь, vvv@biobel.bas-net.by

Вертикальному распределению зоопланктона посвящено множество работ. Несмотря на это использование этих данных для объяснения трофической структуры, мониторинга, продукционных расчетов, и вообще, в трансформации вещества и энергии в водоемах игнорируется. Как правило, продукционные и энергетические расчеты для озер проводятся без учета взаимного распределения в пространстве всех составляющих, входящих в сообщество планктона. На основании этих расчетов строятся не только пищевые цепи и сети, но и вероятностные модели взаимодействий. Обычно в таких моделях предполагается равномерное или вероятностное распределение особей в пространстве. Однако на самом деле такого рода построения не могут адекватно отражать все взаимосвязи, если в них не заложены особенности пространственного взаимного распределения.

С целью изучения пространственной гетерогенности и вертикального распределения планктона было обследовано 15 димиктических мезотрофных и эвтрофных озер Беларуси с максимальными глубинами 30–50 м. Кроме того, проанализированы многолетние мониторинговые наблюдения на оз. Южный Волос, где ежегодные вертикальные сборы планктона проводятся с 1972 г.

Пробы зоопланктона в вертикальном столбе воды отбирали в зависимости от задачи анализа, или послыжно замыкающейся планктонной сетью вертикальными ловами через 5 м. глубины, или на 10 стандартных горизонтах, от поверхности до дна, с более детальным анализом зон эпилимниона и металимниона. Для определения вертикального расположения организмов фитопланктона и микрозоопланктона анализировали только отстойные сборы, отобранные батометром на 10 стандартных горизонтах с большей частотой в эуфотном слое. Периоды сбора полевого материала были приурочены ко времени становления летней температурной стратификации.

Известно, что планктон в димиктических озерах размещается в столбе воды неравномерно, его агрегированность зависит от степени температурного расслоения водных масс и прозрачности воды, содержания кислорода и многих других факторов. Кроме того, вертикальное распределение составляющих планктон групп организмов определяется многими биотическими условиями, основными из которых являются — распределение пищевых компонентов, видовой состав, характер расположения доминирующих видов, их температурный преферендум и фазы развития отдельных популяций.

Картина общего распределения зоопланктона формируется за счет коловраток. Общее распределение зоопланктона в мезотрофных и эвтрофных озерах отличается. Как правило, в мезотрофных озерах пик плотности в вертикальном столбе воды в период летней межени располагается в зоне температурного скачка. В эвтрофных водоемах пик плотности располагается выше — в зоне эпилимниона. Кроме того, в мезотрофных озерах при достаточном количестве растворенного кислорода формируется и придонный, менее выраженный пик плотности за счет холодолюбивых ракообразных (Вежновец и др., 2011).

В целом, характер вертикального распределения пищевых объектов зоо-, фито- и бактериопланктона сходен, наблюдается один пик плотности в зоне нижней границы металимниона. Однако максимумы бактериопланктона при сравнении одновременных сборов всегда располагаются несколько ниже пиков фитопланктона. Резкое различие в профилях распределения фито- и бактериопланктона наблюдается только в период формирования температурного расслоения водной толщи — тогда формируется приповерхностный пик плотности фитопланктона, не отмечаемый в другие периоды вегетационного сезона.

Если рассматривать распределение трех основных групп зоопланктона — простейших, коловраток и ракообразных, то основная масса микрозоопланктона сосредоточена в зоне металимниона, тогда как ракообразные занимают более верхние слои воды, или концентрируются в гиполимнионе.

Максимумы плотности цилиат и коловраток, вероятно, связаны с благоприятными трофическими условиями, создаваемыми агрегациями бактерио- и фитопланктона. В целом, обе группы микрозоопланктона имеют сходные профили распределения, обусловленные температурным расслоением водной толщи. Однако максимумы плотности несколько расходятся в пространстве: коловратки располагаются немного выше инфузорий, и больше следуют за профилем водорослей. Цилиаты в своем большинстве скоррелированы с распределением бактериопланктона. Возможно, коловратки являются более сильными конкурентами за водорослевые частицы, численность которых в мезотрофных водоемах невелика. На примере вертикального расположения инфузорий и коловраток мы имеем возможный пример пространственного разделения ниш конкурирующих групп планктона (Вежновец и др., 2011).

Вертикальное распределение планктона изменяется в сезоне, следуя в основном изменению температуры и содержанию растворенного кислорода. В июле беспанцирные коловратки концентрировались в слое на нижней границе металимниона, в сентябре эта группа животных перемещается в более высокие слои воды. Отдельные популяции сохраняют характерную для них картину вертикального распределения в течение всего летнего времени. С осенним похолоданием теплолюбивые виды поднимаются выше в эуфотный слой воды, следом за ними поднимаются виды характерные для нижней границы металимниона и гиполимниона. Несмотря на эти изменения от лета к осени металимнион остается зоной интенсивных процессов трансформации вещества и энергии в мезотрофных озерах.

Имеется специфика в индивидуальных профилях распределения каждого вида. Несмотря на межгодовые различия, в распределении отдельных видовых популяций, наблюдается их строгая вертикальная иерархия, которая как правило соблюдается в течение многих лет. Рассчитанные глубины обитания "ядра" популяций некоторых видов Cladocera, таких как *Bosmina crassicornis* (P.E. Müller), *B. longirostris* (O.F. Müller), *B. longispina* (Leydig, 1860), *Daphnia cucullata* (Sars, 1962), *D. cristata* (Sars, 1962), *D. longiremis* (Sars, 1962), показывают строгое пространственное разделение их по вертикали, однако, у копепоид *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) и *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1963) нет такого четкого разделения. Распределение в толще воды отдельных видов связано с их температурным преферендумом и расслоением водных масс. В эпилимнионе располагаются теплолюбивые виды почти все виды ветвистоусых, многие виды коловраток и веслоногие южного происхождения (род *Thermocyclops*), гиполимнион занимают стенотермно-холодолюбивые копепоиды со смешанным типом питания (*Limnocalanus macrurus* Sars, 1963, *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) и хищные формы рода *Cyclops*. Из коловраток скопления ниже металимниона могут образовывать представители родов *Filinia* и *Kellicottia*. Однако, в вертикальном распределении некоторых видов (*Bosmina longirostris*) наблюдаются резкие годовые различия, не связанные с распределением температуры, что, по-видимому, может свидетельствовать о существовании морфологически неотличимых экотипов, способных развиваться в отдельные годы в различных слоях воды, или процессами межвидовой конкуренции. Нарушения вертикальной структуры, которое наблюдалось на некоторых озерах в 2010 г., может быть спровоцировано аномальным повышением температуры воды (Вежновец, Семенченко, 2011).

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что в пелагиали стратифицированных мезотрофных озер существуют зоны «концентрации жизни», формирующиеся обычно в металимнионе и придонных слоях воды. Основная масса зоопланктона концентрируется в зоне металимниона, где начинаются процессы деструкции. Скопление планктона в зоне деструктивных процессов дает основание полагать, что зоопланктонные организмы активно включаются в бактериальную пищевую цепь. Существование подобных зон в вертикальном столбе воды может быть использовано в биоиндикационных целях. В этих зонах даже в олиготрофных озерах встречаются виды рода *Brachionus*, относящиеся к организмам, характерным для загрязненных вод пруду-

дов и рек. Появление таких видов в озере может свидетельствовать о начальном этапе эвтрофирования или загрязнения водоема.

Объединенные или тотальные сборы планктона нивелируют получаемые данные и приводят к существенным ошибкам при гидробиологических расчетах, особенно это важно для озер с термическим расслоением водной толщи. Применение для учета взаимодействий в планктоне методологии послойного функционирования позволяет по новому интерпретировать сосуществование близких по пищевому спектру видов, значительно уточнить характер пищевых взаимодействий на уровнях продуцент–консумент и хищник–жертва и позволяет более адекватно отражать все взаимосвязи в пресноводном планктоне.

Работа поддержана проектом "Creation of Interdisciplinary Research Group for Latvia's salmonid lakes sustainability".

Список литературы

- Вежновец В.В., Семенченко В.П. Влияние повышения температуры на вертикальное распределение зоопланктона в мезотрофном стратифицированном озере // Доклады НАН Беларуси. 2011. Т. 55, № 5. С. 72–75
- Вежновец В.В., Сысова Е.А., Молотков Д.В., Трифонов О. В., Никитина Л.В. Особенности вертикальной структуры бактерио-, фито- и микрзоопланктона мезотрофного озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Тез. докл. IV Междуна. Науч. конф. 12-17 сентября 2011 г., Минск-Нарочь / БГУ; сост и общ. Ред. Т.М. Михеевой. Минск: Изд. Центр БГУ, 2011. С. 98.
- Vezhnavecs V., Skute A., Molotkov D. The vertical distribution of zooplankton in the mesotrophic stratified lakes Rica and Sita in relation to temperature // 6th International conference "Research and Conservation of biological Diversity in Baltic Region", Daugavpils, 28–29 April, 2011. P. 139.

ТЕМПЕРАТУРНОЕ ИЗБИРАНИЕ *DAPHNIA LONGISPINA* ИЗ ЛИТОРАЛИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В.Б. Вербицкий, Т.И. Вербицкая

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, verb@ibiw.yaroslavl.ru

Знание тепловых требований у эктотермных организмов очень важно, так как температура — главный фактор, имеющий прямое влияние на их физиологию, главным образом у подвижных животных, которые поведенчески реагируют на тепловые изменения окружающей среды, избегая смертельных температур и избирая оптимальные температурные интервалы (Reynolds, Casterlin, 1979). Причем, эти интервалы у вида иногда могут быть очень узкими (Cowles, Bogert, 1944).

У большинства водных эктотермов поведенческая терморегуляция ограничивается поиском оптимальной температуры воды. Поэтому, одной из основных температурных реакций, характеризующих адаптационные возможности гидробионтов, является термопреферендум (или терморегуляционное поведение). Значение теплового преферендума очень велико — он часто определяет особенности распространения животных в биотопах и их перемещения. Границы ареалов животных также часто определяются температурой, действующей в качестве ограничивающего фактора.

Необходимо отметить практически полное совпадение термопреферендума и температурных зон максимальной скорости роста гидробионтов. На высокую корреляцию (до 0.94) анализируемых показателей у 49 видов гидробионтов указывает Джоблинг (Jobling, 1981). Он пишет, что заключительное предпочтение является хорошим показателем оптимальной температуры для роста и поэтому может использоваться как быстрый метод оценки температуры, требуемой для максимального роста. На примере ящериц было показано, что избираемая температура часто строго соответствует температуре, при которой максимальна активность, пищеварение, кинетика ферментов и др. (Dawson, 1975; Bennett, 1980; Huey, 1982; Huey, Bennett, 1987; Angilleta et al., 2002). Поэтому считается, что избираемая температура обычно близка к "оптимальной" температуре, измеренной для многих физиологических процессов (Willmer et al., 2005, p. 198).

Таким образом, по избираемым температурам с достаточно большой уверенностью можно судить об оптимальных температурах жизнедеятельности гидробионтов (Голованов, 1995, 1996; Brett, 1971; Coutant, 1975; Crawshaw, 1977; Beitinge и Fitzpatrick, 1979; Jobling, 1981; Giattina, Garton, 1982).

Однако вопросу поведенческой температурной чувствительности ветвистоусых ракообразных до настоящего времени было уделено немного внимания (McKenzie et al., 1992; Lagerspetz, 2000; Lagerspetz, Vainio, 2006; Lamkemeyer et al., 2003).

Цель работы заключалась в определении сезонной динамики конечного температурного избирания (КИТ) у *Daphnia longispina* из литорали Рыбинского водохранилища.

Существует два независимых метода определения конечного преферендума, берущие начало из двойного определения Ф. Фрая (Fray, 1947). Согласно первому методу определяют "хронический" конечный температурный преферендум, при котором животное оставляют в температурном градиенте на длительное время, в течение которого оно постепенно избирает определенную конечно-избираемую температуру. Вторым методом состоит в определении "острой" температуры избирания (за короткий период) для групп животных, предварительно акклиматизированных к различным температурам (Reynolds, Casterlin, 1979). Полученные значения избирания наносят на график и проводят линию через эти точки. В точке пересечения этой линии с "линией равенства", проведенной по точкам пересечения одинаковых значений избираемых температур с температурами акклиматизации и будет "острый" температурный преферендум. Оба метода определения финального преферендума широко ис-

пользуются, их достоинства и недостатки были обсуждены и сравнены множеством авторов (например, Vadenhuizen, 1967; Reynolds, Casterlin, 1979; Rosetti et al., 1989 и др.).

В наших экспериментах, мы использовали метод определения “острой” температуры избирания. В качестве критерия достижения КТМ у дафний принимали прекращение движения фильтрующих ножек.

Установка для изучения избираемой температуры представляла собой лоток Хертера с металлическим дном и стенками из прозрачного оргстекла. Размеры установки: 180×15×5 см. Горизонтальный градиент создавали путем поддержания разных температур на противоположных концах лотка (от 0–8 до 28–30 °С) с помощью терморегулирующего устройства УТП-1, нагревательного элемента мощностью 0.8 кВт и холодильного агрегата. Для устранения конвекционных токов и вертикального градиента толщина воды в лотке составляла 1 см. Это позволяло создавать достаточно плавный горизонтальный градиент температур, составляющий соответственно около 0.1 °С/см.

Дафний отлавливали в литорали Рыбинского водохранилища с 24 мая по 18 октября в диапазоне температур 5.5–27.4 °С. Одновременно в установку помещали в разные дни от 23 до 100 экз. рачков. Менее 30 дафний тестировали в периоды их низкой численности в водоеме, когда в опыт брали всех отловленных животных. Животных, собранных в водоеме в первой половине дня, через 30–60 мин. после отлова помещали в термоградиентную установку в ту температуру, из которой они были взяты. Отсчеты местоположения рачков в установке начинали снимать утром следующего дня. В ходе одного опыта снимали по 4–5 отсчетов в течение светлого времени суток.

В первых опытах отдельно тестировали молодь и взрослых самок. Но так как было выявлено отсутствие достоверной разницы между ними, в последующих опытах тестировали только половозрелых самок. Всего проведено 14 экспериментов, в ходе которых исследованы 139 экз. молодых особей и 800 экз. взрослых дафний, снято 4702 отчета местоположения раков в установке.

D. longispina присутствовали в доминирующем комплексе видов литорального зоопланктона на протяжении всего вегетационного сезона. В весенний период с 24 мая по 4 июня, при температурах воды в водоеме 11.9–15.2 °С дафнии избирали температуры 16.2–19.8 °С, т.е. на 4.0–7.4 °С выше, чем в водоеме ($t_{\text{сут}} = 12.6 \pm 0.7$ °С; $t_{\text{избир.}} = 18.4 \pm 1.5$ °С; $R^2 = 0.27$). С 21 июня по 27 августа, в период прогрева воды в водоеме с 18.0 до 26.4 °С, дафнии избирали те же значения температур, из которых они были отловлены ($t_{\text{сут}} = 21.9 \pm 2.3$ °С; $t_{\text{избир.}} = 20.9 \pm 3.4$ °С; $R^2 = 0.86$) (рис. 1). Осенью, при температурах воды 5.5–6.7 °С, дафнии избирали температуры 14.7–16.3 °С, т.е. на 8.5–10.8 °С выше ($t_{\text{сут}} = 7.2 \pm 1.1$ °С; $t_{\text{избир.}} = 15.8 \pm 0.9$ °С; $R^2 = -0.11$).

Для определения острого температурного избирания дафний на график нанесли все полученные данные по ТИ при разных температурах и провели линию по точкам пересечения одинаковых значений ТИ и температуры обитания (рис. 2)

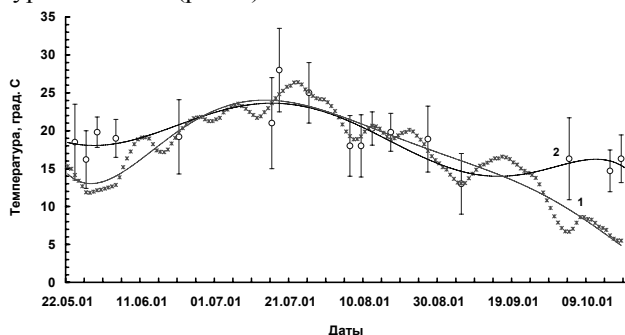


Рис. 1. Динамика избираемых *D. longispina* температур на протяжении вегетационного сезона 2001 г. 1 — средняя температура за 5 предшествующих опыту суток, 2 — среднее за световой день значение избираемой температуры, вертикальные линии — диапазон избираемых температур (61–93% отсчетов местоположения рачков в течение опыта).

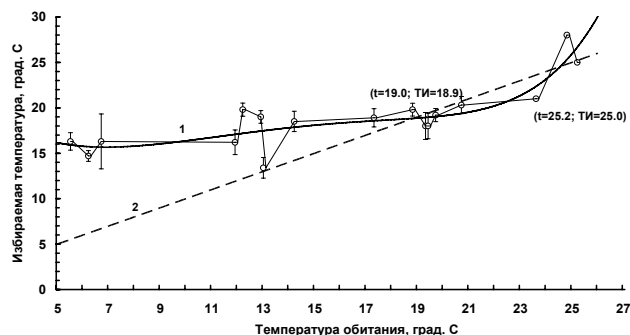


Рис. 2. График зависимости избираемой температуры (ТИ) от температуры среды обитания. 1 — избираемые температуры, 2 — диагональ, построенная по точкам пересечения одинаковых значений ТИ и температуры обитания.

Из рис. 2 видно, что график значений ТИ пересекает диагональ в точке со значением 19.0 °С. Следуя положениям классической методики (Reynolds, Casterlin, 1979a; Diaz et al., 2002), это значение можно назвать истинной избираемой температурой *D. longispina*. Однако из рисунка видно, что начиная с этого значения и при более высоких температурах, вплоть до 25.2 °С, график ТИ идет параллельно диагонали, т.е. в этом диапазоне температур дафнии избирают те же значения, при которых они жили в водоеме ($\Delta t = 1.4 \pm 1.0$ °С).

Для более подробного анализа мы на отдельный график вынесли значения отклонений ТИ в зависимости от температуры обитания (рис. 3). Из рисунка видно, что по мере роста температуры воды с 5.5 до 17.3 °С разница между избираемой температурой и температурой воды в водоеме непрерывно уменьшалась с 10.8 до 1.6 °С ($R^2 = -0.8$). В диапазоне 19.0–25.2 °С дафнии избирали ту же температуру, из которой были отловлены. Тест Колмогорова-Смирнова показал отсутствие разницы между рядами данных в этом диапазоне температур ($P > 0.05$). Это позволяет нам считать зоной оптимальных температур не одно значение 19.0 °С, а диапазон от 19.0 до 25.2 °С.

Таким образом, для *D. longispina* температурный диапазон 18.9–25.2 °С можно соотнести с зоной оптимальных температур на кривой толерантности В. Шелфорда. Диапазон от 5.5 до 14.2 °С и выше 25.2 °С — это избегаемые температуры, соответствующие зоне пессимума на кривой В. Шелфорда. Избираемые весной и осенью, в период низких температур воды в водоеме, значения (14.7–16.3 °С), лежащие ниже выделенной нами границы оптимальной зоны, можно отнести к зоне нормальной жизнедеятельности дафний.

В целом *D. longispina* демонстрирует выраженную термоизбирательную реакцию в широком диапазоне температур, что подтверждает ее характеристику как эвритермного вида.

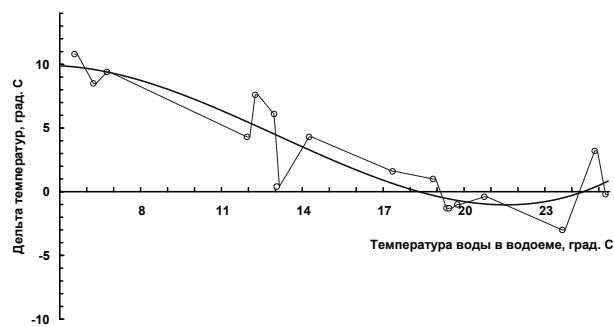


Рис. 3. Величина отклонения (Δ) избираемых *D. longispina* температур от средней температуры воды в водоеме за 5 предшествующих отлову рачков суток.

ЗООПЛАНКТОН БУРЛИНСКОЙ СИСТЕМЫ ОЗЕР АЛТАЙСКОГО КРАЯ

Л.В. Веснина, Г.В. Пермякова, А.Ю. Лукерин, Т.О. Ронжина

Алтайский филиал ФГУП «Госрыбцентр» –

Алтайский научно-исследовательский институт водных биоресурсов и аквакультуры,
656043, Алтайский край, ул. Пролетарская, 113, E-mail: artemia@alt.ru

Река Бурла — один из крупнейших водотоков Кулундинской депрессии, ее истоки находятся на Приобском плато вблизи с. Долганка. Длина реки 489 км, площадь действующего водосбора 914 тыс. га. Общая длина гидрографической сети 875 км, ее густота 0.10 км/км². Водосбор р. Бурлы распахан на 50%, его лесистость составляет 8%, заболоченность — 3%, озерность — 2.5%. На водосборе насчитывается 200 бессточных и проточных озер, много заболоченных займищ. Русло реки извилистое, ширина его на участках между озерами колеблется от 15 до 25 м, глубина — 2.0–3.0 м.

В среднем течении р. Бурла соединяет восемь озер на территории Алтайского края: Малое Топольное, Малое Травное, Малое (Фрунзе) и Большое Кабанье, Хомутиное, Песчаное, Большое Травное, Горькое и два озера Новосибирской области (Хорошее и Хорошонок). В нижнем течении на территории Алтайского края река образует два озера: Кривое и Большое Топольное (рис. 1). В многоводные годы заканчивается бессточными озерами Осолодочным и Ажбулат на территории Северного Казахстана. В маловодные периоды сток постепенно сокращается и может заканчиваться в оз. Кривое или Хорошонке (1983–1985 гг.). В настоящее время сток р. Бурлы заканчивается оз. Большое Топольное. В последние годы в условиях регрессивной фазы водности отмечается пересыхание русла р. Бурла в летний период, что приводит к осолонению оз. Большое Топольное и его частичному высыханию.

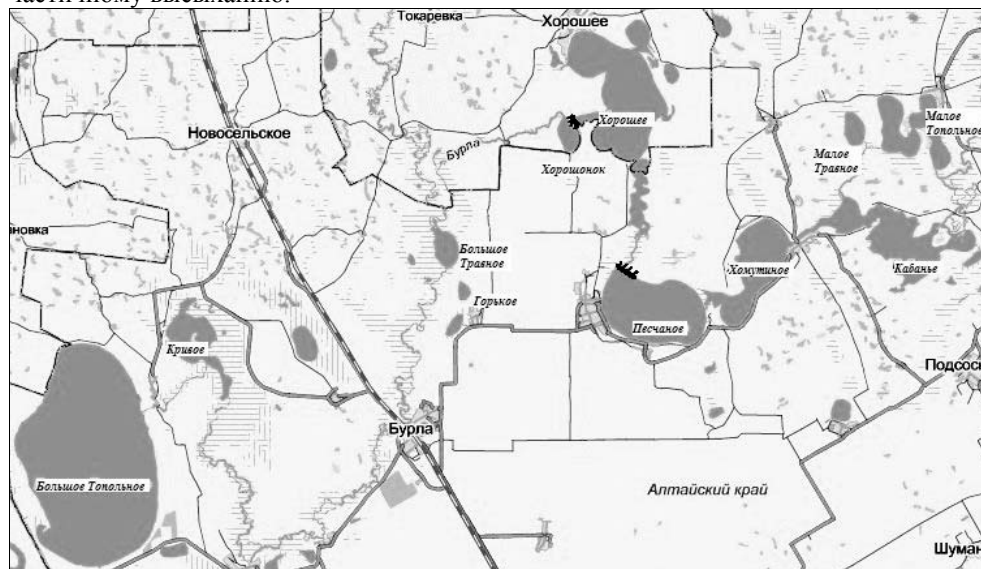


Рис. 1. Карта-схема озер Бурлинской системы

В рыбохозяйственный фонд Бурлинского рыбхоза входят озера Малое Топольное, Малое Кабанье (Фрунзе), Малое Травное, Хомутиное, Песчаное, Большое Травное, Кривое и Большое Топольное общей площадью 20698 га. Озеро Большое Кабанье (1150 га) представляет займище, полностью заросшее высшей водной растительностью, оз. Горькое (около 70 га) имеет очень малые средние глубины (~0.6 м) —

эти озера в настоящее время не имеют рыбохозяйственного значения. Морфометрические характеристики озер Бурлинской системы, расположенных на территории Алтайского края, варьируют в широких пределах по различным показателям: площадь оз. Малое Травное составляет 193 га, а оз. Большое Топольное — 12100 га. Средние глубины данных водоемов колеблются в диапазоне от 0.9 м (оз. Кривое) до 3.1 м (оз. Большое Топольное) (табл. 1).

Таблица 1. Морфометрическая характеристика озер системы р. Бурла

Озеро	Отметки при НПУ	Площадь, га	Глубина, м		Объем водной массы, млн. м ³	Коэффициент развития береговой линии
			Ср.	Макс.		
Малое Топольное	116.5	1430.0	1.6	3.7	35.0	2.0
Малое Травное	116.3	193.0	1.1	2.6	2.9	1.2
Малое Кабанье	114.7	270.0	1.5	3.2	4.5	1.6
Хомутиное	114.7	1810.0	2.2	3.6	42.0	1.6
Песчаное	114.7	2530.0	2.6	4.3	55.0	1.1
Большое Травное	108.5	515.0	1.1	1.7	7.6	2.5
Кривое	102.8	1150.0	0.9	1.7	35.5	2.5
Большое Топольное	102.8	12100.0	3.1	4.5	410.0	1.1

Минерализация воды озер находится в прямой зависимости от объема годового стока, степени проточности и фильтрующей способности подстилающих грунтов. В Бурлинских озерах наблюдается постепенное повышение минерализации от выше расположенных по течению озер, к ниже расположенным. По классификации О.А. Алекина (1970) вода в озерах относится к гидрокарбонатному классу натриевой группы. В оз. Большое Топольное при изменении водности химизм воды сменяется с гидрокарбонатного класса на хлоридный, но группа воды остается постоянно натриевой. В 2008–2011 гг. в озерах Кривое и Большое Топольное отмечалось увеличение минерализации до 5765.8 (Кривое) — 16163.8 мг/л (Большое Топольное). В остальных озерах системы среднегодовая минерализация воды колебалась незначительно.

Зоопланктон исследуемых озер исследуется ежегодно в рамках программы по прогнозу возможного вылова водных биоресурсов. Распространение сообществ находится в соответствии с экологическими особенностями представителей зоопланктона и в зависимости от типа гидрологического режима водоема. В рассматриваемых озерах встречается много общих видов, что объясняется их единой географической зоной и биостоком реки в системе озер. Всего в составе зоопланктона выявлено 33 таксономических единицы. Массовое распространение среди коловраток имеют 4 вида, среди веслоногих — 2 и среди ветвистоусых ракообразных 7 видов. Основной биосток концентрируется в оз. Песчаное, ограниченный на выходе шлюзами. В этом озере отмечается наибольшее число видов (23), высокие показатели численности и биомассы зоопланктона. Доминирующими видами среди представителей Rotifera являются *Asplanchna priodonta* Gosse и *Keratella quadrata* (O.F. Müller). В фауне ветвистоусых ракообразных преобладают зарослевые и придонные виды, представители родов *Chydorus* и *Daphnia*, которые показывают высокую численность и в других озерах Бурлинской системы. Во многих водоемах отмечались хищные виды ветвистоусых (*Lepidodora kindtii* (Focke), *Bythotrephes longimanus* Leudig). Среди веслоногих ракообразных основными массобразующими видами являются *Mesocyclops (s. str.) leuckarti* Claus и *Diaptomus graciloides* Lill. Общность видов между озерами колеблется от 57.1 (озера Малое Топольное – Большое Топольное) до 91.7% (озера Песчаное – Хомутиное). Видовой состав зоопланктона в наибольшей степени отличается в оз. Большое Топольное (процент общности с другими водоемами системы 57.1–66.7).

Зоопланктон озер Бурлинской речной системы кладоцерно-копеподного типа. Соотношение данных групп ракообразных изменяется как в течение года, так и в многолетней динамике. Доля веслоногих ракообразных в оз. Большое Топольное подвержена наибольшему колебанию, по сравнению с другими озерами. В 2008 и 2011 гг. копеподы составляли 26.1 и 12.1% соответственно, в 2009–2010 гг. — 81.2 и 99.1% (рис. 2). Наиболее стабильно соотношение планктонных рачков в оз. Песчаное, где отмечается примерно равное количество веслоногих и ветвистоусых ракообразных (доля копепод 42.8–57.6%). Основным лимитирующим фактором развития планктонных организмов является сумма ионных оснований. В озерах Кривое и Большое Топольное при увеличении минерализации увеличивалась доля ветвистоусых ракообразных, в остальных — веслоногих.

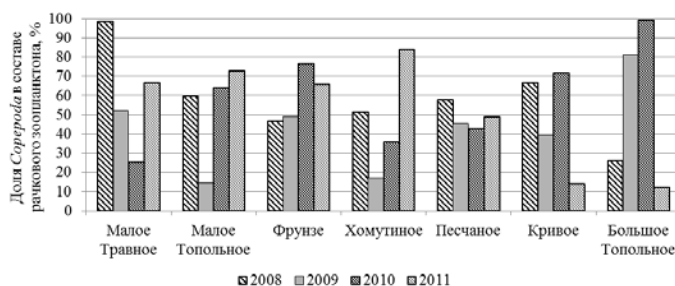


Рис. 2. Динамика доли веслоногих ракообразных в структуре рачкового планктона в озерах Бурлинской речной системы.

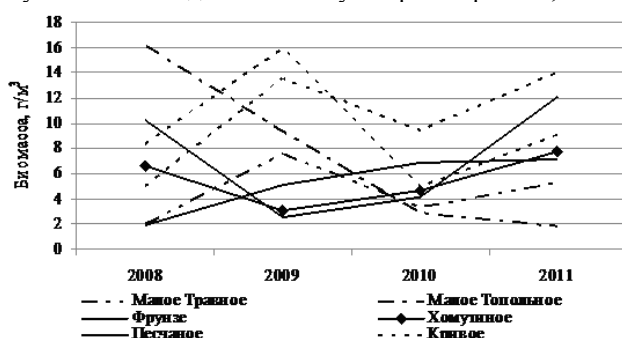


Рис. 3. Динамика изменения среднегодовой биомассы зоопланктона в озерах Бурлинской системы.

Значения численности и биомассы зоопланктона значительно разнятся по годам и водоемам. В динамике изменения среднегодового значения биомассы рачкового планктона наблюдается схожая тенденция в озерах Большое Топольное, Кривое и Малое Травное. Описываемые озера раньше других теряют связь с речной системой. В годы с продолжительным периодом половодья (2009, 2011 гг.) наблюдается увеличение биомассы зоопланктона в 2–4 раза (рис. 3). Озера Хомутиное и Песчаное отличаются наиболее стабильными гидрологическими условиями, динамика изменения среднегодового значения биомассы зоопланктона

отражает динамику изменения минерализации воды, при росте суммы солей отмечается снижение численности и биомассы зоопланктона и наоборот. В остальных озерах колебания биомассы зоопланктона определялись изменением его видового состава и соотношением ветвистоусых и веслоногих ракообразных.

Таким образом, развитие зоопланктона, а также значения его численности и биомассы зависят от гидрологических условий речной системы конкретного года, а также климатических условий района расположения озер. Так, на примере оз. Песчаное, наименьшие значения численности и биомассы наблюдались в период 2003–2004 гг. (численность 36.40 и 0.85 тыс. экз./м³, биомасса — 2.71 и 0.07 г/м³ соответственно), при этом в 2004 г. наблюдалась максимальная численность коловраток (48.0 тыс. экз./м³). С 2005 г. наблюдается увеличение количественных показателей зоопланктона до 11.75 г/м³, в 2009–2010 гг. — спад (2.51–4.10 г/м³).

Среднегодовая биомасса озер Бурлинской речной системы колеблется от 1.85 г/м³ (Малое Топольное, 2008 г.) до 15.95 (Большое Топольное, 2009 г.), что показывает высокий уровень трофического потенциала для весового и линейного роста всех видов рыб (табл. 2).

Таблица 2. Численность (N, тыс. экз./м³) и биомасса (B, г/м³) зоопланктона озер Бурлинской системы, 2008–2011 гг.

Водоем	Rotifera		Cladocera		Copepoda	
	N	B	N	B	N	B
Малое Травное	12.39±7.44	0.08±0.04	45.50±22.01	1.96±0.75	57.57±17.87	2.53±0.69
Малое Топольное	19.93±5.95	0.07±0.03	68.34±32.76	3.98±1.90	111.52±74.40	3.50±2.02
Фрунзе	16.72±4.74	0.05±0.01	39.36±9.95	1.90±0.36	70.10±17.66	3.32±1.01
Хомутиное	24.50±9.69	0.09±0.06	46.91±9.64	2.48±0.43	55.95±17.80	2.98±1.29
Песчаное	10.60±1.42	0.04±0.01	68.18±18.92	3.55±1.06	68.08±22.13	3.67±1.29
Кривое	4.53±1.70	0.02±0.01	108.49±29.65	6.93±2.05	75.79±32.63	3.56±1.50
Большое Топольное	29.24±15.09	0.02±0.01	57.42±20.13	4.30±1.75	75.57±35.54	5.27±2.67

Озерная система р. Бурла является одной из наиболее значимых для рыбохозяйственного использования на равнинной территории Алтайского края. Ихтиофауна озер включает 11 видов рыб, большинство из которых представлены хищниками (щука, окунь) и бентофагами (карась, карп). Среди планктофагов отмечается пелядь, работы по интродукции которой проводились практически ежегодно. Доминирующими видами в промысловых уловах являются карась и плотва. В последние годы рыбопродуктивность водоемов системы снизилась. Основными причинами, сдерживающими рост уловов, являются, с одной стороны отсутствие рыбоводно-мелиоративных мероприятий по воспроизводству рыбных запасов и практически полное отсутствие механизированного промысла, а с другой — зимние заморы в маловодные годы (Веснина и др., 2011).

Список литературы

- Алекин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1970. 442 с.
 Веснина Л.В., Зеленцов Н.В., Пермякова Г.В. Ихтиофауна и кормовая база основных промысловых водоемов Алтайского края // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: материалы Всерос. конф. с междунар. участием. Томск, 2011. С. 154–161.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ ОЗЕРА САРАННОГО (КОМАНДОРЫ)

Н.М. Вецлер

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
 683602, Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18, vetsler@kamniro.ru

Командорские острова — это заповедная территория Камчатской области, целиком входящая в Командорский государственный природный заповедник. В северной части самого крупного из этих островов — о. Беринга — расположено оз. Саранное, являющееся нерестово-нагульным водоёмом для тихоокеанского лосося — нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.). В озере проходит пресноводный период жизни лососей: нерест, эмбриональное развитие и нагул молоди. Период нагула нерки в водоёме длится от одного до четырёх лет (Куренков, 1970). Основной возрастной группой покатной молоди являются двухгодовики, составляющие от 60 до 93% от всех ежегодно скатывающихся рыб. Трёхгодовики в отдельные годы достигают 25%, годовики и четырёхгодовики — 10%. Размерно-весовые показатели смолтов свидетельствуют о хорошем росте молоди в пресноводный период жизни. Так годовальные покатники, в среднем, достигают 11.0 см длины при массе тела в 12.0 г. Средние показатели двух- и трёхгодовиков, соответственно, составляют 12.6 и 13.8 см длины, при массе 16.8 и 21.0 г (Погодаев и др., 2002).

Первые сведения об оз. Саранное приведены в работе Е.К. Суворова, посетившим Командорские острова в 1910 г. (цит. из работы (Куренков, 1970)). Затем в 1960-е гг. исследованием водоёма занимался С.И. Куренков. В его работе (Куренков, 1970) представлены физико-географические и морфометрические параметры озера, данные по термическому и гидрохимическому режиму, материалы по составу и численности планктона и бентоса, результаты по изучению ихтиофауны, и наиболее подробно, нерестового стада нерки.

Цель данной работы — изучение особенностей биологии и сезонной динамики численности пелагических ракообразных оз. Саранное, являющихся основными кормовыми объектами молоди лососей.

Материалом для исследований послужили сетные пробы зоопланктона, собранные в 2008–2009 гг. и данные по термическому режиму озера за исследуемый период. Сбор гидробиологических проб, измерение темпе-

автор приносит ему большую благодарность. Пробы собирали круглогодично, в основном, один раз в месяц (за исключением периодов со сложной ледовой обстановкой) на постоянной станции, расположенной в глубоководной части пелагиали озера. Измерение температуры воды проводили на горизонтах 0, 5, 10, 20, 30 м при помощи опрокидывающегося батометра с глубоководным термометром. Пробы планктона отбирали в слое 0–30 м методом вертикального лова количественной сетью Джели с диаметром входного отверстия 18 см (газ № 64). Планктонные организмы фиксировали 4%-ным формалином. Всего было собрано и обработано 17 гидробиологических проб и проведено 90 измерений температуры воды.

Анализ температурного режима водоёма проводили по средневзвешенным величинам, рассчитанным для слоя 0–30 м. Планктонные пробы обрабатывали в лаборатории гидробиологии КамчатНИРО под микроскопом МБС-9 в камере Богорова по стандартным гидробиологическим методикам (Киселев, 1969; Методические рекомендации ..., 1984). При определении численности ракообразных отдельно учитывали науплиусов, копепоидов I–V стадий и взрослых особей, отмечали количество яйценосных самок и подсчитывали их абсолютную плодовитость.

Таксономический состав пелагических ракообразных оз. Саранного впервые был исследован в 1960-е гг. (Куренков, 1970). В списке зоопланктона, приведённом в этой работе, отмечено присутствие в водоёме двух видов веслоногих (Copepoda): *Eurytemora kurenkovi* Borutsky и *Cyclops scutifer* Sars и двух видов ветвистоусых раков (Cladocera): *Daphnia longiremis* Sars и *Bosmina longirostris* (O.F. Müller).

В 2008–2009 гг. в планктонных пробах встречались только два вида ракообразных, которые были определены, как *E. kurenkovi* Borutsky и *C. vicinus* Uljanin.

Впервые *E. kurenkovi* была описана Е.В. Боруцким (1960, 1961) по экземплярам из оз. Лахтак (северо-восточное побережье Камчатки). Позднее было установлено, что этот вид обитает и в других водоёмах восточного побережья: в озёрах Нерпичье и Азабачье, в Семьячинском и Жупановском лиманах, в малых озёрах устья ряда рек Авачинского залива. Оказалось, что *E. kurenkovi* — очень пластичная форма с сильно варьирующими морфологическими признаками (Куренков, 1967). *Eurytemora*, обитающая в камчатских и командорских водоёмах, отличается от рачков, населяющих озёра Колымы, Анадыря, Чукотки и Аляски (Wilson, 1953; Боруцкий, 1961; Куренков, 1967), поэтому Е.В. Боруцкий (1961) выделил её как самостоятельный вид — *E. kurenkovi*, и тем самым увековечил имя выдающегося камчатского ученого-гидробиолога И.И. Куренкова.

В 2008–2009 гг. *Eurytemora* доминировала по численности и биомассе в течение всего безлёдного периода и являлась ведущим видом пелагических ракообразных в планктоне оз. Саранное. На её долю приходилось 55% общей численности ракообразных как в 2008, так и в 2009 г. В зимнем планктоне *E. kurenkovi* полностью отсутствовала. В подлёдный период рачки находились в придонных слоях озера, в основном, на стадии покоящихся яиц. При весенней циркуляции, они поднимались в верхние слои водоёма, где при прогреве воды до 5–6 °С начиналось массовое отрождение молоди. Метаморфоз рачков в летний период происходил очень стремительно. Так в середине июня популяция *E. kurenkovi* от 30% (2008 г.) до 50% (2009 г.) была представлена науплиусами и от 40 до 45% копепоидитами младших стадий. Максимальной численности науплиусы и копепоидиты I стадии достигали в июле, при прогреве водной массы до 13.4–13.5 °С. Наибольшее количество рачков на II и III копепоидитных стадиях метаморфоза было отмечено в августе, при максимальном прогреве водоёма (2008 г. — 14.6 °С; 2009 г. — 14.0 °С). Массовый переход *Eurytemora* на IV и V копепоидитные стадии также происходил в августе — в период наибольшего прогрева водоёма, а в сентябре старшие копепоидиты составляли уже более 50% особей в популяции. К октябрю большинство рачков достигало половозрелости, и доля копепоидитов IV–V стадии в популяции снижалась до 12–13%. Следует отметить, что около 15% рачков V стадии в этот период находилось в состоянии анабиоза: их плавательные конечности были вытянуты вперед, тело имело темно-серую окраску и содержало небольшое количество жировых включений. Метаморфоз большинства рачков завершался к началу зимы, и в ноябре популяция состояла исключительно из взрослых особей.

Совокупность одновременно родившихся особей вида, совместно обитающих при идентичных условиях, принято называть экологической группой или когортой (Nees, Dugdall, 1959; Куренков, 1975). В популяции *E. kurenkovi* прослеживается наличие двух когорт. Жизненный цикл первой когорты полностью приходится на безлёдный период и длится с июня по ноябрь. К декабрю основная часть половозрелых рачков отмирает или частично переходит в диапаузу. Некоторая часть *E. kurenkovi* переживает зимний период, находясь в глубинных слоях озера в диапаузе на IV и V копепоидитных стадиях, о чем свидетельствует их появление в планктонных пробах в весенний период. Так в июне 2008 г. 25% рачков в популяции были представлены копепоидитами V стадии и половозрелыми особями. В весенний период 2009 г. 13% *Eurytemora* находилось на IV–V копепоидитной стадии, взрослые особи в планктоне в этот период отсутствовали.

Реактивация копепоидитов старших стадий, переживших зиму в придонных слоях водоёма в диапаузе, в 2009 г. происходила в июне — сразу после вскрытия водоёма. Самки и самцы появились в планктоне в июле, примерно в равном количестве (1.2 и 1.0 тыс. экз./м³, соответственно). Яйценосные особи были в этот период максимально плодовиты и вынашивали до 24 яиц в яйцевом мешке, средняя плодовитость составила 6.7 яиц/яйцен. самку. В августе численность половозрелых рачков возросла до 5.7 тыс. экз./м³, а плодовитость, напротив, уменьшилась, в среднем, до 4.2 яиц/яйцен. самку. Наиболее низкая плодовитость (2.8 яиц/яйцен. самку) и минимальное количество взрослых рачков (2.2 тыс. экз./м³) в популяции *E. kurenkovi* были отмечены в сентябре, что связано с завершением жизненного цикла особей первой когорты и постепенным их отмиранием.

В октябре, с созреванием особей второй когорты, численность половозрелых рачков в озере и плодовитость самок вновь возросла (4.3 тыс. экз./м³ и 2.9 яиц/яйцен. самку, соответственно). Наибольшую плодовитость

(4.9 яиц/яйцен. самку) имели рачки, появившиеся в планктоне в ноябре. Все самки второй когорты продуцировали покоящиеся яйца, развитие которых происходит весной следующего года. В 2008 г. численность половозрелых особей первой когорты была очень низкой и варьировала в пределах 0.2–1.6 тыс. экз./м³, однако средняя плодовитость самок в июне превысила показатель 2009 г. и достигла 10.6 яиц/яйцен. самку. Сезонные колебания численности науплиусов, копеподитов всех стадий и плодовитости в популяции *E. kurenkovi* в 2008 и 2009 гг. имели однонаправленный характер изменений и характеризовались совпадением максимумов по времени, несмотря на значительные отличия температурного режима водоёма в исследуемые годы.

В 2008 г. температура воды в слое 0–30 м во время ледостава изменялась в пределах 0.9–1.5 °С, летом — от 9.1 до 14.6 °С. Диапазон изменений температуры воды зимой 2009 г. составил 0.3–1.1 °С, летом — 8.5–14.0 °С. Максимальный прогрев водоёма наблюдали в августе, минимальный — в январе. В целом, 2009 г. характеризовался более значительным охлаждением водной массы в зимний период и меньшим прогревом воды в летнее время, чем 2008 г.

В более тёплый 2008 г. популяция *E. kurenkovi* имела более низкую численность, чем в 2009 г., что, очевидно, больше связано с изменениями плотности нагуливающейся молодежи, чем с сезонной динамикой температуры воды. Общая численность рачков в 2008 г. составила 4.4 тыс. экз./м³ и была в 2.2 раза меньше, чем в 2009 г. (9.5 тыс. экз./м³).

C. vicinus, как компонент экосистемы оз. Саранное, стоит по своему значению на втором месте после *E. kurenkovi*. Численность этого вида составляет 45% от общего количества ракообразных в 2008–2009 гг.

C. vicinus распространён в Европе, северном Иране, Месопотамии, Японии, Китае, Манчжурии и в Монгольской Народной Республике. Он эвритермичен, обитает в водоёмах с pH = 5.9–9.1. Характерен для пелагиали озёр, главным образом, эвтрофных, может обитать в мелких стоячих водоёмах. В эвтрофных озёрах средней Европы половозрелые особи встречаются весь год, максимум их численности приходится на зиму и весну (декабрь, апрель), причём зимние самки несколько мельче летних и содержат меньшее количество яиц в мешках (Рылов, 1948).

Популяция *C. vicinus* в оз. Саранное также представлена двумя когортами — зимней и летней. Особи первой (зимней) когорты в 2008–2009 гг. были немногочисленны и появлялись в планктоне в январе. Пик численности науплиусов приходился на март (2009 г.) или апрель (2008 г.). Дальнейший метаморфоз циклопов частично происходил в зимнее время, но интенсивный переход рачков в копеподитные стадии начинался сразу после вскрытия водоёма и прогрева воды до 6–8 °С.

Науплиусы второй когорты были более многочисленны и появлялись в планктоне в весенне-летний период, образуя максимум численности в июле (2009 г.) или в августе (2008 г.). Наибольшее количество младших копеподитов *C. vicinus* в оба года исследований было приурочено к августу. Пики численности старших копеподитных стадий циклопа в 2009 г. были отмечены в июне (зимняя когорта) и в августе (летняя когорта). В 2008 г. численность старших копеподитов зимней когорты была очень низкой и не превышала 0.11 тыс. экз./м³, максимум численности копеподитов IV–V стадии летней когорты также как и в 2009 г. был приурочен к августу.

Взрослые особи *C. vicinus* встречались в озере в течение всего года, но наибольшее повышение их численности отмечено в летний период. В июле 2008 г. в планктоне сначала возросло количество самцов, а затем — самок. Максимум численности взрослых циклопов был отмечен в августе и характеризовался преобладанием самок. Второй пик численности половозрелых рачков с максимальным ростом самцов был приурочен к октябрю. Наибольшую плодовитость в 2008 г. имели самки, появившиеся в планктоне в июле (22.7 яиц/яйцен. самку). Максимальное количество яиц, вынашиваемое одной самкой в двух яйцевых мешках отмеченное в этот период, было равно 32.

В 2009 г. первый пик численности половозрелых рачков, отмеченный в июне, формировали особи зимней когорты. Второй, максимальный по численности, пик образовывали взрослые циклопы второй (летней) когорты. Наибольшую плодовитость имели самки, появившиеся в планктоне в июне (21.5 яиц/яйцен. самку).

Таким образом, в сезонной динамике численности *C. vicinus* прослеживается наличие двух когорт. Развитие первой (зимней) когорты происходит в первую половину года — с декабря по июль. Вторая, наиболее многочисленная когорта, появляется в планктоне и проходит стадии метаморфоза в безлёдный период.

Общая численность *C. vicinus* в 2008 г. составила 4.1 тыс. экз./м³, в 2009 г. количество циклопов в планктоне было в 1.9 раза больше — 7.9 тыс. экз./м³.

Заключение. В 2008–2009 гг. в планктонных пробах встречались только два вида веслоногих ракообразных: *E. kurenkovi* и *C. vicinus*. В динамике численности популяции первого вида отмечено наличие двух когорт. Жизненный цикл наиболее многочисленной когорты *Eurytemora* полностью приходится на безлёдный период и длится с июня по ноябрь. К декабрю основная часть половозрелых рачков отмирает или частично переходит в диапаузу. Некоторая часть *E. kurenkovi* переживает зимний период, находясь в глубинных слоях озера в диапаузе на стадии старших копеподитов, о чем свидетельствует их появление в планктонных пробах в весенний период. Реактивация копеподитов старших стадий, переживших зиму в придонных слоях водоёма в диапаузе, происходит в июне — сразу после вскрытия водоёма. Яйценосные особи максимально плодовиты в июле, минимальная плодовитость в популяции *E. kurenkovi* отмечена в сентябре. Все самки второй когорты, продуцируют покоящиеся яйца, развитие которых происходит весной следующего года.

В сезонной динамике численности *C. vicinus* также прослеживается наличие двух когорт. Развитие первой (зимней) когорты происходит в первую половину года — с декабря по июль. Вторая, наиболее многочисленная когорта, появляется в планктоне и проходит стадии метаморфоза в безлёдный период.

2008 г. характеризовался более низкой численностью популяций пелагических ракообразных в оз. Саранное. В 2009 г. происходил значительный рост количества рачков в водоёме, что, вероятно, связано с меньшим выеданием их нагуливающейся молодью нерки.

Список литературы

- Боруцкий Е.В. Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб // М.: Изд-во Академии наук СССР, 1960. 218 с.
- Боруцкий Е.В. Новые Сорепода Calanoida Дальнего Востока // Сб. Трудов зоологического музея МГУ. 1961. Т. 8. С. 3–19.
- Бродский К.А. Веслоногие рачки Calanoida дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна // М-Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1950. 442 с.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов // Л.: Наука, 1969. Т. 1. С. 140–416.
- Куренков С.И. Красная озера Саранного (Командорские острова) // Изв. ТИНРО, 1970. Т. 78. С. 49–60.
- Куренков И.И. Планктон озёр Камаковской низменности (Бассейн р. Камчатка) // Изв. ТИНРО, 1967. Т. 17. С. 154–169.
- Куренков И.И. Структура популяций *Cyclops scutifer* Sars в озерах Камчатки // Изв. ТИНРО, 1975. Т. 97. С. 147–156.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах // Ред. Г.Г. Винберг и Г.М. Лаврентьева. Л.: Промрыбвод, 1984. 19 с.
- Погодаев Е.Г., Вещер Н.М., Воронин Н.Ю., Лепская Е.В., Свириденко В.Д., Уколова Т.В. Состояние экосистем нерковых нерестово-выростных водоёмов Командорских островов в 1990–2001 гг.: Отчет о научно-исслед. работе № гос. регистрации 01980008756. Архив КамчатНИРО. Петропавловск-Камчатский, 2002. 47 с.
- Рылов В.М. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3, Вып. 3 // М-Л: Академия наук СССР, 1948. 319 с.
- Nees J., Dugdall R. Computation on production for populations of aquatic Midgelarvae // Ecology, 1959. Vol. 40. N 3. P. 425–430.
- Wilson M.S. New Alaskan Records of *Eurytemora* // Pacific Science, 1953. V. 4.

РАКООБРАЗНЫЕ МЕЛКИХ ОЗЕР НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ АМУДАРЬИ: ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА ПОД ВЛИЯНИЕМ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ВОДЫ

Е.Н. Гинатуллина

Институт ирригации и водных проблем, Ташкент, Карасу-4/11, 700187, e-mail: e-ginatullina@yandex.ru

Введение. В условиях развития ирригации и поступление коллекторно-дренажного стока в главные артерии Средней Азии реки Амударья и Сырдарья, происходит изменение химического состава и увеличение уровня минерализации воды. Опыт последних десятилетий показал, что в маловодные годы водные экосистемы равнинных озер Узбекистана, питающиеся из Амударьи разветвленной системой каналов, в условиях водного дефицита деградируют в течение непродолжительного времени в результате обмеления и сильного осолонения водоемов. Изменение гидрологического режима питающих рек, ухудшение качества воды, усыхание Аральского моря привело к усилению континентальности климата аридной территории Узбекистана (Хорезмская область и Каракалпакия), к повышению минерализации почвы и увеличению общей минерализации воды (Хамзина и др., 2008). В многоводные годы, когда в систему питающих каналов из Амударьи поступает достаточное количество воды, происходит восстановление функциональной структуры водных сообществ (Гинатуллина, Мирабдуллаев, 2011). Поддержание водных экосистем на современном уровне имеет определенное хозяйственное значение. Такие экосистемы как ветланд Судочье являются оплотом биоразнообразия для видов, которые ранее обитали в Аральском море.

В статью мы включили материал, собранный с 4 мелководных озер (средняя глубина 1.5–2 м) Хорезмской области (нижнее течение Амударьи, 2007–2008 гг.) и с 5 мелководных озер ветланда Судочье (северо-восточная часть прежней дельты Аральского моря, 1999–2002 гг.).

В статье используется также материал, собранный в прибрежной зоне некоторых озер Каракалпакии и Хорезмской области в 1957–1958 гг. Данные пробы имеют сравнительно богатый видовой состав фитофильного комплекса литоральной зоны озер и интересны тем, что могут свидетельствовать об изменениях, которые происходят с водными экосистемами нижнего течения р. Амударья в связи с увеличением минерализации воды с 1–2 г/л в 1950-х гг. до величин свыше 5 г/л в настоящее время.

Материалы и методы. Географические и физические параметры изученных озер даны в таблице.

Для количественных сборов зоопланктона с прибрежной зоны озер использовали сеть Апштейна (18 см, № 46) и малую сеть Джеди (13 см, № 68). Пробы просчитывали в камере Богорова под бинокляром и определяли под микроскопом с использованием общеизвестных определителей и методик (Боруц-

Соленые озера	Широта (°)	Долгота (°)	Площадь (тыс. га)	Макс глубина (м)
Эшанрабат	41.325	60.399	158.5	1.5
Ходжиабаба	41.437	60.288	23.6	2.0
Шуркуль (Кошкूपыр)	41.471	60.156	48.7	3.0
Туйрекуль	41.321	60.576	19.3	3.0
Акушпа (с оз. Тайлы)	43.262	58.065	11.6	1.6
Каратерень	43.313	58.215	0.45	2.0
Бегдулла-Айдын	43.135	58.212	1.85	1.4
Большое Судочье	43.134	58.231	5.1	1.3

кий, 1952; Киселев, 1969; Кутикова, 1970; Монченко, 1974; Салазкин и др., 1984; Смирнов, 1976). По классу минерализации воды изученных озер хлоридно-сульфатного типа с равным содержанием хлорид и сульфат ионов (при резком увеличении минерализации преобладают ионы хлора).

В связи с тем, что изучаемые озера минерализованные, мы провели классификацию галинных зон в соответствии с рекомендациями С.И. Андреевой и Н.И. Андреева (2003): стеногалинная — 0–3 г/л, олигогалинная — 5–12 г/л, мезогалинная солоноватоводная — 14–24 г/л и эугалинная — 26–40 г/л (40/л — полигалинная зона).

Результаты и обсуждение. По результатам нашего исследования таксономическое разнообразие ракообразных изученных равнинных озер коллекторно-дренажного стока на равнинной территории Узбекистана составляло 85 видов: 44 вида кладоцер и 41 вид копепод (видовой состав полностью приведен в таблице).

Таблица. Видовой состав ракообразных изученных озер (КК — Каракалпакия и ХО — Хорезмская обл.)

Видовой состав	КК	ХО	Видовой состав	КК	ХО
CLADOCERA			COPEPODA		
1. <i>Acroperus angustatus</i> Sars, 1863	+	-	1. <i>Acanthocyclops trajani</i> sp.n., Mirabdullayev & Defaye, 2002	+	+
2. <i>Alona rectangula</i> Sars, 1862	+	+	2. <i>Megacyclops viridis</i> Jurine, 1820	+	-
3. <i>A. costata</i> Sars, 1862	+	-	3. <i>Apocyclops dengizicus</i> Lepesch, 900	+	+
4. <i>A. exise</i> Fischer, 1854	+	-	4. <i>Cryptocyclops b. bicolor</i> Sars, 1863	+	-
5. <i>Alona</i> sp.	-	+	5. <i>Cyclops furcifer</i> Claus, 1857	+	-
6. <i>Dunhevedia crassa</i> King, 1898	+	-	6. <i>C. vicinus</i> Uljanine, 1875	+	+
7. <i>Biapertura affinis</i> Leydig, 1860	+	-	7. <i>Diacyclops odessanus</i> Schman, 1875	+	-
8. <i>Bosmina longirostris</i> O.F. Mueller, 1785	+	+	8. <i>D. bisetosus</i> Rehberg, 1880	+	-
9. <i>Bosmina</i> sp.	+	+	9. <i>D. languidus languidus</i> Sars, 1863	+	-
10. <i>Diaphanosoma mongolianum</i> Ueno, 1939	+	+	10. <i>Ectocyclops phaleratus</i> Kosh, 1838	-	-
11. <i>D. sarsii</i> Richard, 1894	+	-	11. <i>Eucyclops macruroides</i> . Lill., 1901	+	-
12. <i>D. oghidani orghidani</i> Negrea, 1982	+	-	12. <i>E. serrulatus</i> Fisch., 1851	+	-
13. <i>D. macrophthalma</i> Korovchinsky & Mirabdullaev, 1995	-	+	13. <i>Halicyclops rotundipes</i> Kiefer, 1935	+	-
14. <i>Daphnia</i> sp. Muell, 1785	+	-	14. <i>Macrocyclops albidus</i> Jurine, 1820	+	-
15. <i>D. curvirostris</i> Eulmann, 1887	+	-	15. <i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus, 1957	+	+
16. <i>D. galeata</i> Sars, 1863	+	-	16. <i>M. ogunnus</i> Onabamiro, 1957	+	+
17. <i>D. pulicaria</i> Forbes, 1893	-	-	17. <i>M. pehpeiensis</i> Hu, 1943	+	-
18. <i>D. (Ctenodaphnia) magna</i> Straus, 1826	+	-	18. <i>Microcyclops rubellus</i> Lilljeb, 1901	+	-
19. <i>Ceriodaphnia dubia</i> Richard, 1894	+	-	20. <i>M. pachyspina</i> Lindberg, 1937	+	-
20. <i>C. laticaudata</i> Muell, 1867	+	-	21. <i>Paracyclops fimbriatus</i> Fish, 1863	+	-
21. <i>C. pulchella</i> Sars, 1862	+	-	22. <i>P. affinis</i> Sars, 1863	+	-
22. <i>C. turkestanica</i> Berner Rakhmatulla, 2001	+	+	23. <i>Thermocyclops crassus</i> Fish, 1853	+	-
23. <i>Chydorus sphaericus</i> Mueller, 1776	+	+	24. <i>Th. dybowskii</i> Lande, 1890	+	-
24. <i>Eurycercus lamellatus</i> O.F. Muell, 1785	+	-	25. <i>Th. rylovi</i> Sмирнов, 1928	+	-
25. <i>Graptoleberis testudinaria</i> Fischer, 1851	+	-	26. <i>Th. taihokuensis</i> Harada, 1931	+	-
26. <i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	+	-	27. <i>Th. vermifer</i> Lindberg, 1935	+	+
27. <i>Latonopsis</i> gen.sp.	+	-	28. <i>Arctodiaptomus salinus</i> Daday, 1885	+	+
28. <i>Leydigia leydigii</i> Schoelder, 1863	+	-	29. <i>Phyllodiaptomus blanci</i> Richard, 1896	+	+
29. <i>Macrothrix laticornis</i> Fischer, 1851	+	-	30. <i>Clethocamptus deitersi</i> Richard, 1892	-	+
30. <i>Macrotrix</i> sp.	+	-	31. <i>C. retrogressus</i> Schman., 1875	+	-
31. <i>Moina brachiata</i> Jurine, 1820	+	-	32. <i>Leptocaris brevicornis</i> VDouwe, 1905	+	-
32. <i>M. micrura</i> Kurz, 1874	+	+	33. <i>Nitocra cf. hibernica</i> Brady, 1880	+	-
33. <i>M. salina</i> Daday, 1888	+	+	34. <i>N. lacustris</i> Schman., 1875	-	-
34. <i>Moina</i> sp.	+	-	35. <i>Nitocrella</i> sp.	+	-
35. <i>Oxyurella tenuicaudis</i> Sars, 1862	+	+	36. <i>Onychocamptus mohammed</i> BIRich, 1821	+	+
36. <i>O. cf. singolensis</i> Daday, 1898	+	-	37. <i>O. bengalensis</i> Bl et Rich, 1891	+	+
37. <i>Pleuroxus aduncus</i> Jurine, 1820	+	+	38. <i>Schizopera aralensis</i> Borutskii, 1971	+	-
38. <i>Sida crystallina</i> O.F. Muell, 1776	+	-	39. <i>Schizopera setulosa</i> Mirabdullaev & Ginatullina, 2007	+	-
39. <i>Simocephalus exspinosus</i> Koch, 1841	+	-	40. <i>Harpacticoida</i> gen.sp.	+	+
40. <i>S. serrulatus</i> Koch, 1841	+	-	41. <i>Ergasilis sieboldi</i>	+	-
41. <i>S. vetulus</i> O.F. Muell, 1776	+	+			
42. <i>Scapholeberis mucronata</i> Muell, 1776	+	-			
43. <i>S. kingi</i> Sars, 1888	+	-			

Наибольшее видовое разнообразие ракообразных было характерно для озер Каракалпакии (ветланд Судочье, 1999–2002 и сборы на озерах в 1957–1958 гг.). Причина наибольшего разнообразия ракообразных этих водоемов объясняется древним происхождением озер и географическим положением региона. В этот регион проникают виды, как с северного палеарктического комплекса, толерантные к незначительному повышению минерализации воды (1–3 г/л), так и представители понто-каспийского комплекса, являющиеся в прошлом видами, населяющими дельтовые водоемы Аральского моря или само море (11 г/л и выше).

Пробы из озер Каракалпакии (1957–1958 гг.), а также исследования проведенные другими авторами 4–5 десятилетий тому назад (Карзинкин, 1924; Акатова, 1950; Дарибаев, 1969; Казахбаев, 1986) показали, что в неглубоких заросших прозрачных водоемах (в отличие от некоторых пойменных озер Амударьи, где ограничи-

вающим фактором для развития ракообразных служила мутность воды) до 60–70-х гг. прошлого века наблюдалось более высокое разнообразие сообществ фитофильного комплекса Cladocera и Copepoda.

Виды ракообразных мелких озер Каракалпакии и Хорезмской области по встречаемости в течение года разделяются на несколько групп.

1) Круглогодичные виды зоопланктона: *Arctodiaptomus salinus*, *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops ogunnus* и клadoцеры: *Ceriodaphnia turcestanika*, *Simocephalus vetulus*, *Chydorus sphaericus*, *Alona rectangulara*. Их количество в озерах уменьшается при повышении температуры воды выше 23 °С.

2) Ветвистоусые рачки, интенсивно развивающиеся в весеннее время: максимум развития круглогодичных видов Cladocera (*Ceriodaphnia* sp., *Simocephalus vetulus*, *Chydorus sphaericus* и *Alona rectangulara*) приходится на апрель – начало мая, с апреля по ноябрь в зоопланктоне изученных озер доминируют другие виды: *Diaphanosoma mongolianum*, *Bosmina longirostris*, *Moina brachiata* и *M. salina*.

3) Крупные виды копепоид: циклопы и каланиды (*Arctodiaptomus salinus*, *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops ogunnus*) встречаются в зимнее и весеннее время, а мелкие — *Thermocyclops vermifer* и *Eucyclops serrulatus* — доминируют в озерах с мая по ноябрь.

Весной видовое разнообразие ракообразных во всех изученных озерах наибольшее, а в середине лета (июль) происходит резкое снижение их разнообразия из-за повышения температуры (27–30 °С), крупные виды выпадают из сообществ. Осенью (октябрь – ноябрь), при постепенном понижении температуры, выпавшие виды начинают вновь появляться в сообществах планктона озер.

Как правило, при уменьшении или прекращении стока в маловодные годы в озерах резко повышается минерализация воды. При минерализации свыше 12 г/л в озерах изменялось соотношение двух групп ракообразных: увеличивалась доля видов копепоид и снижалась доля видов клadoцер. Из клadoцер при минерализации выше 12–14 г/л в зоопланктоне озер присутствовала только *Moina salina*. В конечных озерах ветланда Судочье (озера Тайлы и Акушпа), где минерализация воды достигала 12 г/л, а без притока воды поднималась до 60 г/л, основу зоопланктона составляли галофильные виды копепоид, преимущественно циклопы и гарпактициды: *Apocyclops dengizicus*, *Onychocamptus bengalensis*, *Schizopera* sp., *Diacyclops odessanus*. Сообщества озер Тайлы и Акушпа были более устойчивыми к повышению минерализации, т.е. сохраняли почти тот же видовой состав, в то время как другие озера ветланда — Большое Судочье, Бегдулла-Айдын и Западный Каратерень — после скачка минерализации свыше 5 г/л теряли основу сообществ, состоящую из стеногалинных пресноводных видов. Это могло явиться причиной резкого падения биомассы и численности зоопланктона в данных озерах.

При благоприятном гидрологическом режиме р. Амударья (1999 и 2002 гг.), когда минерализация в этих трех озерах была ниже 3 г/л, в их зоопланктоне присутствовали ракообразные фитофильного пресноводного комплекса: *Ilyocryptus agilis*, *I. lamellatus*, *Leydigia leydigii*, *Macrothrix laticornis*, *Oxyurella tenuicaudis*, *Pleuroxus aduncus*, *Simocephalus vetulus*, *Ectocyclops phaleratus*, *Eucyclops* (s.str.) *macruroides*, *Macrocyclus albidus*, *Microcyclus rubellus*, *Mesocyclops pehpeiensis* и *Paracyclus affinis*.

Присутствие ракообразных фитофильного комплекса наблюдалось и в 1957–1958 гг. в озерах Каракалпакии (минерализация воды не превышала 1–2 г/л). Было обнаружено несколько видов клadoцер и копепоид фитофильного палеарктического комплекса: *Ceriodaphnia pulchella*, *C. dubia*, *Alona costata*, *A. exise*, *Macrotrix* sp., *Biapertura affinis*, *Acroperus angustatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Sida cristallina*, *Macrocyclus albidus*, *Eucyclops macruroides*, *Paracyclus fimbriatus* и *Cryptocyclops bicolor*. Однако, виды фитофильного комплекса при минерализации около 2–3 г/л в озерах, как правило, встречались единично, и это было характерно как для проб с ветланда Судочье, так для проб датированных 1957–1958 гг.

Вообще основной вклад в пики биомассы и численности зоопланктона изученных озер давали планктонные виды циклопов и реже планктонные клadoцеры. В Хорезмской области основу зоопланктона трех озер с минерализацией 3–4 г/л составляли олигогалинные пресноводные виды: *Cyclops vicinus*, *Thermocyclops vermifer* и *Diaphanosoma mongolianum*. Максимальные биомассы при доминировании названных видов наблюдались при минерализации 3–5 г/л. Но наибольшие биомассы наблюдаются при минерализации воды до 3 г/л и доминировании клadoцер. Например, в оз. Большое Судочье (~3 г/л) весенняя вспышка популяции *Moina brachiata* дала биомассу 700 мг/м³, в оз. Туйрекуль Хорезмской области вспышка *Diaphanosoma mongolianum* дала биомассу 2400 мг/м³. В маловодный 2008 г. минерализация воды трех озер Хорезмской области увеличилась до 12–14 г/л, в результате чего количество олигогалинных видов уменьшилось вплоть до их полного исчезновения из сообществ. В оз. Эшанрабат, минерализация воды которого на начало исследования составила 12–18 г/л, доминировала гипогалинная каланоида *Arctodiaptomus salinus*, а также мезо- и эугалинные виды: *Moina salina*, *Apocyclops dengizicus*, *Cletocamptus retrogressus* и *Shizopera aralensis*. Интересный факт, что при резком повышении минерализации воды в мезогалинных озерах (в оз. Эшанрабат, Хорезмской области, выше 40 г/л, 2008 г. и в оз. Акушпа, ветланд Судочье, выше 50 г/л, 2001) из состава зоопланктона выпадали почти все ракообразные, и тогда 90–95% биомассы создавалось полигалинной коловраткой *Brachionus plicatilis*.

Поскольку изученные озера мелководны, видовой состав ракообразных в них находится под влиянием факторов среды, которые могут изменяться очень быстро. Минерализация воды — главный фактор, определяющий межгодовые изменения видового состава и количества ракообразных в изученных озерах. Сезонные изменения зависят от температуры воды. Содержание биогенных веществ (растворенного азота и фосфора) также влияет на видовой состав и количество ракообразных: при содержании азота 1–1.5 мг/л и малом содержании фосфора (меньше 0.005 мг/л) в озерах доминируют копепоиды, при повышении содержания фосфора в озерах преобладают клadoцеры, создавая наибольшие пики биомассы.

Список литературы

- Акатова Н.А. Материалы к изучению планктона низовьев Амударьи // Сб. науч. тр. ЗИН. Л.: АН СССР, 1950. Т. 9. Вып.1. С. 79–89.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. Эволюция двустворок в Арале в условиях экологического кризиса. Омск: ОмГПУ, 2003. 365 с.
- Боруцкий Е.В. Nauplasticoida пресных вод / Фауна СССР. В 17-ти т. Т. 3. Вып. 4. М.-Л.: АН СССР, 1952. С. 125–420.
- Дарибаев А.К. Зоопланктон озер Судочье и Каратерень // Гидробиол. журн. 1969. № 5(4). С. 103–107.
- Казыхбаев С.К. Биология и распределение планктонных ракообразных южной части Аральского моря в условиях изменяющегося водно-солевого режима // Биологические ресурсы Приаралья: Сб. науч. тр. Ташкент: ФАН, 1986. С. 168–177.
- Карзинкин Г.С. Планктон юго-западного угла Аральского моря // Рус. гидробиол. журнал. Саратов. Волжская биол. станция, 1924. Ч. III. № 1–2. С. 30–40.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л.: Наука, 1969. С. 123–258.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida). Л.: Наука, 1970. 742 с.
- Монченко В.И. Щелепнороті циклоподібні. Циклопи (Cyclopidae) / Фауна Украины. В 40 т. Киев: Н. Думка, 1974. Т. 23. С. 12–230.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах / Зоопланктон и его продукция: Сб. науч. тр. Л.: АН СССР, 1984. С. 33–38.
- Смирнов Н.Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира / Фауна СССР. М.: 1976. Т. 1. Ч. 3. 238 с.
- Ginatullina E.N., Mirabdullayev I.M. Changes in zooplankton species compositions of the Amudarya river lakes due to the delta degradation // Water environment and spatial natural complexes: study, use, protection. Proceedings of the 4th School-Conference of Young Scientists with international participation. Petrozavodsk (Russia), 26–28 August, 2011. P. 103–108.
- Khamzina A., Lamers J.P.A., Vlek P.L.G. Tree establishment under deficit irrigation on degraded agricultural land in the lower Amu Darya River region, Aral Sea Basin. Forest Ecology and Management 255. 2008. P. 168–178.

ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАЧКОВОГО ПЛАНКТОНА ТЕРМИЧЕСКИ СТРАТИФИЦИРОВАННЫХ ОЗЕР ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ

О.В. Голубок, В.В. Речкалов

ФГБОУ ВПО «ЧелГУ», факультет экологии, кафедра экологии водных сообществ
454038, г. Челябинск, ул. Шоссе Металлургов, д. 35, кв. 118, golubok174@gmail.com
115093, г. Москва, ул. Б.Серпуховская, д. 31, корп. 3, кв. 105., v-rechkalov@mail.ru

Озерный фонд Челябинской области насчитывает свыше 3500 водоемов, разнообразных в силу влияния геоморфологических, гидрологических, геологических, и климатических факторов. За последние сто лет приоритеты хозяйственного использования озер менялись несколько раз. В начале 20-го века, особое внимание уделялось развитию озерного рыболовства, в глубоких озерах восточных предгорий Южного Урала с благоприятным кислородным режимом были успешно акклиматизированы представители ценных промысловых видов сиговых рыб — чудской сиг (*Coregonus lavaretus maraenoides* (Poljakow, 1874)) и ладожский рипус (*Coregonus albula infraspecies ladogensis* (Pravdin, 1926)). Однако, в конце 1940-х гг., после формирования самовоспроизводящихся популяций, уловы упали, что стимулировало поиски новых путей повышения продуктивности водоемов. Последующие достижения 1950-х гг. связаны с успешным вселением карпа (*Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758)) и судака (*Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)) в озера Зауральского пенеппена. В 1960-х гг. концепция озерного рыбоводства меняется, вместо создания самовоспроизводящихся популяций промысловых рыб, начинается выращивание пеляди (*Coregonus peled* (Gmelin, 1788)) и гибридов сиговых в периодически заморных водоемов с воспроизводством в искусственных условиях. Интерес к озерному рыбоводству на водоемах восточных предгорий Южного Урала оказался утрачен на длительное время, и начал возрождаться только во второй половине 2000-х гг., когда появилась возможность получать доходы от организации любительского рыболовства.

Рекреационное водопользование развивалось параллельно с рыбохозяйственным. Этому способствовало масштабное строительство предприятий Челябинского промышленного узла и быстрый рост городского населения в послевоенные годы. После катастрофической засухи 1975 г., огромное количество озер, расположенных в степной и лесостепной зонах, были выведены из хозяйственного оборота из-за падения уровня и повышения минерализации воды. Впервые проявился острый дефицит озер пригодных для рекреации. Выяснилось, что при кажущемся богатстве озерного фонда, всего несколько десятков водоемов восточных предгорий Южного Урала в силу своего географического положения и морфологических особенностей, имеют перспективу длительного рекреационного использования.

Осознание важности сохранения рекреационного потенциала этих озер послужило поводом для их включения в различные особо охраняемые природные территории. Однако сам по себе статус ООПТ не способствовал снижению антропогенной нагрузки. Более того, к моменту его присвоения некоторые водоемы уже более 50 лет подвергались прямому загрязнению хозяйственными стоками и имели явные признаки антропогенного эвтрофирования. В связи с этим организация экологического мониторинга для оперативного контроля современного состояния экосистем, прогнозирования дальнейших изменений, а также своевременного принятия административных решений становится весьма актуальной задачей.

В течение ряда лет студентами и сотрудниками кафедры экологии Челябинского государственного университета проводились работы по изучению современного состояния водоемов по показателям развития зоопланктона. Озерный зоопланктон, представленный преимущественно ракообразными, является важным звеном при пере-

даче энергии в пищевой цепи от продуцентов на следующие трофические уровни, участвует в процессах естественного самоочищения воды, его фильтрующая способность напрямую влияет на потребительское качество воды. Помимо этого, развитие зоопланктона в значительной мере определяет рыбопродуктивность водоема. Поэтому, совершенствование методов индикации состояния экосистем на основе структурных и функциональных характеристик зоопланктона представляется весьма перспективным направлением исследований.

В настоящее время, исследования зоопланктона чаще всего основываются на анализе средневзвешенных проб, полученных путем тотального облова столба воды планктонными сетями. Наблюдения, с анализом послонного распределения планктонных организмов встречаются достаточно редко, а для озер Челябинской области, таковых обнаружить не удалось.

На вертикальную неоднородность водной толщи оказывают влияние разнообразные факторы к ним можно отнести: вынос различных веществ компонентов с водосбора, поступление и поглощение света; прогрев, охлаждение, перемешивание воды; оседание взвесей и высвобождение биогенов из донных отложений; продукцию и деструкцию органических веществ. Весьма вероятно, что влияние этого комплекса факторов сказывается и на вертикальном распределении представителей зоопланктона.

Данная работа посвящена изучению вертикального распределения рачкового планктона пяти различных по трофическому статусу озер Челябинской области в период летней термической стратификации, когда неоднородность водной толщи проявляется наиболее четко. В таблице 1 приведены названия исследованных водоемов и их основные морфометрические характеристики (Андреева, 1973).

Таблица 1. Основные морфометрические характеристики глубоких стратифицированных озер Челябинской области

Название водоема	Средняя глубина, м	Максимальная глубина, м	Площадь водного зеркала, км ²
Увильды	14	38	68
Тургояк	19	34	26
Большой Кисегач	12	33	15
Большое Миассово	11	25	11
Малый Теренкуль	9	19	1

Озера Увильды и Тургояк — наиболее крупные естественные водоемы Челябинской области. С середины XX в. интенсивно используются в рекреационных целях, побережья и водосборная площадь в значительной мере застроена, но в силу инертности экосистем большого размера сохраняют признаки олиготрофных водоемов (Речкалов, Голубок, 2009).

Озеро Б. Миассово расположено на территории Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина, и его можно рассматривать как эталон озерной экосистемы, в малой степени подверженной влиянию человеческой деятельности. Тем не менее, в силу природных причин это озеро является мезотрофным, хотя и сохраняет некоторые черты олиготрофии (Рогозин, 2000).

Озеро Большой Кисегач — первично олиготрофный водоем. Однако рекреационное освоение, начатое еще в конце 1920-х гг., формирование курортной зоны с развитой инфраструктурой, привело к тому, что в конце 1990-х гг. озеро перешло в мезотрофное состояние (Снитко, 2006).

Озеро Малый Теренкуль — сравнительно небольшой водоем, также первично олиготрофный, начиная с 1926 г. подвергался прямому загрязнению хозяйственными стоками со стороны рекреационных объектов курортной зоны. По современному состоянию данное озеро может быть отнесено к переходному гипер-политрофному типу (Рогозин, 2009).

Сбор исходных материалов производился на участках акватории с максимальными глубинами. Пробы на оз. Увильды были отобраны 9.07.2007 г и 8.07.2008 г. Работы на озерах М. Теренкуль, Тургояк и Б. Миассово проводились 18.07.2009, 18.07.2010 и 27.07.2010 соответственно. Озеро Большой Кисегач было исследовано 27.07.2011. Параллельно с ловом зоопланктона производилось измерение температуры.

Для лова зоопланктона использовалась стандартная количественная сеть Джели (диаметр верхнего кольца 18 см, нижнего — 24 см, фильтрующий материал — газ-сито № 64). Облавливался весь столб воды послонно. При отборе проб на оз. Увильды выделялись горизонты с интервалом — 5 м, для озер Тургояк, Большой Кисегач, М. Теренкуль и Б. Миассово — 3 м. Определение видового состава проводилось с использованием соответствующей литературы. Для оценки численности и биомассы зоопланктона использовался стандартный счетный метод (Винберг, 1984).

Таблица 2. Средневзвешенные значения численности и биомассы основных систематических групп зоопланктона термически стратифицированных озер Челябинской области

Наименование (дата отбора проб)	Численность, тыс. экз/м ³	Биомасса, г/м ³
Увильды (08.07.2008)	21	0.6
Тургояк (18.07.2010)	19.5	0.4
Б. Миассово (27.07.2010)	39.6	1.1
Б. Кисегач (27.07.2011)	26.8	1.2
М. Теренкуль (18.07.2009)	26.7	0.6

перечислены в порядке увеличения трофности (от олиготрофного озера Увильды к гипертрофному озеру М. Теренкуль). Эти данные иллюстрируют ситуацию, когда два разнородных экологических фактора вызывают

В таблице 2 приведены средневзвешенные значения численности и биомассы зоопланктона, полученные путем суммирования соответствующих количественных характеристик представителей трех основных систематических групп зоопланктонов: надотряда Cladocera (класс Branchiopoda), подкласса Copepoda (класс Maxillopoda), типа Rotifera. Озера

сходные изменения в количественных характеристиках. В одном случае развитие зоопланктона ограничено скудными пищевыми ресурсами, в другом, дефицитом кислорода и токсичностью продуктов неполного разложения органики.

На рисунке 1 представлено распределение представителей ветвистоусых ракообразных *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785), *Daphnia cucullata* (Sars, 1862), *Daphnia cristata* (Sars, 1862), *Ceriodaphnia quadrangula* (Müller, 1785), *Diaphanosoma brachium* (Levin, 1848), *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785), *Bosmina coregoni* cf. *kessleri* (Uljanin, 1874), *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), *Holopedium gibberum* (Zaddach, 1855).

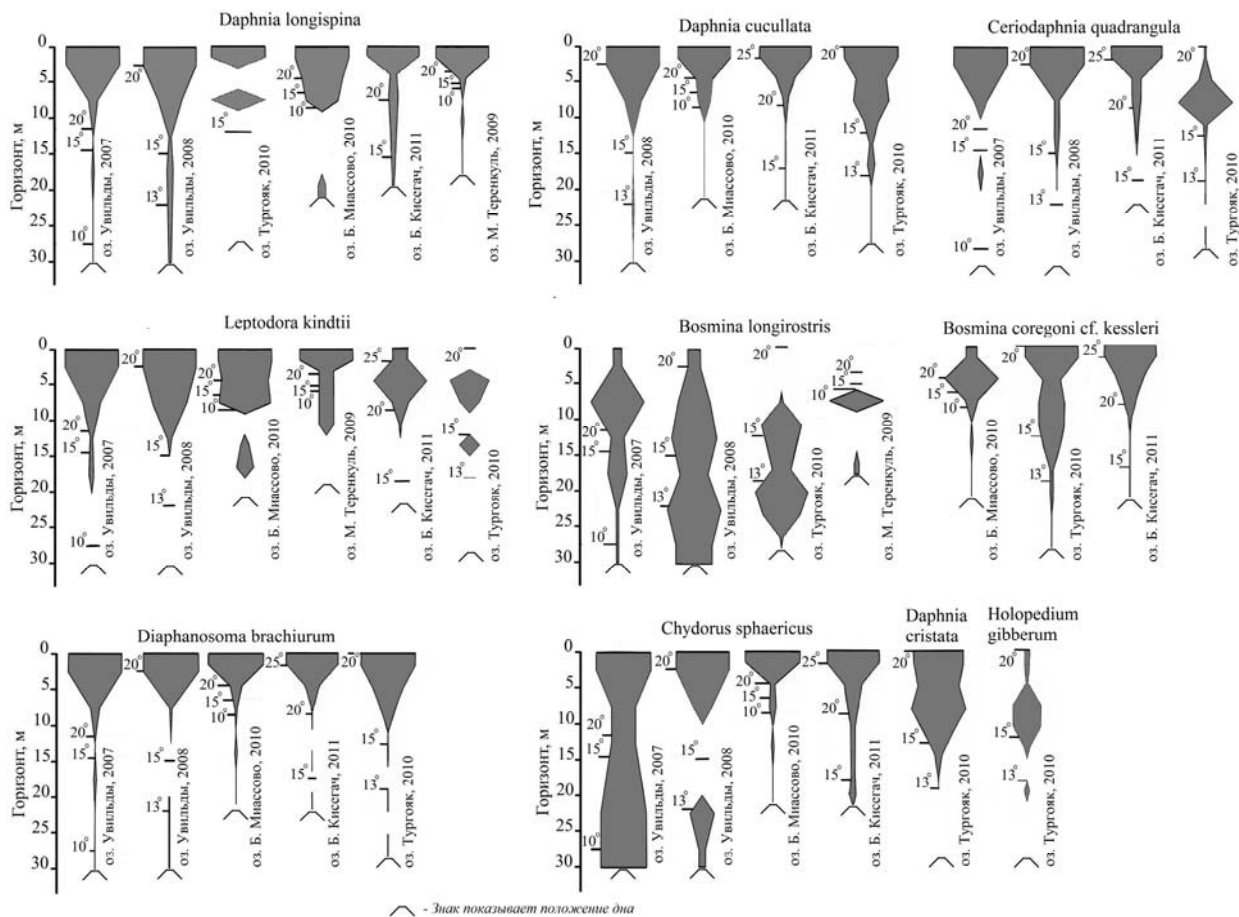


Рис. 1. Вертикальное распределение представителей надотряда Cladocera.

На рисунке 2 представлено вертикальное распределение представителей веслоногих ракообразных *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1889), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863), *Cyclops vicinus* (Uljanin, 1875), *Cyclops strenuus* (Fischer, 1851), *Cyclops insignis* (Claus, 1857). Приведенные диаграммы построены следующим образом. После того, как для каждой станции были определены значения численности гидробионтов для разных горизонтов, выбирали максимальное значение и принимали его равным 1, численность в других горизонтах этой же станции выражали в долях единицы. Каждое значение соотносилось со шкалой глубин. Считали, что численность, относящаяся к данному горизонту, соответствует на графике середине интервала. Например, если значение численности гидробионтов получено в результате облова слоя воды от 10 до 5 м, то на графике это значение будет соответствовать глубине 7.5 м. Приведенные диаграммы позволяют анализировать особенности вертикального распределения гидробионтов, но они не предназначены для сравнения их численности на разных станциях. Для соотнесения относительной численности с распределением температур на диаграммах показано положение изотерм 10, 15, 20, 25 °C в столбе воды.

На рисунке 1 видно, что абсолютный максимум численности организмов наблюдается в приповерхностном слое. С глубиной численность организмов уменьшается. Такое распределение типично как для круглодичных видов (*D. longispina*, *Ch. sphaericus*), так и для теплолюбивых летних видов (*D. cucullata*, *D. brachium*, *C. quadrangula*, *D. cristata*). Локальный максимум у некоторых видов наблюдается в гипolimнии или в нижней части термоклина. Иногда нижний максимум отсутствует.

Обращает на себя внимание вертикальное распределение хищного рачка *L. kindtii*. Теплолюбивая, оксифильная *Leptodora* предпочитает хорошо прогретый насыщенный кислородом эпилимнион, хотя в единичных экземплярах она встречается и в более глубоких слоях. Максимальную плотность рачка на горизонте 5–8 м в озерах Б. Кисегач и Тургояк можно объяснить как с точки зрения пищевого поведения, так и с точки зрения избегания организмом неблагоприятных погодных условий, например сильного волнения у поверхности воды (характерно для оз. Тургояк).

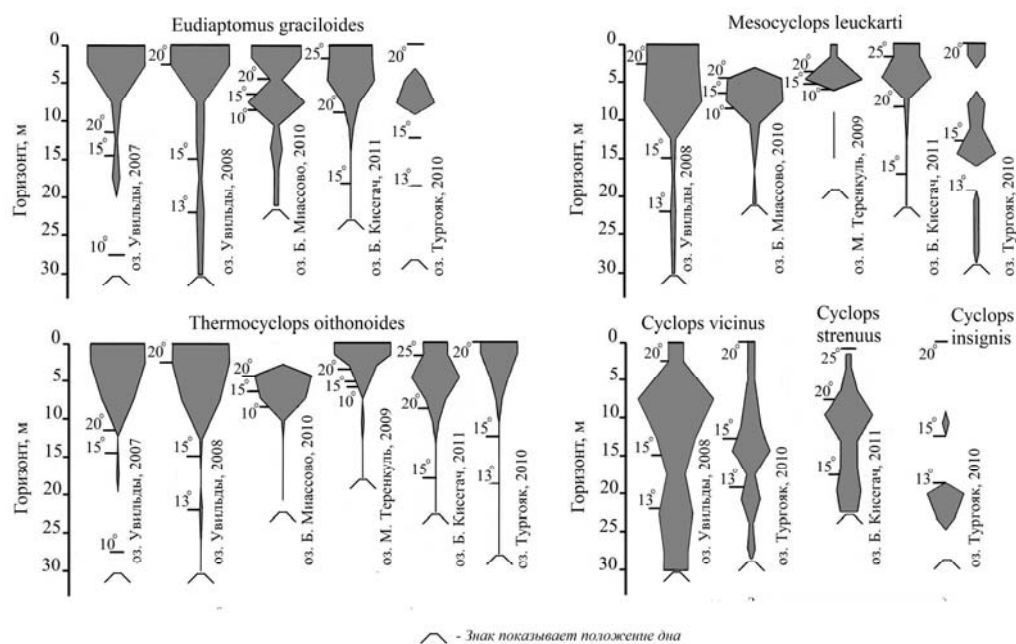


Рис. 2. Вертикальное распределение представителей подкласса Соперода.

Так же, несколько выделяется распределение рачка рода *Bosmina*. Тогда как *B. coregoni* cf. *kessleri* имеет типичное для веслоногих распределение, *B. longirostris* в дневное время предпочитает опускаться в более глубокие слои, а в ночь поднимается ближе к поверхности. Такие суточные миграции оказывают влияние на картину распределения представителей данного вида (Темникова, Речкалов, 2004).

На рисунке 2 показано вертикальное распределение копепоид. В типичном случае копепоиды распределены аналогично клadoцерам. Особенно это хорошо прослеживается у летнего теплолюбивого рачка *Th. oithonoides*. В основном наблюдаются два максимума численности выше и ниже металимниона. Так распределены *E. graciloides*, *M. leuckarti*, *Th. oithonoides*. Достаточно часто верхний максимум наблюдается ниже поверхности воды, на глубине 3–9 м, что можно объяснить поведенческой реакцией на пресс хищников, которые более активны в хорошо освещаемых верхних горизонтах. По-иному распределены холодолюбивые рачки *C. vicinus*, *C. strenuus*, *C. insignis*. Характерно два максимума численности, и оба наблюдаются в зоне термоклина, а также в гипolimнионе.

В результате проведенной работы было выяснено, что на характер вертикального распределения представителей зоопланктона трофический статус водоема влияния не оказывает. Для подавляющего большинства, как летних, так и круглогодичных видов температура в интервале 20–25 °С является вполне комфортной и соответственно они достигают максимальной численности в верхнем, наиболее прогретом слое, хотя, как правило, встречаются по всей водной толще. По всей видимости, какой-либо неблагоприятный фактор, например сильное волнение, имевшее место при отборе проб на озере Тургояк, может вызвать избегание приповерхностного слоя, но принципиально картину это не меняет. В озерах с явно выраженной термической стратификацией в середине лета могут присутствовать гидробионты, составляющие основу осенне-весеннего комплекса, избегающие поверхностных слоев, это представители рода *Cyclops*, а также *B. longirostris*, *H. gibberum*. Тем не менее, проведенный анализ показывает, что их распространение охватывает часть эпилимниона, поэтому, едва ли можно говорить об их холодолюбивости и стенотермности, скорее о сложных конкурентных отношениях. Представители практически всех видов рачкового зоопланктона имеют локальный максимум численности в глубоких слоях. По каким причинам гидробионты концентрируются в том или ином глубинном слое, на данный момент неясно.

Список литературы

- Андреева М.А. Озера Среднего и Южного Урала: Гидрологический режим и влияние на него атмосферной циркуляции. Челябинск: Южно-Уральское кн. изд-во, 1973. 272 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Под ред. Г.Г. Винберга. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 34 с.
- Речкалов В.В., Голубок О.В. Особенности распределения зоопланктона озера Увильды (Южный Урал) в период летней стратификации // Вестник Оренбургского университета, Мат. IV Всерос. научно-практич. конф. "Проблемы экологии Южного Урала", октябрь, 2009. С. 482–485.
- Рогозин А.Г., Андреева М.А., Гаврилкина С.В. Гидрологическая характеристика // Экология озера Большое Миассово. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 2000. С. 38–53.
- Рогозин А.Г. Зоопланктон озера Малый Теренкуль (Южный Урал) // Известия Челябинского научного центра. 2009. Вып. 3 (45). С. 28–33.
- Снитко Л.В. Динамика массовых видов фитопланктона озера Большой Кисегач (Южный Урал) // Известия Челябинского научного центра. 2006. Вып. 3 (33). 2006. С. 68–72.
- Темникова М.С., Речкалов В.В. Особенности пространственного распределения и временной динамики зоопланктона озера Малое Миассово // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: Мат. конф. молодых ученых, 19–23 апреля 2004 г. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Академкнига, 2004. С. 245–246.

ИЗОТОПНЫЙ АНАЛИЗ ТРОФИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ В ЛИТОРАЛИ ГЛУБОКОГО ОЗЕРА (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А.Н. Григорьева

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, д.33, г. Москва, 119071, econastya@mail.ru

Пелагический планктон является модельным сообществом, изучение которого позволяет решать разнообразные вопросы современной экологии. На фоне достаточно успешно развивающейся трофологии пелагических зоопланктеров, успехи в изучении питания литоральных кладоцер и копепод выглядят значительно скромнее. Связано это с тем, что, в отличие от планктонных животных, приложение результатов лабораторных экспериментов по питанию отдельных литоральных видов к условиям конкретных водоемов оказывается затруднительным вследствие: (1) значительной неравномерности их распределения, (2) методологических трудностей в оценке их численности; (3) наличия большого количества факторов, оценка влияния которых затруднена или, вообще, в принципе невозможна и (4) гораздо более широкого набора пищевых объектов и типов питания.

В последнее время для исследования питания микроскопических ракообразных применяется изотопный анализ, который позволяет получить объективную (хотя и неполную) информацию об особенностях трофических связей отдельных видов в естественных сообществах, и, в частности, о степени трофической дифференциации отдельных видов. Наиболее информативен изотопный состав азота (соотношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), который закономерно изменяется в трофических цепях и, таким образом, дает информацию о положении животного в трофической цепи, и углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). Принято считать, что изотопный состав углерода относительно мало изменяется в трофических цепях и это дает возможность определить основные источники углерода отдельных видов или групп зоопланктона. В частности, в пресноводных водоемах изотопный состав обычно позволяет отличить углерод, зафиксированный фитопланктоном, от углерода, зафиксированного макрофитами.

Целью нашего исследования являлось определение степени трофической дифференциации литоральных и сублиторальных ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) на основе изотопного анализа.

Исследования проводились на Гидробиологической станции «Озеро Глубокое» ИПЭЭ РАН, Московской области. Сбор материала проводился с июня по октябрь в 2010 и в 2011 гг. Нами были исследованы следующие массово развивающиеся виды ветвистоусых ракообразных:

Sida crystallina — крупный фильтратор, ведущий прикрепленный образ жизни на подводной стороне плавающих листьев и подводных частях других макрофитов. Исследовали отдельно взрослых и молодь.

Polyphemus pediculus — сублиторальный вид, сочетающий хищное и фильтрационное питание.

Eurycerus lamellatus — крупный фитофильный вид.

Acroperus harpae — более мелкий фитофильный вид.

Simocephalus vetulus — крупный фильтратор, обитающий в зарослях макрофитов.

Scapholeberis mucronata — нейстонно-планктонный вид.

В результате исследования были впервые выявлены различия между разными прибрежными видами по изотопному составу азота и углерода за одну дату; выявлена динамика изменения изотопного состава углерода у литоральных видов.

Особенно подробно изучена сезонная динамика изотопного состава *Sida crystallina*, вероятно, потребляющей фито- и бактериопланктон, а также инфузорий, развивающихся на листьях макрофитов. Нами выявлены незначительные различия в спектре питания ювенильных и взрослых особей *S. crystallina*.

В июне 2011 г. изучен изотопный состав сид, обитающих на кувшинке и водяном лютике. Выявлено, что сиды не потребляют углерод, происходящий с лютика. В то же время, углерод с кувшинки сидой, по-видимому, потребляется.

Однако для более полного сравнения трофической дифференциации ветвистоусых ракообразных необходимо изучить пары каждых видов сосуществующих совместно в водоеме и имеющих сходное питание, а также провести изотопный анализ их предполагаемой пищи.

Список литературы

- Тиунов А.В. 2007. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. Серия Биологическая. 2007. 4. С. 475–489.
- Forró L., Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Petrussek A. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. 595. P. 177–184.
- Gladyshev M.I. 2009. Stable isotope analyses in aquatic ecology (a review) // J. of Siberian Federal University. 2009. Biology. 4. P. 381–402.

ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ НА КЛЕТОЧНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ ВИДОВ АМФИПОД *GAMMARUS LACUSTRIS* И *G. PULEX*

А.Н. Гурков, Д.С. Бедулина, Ж.М. Шатилина, Д.В. Аксёнов-Грибанов,
М.В. Губанов, Е.С. Задереев, М.А. Тимофеев

Иркутский Государственный Университет, 664003, Иркутск, ул. Карла Маркса, 2
Байкальский исследовательский центр, 664003, Иркутск, ул. Ленина 3-121, E-mail: brc.contact@gmail.com

Солёность водной среды является одним из важнейших абиотических параметров водоёмов и наряду с температурой существенно влияет на метаболизм водных беспозвоночных. Несмотря на это, сегодня остаётся неясным влияние солёности на неспецифический стресс-метаболизм ракообразных. В реализации кратковременного ответа на стрессовое воздействие ключевую роль играют неспецифические механизмы, функционирующие главным образом на клеточном и биохимическом уровнях.

Нами изучено влияние среды с разной солёностью на неспецифические механизмы стресс-реакции двух видов амфипод рода *Gammarus* — *G. lacustris* и *G. pulex*. *G. lacustris* является широко распространённым палеарктическим видом и отличается более значительной по сравнению с *G. pulex* экологической пластичностью. *G. pulex* — типичный представитель проточных экосистем северной Европы. Этот вид считается стенобионтом, высокочувствительным к изменению биотических и абиотических параметров среды. Для экспериментов нами были выбраны две популяции вида *G. lacustris*: из солёного оз. Шири в Республике Хакасия (Россия) и небольшого пресноводного озера в черте г. Иркутска (Россия). В ходе данной работы также были изучены три популяции вида *G. pulex* из пресноводного притока р. Альтенау, осолонённого руч. Гивенбах и солёного руч. Сальзбах (Германия). Все исследованные водоёмы характеризуются близкими показателями температурного режима. Экспериментально были определены LT_{50} представителей популяций каждого вида, оценено содержание БТШ70 и ферментов антиоксидантной системы (АОС), а также активность ключевых ферментов АОС в норме и после острого температурного воздействия.

Наши результаты показали, что характер функционирования ключевых биохимических механизмов стресс-реакции на острое температурное воздействие у исследуемых видов различен в популяциях из местобитаний с различной солёностью.

Установлено, что у обоих видов наибольшей устойчивостью к острому температурному воздействию обладают представители популяций, населяющих водоёмы с большей солёностью. У всех популяций обоих видов острое температурное воздействие индуцирует повышение содержания БТШ70, кроме наиболее чувствительной популяции *G. pulex*, обитателей пресноводного притока р. Альтенау. Исследованные виды используют различные механизмы ответа антиоксидантной системы в условиях острого температурного воздействия. Так у солоноводных популяций *G. pulex* была отмечена более высокая активность антиоксидантных ферментов, чем у пресноводных. Однако, острое температурное воздействие не вызывало изменений содержания и активности ключевых ферментов АОС у представителей всех популяций *G. pulex*. Напротив, у представителей обеих популяций *G. lacustris* отмечали близкие показатели активности антиоксидантных ферментов. При этом в условиях острого температурного воздействия изменения реакции ферментов АОС у представителей популяций *G. lacustris* из разных водоёмов имели различную направленность.

Таким образом, в работе показан не только факт того, что солоноводные популяции обоих видов имеют большую устойчивость к острому температурному воздействию по сравнению с пресноводными популяциями, но и то, что в отличие от стенобионта *G. pulex*, широкоадаптивный *G. lacustris* способен к разнонаправленным реакциям на температурный стресс в зависимости от гидрохимических условий среды обитания, к которым приспособлена та или иная его популяция.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ (11-04-00174-а, 10-04-00611, 11-04-91321-СИГ_а, 12-04-90039-Бел_а, 12-04-98065-р_сибирь_а), CRDF (10-04092505-ИК_а, BRNE New Mini-grant Program), грантов Президента РФ (МК-5466.2012.4, МД-2063.2012.4, МК-4772.2011.4), ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России».

ВЫСШИЕ РАКИ (MALACOSTRACA) ВОДОЕМОВ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

А.А. Гусев¹, Е.Е. Ежова², Д.О. Гусева³, Л.В. Рудинская¹

¹Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
236022 Калининград, ул. Дм. Донского 5, Россия, andgus@rambler.ru

²Атлантическое отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
236022 Калининград, пр. Мира 1, Россия, igelinez@gmail.com

³Калининградский Государственный Технический Университет,
236000 Калининград, Советский проспект 1, Россия, darialakom@rambler.ru

Высшие раки — сравнительно крупные беспозвоночные, которые играют важную роль в водных экосистемах. В то же время, в морских и пресных водах Калининградской области эта группа менее изучена по сравнению с сопредельными Польшей и Литвой (Шяштокас, 1973; Григалис, 1980; Jazdzewski, 1980; Grabowski et al., 2005; Jazdzewski et al., 2005; Zettler, Daunys, 2007; Arbaciauskas, 2008). По пресным водам Калининградской

области имеется небольшое количество работ, где в списках видов указаны высшие раки (Шяштокас, 1973; Григялис, 1980; Цыбалева, 1981; Чепурина, 2004; Шибаева и др., 2010; Щербина, 2010). Более полно изучен видовой состав Malacostraca Вислинского и Куршского заливов, а также Балтийского моря (Гусев, Урбанович, 2004; Ezhova et al., 2005; Потютко, 2008; Ежова и др., 2012). Начиная со второй половины двадцатого столетия в водных экосистемах Калининградской области значительно увеличилась доля видов-вселенцев, в числе которых — виды акклиматизированные в хозяйственных целях, случайные вселенцы, а также виды, появившиеся в результате расширения границ ареала (Ежова, Полунина, 2011; Гусев и др., 2012). Наибольшее число успешных натурализаций отмечено среди высших раков (Ezhova, 2007, Ежова и др., 2012).

Цель данной работы — составить сводный список видов высших раков в Калининградской области, включая российскую акваторию юго-восточной части Балтийского моря, пресные водоемы и водотоки.

Материалом для работы послужили качественные и количественные пробы, собранные в водоемах Калининградской области в 1995–2011 гг. (реки, ручьи, озера, пруды, водохранилища, Вислинский (Калининградский) и Куршский заливы, Балтийское море). Отбор материалов осуществляли качественными (гидробиологический сачок ISO 7828, мизидная сетка) и количественными (дночерпатели «Океан» 0.25 м², Ван-Вина 0.1 м², ДАК 0.01 м², Петерсена 0.025 м²) орудиями лова.

За исследованный период в водоемах Калининградской области было обнаружено 55 видов высших раков, которые относились к 6 отрядам и 24 семействам (см. табл.). Бокоплавы были представлены 26 видами (47% от общего числа видов высших раков), равноногие раки — 11 (20%), мизиды — 8 (14.5%), десятиногие раки — 8 (14.5%), и кумовые раки и клешненосные ослики по 1 виду (по 2%). Наибольшим числом видов были представлены семейства Gammaridae — 12 видами и Mysidae — 8. Остальные семейства были представлены 1–4 видами.

Таблица. Высшие ракообразные (Malacostraca), зарегистрированные в водоемах Калининградской области

№ п/п	Вид	Водоем
	Класс Malacostraca Latreille, 1802	
	Отряд: Tanaidacea Dana, 1849	
	Семейство: Leptocheliidae Lang, 1973	
1.	<i>Heterotanais oerstedii</i> (Krøyer, 1842)	ЮВБ
	Отряд: Amphipoda Latreille, 1816	
	Семейство: Pontoporeiidae Dana, 1853	
2.	<i>Bathyporeia pilosa</i> Lindström, 1855	ЮВБ, ВЗ
3.	<i>Monoporeia affinis</i> (Lindström, 1855)	ЮВБ
4.	<i>Pontoporeia femorata</i> Krøyer, 1842	ЮВБ
	Семейство: Corophiidae Leach, 1814	
5.	<i>Apocorophium lacustre</i> (Vanhöffen, 1911)	ВЗ, КЗ, П
6.	<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G.O. Sars, 1895)	ВЗ, КЗ, П, Д, Н, Ш, р, руч
7.	<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)	ЮВБ
	Семейство: Gammaridae Latreille, 1802	
8.	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald)	ВЗ
9.	<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (G.O. Sars, 1894)	КЗ, П, Д, Н, Ш, р, руч
10.	<i>Gammarus duebeni</i> Lilljeborg, 1851	ЮВБ, ВЗ
11.	<i>Gammarus lacustris</i> G.O. Sars, 1863	ВЗ, ВО, А, пр
12.	<i>Gammarus locusta</i> (Linnaeus, 1758)	ЮВБ, ВЗ, П
13.	<i>Gammarus oceanicus</i> Segerstråle, 1947	ЮВБ, ВЗ
14.	<i>Gammarus pulex</i> (Linnaeus, 1758)	ВЗ, П, р, реч, ПВ
15.	<i>Gammarus salinus</i> Spooner, 1942	ЮВБ, ВЗ
16.	<i>Gammarus varsoviensis</i> Jazdzewski, 1975	П
17.	<i>Gammarus tigrinus</i> Sexton, 1939	ЮВБ, ВЗ
18.	<i>Gammarus zaddachi</i> Sexton, 1912	ЮВБ, ВЗ
19.	<i>Pallasiola quadrispinosa</i> (G.O. Sars, 1867)	ВО
	Семейство: Hyperiidae Dana, 1853	
20.	<i>Hyperia galba</i> (Montagu, 1813)	ЮВБ*
	Семейство: Aoridae Walker, 1908	
21.	<i>Leptocheirus pilosus</i> Zaddach, 1844	ЮВБ
	Семейство: Talitridae Rafinesque, 1815	
22.	<i>Orchestia cavimana</i> Heller, 1865	ВЗ**
23.	<i>Talitrus saltator</i> Montagu, 1808	ЮВБ**
	Семейство: Dulichiidae	
24.	<i>Dyopedos monacantha</i> (Metzger, 1875)	ЮВБ
	Семейство: Crangonyctidae Bousfield, 1973	
25.	<i>Stygobromus ambulans</i> (F. Müller, 1846)	ПО, пр
	Семейство: Pontogammaridae Bousfield, 1977	
26.	<i>Obessogammarus crassus</i> (G.O. Sars, 1894)	ВЗ, КЗ, П, Д, Н, Ш, р, ОФ, оз
27.	<i>Pontogammarus robustoides</i> (G.O. Sars, 1894)	ВЗ, КЗ, П, Д, Н, Ш, р, ОФ, оз
	Отряд: Isopoda Latreille, 1817	
	Семейство: Janiridae Sars, 1897	
28.	<i>Jaera (Jaera) albifrons</i> Leach, 1814	ЮВБ, ВЗ
29.	<i>Jaera ischiosetosa</i> Forsman, 1949	ЮВБ

№ п/п	Вид	Водоем
30.	<i>Jaera prae-hirsuta</i> Forsman, 1949 Семейство: Idoteidae Samouelle, 1819	ЮВБ
31.	<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772)	ЮВБ, ВЗ
32.	<i>Idotea chelipes</i> (Pallas, 1766)	ЮВБ, ВЗ
33.	<i>Idotea granulosa</i> Rathke, 1843 Семейство: Sphaeromatidae Latreille, 1825	ЮВБ
34.	<i>Lekanesphaera rugicauda</i> (Leach, 1814)	ВЗ
35.	<i>Lekanesphaera hookeri</i> (Leach, 1814) Семейство: Chaetiliidae Dana, 1849	ЮВБ
36.	<i>Saduria entomon</i> (Linnaeus, 1758) Семейство: Anthuridae Leach, 1814	ЮВБ
37.	<i>Cyathura carinata</i> (Krøyer, 1847) Семейство: Asellidae Rafinesque, 1815	ВЗ***
38.	<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758) Отряд: Cumacea Krøyer, 1846 Семейство: Diastylidae Bate, 1856	ВЗ, КЗ, везде в пресных водах
39.	<i>Diastylis rathkei</i> (Krøyer, 1841) Отряд: Mysida Haworth, 1825 Семейство: Mysidae Haworth, 1825	ЮВБ
40.	<i>Hemimysis anomala</i> G.O. Sars, 1907	КЗ, Д
41.	<i>Limnomysis benedeni</i> Czerniavsky, 1882	КЗ, Н, Ш, ОФ
42.	<i>Mysis mixta</i> Lilljeborg, 1852	ЮВБ
43.	<i>Mysis relicta</i> Lovén, 1862	ЮВБ
44.	<i>Neomysis integer</i> (Leach, 1815)	ЮВБ, ВЗ
45.	<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	КЗ, Н, Ш
46.	<i>Praunus flexuosus</i> (O.F. Müller, 1776)	ВЗ
47.	<i>Praunus inermis</i> (Rathke, 1843) Отряд: Decapoda Latreille, 1802 Семейство: Crangonidae Haworth, 1825	ЮВБ, ВЗ
48.	<i>Crangon crangon</i> (Linnaeus, 1758) Семейство: Palaemonidae Rafinesque, 1815	ЮВБ, ВЗ
49.	<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1837 Семейство: Varunidae H. Milne Edwards, 1853	ЮВБ, ВЗ
50.	<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edwards, 1853 Семейство: Panopeidae Ortmann, 1853	ЮВБ, ВЗ, КЗ
51.	<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841) Семейство: Cambaridae Hobbs, 1942	ЮВБ, ВЗ, ОФ
52.	<i>Orconectes limosus</i> (Rafinesque, 1817) Семейство: Astacidae Latreille, 1802	П, Д, Н, Ш, А, ПО, ОФ, ВО, р
53.	<i>Astacus astacus</i> (Linnaeus, 1758)****	П, Д, ПО, ПВ, ВО
54.	<i>Astacus leptodactylus</i> (Eschscholtz, 1823)*****	П, Д, ПО, ПВ
55.	<i>Pacifastacus leniusculus</i> (Dana, 1852)	СК, р

Примечания. * найден только в желудках трески; **только на урезе воды; ***единичная находка; **** – последний раз встречен в Виштынецком озере в 1968 г. (Шяштокас, 1973); *****встречался в р. Преголе в 1980–1990-х гг. Обозначения: ЮВБ — российская акватория юго-восточной части Балтийского моря; ВЗ — Вислинский залив; КЗ — Куршский залив; П — р. Преголя; Д — р. Дейма; Н — р. Неман; Ш — р. Шешупе; А — р. Анграпа; р — реки; руч. — ручьи; ПО — питьевые озера г. Калининграда; ВО — Виштынецкое озеро; ОФ — озеро Форелевое; СК — Сиявинский карьер; ПВ — Правдинское водохранилище; оз — озера, пр — пруды.

По имеющимся данным, в границах Калининградской области наиболее богата и разнообразна морская фауна высших раков — 32 вида, среди которых представители 6 отрядов из 18 семейств. Близкий уровень видового богатства — 28 видов из 4 отрядов и 15 семейств — в солонатоводном Вислинском заливе. В пресных водах разнообразие высших раков заметно меньше — в российской части Куршского залива зарегистрировано лишь 10 видов, из 6 семейств, относящихся к 4 отрядам. В олиготрофном глубоководном Виштынецком озере отмечено только 5 видов, из 3 отрядов и семейств, среди которых *Pallasiola quadrispinosa* — гляциально-пресноводный реликт. Ракообразные рек и прудов, водохранилищ и остальных озер Калининградской области изучены недостаточно, отмечено 19 видов, из 4 отрядов и 9 семейств, следует ожидать пополнения видового списка.

В водоемах Калининградской области обнаружено 15 видов-вселенцев, из числа высших раков, что составляет 27% от их общего числа: *Chelicorophium curvispinum*, *Chaetogammarus warpachowskyi*, *Gammarus tigrinus*, *Orchestia cavimana*, *Obessogammarus crassus*, *Pontogammarus robustoides*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *Hemimysis anomala*, *Limnomysis benedeni*, *Paramysis lacustris*, *Palaemon elegans*, *Eriocheir sinensis*, *Rhithropanopeus harrisi*, *Orconectes limosus* и *Pacifastacus leniusculus* (Ezhova et al., 2005; Ежова, Полунина, 2011; Гусев и др., 2012).

Обнаружение *Gammarus fossarum* Koch, 1836, *G. roeselii* Gervais, 1835, *D. villosus* (Sowinsky, 1894), *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899) следует полагать возможным на территории Калининградской области,

поскольку они отмечены в сопредельных частях трансграничных водоемов и водотоков (Jazdzewski, 1980; Ezhova et al., 2005; Arbaciauskas, 2008).

D. villosus уже обитает в Вислинском заливе на территории Польши (Jazdzewski et al., 2004). *G. fossarum* заселяет малые приграничные реки со стороны Польши, которые пока плохо изучены в Калининградской области (Jazdzewski, 1980). *G. roeselii* встречается на территории Польши в 30 км от государственной границы с Российской Федерацией (Jazdzewski, 1980; Jazdzewski et al., 2002; Grabowski et al., 2005). *E. ischnus* отмечен как в Польше, так и в Литве (Jazdzewski, 1980; Arbaciauskas, 2008), но на территории Калининградской области вид не встречен.

Среди высших раков, отмеченных нами в водоемах Калининградской области — несколько редких видов ракообразных, являющихся кандидатами для внесения в Красный лист беспозвоночных Балтийского моря: солоноватоводные *G. duebeni* и *Lekanesphaera rugicauda*. Их частота встречаемости и численность низки, а район обитания ограничен. Два пресноводных вида — *Astacus astacus* и *A. leptodactylus* — внесены в Международную Красную книгу, их численность и ареал продолжают сокращаться на протяжении последнего столетия, и в большинстве водоемов, отмеченных в таблице, они в значительной степени вытеснены вселенцами — американским полосатым и сигнальным раками (Никитина, Ширшов, 2002). В районе исследования оба вида нами не отмечены с конца 1990-х гг., но вероятность их обитания существует, поскольку специальных исследований по этим видам в последнее десятилетие не проводилось. Ареал *Pallasiola quadrispinosa* также сокращается, этот вид внесен в Красные книги соседних государств Польши, Литвы, Латвии, Эстонии и в Красную книгу Ленинградской области.

Список литературы

- Григалис А.И. Бентосные ледниковые реликтовые ракообразные, обнаруженные в ледниковых озерах Литовской ССР в 1952–1978 гг. // Труды АН Литовской ССР. 1980. Сер. В. Т. 2(90). С. 69–76.
- Гусев А.А., Урбанович О.А. Видовой состав и экологическая характеристика макрозообентоса в Калининградской зоне Балтийского моря в сентябре 2001 года // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2002–2003 годах. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, Т. 2. Экология гидробионтов. С. 4–19.
- Гусев А.А., Гусева Д.О., Рудинская Л.В. Чужеродные виды Malacostraca и Mollusca в водах Калининградской области // Актуальные проблемы гидробиологии и ихтиологии (6 декабря 2011 г., Казань, Россия). Казань: Изд-во “Казанский университет”, 2012. С. 25–28.
- Ежова Е.Е., Полунина Ю.Ю. Инвазии чужеродных видов беспозвоночных в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса». Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта, 2011. Вып. 7. С. 25–37.
- Ежова Е.Е., Кочешкова О.В., Лятун М.В. Зообентос: состав, структура сообществ, особенности распределения, продукция // Юго-Восточная Балтика на рубеже XX–XXI веков: состояние прибрежных вод российского сектора и береговых ландшафтов. Калининград, Терра Балтика. 2012. в печати.
- Никитина С.М., Ширшов А.О. Современное состояние популяций двух видов речных раков в водоемах Калининградской области // VI Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным. Тез. докл. М., Изд. ВНИРО, 2002. С. 105–107.
- Потютко О.М. Фаунистическая характеристика бентоса литоральной зоны южного побережья Куршского залива Балтийского моря // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. №. 10. С. 1180–1191.
- Цыбалева Г.А. Зоопланктон и зообентос Правдинских водохранилищ (по данным за 1979 г.) // Сборник научных трудов ГосНИОРХ (Состояние кормовой базы и питание рыб во внутренних водоемах). Л.: 1981. Вып. 173. С. 56–64.
- Чепурина С.Г. Характеристика некоторых бентосных сообществ река Лава (Калининградская область) // Современные проблемы паразитологии, зоологии и экологии / Под ред. Ч.М. Нигматуллина / Материалы I и II международных чтений, посвященных памяти и 85-летию со дня рождения С.С. Шульмана. Калининград: Изд-во КГТУ, 2004. С. 338–347.
- Шибалева М.Н., Масюткина Е.А., Матвеева Е.П. Видовое разнообразие зообентоса и биоиндикация внутренних водоемов Калининградской области // Известия КГТУ. 2010. №. 19. С. 172–179.
- Шяштокас И.А. Распространение речных раков в Литовской ССР // Труды АН Литовской ССР. 1973. Сер. В. Т. 3(63). С. 87–105.
- Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем северо-запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Изд-во Наука ДНЦ, 2010. С. 426–466.
- Arbaciauskas K. Amphipods of the Neumanas River and the Curonian Lagoon, the Baltic Sea basin: where and which native freshwater amphipods persist? // Acta Zoologica Lituanica. 2008. Vol. 18. No. 1. P. 10–16.
- Ezhova E., Zmudzinski L., Maciejewska K. Long-term trends in the macrozoobenthos of the Vistula Lagoon, southeastern Baltic Sea. Species composition and biomass distribution // Bulletin of the Sea Fisheries Institute. 2005. No. 1(164). P. 55–73.
- Ezhova E. E. Fauna of Malacostracan crustacea of the Vistula Lagoon in the XX century // Abstracts: Estuarine ecosystems: structure, function and management. 16–22 September, Kaliningrad-Svetlogorsk, 2007. P. 34–35.
- Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – introduction and Decapoda // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. Vol. 34. No. 1 (Suppl.). P. 43–61.
- Jazdzewski K. Range expansions of some gammaridean species in the European inland waters caused by human activity // Crustaceana. 1980. Vol. 6 (Suppl.). P. 84–107.
- Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski M. Four Ponto-Caspian and one American gammarid species (Crustacea, Amphipoda) recently invading Polish waters // Contributions to Zoology. 2002. Vol. 71. No. 4. P. 115–122.
- Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski M. Recent drastic changes in the gammarid fauna (Crustacea, Amphipoda) of the Vistula River deltaic system in Poland caused by alien invaders // Diversity and Distributions. 2004. Vol. 10. P. 81–87.
- Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski M. Native and alien malacostracan Crustacea along the Polish Baltic Sea coast in the twentieth century // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. Vol. 34. No. 1 (Suppl.). P. 175–193.
- Zettler M.L., Daunys D. Long-term macrozoobenthos changes in a shallow boreal lagoon: comparison of a recent biodiversity inventory with historical data // Limnologia. 2007. Vol. 37. No. 2. P. 170–185.

ИСКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ *EVADNE NORDMANNI* (PODONIDAE, ONYCHOPODA, CLADOCERA) В РАЗНЫЕ ЖИЗНЕННЫЕ ПЕРИОДЫ В БАЛТИЙСКОМ МОРЕ

¹Н.Е. Демерецкиене, ²И.К. Ривьер

¹Департамент морских исследований (Клайпеда, Литва), n.demereckiene@aaa.am.lt

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова, Российская академия наук, rivier@ibiw.yaroslavl.ru

ВВЕДЕНИЕ. Представители сем. Podonidae — летние формы. Различные виды проявляют неодинаковое отношение к температуре и имеют различное широтное распределение в Мировом океане. Среди Podonidae *Evadne nordmanni* (как *Podon leuckarti*) дальше остальных распространяется в северные широты, до 140° с.ш. [1].

В Северной Атлантике *E. nordmanni* появляется в проливе Ла-Манш в марте при температуре воды 6–7 °С [6]. Массовое развитие *E. nordmanni* наблюдается в июне–июле, когда плотность вида более 100 экз./м³. С ноября по март в этих водах вид не встречается [6].

У берегов Канады вид появляется раньше июня при той же температуре воды 6–7 °С и присутствует в планктоне, до ноября–декабря [6].

У самой северной границы ареала — у южных берегов о. Гренландия *E. nordmanni* отмечается в сентябре–октябре [6].

В прибрежных водах Исландии *E. nordmanni* — третий вид по численности среди зоопланктона (17%). Рачок появляется в марте–апреле при 5–7 °С, самая высокая численность рачка в июле–августе при максимальном прогреве воды до 11–12 °С [7].

Максимальная плодовитость в Северном море у самок *E. nordmanni*, вышедших из зимних яиц (до 14 зародышей) в марте–апреле. В этот период самок, имеющих плодовитость более 5 яиц, в популяции 85–95% [6]. В июне–июле у следующих поколений плодовитость снижается до 1–3 зародышей [6].

Подробно размножение *E. nordmanni* изучено во внутреннем Японском море [9]. Первые особи вида появляются при температуре воды 8–11 °С. Самые крупные партеногенетические самки отмечены в середине марта, длина — 0.64 мм, максимальная плодовитость *E. nordmanni* — 12 яиц, средняя — 7 яиц [9]. Наибольшее число эмбрионов, в среднем — 9, наблюдалось в конце апреля, максимальная длина снижалась до 0.55 мм. Для *E. nordmanni* автор отмечает наибольшие размеры в весенний период [9]. Весной отмечена положительная корреляция между числом эмбрионов и температурой воды [9].

В Балтийском море *E. nordmanni* — обычный представитель летнего планктона у берегов Финляндии [10] и Эстонии [13]. Наблюдения с 1960 по 1997 гг. за зоопланктоном в центральной части Балтийского моря показали, что межгодовые колебания численности *E. nordmanni* определяются температурой поверхности воды весной [11].

Цель настоящего исследования — проследить особенности структуры популяций первой весенней генерации *E. nordmanni* в Балтийском море. Выявить популяционные показатели вида в период его массового развития, в конце июня 2003 г. Для этого изучено распределение, численность, возрастной и половой состав популяций, размеры партеногенетических и гамогенетических самок и их плодовитость.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА. В 2002 г. исследовали весеннюю популяцию, а в 2003 г. летнюю популяцию *E. nordmanni*. В начале мая 2002 г. материал собирали в прибрежных водах, в 16–17 км от берега и в конце июня 2003 г. в 60 км от берега в центральной и юго-восточной части Балтийского моря, в Литовской экономической зоне (рис. 1). Дополнительно проанализированы пробы зоопланктона в 1998–2001 гг. с данного района Балтийского моря в те же сезоны. Материал был собран департаментом морских исследований с научного судна типа СРТМК.

Отбор проб производился при помощи количественной планктонной сети типа WP-2 (размер ячеек 100 мкм) с глубины 25 м [8]. Пробы фиксировались 4% нейтральзованным формальдегидом [8].

Всего отобрано и обработано 205 проб зоопланктона за исследуемые годы. Проанализировано и изучено 958 особей *E. nordmanni* обоих полов. Видовую принадлежность, возраст, пол, стадии зрелости эмбрионов устанавливали, используя микроскоп марки МБР-3 при увеличении 7–9X. Измерение размеров тела у подонид проводили, как у всех Cladocera: длина тела — от верхнего края головы до конца кауды (или каудальных когтей); высота — от переднего края головы до конца раковины. Рисунки *E. nordmanni* выполнены И.К. Ривьер с помощью рисовального аппарата РА-4.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ. По наблюдениям в центральной и юго-восточной части Балтийского моря (Литовская экономическая зона) численность *E. nordmanni* в разные годы менялась. Весной рачок появляется при температуре 4–5 °С, а в конце осени исчезает. Наибольшей численности рачок достигает в мае–июне, присутствует в планктоне всё лето, встречается до ноября в виде единичных особей.

Относительно высокая численность для вида отмечена в мае 1999 г. в прибрежных водах, до 2.39 тыс. экз./м³. В июне 2003 г. численность *E. nordmanni* достигала 9.36 тыс. экз./м³ в центральной части Балтийского моря (рис. 2). Такая высокая численность *E. nordmanni* не наблюдалась ранее за весь период (1998–2003 гг.) исследований. Численность была необычайно высокой, проба с центральной части Балтийского моря имела "рыжий" цвет от присутствия огромного количества (до 90%) доминирующего вида — рачка *E. nordmanni*.



Рис. 1. Район отбора проб в Балтийском море.

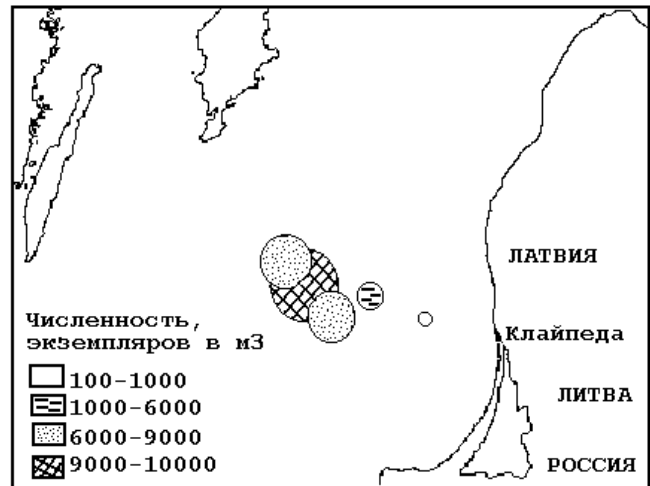


Рис. 2. Распределение *E. nordmanni* (численность, экз./м³) в центральной части Балтийского моря в июне 2003 г.

В период наблюдений в мае 2002 г. среди подонид были встречены *Evadne nordmanni*, *Podon leuckarti* и *Pleopis polyphemoides*. Численность последних двух видов была менее 1% от общего количества подонид. Популяция *E. nordmanni* состояла исключительно из партеногенетических самок. Самцов и гамогенетических самок не обнаружено. Новорождённые рачки (высота 0.35–0.50 мм) составляли 24% популяции. Большинство имели округлые зародыши на стадии "а" в выводковой сумке [12] или в яичнике. Раковина новорождённых рачков имеет треугольную форму с небольшим заострением на вершине (рис. 3а, а₁).

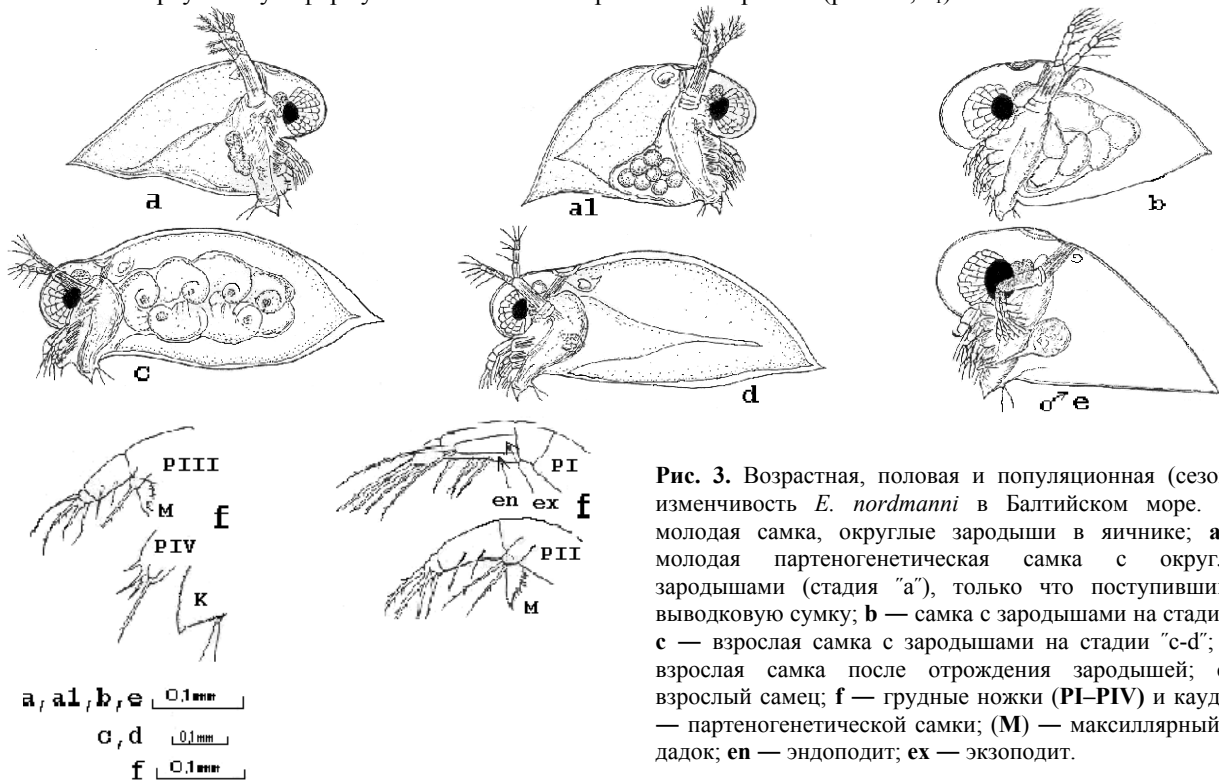


Рис. 3. Возрастная, половая и популяционная (сезонная) изменчивость *E. nordmanni* в Балтийском море. а — молодая самка, округлые зародыши в яичнике; а₁ — молодая партеногенетическая самка с округлыми зародышами (стадия "а"), только что поступившими в выводковую сумку; б — самка с зародышами на стадии "b"; с — взрослая самка с зародышами на стадии "c-d"; d — взрослая самка после отрождения зародышей; e — взрослый самец; f — грудные ножки (PI–PIV) и кауда (К) — партеногенетической самки; (М) — максиллярный придаток; en — эндоподит; ex — экзоподит.

Взрослых самок с растущими зародышами — продолговатыми личинками (стадия "b"), когда вычленяется головной сегмент и появляются зачатки антенн II (рис. 3b), в популяции было около 20%. Высота раковины таких рачков увеличивается до 0.8–1.1 мм, в среднем составляет 0.71 мм. Самок с зародышами на более поздних стадиях формирования ("b-c", "c"), до начала пигментации глаза было 32%. Самок с полностью сформированными зародышами и окрашенным глазом (стадия "d") было 2% (рис. 3c). Рачков, представляющих собой самок, только что отродивших молодёжь и имеющих ещё небольшую раковину с неокрепшим хитином было 4% (рис. 3d). По мере роста зародышей, при их максимальном числе, раковина увеличивается в размере так, что высота рачка достигает 1.25 мм, при этом длина рачка — 0.45 мм. Такие крупные особи имеют наибольшее число эмбрионов — 9 (табл. 1).

Из данного материала, высота раковины максимальна у самок со зрелыми зародышами, в редких случаях на более ранних стадиях ("b-c"). Раковина таких самок имеет своеобразную форму: выпуклую "спинную часть",

примыкающую к затылочному органу и вогнутую или спрямлённую "брюшную", прилегающую к каудальному отростку (рис. 3с).

Таким образом, для *E. nordmanni*, как и для представителей семейства Podonidae, особенно каспийских подонид [12], характерна значительная изменчивость формы и размеров тела, а именно раковины, служащей для вынашивания зародышей. Раковина имеет также гидростатическую функцию и имеется у новорождённых рачков. Она быстро восстанавливает свои размеры и форму у взрослых самок после отрождения молоди, сопровождающейся линькой старой хитиновой оболочки раковины (рис. 3д). Развитие первой весенней генерации партеногенетических самок происходит при относительно низких температурах воды (4–11°C), когда созревание задерживается и рачки достигают крупных размеров.

В июне 2003 г. популяция *E. nordmanni* внешне имела сходное строение. 99% составляли партеногенетические самки. Лишь 1% особей несли зимние яйца. Размеры самок, их репродукционные характеристики в конце июня 2003 г. (табл. 2) и в начале мая 2002 г. резко различались (табл. 1).

Таблица 2. Размеры и плодовитость партеногенетических самок *E. nordmanni* в июне 2003 г. в Балтийском море

Средняя высота самки, мм	0.7	0.8	0.8	0.85
Количество эмбрионов, максимальное/среднее	4/2	4/2	1/1	1/1
Стадия зрелости рачков	"a"	"b"	"c", "c-d"	"d"
Число обследованных особей	26	25	50	125

Были обследованы самки с зародышами на разных стадиях зрелости. Размеры самок не превышали 0.85 мм. Прослеживается некоторое увеличение высоты рачка в зависимости от зрелости его зародышей. По мере созревания эмбрионов, их роста, снижается их количество. Созревающих (стадия "c", "c-d") и зрелых эмбрионов у всех самок в выводковых сумках было по одному. В 6–7% случаев единственный, почти зрелый эмбрион, оказывался погибшим. Отмечены погибшие, распавшиеся эмбрионы на стадиях "b" и "a" (рис. 4).

Уменьшение количества эмбрионов по мере их созревания прослежено у *Evadne anonyx* в конце периода партеногенеза в сентябре в Аральском море [5] и в Балтийском море у другого представителя Onychopoda — *Cercopagis (Cercopagis) pengoi*. Гибель эмбрионов происходит обычно на стадии "b", когда начинается активный их рост. Отмирание и рассасывание части эмбрионов связано с ухудшением условий среды (возможно питания) рачков, снижением плотности их кормовых объектов.

Материал, собранный в конце июня 2003 г., позволил проследить некоторые неизвестные ранее репродукционные особенности *E. nordmanni*. Как уже упоминалось, около 1% особей популяции оказались гамогенетическими самками со зрелыми зимними яйцами в выводковых сумках на разных стадиях формирования оболочек яиц (рис. 4).

Известно, что зимнее яйцо у Podonidae растёт в течение периода трофоплазматического роста, находясь в яичнике. Затем яйцо, не имеющее твёрдой оболочки, перетекает по яйцеводу в выводковую сумку, где за счёт выделений её стенок формируется твёрдая хитиновая оболочка [2, 5, 12].

Самки с зимними яйцами — одни из самых крупных в популяции: максимальная высота — 0.96 мм, средняя — 0.87 мм. Диаметр яйца 0.20–0.25 мм. Яйцо на стадии начала формирования хитиновой оболочки имеет светлый желтоватый оттенок, у зрелого яйца с толстой хитиновой оболочкой содержимое тёмного цвета.

При просмотре нескольких сотен рачков (958 особей) не было обнаружено ни одной особи с растущим в яичнике зимним яйцом. Также, найден один отмирающий самец *E. nordmanni* с атрофированным (прозрачным) кишечником. Самцы, как известно для Cladocera, появляются раньше гамогенетических самок и быстро отмирают [4]. Учитывая эти факты, можно полагать, что только у небольшой части самок (около 1%) смогли образоваться зимние яйца. Основная же часть популяции продолжала слабо размножаться партеногенетически, вынашивая не более одного эмбриона. Отсутствие самцов и самок с растущими зимними яйцами, наличие самок уже со зрелыми яйцами — свидетельства гамогенеза.

Огромное количество партеногенетических самок в конце периода вегетации *E. nordmanni* — явление не описанное в литературе, однако известное для Daphniidae. При достижении *Daphnia pulex* максимальной численности, появляются самцы, часть самок образует эфиппии. Но большая часть продолжает размножаться пар-

Таблица 1. Размеры и плодовитость наиболее крупных партеногенетических самок *E. nordmanni* в Балтийском море в мае 2002 г.

Длина тела самки, мм	0.38	0.40	0.40	0.40	0.42	0.45	0.45	0.45	0.46
Высота тела самки, мм	0.9	0.95	0.95	1.1	0.9	0.9	1.05	1.25	1.05
Число зародышей	5	7	8	8	6	9	9	9	8
Стадия зрелости эмбрионов	"d"	"b-c"	"c-d"	"d"	"c"	"c"	"d"	"b"	"b-c"

Были обследованы самки с зародышами на разных стадиях зрелости. Размеры самок не превышали 0.85 мм. Прослеживается некоторое увеличение высоты рачка в зависимости от зрелости его зародышей. По мере созревания эмбрионов, их роста, снижается их количество. Созревающих (стадия "c", "c-d") и зрелых эм-

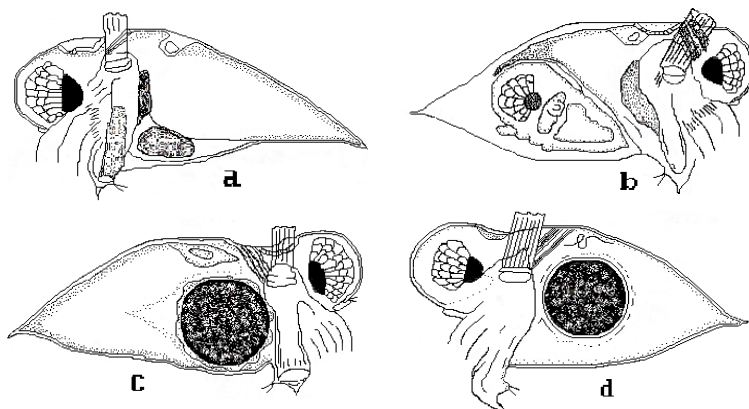


Рис. 4. Самки *E. nordmanni* из Балтийского моря (сборы 27.06.2003 г.). **a** — молодая партеногенетическая самка с отмершим зародышем на ранней стадии развития; **b** — партеногенетическая самка со зрелым зародышем перед его отрождением; **c** — гамогенетическая самка с зимним яйцом в выводковой сумке на стадии формирования хитиновой оболочки яйца; **d** — гамогенетическая самка со зрелым яйцом, покрытым хитиновой оболочкой. Грудные конечности не прорисованы.

теногенетически, имея в выводковых сумках единичных зародышей [4]. Возможно, при изменении условий среды партеногенетическая часть популяции сможет перейти к образованию зимних яиц.

Известно, что у Podonidae (как у Daphniidae) к образованию зимних яиц (или эфиппиев — у дафний) переходит партеногенетическая самка в отличие от Polyphemidae и Cercopagidae, у которых рождаются специальные гамогенетические самки, никогда не размножаются партеногенетически [2, 3]. В отличие от дафний, самки которых могут неоднократно образовывать эфиппии, а потом при улучшении условий снова переходить к партеногенезу, самки подонид, образовав зимнее яйцо, отмирают. Стратегия размножения ракообразных, имеющих период партеногенеза и гамогенеза, сложна и неоднозначна для отдельных видов в разных водоёмах при различных условиях среды.

ВЫВОДЫ. В начале мая 2002 г. популяцию *E. nordmanni* образовывали на 82% партеногенетические самки. Крупные размеры рачка за счёт удлинения и увеличения объёма раковины характерны для весенней популяции, когда *E. nordmanni* имеет максимальную плодовитость;

В конце июня 2003 г. популяция *E. nordmanni* состояла на 99% из партеногенетических самок. Огромное количество партеногенетических самок в конце периода вегетации *E. nordmanni* — явление не описанное в литературе. К гамогенезу перешла лишь незначительная часть популяции *E. nordmanni*. Сформированные зимние яйца находились у самок в выводковой сумке на стадии формирования оболочек. Самцы уже отмерли после оплодотворения этих самок. Основная масса рачков была представлена самками, несущими единственного эмбриона, у которых не отмечено даже начальной стадии трофоплазматического роста латентного яйца в яичнике;

Образование малого числа зимних яиц, гибель партеногенетических эмбрионов на ранних стадиях, созревание единственного эмбриона, отмирание самцов свидетельствует об ухудшении условий среды для *E. nordmanni* в конце июня 2003 г.

Список литературы

1. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л. Наука, 1987. С. 180.
2. Ривьер И.К. О размножении каспийских полифемид (*Podonidae*). *Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб*. Л., вып. 17(20). 1968. С. 112–130.
3. Ривьер И.К. Размножение церкопагид (*Cladocera, Polyphemidae*) Каспийского моря. *Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР*. вып. 19(22), 1969. С. 119–128.
4. Ривьер И.К. Особенности структуры популяции *Daphnia pulex* (De Geer) во временных водоёмах в районе Рыбинского водохранилища. *Информ. Бюлл. Биол. внутр. вод*. № 20, 1973. С. 21–25.
5. Ривьер И.К. Выводковая сумка и развитие яиц у *Cladocera*. *Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных*. Вып. 25(28), 1974. С. 119–127.
6. Gieskes W.W. Ecology of nyt North Atlantic and the North Sea. 1960-1967. *Neth. j. Sea Res.* 1971. vol.5, №3, pp. 342–376.
7. Gislason F., Astthorsson O.S. Sea sonal cycle of zooplankton south west of Iceland. *J. Plankton Res.*, 1995. vol. 17, №10, pp. 1959–1976.
8. HELCOM, 1988. Guidelines for the Baltic monitoring programme for the third stage. No 27 D. Part D. Biological determinands: 131–135 p.
9. Onbe T. Studies on the Ecology of Marine Cladocerans. *J. Fac Fish. Animal Hysbandry*. 1974. vol. 13, №1, pp. 89–179.
10. Vitto A. Diurnal and vertical grazing activity of mesozooplankton during summer on the SW coast of Finland. *Boreal Environ. Res.* 2000. vol. 5, pp. 137–146.
11. Dippner J.W., Kornilovs G., Sidrevics L. Long – term variability of mesozooplankton in the central Baltic Sea. *Journal of Marine Systems*. 2000. Vol. 25, №1, pp. 23–31.
12. Rivier I.K. The Predatory *Cladocera* (*Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae*) and *Leptodoridae* of the world. *Guides Ident. of Microinvert.* 1998. 213 p.
13. Lumberg A., Ojaveer H. Zooplankton dynamics in Munga and Kolga Bays in 1957-1992 with particular emphasison the summer aspect. *Procedings of the 14-th Baltic Marin. Biol.*, pp. 139–148.

ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ ОЗЕР ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

О.Ю. Деревенская¹, Е.Н. Унковская²

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет, 420008, г. Казань,
ул. Кремлевская, 18; E-mail: oderevenskaya@mail.ru

²Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник,
Республика Татарстан, Зеленодольский район, пос. Садовый, ул. Вехова, д.1; E-mail: L-unka@mail.ru

На территории Раифского участка Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан) расположен своеобразный комплекс из 12 разнотипных озер, связанных в единую гидрологическую систему малыми реками Сумка и Сер-Булак. Исследуемые озера различаются по происхождению, морфометрическим показателям, гидрохимическому режиму, трофическому статусу. Особенности расположения в гидрологической системе заповедника и гидрохимический режим озер подробно описаны в опубликованных ранее работах (Унковская и др., 2002, 2006).

Мониторинговые исследования сообществ зоопланктона водных объектов ВКГПБЗ проводятся с 1983 г., результаты исследований нашли свое отражение в ряде ранее опубликованных работ (Деревенская и др., 2002, 2006). В настоящей работе проведен анализ результатов исследований, выполненных в период с 2005 г. по 2009 г. и выявлена современная структура сообществ зоопланктона, и в частности планктонных ракообразных, пяти наиболее значимых озер заповедника. Были исследованы проточные озера Раифское, Белое и заболочивающееся бессточное оз. Илантово, располагающиеся в долине р. Сумка и проточные озера Линево и Карасиха — в долине р. Сер-Булак.

В 2005 г. отбор проб проводился однократно в основные сезоны вегетационного периода (зима, весна, лето, осень), в 2006–2009 гг. — только в летний период. Пробы отбирали на постоянной сетке станций при помощи сети Джеди с газом № 70 и диаметром входного отверстия 12 см: на глубоководных станциях отбирали по горизонтам (эпи-, мета- и гипolimнион), на мелководных станциях — интегральные от дна до поверхности, всего отобрано 68 проб. Камеральная обработка включала определение видового состава зоопланктона, численности и биомассы по общепринятым методикам, расчет индексов сапробности, Шеннона, Симпсона. Параллельно проводился отбор гидрохимических проб на определение газового и солевого состава, определения биогенных элементов и органических показателей (ХПК и БПК₅).

Оз. Белое располагается первым по направлению течения р. Сумка. Современная площадь водного зеркала составляет 0.06 км², максимальная глубина 4.0 м. Озеро по происхождению суффозионно-карстовое. Питание озера осуществляется за счет талых вод в период весеннего половодья. В настоящий момент мелководная часть озера сильно зарастает погруженной высшей водной растительностью. Озеро испытывает значительное заиливание вследствие привноса взвешенных веществ р. Сумкой.

Температурный режим озера был обычен для мелководных водоемов: поверхностные слои прогревались в июле до 22.4–26.5 °С, с глубиной температура постепенно понижалась до 16.4–18.8 °С (на глубине 4 м). Зимой температура с глубиной увеличивалась: с 0.2 °С на поверхности до 2.8 °С — у дна. Кислородный режим озера был характерен для эвтрофных водоемов: в поверхностном слое наблюдалось перенасыщение кислорода (168–227%), в придонном — минимальное насыщение 50–98% или резкий его дефицит — 8.7%. В придонных слоях с 2007 г. фиксировалось высокое содержание сероводорода и сульфидов, превышающее ПДК_{р/х} до 11.8 раз. По биогенным и органическим веществам также было отмечено превышение допустимых концентраций: для фосфатов (1.6–3.6 ПДК), фенолов (2.2–19.4 ПДК), общему железу (3.2–15.3 ПДК), нитритов (1.2–1.3 ПДК), максимальные значения всегда фиксировались в придонном слое.

В оз. Белое, по результатам многолетних наблюдений, выявлено 78 видов зоопланктона, из них коловраток 39 (50%), ветвистоусых ракообразных 24 (31%), веслоногих — 15 видов (19%). Довольно высокое видовое богатство, по-видимому, обусловлено действием комплекса гидрологических факторов: проточностью, небольшой глубиной, хорошей прогреваемостью воды, обилием высшей водной растительности и относительно высокой трофностью. Число видов, приходящееся на одну пробу гораздо меньше (от 6 до 14 в различные сезоны года).

Общая численность зоопланктона изменялась в исследуемый период от 240.7 до 1602.1 тыс. экз./м³, общая биомасса — от 0.47 до 7.7 г/м³. Высокие значения количественных показателей зоопланктона и размах колебаний, указывают на эвтрофирование водоема. По численности из групп зоопланктона обычно преобладали коловратки, только в отдельные периоды наблюдалось массовое развитие ветвистоусых ракообразных (*Bosmina longirostris* (O.F. Müller)). По биомассе обычно преобладали веслоногие ракообразные.

Из ветвистоусых ракообразных в планктоне почти всегда присутствовали *B. longirostris* и *Daphnia cucullata* Sars, из веслоногих — *Thermocyclops crassus* (Fischer), *Th. oithonoides* (Sars), иногда *Cyclops vicinus* Uljanin, *C. strenuus* Fischer, *Mesocyclops leuckarti* (Claus), другие виды встречались значительно реже.

Сезонная динамика ракообразных характеризовалась летним пиком развития, с преобладанием по биомассе веслоногих. В зимнее время зоопланктон был представлен единичными особями веслоногих рачков *C. vicinus*.

По величине индекса сапробности водоем относился к β-мезосапробной зоне, значения индекса — самые высокие среди озер заповедника (1.72). Значения индекса видового разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона были относительно высоки.

Оз. Раифское — самое крупное из озер заповедника — расположено в месте слияния рек Сумка и Сер-Булак. Современная площадь водного зеркала составляет 0.32 км², максимальная глубина 19.1 м. Озеро по происхождению суффозионно-карстовое, котловина является частью долины р. Сумка. Питание осуществляется за счет талых вод при определенном участии дождевых, подземных и болотных вод.

Температурный режим озера в период исследований соответствовал режиму стратифицированных водоемов: в летний период верхние слои воды прогревались до 19–27 °С, на глубине 4–6 м отмечался температурный скачок — температура снижалась до 14–16 °С; на глубине 8–17 м температура воды составляла 4–6 °С. Зимой температура воды практически одинаковая по всей толще — 0.8–3.3 °С. Газовый состав воды в летний период характеризовался нормальным содержанием растворенного кислорода у поверхности и его дефицитом у дна. Зимой содержание кислорода по всей толще воды не превышало 1.5 мг/дм³. Концентрации биогенных веществ превышали ПДК_{р/х}, в основном, в придонных слоях: постоянно отмечались превышения допустимых норм по иону аммония (2.9–7.0 ПДК), нитритам (1.3 ПДК), фосфатам (2.2–3.9 ПДК), фенолам (3.5–4.8 ПДК), общему железу (12.4–24.9 ПДК).

В составе зоопланктона оз. Раифское за период исследований выявлено 65 видов, из них коловраток — 33 вида (51%), ветвистоусых ракообразных — 22 (34%), веслоногих ракообразных — 10 (15%). В пробах присутствуют обычно по 17–20 видов. Доминирующий комплекс по численности составляли 4–9 видов, в том числе ракообразные *B. longirostris*, *D. cucullata*, *Th. oithonoides*. Доминантами по биомассе обычно являлись 1–4 вида, в том числе вышеперечисленные виды ракообразных.

Зоопланктон оз. Раифское в конце подледного периода характеризовался невысоким видовым богатством, относительно низкими количественными показателями (численность — 6–7.9 тыс. экз./м³, биомасса — 0.004–0.11 г/м³). Весенний зоопланктон характеризовался относительно невысокими количественными показателями: численность составляла 178.4 тыс. экз./м³ при биомассе 0.8 г/м³. Основу биомассы составляли веслоногие ракообразные, как взрослые особи, так и их личиночные стадии. Наибольшая плотность зоопланктона была в эпилимнионе, наименьшая — в гиполимнионе. Аналогична изменялась и биомасса, преобладали веслоногие ракообразные. В летний период (июль–август), в различные годы, численность зоопланктона изменялась от 121.1 до 541.5 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.87 до 6.11 г/м³. Обычно плотность зоопланктона была значительно выше в эпилимнионе. По численности преобладали веслоногие, по биомассе — ветвистоусые ракообразные. Однако, в июле 2005 г. максимальные значения отмечены в слое металимниона. В октябре численность зоопланктона составляла 201 тыс. экз./м³ при биомассе 1.24 г/м³, сохранялась вертикальная неоднородность в распределении зоопланктона.

Индекс сапробности изменялся в зависимости от сезона года. Наиболее высокие значения наблюдались в мае (1.7) и соответствовали β-мезосапробной зоне («умеренно-загрязненная вода»). Летом индекс составлял 1.52–1.57, осенью — 1.6. Значения индекса Шеннона были относительно высокими (2.8–3.18), значения индекса Симпсона изменялись от 0.82 до 0.86, что характеризовало сообщество как устойчивое.

Оз. Линево расположено в долине лесной р. Сер-Булак, проточное, суффозионно-карстового происхождения. Площадь водного зеркала составляет 0.07 км², максимальная глубина — 5 м. Питание озера осуществляется в основном талыми водами в весенний период при участии дождевых вод, подземное питание минимально из-за большого количества накопившегося ила.

Температурный режим озера в июле характеризовался прогретым поверхностным слоем (20–25 °С), на глубине 2 м отмечался температурный скачок — температура снижалась до 11 °С; на глубине 4–4.5 м температура воды составляла 7.0–8.6 °С. Зимой температура воды повышалась от поверхности ко дну (от 0.2 до 3.5 °С). Кислородный режим был характерен для эвтрофных водоемов. Летом насыщение кислородом поверхностных слоев составляет 99.8%, придонных — до 8.8%. Зимой отмечается дефицит кислорода по всей толще воды. При этом концентрация сероводорода и сульфидов у дна составляла 0.083 мг/дм³ (16.5 ПДК). Концентрации биогенных веществ значительно превышали ПДК_{р/х}. Содержание фосфатов составляло 4.6–42.6 ПДК, ионов аммония — 8–13.2 ПДК, фенолов — 8.4–8.5 ПДК, железа — 10.6–99 ПДК.

В озере выявлено 53 вида зоопланктона, из них 29 коловраток (55%), 15 ветвистоусых ракообразных (28%), 9 веслоногих (17%). Число видов в пробе — 15–20.

Доминирующий комплекс обычно представлен не более чем 6 видами, преимущественно коловраток, из ветвистоусых иногда в числе доминирующих присутствует *D. cucullata*. Из ракообразных в составе планктона обычно встречаются ветвистоусые *B. longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum* (Lieven), *D. orghidani* Negrea, *D. cucullata Leptodora kindtii* (Focke) и веслоногие *Th. crassus* и *Th. oithonoides*. Остальные виды встречаются редко.

Численность зоопланктона составляла в разные годы 392.7–785.1 тыс. экз./м³, биомасса — 1.7–7.72 г/м³. По численности из групп зоопланктона всегда преобладали коловратки. По биомассе преобладали веслоногие ракообразные. Индекс сапробности находился в пределах β-мезосапробной зоны (1.56), умеренно загрязненная вода. Значения биотических индексов (Шеннона и Симпсона) были относительно высокими (3.02 и 0.85 соответственно), характеризуют условия в водоеме как благоприятные для зоопланктона.

Оз. Карасиха также расположено в долине р. Сер-Булак, заполняя небольшую, но глубокую воронкообразную котловину, проточное. Современная площадь озера — 0.04 км², максимальная глубина — 10.8 м. Питание осуществляется за счет талых вод при некотором участии болотных вод, поступающих по р. Сер-Булак. Вода озера характеризуется невысокой прозрачностью и коричневым цветом.

Температурный режим в период исследований соответствовал режиму стратифицированных озер: верхние слои прогревались до 20–23.5 °С, температурный скачок наблюдался уже на глубине 1–2 м (из-за плотного слоя ряски) — 12.5–15 °С; придонные слои имели температуру 7.3–11.2 °С. Газовый режим был неудовлетворительный: в летний период насыщение не превышало 20% по всей толще воды. Коэффициенты превышения допустимых норм составили: по иону аммония — 2.5–6.0 ПДК, фосфатам — 1.6–6.6 ПДК, общему железу — 7.5–45.7 ПДК, фенолам — 4.1–4.9 ПДК.

В составе зоопланктона оз. Карасиха за период исследований выявлено 61 вид зоопланктона, из них коловраток — 35 видов (57%), ветвистоусых ракообразных — 16 (26%), веслоногих ракообразных — 10 (16%). В пробе — 7–18 видов. Доминирующий комплекс по численности образовывали 3–4 вида, преимущественно коловраток, из ракообразных в его состав в разные годы входили *B. longirostris* и *Peracantha truncata* (O.F. Müller) *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller), *Th. crassus*, *Th. oithonoides*, *Alona rectangula* Sars, *Disparalona rostrata* (Koch), *Daphnia pulex* Leadig. По биомассе доминировали 3–5 видов, в том числе ракообразные *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller), *B. longirostris*, *D. pulex*, *D. cucullata*, *S. vetulus*, *M. leuckarti*, *Th. crassus*, *Th. oithonoides*.

В подледный период (в конце марта) зоопланктон отсутствовал или был представлен единичными экземплярами коловраток и рачков *C. vicinus*. В мае численность составляла 160.7 тыс. экз./м³, биомасса — 0.3 г/м³; по численности преобладали коловратки, по биомассе — веслоногие рачки. В июле–августе численность зоопланктона в разные годы составляла 0.5–72.7 тыс. экз./м³, биомасса — 0.01–0.26 г/м³, преобладали коловратки или веслоногие рачки. В октябре количественные показатели были невелики — 136 тыс. экз./м³ и 0.12 г/м³ (численность и биомасса соответственно). В данном водоеме максимальные количественные значения зоопланктона во все сезоны отмечались только в эпилимнионе.

Индекс сапробности был в пределах β -мезосапробной зоны — 1.57–1.83. Индексы Шеннона и Симпсона были относительно высоки.

Оз. Илантово — бессточный, заболачивающийся водоем, относящийся к долине р. Сумка. Площадь водного зеркала 0.05 км², максимальная глубина — 2 м.

Температурный режим был обычен для мелководных водоемов. Содержание растворенного кислорода изменялось от 60% насыщения у поверхности до 33.5% — у дна. Присутствие сероводорода и сульфидов по всей толще воды было ниже ПДК. Среди биогенных элементов отмечалось превышение ПДК по фенолам (2.4–2.6 ПДК) и общему железу (10–11 ПДК). Концентрация компонентов азотной группы и фосфатов, в отличие от других озер, по всем горизонтам находилась в пределах нормы.

В составе зоопланктона за период исследований выявлено 67 видов зоопланктона, из них коловраток — 34 вида (51%), ветвистоусых ракообразных — 21 (31%), веслоногих ракообразных — 12 (18%). В пробе обычно присутствовали 9–16 видов. Доминирующий комплекс по численности образовывали 1–5 видов, преимущественно коловраток, из ракообразных в его состав иногда входили рачки *B. longirostris*. По биомассе доминировали 3–6 видов, в том числе ракообразные *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller), *B. longirostris*, *Th. crassus*, *Th. oithonoides*.

В подледный период отмечен только 1 вид веслоногих — *C. vicinus*, в мае численности составляла 608.1 тыс. экз./м³, биомасса — 2.1 г/м³. В июле, в разные годы, численность изменялась от 449.2 до 2924.6 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.85 до 12.2 г/м³. Осенью численность составляла 1446.5 тыс. экз./м³ при биомассе 9.6 г/м³. По численности преобладали коловратки, по биомассе — коловратки либо веслоногие ракообразные. По величине биомассы зоопланктона водоем относился к эвтрофным.

Значения индекса сапробности находились в пределах β -мезосапробной зоны (умеренно загрязненная вода). Значения индекса Шеннона и Симпсона были невысоки.

В заключение следует отметить, что, несмотря на различные морфологические и химические параметры исследуемых озер, в них сложился практически одинаковый доминирующий комплекс ветвистоусых — с доминантами *B. longirostris* и *D. cucullata* — и веслоногих ракообразных — с доминантами *Th. crassus* и *Th. oithonoides*.

Список литературы

- Унковская Е.Н., Мингазова Н.М., Павлова Л.Р. Гидрологическая и гидрохимическая характеристика водоемов Раифы // Труды Волжско-Камского заповедника. Вып. 5 / Под общ. ред. О.В. Бакина и Ю.А. Горшкова. Казань, 2002. С. 9–36.
- Унковская Е.Н., Мингазова Н.М., Тарасов О.Ю., Шагидуллин Р.Р., Юронец-Лужаева Р.Ч., Шурмина Н.В. Гидрохимический режим разнотипных водоемов Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника // Вестник Татарского отделения Российской Экологической Академии. № 1. 2006. С. 75–81.
- Деревенская О.Ю., Унковская Е.Н., Мингазова Н.М., Павлова Л.Р. Структура сообществ зоопланктона озер Раифского участка Волжско-Камского заповедника и его охранной зоны // Труды Волжско-Камского государственного природного заповедника. Вып. 5 под общ. ред. О.В. Бакина и Ю.А. Горшкова. Казань, 2002. С. 53–70.
- Деревенская О.Ю., Палагушкина О.В., Унковская Е.Н. Структура планктонных сообществ разнотипных озер Волжско-Камского заповедника // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, 18–22 сентября 2006 г.), тезисы докладов, т. 1. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 133.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЙОБЕНТОСНЫХ КЛАДОЦЕР В ОТКРЫТОЙ ПЕСЧАНОЙ ЛИТОРАЛИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Д.С. Дудакова

Институт озераведения РАН, г. Санкт-Петербург, e-mail: Judina-D@yandex.ru

Изучение закономерностей процессов, протекающих в водоемах, является важной задачей современной гидробиологии. Прибрежная зона озер, обладающая наибольшей продуктивностью и биоразнообразием, интенсивностью протекающих в ней физико-химических процессов, должна являться объектом особо пристального внимания, особенно для такого крупного озера как Ладожское (Литоральная зона ..., 2011).

Распределение донных беспозвоночных, в частности мейобентосных кладоцер, в масштабах метров (мезомасштабное распределение) неоднородно и зависит от большого числа факторов. Особенно это проявляется в открытой литорали. Далеко не последнюю роль в открытой литорали играют явления связанные с динамикой вод, определяющей, соответственно, изменение мезомасштабных изменений силуэта рельефа дна и степени неоднородности распределения осадка, содержащего детрит — источника пищи для большого числа мейобентосных видов (Роль волнения ..., 1990; Науменко, 2011). Кроме того для многих организмов мейобентоса важными являются структурные характеристики грунта, на котором они обитают (Giere, 2009). Мейобентосные кладоцеры редко заселяют интерстициаль. В основном они обитают на поверхности грунтов и являются бактерио-, растительно- и детритоядами, пасущимися на фитопланктоне, водорослях, бактериях или отмерших растительных остатках (Dole-Oliver et al., 2000). О перемещении мейобентосных рачков известно, что они могут ползать и плавать; но плавают они мало, а некоторые не плавают совсем и используют антенны в основном как опору при передвижении по субстрату, для копания в осадках, протискивания в скоплениях водорослей и т.д. (Коровчинский, 2004). К бентосным видам кладоцер относятся виды семейств *Hyocryptidae*, *Macrothricidae*, *Chidoridae* (Коровчинский, 2004). О пространственном распределении мейобентосных копепод известно, что они проявляют пятнистость в масштабе сантиметров вслед за микроводорослями, а также крупными тканями разлагающихся животных (Deudero et al., 2000).

Целью исследования было описать особенности развития сообщества мейобентосных кладоцер в мелководной открытой песчаной литорали Ладожского озера с учетом изменяющихся в течение сезона характеристик среды и выявить основные факторы, определявшие пространственное распределение кладоцер.

Полевые исследования проходили на Ладожском озере в южной его части в бухте Петрокрепость близ истока р. Невы в 2010 г. Изучалась открытая песчаная литораль. Для изучения пространственного распределения мейобентоса выбран полигон с максимальными глубинами до 0.9 м и максимальной расстоянием от берега — 18 м. Пробы брались с трех трансект расположенных параллельно друг другу на расстоянии 3 м. Точки отбора вдоль одной трансекты располагались через 2 м, начинаясь на небольшом расстоянии от уреза воды. Отбор проб проводился с апреля по сентябрь ежемесячно (6 серий). Отобрано и обработано 109 проб мейобентоса.

Морфометрия исследуемого полигона определялась через замеры глубин на исследуемых точках и составление батиметрических схем для каждой серии (даты) съемок. Определялся угол откоса относительно центральной наименее глубокой трансекты к двум другим в точках, расположенных на расстоянии 6 м от берега (расстояние, на котором глубина на всех трех трансектах и во все месяцы не превышала 0.9 м), для оценки потенциальной возможности перемещения донных осадков, содержащих детрит, и тонкой неорганической фракции.

Для определения гидродинамической активности использована косвенная оценка через определение средней величины силы ветра за месячный период, предшествующий отбору проб. Это связано с тем обстоятельством, что изменения донных биоценозов, как правило, происходят не одномоментно и этот процесс растянут во времени (Роль волнения ..., 1990). Учитывалось также среднемесячное максимальное направление ветров.

Гранулометрический состав определяли с помощью ситового метода. Выделяли фракции < 0.25, 0.25–0.5, 0.5–2, 2–3, 3–5 и > 5 мм. Учитывали также объем мелкой фракции, проходившей через капроновую сеть диаметром 0.08 мм.

Агрегированность распределения рассчитывалось как отношение дисперсии к средней арифметической численности (Лосовская, 2007).

Отбор мейобентосных проб проводился пробоотборником МБ-ТЕ с площадью сечения 12.6 см². Пробы фиксировались 3–5%-ным формалином и промывались через капроновую сеть диаметром 80 мкм.

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программной среды STATISTICA 8. Для исследования влияния одной или нескольких переменных (факторов) на количественные показатели мейобентосного сообщества применялся дисперсионный анализ и его непараметрический аналог — тест Крускала-Уоллиса. Для оценки степени связи этих показателей с изучаемыми факторами среды применялись корреляционный и регрессионный анализы.

Основными компонентами меняющейся экологической обстановки, в которой находилось сообщество кладоцер в течение периода исследования, были варьирование рельефа дна и изменения температуры. Первое определяло распределение детрита — источника кормовых ресурсов, второе определяло количественное развитие популяций в определенный период.

Рельеф исследуемого участка дна в течение периода наблюдений подвергался изменениям. С конца весны до середины лета нарастание глубины было выражено сильнее, так же как и неоднородность поперечного разреза. Центральная трансекта достаточно сильно возвышалась над двумя другими, расположенными параллельно ей по обе стороны, что создавало возможность перемещения седиментов по скату и накопления их в относи-

тельно большем количестве, чем по центру. В августе эти различия стали более сглаженными, а в сентябре рельеф дна во всех направлениях стал однородным. Анализ влияния ветров на формирование рельефа дна показал, что чем сильнее среднемесячная сила ветров, тем более выражена горизонтальная неоднородность рельефа. Угол откоса сильно достоверно скоррелирован со среднемесячной силой ветра ($R = 0.81$). Начиная со второй половины лета и осенью, преобладающими ветрами в районе полигона были южный и юго-западный; влияние восточного и юго-восточного ветров было минимальным. Выявлено достоверное различие на уровне $p < 0.1$ ($p = 0.09$; $F = 2.9$) между величиной накопления мелкой фракции неорганического осадка (размер частиц менее 0.08 мм) в этот период по сравнению с весной и первой половиной лета. Под воздействием гидродинамических факторов менялась структура песчаного грунта. Выявлено, что гранулометрический состав грунта в прибрежной зоне изменялся по сезону. В апреле и мае преобладали пески с более высокой долей средней фракции от 0.5 до 2 мм, в летние месяцы мелкие и средние фракции песка (менее 0.5; 0.25–0.5 и 0.5–2 мм) вносили почти равномерный вклад в общий состав грунта в процентном отношении, а преобладала фракция 0.25–0.5 мм; в сентябре преобладала самая мелкая фракция (менее 0.25 мм). Отмечено постепенное уменьшение крупности песка на исследованном полигоне с весны к осени. Наиболее однородным гранулометрический состав был во все летние месяцы. Рельеф дна сказывался на осаждении мелкой фракции в ложбинах, хотя корреляция (R) между накоплением мелкой фракции и степенью неоднородности рельефа невысокая и составляла 0.21. Также выявлено достоверное влияние рельефа дна на отложение детрита ($R = 0.25$): на пониженных участках детрита откладывается больше.

Таблица 1. Температура воды на исследованном полигоне

Температура, °С	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь
		9.5	13.5	17.5	24.0	18.0

Изменение температур в исследованный период приведено в табл. 1. Температурный максимум (24 °С) приходился на конец июля и сопровождался увеличением численности кладоцер. В этот период возросла их доля в общей структуре сообщества (табл. 2). Одновременно отмечалось исчезновение гарпактицид и невысокие численности циклопов и остракод. Тогда же на полигоне было встречено 4 вида кладоцер — *Rhynchotalona falcata*, *Disparalona rostrata*, *Graptoleberis testudinaria* и *Bosmina* sp., тогда как в предыдущие месяцы и в августе на исследованном полигоне видовое обилие было ниже (табл. 3) — встречалось по 2 вида.

Максимум средней численности (7.4 тыс. экз./м²) сообщество ракообразных, из которых кладоцеры занимали доминирующее положение, достигло на исследованном полигоне в сентябре при низких температурах (12 °С). Вероятно, это связано с переходом рачков с больших глубин на мелководные участки в связи с изменением придонных температур. Видовое богатство в этот месяц было гораздо выше, чем во весь другой период. Было встречено 9 видов (табл. 3).

На пространственное распределение кладоцер значимое влияние оказывали морфометрические характеристики исследуемого участка, глубины, а также количественный и качественный состав детрита и мелкая неорганическая фракция грунта. Гранулометрический состав грунта с учетом более крупных фракций на распределение кладоцер не влиял.

Наращение глубины на разных трансектах было неодинаковым и отражало неоднородность рельефа дна.

Для всего периода исследования кроме сентября, когда рельеф выполаживался, на центральной возвышенной трансекте отмечались более низкие численности кладоцер (в среднем 0.58 тыс. экз./м²) по сравнению с двумя другими трансектами, приходящимися на понижения рельефа (1.46 и 1.48 тыс. экз./м²). Это можно объяснить движением в зоны понижения рельефа вслед за скатывающимися по склону кормовыми ресурсами рачков.

Важным фактором, влияющим на распределение кладоцер, явился качественный состав детрита (табл. 4). Количество детрита не оказывало значимого влияния. Наиболее предпочтительным для рачков оказался зеленый детрит, состоявший из мелких пластинчатых частиц и более крупных частиц светло окрашенных растительных остатков, обрывков листьев, стволов и семян высших водных растений. Грубый детрит (дерновину), включающий в себя различные длинные и прочные темные остатки высших растений, мхов, покрывающих уча-

Изменение температур в исследованный период приведено в табл. 1.

Температурный максимум (24 °С) приходился на конец июля и сопровождался увеличением численности кладоцер.

Таблица 2. Структура мейобентосного сообщества (% от общей численности) открытой песчаной литорали Ладожского озера

Таксоны	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь
Cladocera	21.3	5.9	3.4	17.6	6.2	16.5
Cyclopoida	5.3	10.3	1.1	3.9	4.5	1.7
Harpacticoida	18.7	8.8	4.1	0.0	0.6	1.2
Amphipoda	0.0	0.0	4.1	3.0	0.0	1.6
Ostracoda	5.3	4.4	0.4	0.9	1.7	3.4
Crustacea (total)	50.6	29.4	13.1	25.4	13.0	24.4
Other meiobenthos	49.4	70.6	86.9	74.6	87.0	75.6

Таблица 3. Виды кладоцер на исследованном полигоне и встречаемость их по месяцам

Виды	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1861	+	+	-	-	+	++
<i>Rhynchotalona falcata</i> Sars, 1862	-	+	+	+	+	++
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	-	-	++	+	-	+
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	-	-	-	-	-	+
<i>Alonopsis elongatus</i> Sars, 1861	-	-	-	-	-	+
<i>Macrotrix</i> sp.	+	-	-	-	-	+
<i>Alona affinis</i> (Leydig 1860)	-	-	-	-	-	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	-	-	-	+	-	+
<i>Ilocryptus agilis</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Bosmina</i> sp.	-	-	-	+	-	-

Примечание. «-» — вид отсутствует; «+» — численность 0.8–4.0 тыс. экз./м²; «++» — численность 4.8–8.8 тыс. экз./м².

сток дна сплошным ковром, копеподы избегали. Также достаточно немногочисленны они были на темном детрите, состоящем из темных разложившихся структур, природу и происхождение которых почти невозможно установить.

Таблица 4. Численность мейобентосных кладоцер на разных объемах и типах детрита

Показатели	Типы детрита							
	Зеленый детрит				Темный детрит			Дерновина
	Очень мало	Мало	Средн. кол-во	Много	Мало	Средн. кол-во	Много	Много
№ кладоцер, тыс. экз./м ²	1.56	3.20	1.86	2.51	1.00	0.67	1.11	0.27
Средняя № кладоцер для данного типа детрита тыс. экз./м ²	2.28				0.92			0.27

Как показали полученные результаты, кладоцеры избегают малые глубины, наиболее подверженные динамическому волновому воздействию. Численность рачков увеличивалась с возрастанием глубины (табл. 5).

Тогда как для всех роющих мейобентосных гидробионтов — нематод, олигохет и хирономид — отмечена отрицательная корреляция численности и биомассы с долей размерной фракции грунта менее 0.08 мм, для эпибентосных кладоцер, ползающих по поверхности, корреляция, напротив, была положительная. Для них более предпочтительны большие объемы неорганической мелкой фракции.

Расчет степени агрегированности показал, что в мезомасштабе кладоцеры имеют пятнистое распределение. Для них отношение дисперсии к средней арифметической численности составляло 1 порядок. Это значение было ниже, чем у нематод, проявлявших максимальную степень агрегированности, но в то же время выше, чем для всех остальных групп мейобентосных организмов.

Выводы. На развитие сообщества кладоцер в открытой песчаной литорали существенно влияют температурные условия и гидродинамические процессы.

Пространственное распределение кладоцер в исследованном биотопе определяют следующие факторы: неоднородность рельефа дна, удаленность от уреза воды и глубина, качественный состав детрита, доля мелкой фракции грунта. Рачки предпочитают скапливаться в зонах понижения рельефа, на больших глубинах, в зонах с зеленым детритом, на грунтах большими объемами мелкой неорганической фракции.

В масштабе метров (мезомасштабе) кладоцеры проявляют пятнистое распределение.

Таблица 5. Численность (N, тыс. экз./м²) кладоцер на разных глубинах

Диапазон глубин	N
10-25 см (n=25)	0.33
26-45 см (n=35)	1.81
46-65 см (n=35)	2.08
66-85 см (n=6)	3.00

Список литературы

- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные оряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. 410 с.
- Лосовская Г.В. Характер пространственного распределения (дисперсии) у некоторых видов черноморских полихет // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зоны комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. Вып. 15. Севастополь, 2007. С. 523–527.
- Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А. Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011. 416 с.
- Науменко М.А. Морфометрическая характеристика и гидрофизические особенности литоральной зоны Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 28–44.
- Роль волнения в формировании бентоса больших озер. Л.: Наука, 1990. 114 с.
- Giere O. Meiobenthology. The microscopic motile fauna of aquatic sediments. 2nd revised and extended edition Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2009. 527 pp.
- Deudero S., Vincx M. Sublittoral meiobenthic assemblages from disturbed and non-disturbed sediments in the Balearics // Scientia Marina 2001. 64 (3). P. 285–293.
- Dole-Oliver M.-J., Galassi, Marmonier P., Creuze des Chatelliers M. The biology and ecology of lotic microcrustaceans // Freshwater biology. 2000. 44. P. 63–91.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ РОТОВЫХ ПРИДАТКОВ *HEMIDIAPTOMUS* (COPEPODA, CALANOIDA)

Н.А. Евдокимов

Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова
Россия, 410600, Саратов, ул. Советская, 60, e-mail: nikolayevdokimov@yandex.ru

Трофическая структура водных сообществ обладает естественной динамикой, основанной на сезонной смене видов и изменении трофического статуса видов в ходе онтогенеза. Для корректного описания структуры требуется информация об особенностях питания наиболее массовых видов в процессе постэмбрионального развития. Особенности строения и вооружение ротовых придатков Calanoidea в значительной степени определяют состав и размерные характеристики потребляемых пищевых объектов (Петипа, 1981; Монаков, 1998). Тип питания *Hemidiaptomus hungaricus* Kiefer, 1933 и *H. rylovi* Charin, 1928, формирующих основу зоопланктона временных водоемов юго-востока европейской части России, практически не изучен.

Цель данной работы — сравнительный анализ строения ротовых придатков *H. hungaricus* и *H. rylovi* в процессе постэмбрионального развития.

Морфологию ротовых придатков мандибул, максиллул, максилл и максиллипед анализировали у рачков, собранных во временных водоемах на территории Саратовской области (1998–2012 гг.). Материал фиксировали по методике Е.В. Боруцкого (1960). При препарировании ротовых придатков Calanoida пользовались методикой В.С. Шувалова (1980). Описание производилось в соответствии с терминологией Л.И. Сажинной (1985).

После выхода из яйца науплиус каланоид имеет три пары конечностей — антеннулы, антенны и мандибулы. Дефекация у науплиусов I не наблюдается, кишечник не содержит пищевых частиц, что указывает на отсутствие активного питания рачка на этой стадии и согласуется с данными Л.И. Сажинной (1985, 1987). Активное питание начинается только после первой линьки уже на стадии науплиуса II.

Антенны у науплиуса I и копепоидитов *H. hungaricus* функционируют как локомоторный орган, а у науплиусов II–VI, кроме того, участвуют в захвате пищи. Формирование вооружения антенны (3 шипа и 3 щетинки), выполняющего трофические функции, заканчивается на III науплиальной стадии. У науплиусов I базиподит I антенны несет один «жевательный» шип, базиподит II — 2 щетинки. У науплиуса II базиподит I антенны несет 2 жевательных шипа.

У науплиуса III шип формируется на базиподите II. Науплиусы *H. rylovi* отличаются от *H. hungaricus* наличием на дистальном членике эндоподита науплиуса III трех щетинок, а у науплиуса VI — четырех щетинок (рис.). У копепоидита I *H. hungaricus* и *H. rylovi* жевательные шипы и щетинки редуцируются. Таким образом, строение и вооружение антенн науплиусов *H. hungaricus* и *H. rylovi* различается незначительно.

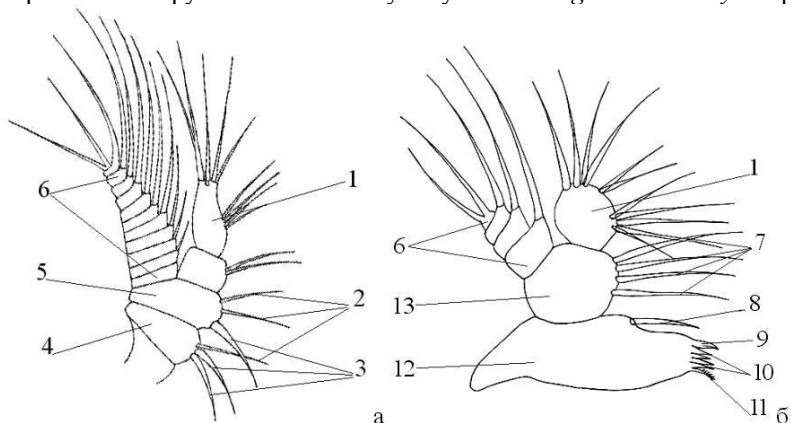


Рис. Антенна (а) и мандибула (б) науплиуса VI *H. rylovi*: 1 — эндоподит, 2 — жевательные щетинки, 3 — жевательные шипы, 4 — I базиподит, 5 — II базиподит, 6 — экзоподит, 7 — жевательные щетинки базиподита, 8 — жевательная щетинка протоподита, 9 — вентральный зубец, 10 — зубцы, 11 — пильчатая щетинка, 12 — протоподит, 13 — базиподит.

пильчатую щетинку. Происходит дифференциация зубцов: вентральный зубец ланцетовидный, остальные — конические. У науплиусов поздних стадий увеличивается ширина жевательного края мандибулы и его основания.

У науплиусов II–III *H. hungaricus* «жевательные» щетинки базиподита пальпы не достигают края жевательной пластинки, у науплиуса VI только одна щетинка заходит за край пластины. У *H. rylovi* уже у науплиусов II–III «жевательные» щетинки базиподита пальпы значительно заходят за дистальный край протоподита (рис.).

У копепоидитов строение мандибулы существенно изменяется. Протоподит мандибулы копепоидита I *Hemidiaptomus* лишается «жевательной» щетинки, мандибулярная пластина несет 7 зубцов. У *H. rylovi* основание первого вентрального зубца более широкое, чем у *H. hungaricus*. Копепоидит II имеет 8 зубцов. У копепоидитов III *H. hungaricus* первый вентральный зубец достигает высоты второго, а у копепоидитов IV строение мандибул сходно с половозрелыми рачками. Копепоидиты III *H. rylovi* имеют две диастемы. Ширина первой диастемы равна расстоянию от первого вентрального зубца до основания пильчатой щетинки. Ширина второй диастемы составляет только 1/3 от ширины первой. У копепоидитов V *H. rylovi* глубина первой диастемы равна ее ширине и по строению сходна с половозрелыми рачками.

Строение протоподита у науплиусов *H. hungaricus* и *H. rylovi* не имеет существенных различий. Особенности строения пальпы *H. rylovi* позволяют формировать фильтровальную камеру больших размеров, чем у *H. hungaricus*. Межвидовые различия в строении протоподита выражены, начиная с копепоидита I. На стадии копепоидита II *H. rylovi* строение мандибул позволяет переходить к обработке крупных пищевых объектов животного происхождения. Мандибулы *H. hungaricus* такую способность приобретают только на IV–VI копепоидитных стадиях.

Максиллулы закладываются у диаптомусов на III науплиальной стадии, функционируют только у копепоидитов, выполняя функции удержания пищи и фильтрации. У науплиусов IV они состоят из базиподита, эндоподита (3) и экзоподита (2). Максиллулы науплиусов VI *H. hungaricus* несут I эндит, II эндит (2), III эндит (2), эндоподит (7), экзоподит (6), экзит (1). I эндит максиллул науплиусов VI *H. rylovi* несет 4 шипа. Копепоидит I имеет I эндит (несущий 9 шипов), II и III эндиты (3), эндоподит (2+6), метэпиподит (1) и экзит (4).

Мандибулы образованы протоподитом и пальпой. Строение пальпы, находящейся в проксимальной трети протоподита, изменяется незначительно. В обработке пищи у науплиусов II–VI участвуют зубцы мандибулярной пластины протоподита и оперенная «жевательная» щетинка, отходящая от центральной части протоподита в сторону жевательного края. В захвате пищевых частиц участвуют 3–4 «жевательные» щетинки на внутренней стороне базиподита пальпы (рис.), участвующие в образовании «ловчей камеры».

У науплиуса II *Hemidiaptomus* мандибулярная пластина несет 5 зубцов и дорзально расположенную

Максиллулы *H. rylovi* отличаются в два раза более длинными шипами и щетинками I–III эндитов. Максиллулы половозрелых рачков отличаются от копеподитов лишь числом щетинок.

Отсутствие значительного вооружения первого эндита у науплиусов — свидетельство неспособности к удержанию крупных жертв на данной стадии. Формирование такой структуры у копеподитов I, особенно у *H. rylovi* — признак потенциального хищника. Наличие длинных щетинок экзита позволяет копеподитам I в полной мере использовать фильтрационный аппарат.

На ранних стадиях развития максиллы выполняют роль фильтрующего аппарата, строение которых в процессе постэмбрионального развития не претерпевает существенных изменений. У *Hemidiaptomus* они закладываются у науплиусов V, у VI — это уже многочлениковый одноветвистый придаток. Максиллы копеподитов I *H. hungaricus* коксоподит (6), базиподит (6), эндоподит (8) отличаются от придатков рачков VI копеподитной стадии отсутствием 4 щетинок. Отличие максилл копеподита I *H. rylovi* — коксоподит с 4 щетинками и 1 шипом, эндоподит на I экзите несет 1 щетинку и 3 шипа.

Одноветвистые максиллипеды *Hemidiaptomus* начинают формироваться у науплиусов VI. Общие черты строения хорошо проявляются уже у копеподитов I *H. hungaricus*: I базиподит (5), II (2), двучлениковый эндоподит (5). II базиподит *H. rylovi* вооружен 1 щетинкой и 1 шипом, I эндоподит с 1 шипом, II эндоподит с 1 шипом и 3 щетинками. С каждой последующей стадией число члеников эндоподита увеличивается на 1 и доходит до 5 (4:2:1:2:4) у копеподита IV. Видовые различия в строении максиллипед *H. rylovi* и *H. hungaricus* наблюдаются с II–III копеподитных стадий. Членики максиллипед *H. rylovi* более мощные, длинные, вооружены когтевидными щетинками.

Максиллипеды функционируют как аппарат фильтрации и захвата наравне с максиллулами и максиллами. С I копеподитной стадии в строении максиллипед выражены межвидовые различия. У *H. hungaricus* присутствуют оперенные щетинки, определяющие участие этого придатка в фильтрации. У *H. rylovi* — максиллипеды орган активного захвата, лишенный фильтрующих структур.

Среди *Calanoida* выделяют 3 группы, различающиеся по строению ротовых придатков и соответственно типу захвата пищи: фильтраторы, фильтраторы-хвататели, активные хвататели, сохранившие способность к фильтрации (Монаков, 1976). В процессе постэмбрионального развития *H. hungaricus* и *H. rylovi* несколько типов строения и функционирования ротовых аппаратов последовательно сменяют друг друга, причем данные изменения можно корректно соотнести со сменой типа питания. Схема развития ротового аппарата *H. hungaricus* и *H. rylovi* типична для морских *Calanoida*, размножающихся в эуфотической зоне и начинающих активно питаться с II–III науплиальной стадии (Бродский и др., 1983). В этот период основной тип добывания пищи — фильтрация. Начало формирования ротовых придатков характерных для взрослых рачков, по всей видимости, вносит существенные изменения в механизм функционирования всего ротового аппарата. В то же время, неполная их сформированность обуславливает механизм функционирования науплиусов IV–VI и копеподитов I–II, отличный от взрослых рачков.

Уже со II копеподитной стадии между ротовыми придатками *H. hungaricus* и *H. rylovi* выявляются морфофункциональные различия. У *H. rylovi* они связаны с переходом к хищничеству, в то время как *H. hungaricus* продолжает питаться за счет фильтрации. Переход *H. hungaricus* к пассивному захвату мелких животных, по всей видимости, связан с достижением рачками максимальных размеров и наступлением половой зрелости и началом формирования половых продуктов, определяющим повышенную потребность в белковой пище.

Таким образом, в процессе развития у *H. hungaricus* и *H. rylovi* было выделено 3 типа строения и функционирования ротового аппарата: науплиальный (науплиус II–IV), переходный (науплиус V–копеподит I), взрослый (копеподиты II–VI). В процессе постэмбрионального развития *H. rylovi* выявлено 3 способа питания: фильтрация (науплиус II — копеподит I), фильтрация + пассивный захват (копеподиты I–II), активный захват + фильтрация (копеподиты III–VI). Учитывая значительное сходство строения ротовых придатков *H. hungaricus* с *H. amblyodon* (Монаков, 1976) и размерные характеристики рачков на различных стадиях жизненного цикла (Soto, Hurlbert, 1991), в постэмбриональном развитии можно выделить два способа питания: фильтрацию (науплиус II — копеподит IV), фильтрацию + пассивный захват (копеподиты IV–VI).

Список литературы

- Боруцкий Е.В. Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб. М., 1960. 218 с.
- Бродский К.А. Вышкварцева Н.В., Кос М.С. Маркаева Е.Я. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод. Т. I. Л.: Наука, 1983. 357 с.
- Монаков А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука, 1976. 170 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 320 с.
- Петипа Т.С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. Киев: Наук. думка, 1981. 242 с.
- Сажина Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепод Мирового океана: Определитель. Киев: Наук. думка, 1985. 238 с.
- Сажина Л.И. Размножение, рост, продукция морских веслоногих ракообразных. Киев: Наук. думка, 1987. 154 с.
- Шувалов В.С. Веслоногие рачки циклопоиды семейства Oithonidae Мирового океана. Л.: Наука, 1980. 197 с.
- Soto D., Hurlbert S.H. Long-term experiments on calanoid-cyclopoid interactions // Ecological monographs. 1991. 61(3). P. 245–265.

О ВСТРЕЧАЕМОСТИ ВИДОВ РАКОВ *ASELLUS AQUATICUS*, *IDOTEA CHELIPES*, *LEKANESPHAERA RUGICAUDA*, *JAERA ALBIFRONS* (ISOPODA) И *ORCHESTIA CAVIMANA* (AMPHIPODA, TALITRIDAE) В ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Е.Е. Ежова, Н.С. Молчанова

Атлантическое отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
236022 Калининград, пр. Мира 1, Россия, igelinez@gmail.com

Фауна высших ракообразных солоноватоводного Вислинского залива небогата. Специальные работы по исследованию Malacostraca единичны (Ezhova, 2007, Гусев и др., наст. том) для этой крупной морской лагуны, разделенной в настоящее время между Россией и Польшей. В работах довоенного периода указывается 11–13 видов (Riech, 1926, 1927), нами в разные годы найдено 20 (Ezhova et al., 2005) и 24 вида (Ежова, Полунина, 2011; Ежова и др., 2012). По последним данным, в фауне высших ракообразных залива насчитывается 28 видов из 4 отрядов и 15 семейств (Гусев и др., наст. том). Лишь несколько видов распространены в акватории почти повсеместно и характеризуются высокой встречаемостью, распространение большей части видов существенно ограничивается биотопическими условиями.

Несколько видов, в том числе — равноногие раки *Lekanesphaera rugicauda* (Leach, 1814), *Idotea chelipes* (Pallas, 1766), *Jaera (Jaera) albifrons* Leach, 1814, *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) и амфипода *Orchestia cavimana* Heller, 1865, — в настоящее время редки и сведения об их встречаемости крайне немногочисленны. Краткая информация о встречаемости *L. rugicauda* и *A. aquaticus* а также рачков рода *Jaera*, приведена в немецких сводках по беспозвоночным Вислинского залива (Riech, 1926, 1927), *A. aquaticus* и *O. cavimana* включены в видовые списки Г.И. Аристовой (1973) для российской части и отмечаются Л. Жмудзинским для польской акватории (Žmudzinsky, 1998).

Материал для настоящей работы — качественные и количественные пробы, собранные в Вислинском заливе в 1996–2011 гг. в открытой части залива (дночерпатели ДАК 0.01 м², Петерсена 0.025 м²) и в литоральных биотопах. Для отбора литоральных проб использовали гидробиологический сачок, мизидную сетку, скребок и метод количественного отбора с помощью большого трубчатого пробоотборника (0.3 м²).

За исследованный период все пять видов (*Lekanesphaera rugicauda*, *Idotea chelipes*, *Jaera (Jaera) albifrons*, *Asellus aquaticus* и *Orchestia cavimana*) не встречены в открытой части водоема и были приурочены исключительно к литоральным биотопам.

Равноногие рачки *Lekanesphaera rugicauda*, *Idotea chelipes*, *Jaera (Jaera) albifrons* и *Asellus aquaticus* обитают в Вислинском заливе в тех участках песчаной литорали, где развита прикрепленная либо плавающая растительность (различные виды рдестов и кладофоры) и в субстрате значительна примесь растительного детрита. Все названные виды на российской акватории можно отнести к редким по частоте встречаемости, показателям, биомассы и численности. Так, *L. rugicauda* и *I. chelipes* характеризуются средней численностью 3 и 6 экз./м² соответственно и биомассой в пределах 0.003–0.21 г/м², рачок *J. albifrons* встречается единично. В то же время, эти виды встречаются постоянно, из года в год, и, начиная с 1998 г. отмечались нами на одних и тех же постоянных станциях, не обнаруживая тенденции к снижению или возрастанию количественных показателей. Район обитания этих видов в заливе, несомненно, ограничен соленостным градиентом и в районах, где прибрежная соленость менее 3‰, они обычно не встречаются. В то же время, в довоенный период их отмечали лишь вблизи Балтийского пролива, соединяющего залив с морем, где влияние соленых вод наиболее существенно. Сейчас они распространены несколько шире. *Lekanesphaera rugicauda* в настоящее время включена в Хелкомовский список редких беспозвоночных Балтийского моря.

Водяной ослик *A. aquaticus* занимает тот же биотоп, однако его распространение, наоборот, приурочено к более опресненным районам побережья залива, в т.ч. — устьям рек. Показатели численности и биомассы этого рачка достигают несколько больших значений: 4–270 экз./м² и 0.007–0.46 г/м². В 1920-х гг. отмечали почти повсеместное распространение этого рачка в заливе (Riech 1926, 1927), высокая частота встречаемости была характерна для польской опресненной акватории еще в 1970–1980 гг., но в 1990-х гг. он стал более редким и в польской части залива (Žmudzinsky, 1998).

Талитрида *Orchestia cavimana* — южно-бореальный вид, обычный в средиземноморском бассейне (Jazdzewski, 2005) и считающийся вселенцем в бассейне Балтийского моря. В Вислинском заливе местообитание *O. cavimana* было впервые найдено известным польским гидробиологом Л. Жмудзинским в 1960 гг. В 2004 г. нами совместно с профессором Л. Жмудзинским были отобраны пробы этого рачка в польской акватории залива, в 2011 г. — в польской, а также найдено местообитание вида в российской части залива, на удалении 2 км от морского пролива. Для *O. cavimana*, в отличие от рассмотренных выше видов, наиболее существенным фактором среды, ограничивающим распространение, является не соленость воды, а наличие специфического биотопа. Это амфибионтный супралиторальный вид, который значительную часть времени может проводить как в водной, так и в воздушной среде. В Вислинском заливе вид приурочен к распространению каменистых пляжей — мелких галечников или каменистых субстратов антропогенного происхождения. Также типичным является местообитание в супралиторальных выбросах отмершей растительности. Распространение названных субстратов на побережье залива наблюдается весьма локально, с чем и связана редкость обнаружения орхестии. В районах распространения рачков, как правило, обилен, численность может варьировать от десятков до нескольких тысяч на квадратный метр. В вегетационный сезон в структуре популяции представлены 3–5 размерно-возрастных

групп, в зависимости от времени года. Преобладающей размерной группой в августовских сборах были особи 3–5 мм, в октябрьских — 9–11 мм.

Список литературы

- Аристова Г.И. Бентос Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря и его значение в питании рыб: Канд. дисс. Калининград, 1973.
- Ежова Е.Е., Полунина Ю.Ю. Инвазии чужеродных видов беспозвоночных в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса». Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта, 2011. Вып. 7. С. 25–37.
- Ежова Е.Е., Кочешкова О.В., Лятух М.В. Зообентос: состав, структура сообществ, особенности распределения, продукция // Юго-Восточная Балтика на рубеже XX–XXI веков: состояние прибрежных вод российского сектора и береговых ландшафтов. Калининград, Терра Балтика. 2012. *в печати*.
- Ezhova E., Zmudzinski L., Maciejewska K. Long-term trends in the macrozoobenthos of the Vistula Lagoon, southeastern Baltic Sea. Species composition and biomass distribution // Bulletin of the Sea Fisheries Institute. 2005. No. 1(164). P. 55–73.
- Ezhova E.E. Fauna of Malacostracan crustacea of the Vistula Lagoon in the XX century // Abstracts: Estuarine ecosystems: structure, function and management. 16–22 September, Kaliningrad-Svetlogorsk, 2007. P. 34–35.
- Jazdzewski K., Konopa A., Grabowski M. Native and alien malacostracan Crustacea along the Polish Baltic Sea coast in the twentieth century // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. Vol. 34. No. 1 (Suppl.). P. 175–193.
- Riech F. Beitrage zur Kenntnis der litoralen Lebensgemeinschaften in der poly- und mesoglinen Region des Frischen Haffes. Schriften d. Physik – Okonom. Ges. Konigsberg, 1926. 65, 1: 32–47.
- Riech F. Faunistische und experimentell-biologische Untersuchungen uber die Tierwelt, insbesondere die Parasiten, des Frischen Haffes. M.Nimeyer Verlag, Halle, 1927. 283 S.
- Żmudzinsky L. Long-term changes in macrozoobenthos of the Vistula lagoon // Paper Abstr., Symposium on freshwater fish and the herring population in the Baltic coastal lagoons. Environment and fisheries, May 5–6, 1998, Gdynia: Sea Fisheries Institute, Poland. P. 25–26.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ CLADOCERA В ОЗЕРАХ РАЗЛИЧНОЙ МИНЕРАЛИЗАЦИИ БАРАБИНСКО-КУЛУНДИНСКОЙ ОЗЕРНОЙ ПРОВИНЦИИ (ЮГ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

Н.И. Ермолаева

Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Новосибирск, Морской просп. 2, hope@iwer.nsc.ru

В 2006–2007 гг. проведены исследования изменения видового состава зоопланктона в озерах различной минерализации, различного лимногенеза в течение периода открытой воды. Съёмки, проведенные с одновременным отбором гидрохимических проб, позволили получить предварительные данные по влиянию сезонного изменения минерализации на озерные экосистемы.

Морфометрические характеристики озер юга Западной Сибири — средняя глубина, площадь поверхности озера и прозрачность относятся к разряду переменных. Средняя глубина и площадь поверхности озер существенно изменяются в разные годы и в течение вегетационного сезона в зависимости от средних температур и количества осадков. Как следствие изменяющихся морфометрических характеристик гидрохимические характеристики воды озер, в частности, общая минерализация, также относятся к разряду переменных. Минерализация озер существенно изменяется в разные годы и в течение вегетационного сезона. В течение сезона открытой воды в большинстве исследованных озер уровень минерализации возрастает, вследствие процессов испарения (табл. 1).

Таблица 1. Некоторые морфологические и гидрохимические характеристики исследованных озер 2006–2007 гг.

Название озера	GPS-координаты	Максимальная глубина, м		Площадь озера, км ²	Сухой остаток, мг/л		Т °		pH
		VII	X		VII	X	VII	X	
Фатеево	N 54°36'10" E 75°55'29"	0.6	0.4	4.9	8890	19530	18.8	11.0	8.1
Крутобереговое	N 54°35'01" E 75°55'09"	0.3	0.2	1.3	242000	259200	21.4	11.0	7.8
Поляновское	N 54°34'49" E 75°55'47"	0.2	0.0	1.5	75200	-	22.7	-	9.2
Дуня	N 54°30'54" E 75°58'24"	1.2	1.1	2.1	1967	2040	22.5	7.1	8.9
Сумы	N 54°25'19" E 75°41'40"	0.6	0.4	2.0	3630	4120	22.5	8.0	8.8
Каменное	N 54°29'34" E 75°54'32"	1.2	1.1	1.4	834	857	23.1	5.9	8.9
Абушкан	N 54°41'18" E 76°12'38"	0.5	0.2	7.5	7130	10290	21	8.5	10.8
Чебаклы	N 54°37'56" E 76°50'45"	1.3	0.8	18.7	84350	92100	23.7	9.0	7.8
Фадиха	N 54°36'35" E 78°13'15"	0.9	0.9	6.3	1554	1743	25.2	6.8	8.4
Широкая Курья	N 54°34'06" E 78°08'56"	1.0	0.9	4.4	3840	4010	22.4	6.1	8.4

Таксоны	Польновское		Фатеево		Дуна		Сумы		Каменное		Абушкан		Чебаклы		Фадиха		Широкая Курыя		Котленок		Кротова Яга		Кусган		Астроным		Большое Горькое		Студёное	
	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX	VII	IX
<i>Simocephalus expinosus</i> (Koch)					+	+			+	+					+	+	+													
<i>S. vetulus</i> (Müller)																														
<i>Scapholeberis echinulata</i> Sars																														
<i>S. mucronata</i> (Müller)					+				+																					
количество видов	1	0	4	2	18	8	10	5	13	6	5	2	0	0	10	6	14	6	10	8	13	5	18	8	14	5	8	4	18	8
Branchiopoda																														
<i>Artemia</i> sp.													+	+																
<i>Branchyurus</i> sp.	+		+																											
количество видов	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Copepoda																														
<i>Acanthocyclops bisetosus</i> (Rehberg)												+																		
<i>A. vernalis</i> (Fischer)																														
<i>Apacyclops dengizicus</i> (Lepeschkin)					+																									
<i>Cyclops kolensis</i> Lill.												+	+																	
<i>C. scutifer</i> Sars																														
<i>C. strenuus</i> Fisch.																														
<i>C. furcifer</i> Claus																														
<i>C. vicinus</i> Uljan.																														
<i>Eucyclops macruroides</i> (Lill.)																														
<i>E. macrurus</i> (Sars.)																														
<i>E. serrulatus</i> (Jurine)																														
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)																														
<i>Megacyclus gigas</i> (Claus)																														
<i>M. viridis</i> (Sars)					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus																														
<i>M. oithonoides</i> Sars																														
<i>Paracyclus affinis</i> (Sars)																														
<i>P. fimbriatus</i> (Fischer)																														
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)																														
<i>T. dybowskii</i> (Lande)																														
<i>Acanthodiptomus denticornis</i> Wierz.	+																													
<i>Arctodiptomus acutilobatus</i> (Sars)																														
<i>A. dentifer</i> (Smirnov)																														
<i>A. salinus</i> (Daday)																														
<i>Eudiptomus vulgaris</i> (Schmeil)																														
<i>Eudiptomus gracilis</i> Sars																														
<i>E. graciloides</i> Lill.																														
<i>Hemidiptomus ignatovi</i> Sars																														
<i>Lovenulla alluaudi</i> (Guerne and Richard)																														
<i>Mixodiptomus theeli</i> (Lill.)																														
<i>Neutrodipodomus incongruens</i> (Poppe)																														
<i>Canthocaptus staphylinus</i> (Jurine)																														
<i>Cletocampus retrogressus</i> Schmankewitsch	+		+	+																										
<i>Elaphoidella gracilis</i> (Sars)																														
<i>Horsiella sibirica</i> Borutzky																														
<i>Laophonte mohammed</i> (Blanchard and Richard)																														
количество видов	2	0	6	4	10	5	7	5	8	6	8	5	1	1	7	5	12	6	6	5	14	5	12	7	7	5	5	4	12	7

Количество видов ветвистоусых рачков к осени падает, в среднем, в 2 раза. *Ceriodaphnia affinis* Lill. и *Alona guttata* Sars выпадают из состава сообщества во всех исследованных озерах, а, например, *Chydorus ovalis* Kurz выпадает только в тех озерах, химизм которых переходит из олигогалинного в мезогалинный (Дуна, Сумы, Каменное).

Таким образом, при исследовании озер замкнутого стока, особенно водоемов малой площади, необходимо учитывать не только особенности ежегодных циклов развития того или иного вида, но и сезонные изменения химизма воды. Кроме того, необходимо учитывать и многолетние изменения уровня воды в озерах, которые так же связаны с минерализацией. В годы с максимальным обводнением видовой состав зоопланктона практически во всех непроточных озерах будет значительно отличаться от наблюдаемого в момент регрессии.

ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CLADOCERA, COPEPODA) ВОДОХРАНИЛИЩ ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЬЕТНАМА

С.М. Жданова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, п. Борок, zhdanova83@gmail.com

Введение. Ракообразные играют существенную роль в функционировании тропических водных экосистем (Dussart et al., 1984). В работе вьетнамских гидробиологов (Thanh et al., 2002) приведен список видов ракообразных для большинства провинций Вьетнама, включающий 190 видов, наибольшее число видов характерно для групп Cladocera и Copepoda. Среди планктонных ракообразных более подробно изучены веслоногие рачки р. *Mesocyclops* (Nam et al., 2000) и каланоиды (Thanh, Hai, 2001). В настоящее время российскими систематиками (А.А. Котов, А.Ю. Синёв, Н.М. Коровчинский и др.) ведутся исследования ветвистоусых ракообразных. Так для водоемов провинции Донг Най, Южный Вьетнам выявлено 45 видов Cladocera, среди них 9 новых для Вьетнама (Sinev, Korovchinsky, 2011). Исследователи отмечают в целом слабую изученность этой группы животных в водных объектах страны, для сравнения в Таиланде выявлено 99 видов ветвистоусых рачков (цит. по: Sinev, Korovchinsky, 2011).

Исследование четырех водохранилищ провинции Кхань Хоа, Центральный Вьетнам: Суои Чау, Суои Зау, Кам Лам и Да Бан, проводили в январе – июне 2008 г. Все водохранилища слабоминерализованные (< 100 мг/л), по содержанию в воде хлорофилла *a* и интенсивности фотосинтеза (первичной продукции) Суои Чау — эвтрофное, другие — мезотрофные (Gusev et al., 2009). Водоемы различны по глубине — самое мелкое Суои Чау (максимальные глубины 4.5–5 м), более глубокие (до 15–20 м) — Суои Зау, Кам Лам и Да Бан.

Зоопланктон изучали в прибрежной мелководной и центральной частях водохранилищ. В описании отдельных видов приводятся данные только по центральной части водоемов. Глубина в точках отбора проб составляла: в Суои Чау — 1.5 м, в Суои Зау — 7–9 м, в Кам Лам — 4–4.5 м, в Да Бан — 11–14 м. В поверхностном горизонте пробы (объемом 64 л) собирали с помощью ведра, в нижележащих горизонтах (через каждые 2–4 м, объемом 8 л) — батометром Рутгнера, с последующей фильтрацией через сеть (размер ячеек 64 мкм) и фиксацией 4%-ным формалином. В работе не приводятся данные по донным и фитофильным ракообразным семействам Chydoridae, Macrothricidae, Ploesocryptidae.

Результаты и их обсуждение. В исследованных водохранилищах обнаружены 14 таксонов планктонных ракообразных (Cladocera — 8, Copepoda — 6). Водоемы сходны по составу видов, общими для всех были 7 видов (табл.).

Таблица. Список видов планктонных ракообразных, найденных в водохранилищах Центрального Вьетнама в январе–июне 2008 г.

Таксон	Водохранилище			
	Кам Лам	Суои Чау	Да Бан	Суои Зау
Cladocera				
Сем. Sididae				
<i>Diaphanosoma excisum</i> Sars	+	+	+	+
<i>D. tropicum</i> Korovchinsky	–	+	–	–
Сем. Daphniidae				
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars	+	+	+	+
<i>C. quadrangula</i> (Müller)	–	–	–	+
Сем. Moinidae				
<i>Moina micrura</i> Kurz.	+	+	+	+
Сем. Bosminidae				
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard	+	+	+	+
<i>Bosmina (Liederobosmina) meridionalis</i> (Sars)	+	+	+	+
<i>Bosmina</i> sp.	–	–	+	–
Copepoda				
Сем. Cyclopidae				
<i>Mesocyclops thermocyclopoides</i> Harada	+	+	+	+
<i>Mesocyclops</i> sp.	–	–	–	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	–	–	–	+
<i>T. taihokuensis</i> Harada	+	–	–	–
Сем. Diaptomidae				
<i>Neodiaptomus botulifer</i> Kiefer	+	+	+	+
<i>N. vietnamiensis</i> Dang et Ho	–	–	–	+
	8	8	8	10

Высокое видовое богатство характерно для мезотрофного водохранилища Суои Зау (10 видов). Общие численность и биомасса ракообразных (Cladocera+Copepoda) колебались от 3.1 до 559.8 тыс. экз./м³ и от 0.002 до 1.71 г/м³, при этом максимальные значения характерны для эвтрофного водоема. Среди мезотрофных водохранилищ количество рачков выше в Кам Лам (до 232.9 тыс. экз./м³ и до 0.97 г/м³). Основу численности ракообразных в эвтрофном Суои Чау и мезотрофном Суои Зау формировали веслоногие рачки (56–95% численности ракообразных), а в Кам Лам и Да Бан велика роль ветвистоусых рачков (2–80%). К доминирующим видам

относятся: *Ceriodaphnia cornuta*, *Bosminopsis deitersi*, *Bosmina meridionalis*, *Mesocyclops thermocyclopoides*, *Neodiaptomus botulifer*. Для зоопланктона исследованных водохранилищ характерна тропическая композиция видов (Dussart et al., 1984; Fernando et al., 1980; Papa et al., 2011):

среди кладоцер типичны *Ceriodaphnia cornuta*, *Diaphanosoma excisum*, *Moina micrura*, среди циклопид обычны пелагические виды родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*;

ветвистоусые и веслоногие рачки, формировавшие основу численности и биомассы зоопланктонного сообщества (35–99% общей численности зоопланктона и 99% общей биомассы зоопланктона), представлены мелкоразмерными видами (< 1 мм, средняя индивидуальная масса тела — 1.7–3.6 мкг), крупные по размерам тела виды не отмечены;

кладоцеры и циклопиды преобладали по численности над каланоидами ($N_{\text{Clad+Cycl}}/N_{\text{Cal}}$ — 1.2–14.2), минимальные значения этого показателя характерны для эвтрофного Суои Чау и мезотрофного Суои Зау.

В умеренных широтах подобную структуру сообщества с преобладанием мелкоразмерных видов отмечают в высокотрофных водоемах и водоемах с высоким прессом хищников (Андроникова, 1996; Jeppesen, 1997 и др.).

Далее приведены описания некоторых видов планктонных ракообразных.

Ceriodaphnia cornuta. Типичный тропический вид, предпочитает мелкие хорошо прогреваемые водоемы, отмечен в озерах и водохранилищах. Обычен для водных объектов Азиатского, Тихоокеанского регионов (Bernier, 1985). В работах вьетнамских гидробиологов встречается *C. rigaudi* Richard, широко распространен как в южной, так и в северной части страны (Trung et al., 2008; Thanh et al., 2002). В исследованных водохранилищах *C. cornuta* отмечена в течение всего периода наблюдений. Размер взрослых партеногенетических самок составлял 0.32–0.45 мм. В мезотрофных водоемах вид распределен по всей толще воды, в нижних горизонтах (4–5 м водохранилища Кам Лам) численность была в 1.7–2.9 раза выше, чем в поверхностном слое. Максимальная плотность (89.2 тыс. экз./м³) зафиксирована в Кам Лам, где цериодафния формировала от 20 до 38% численности рачков. В водохранилищах Да Бан и Суои Зау вид малочисленен (0.03–4.2 тыс. экз./м³, 1–7% численности ракообразных). В эвтрофном Суои Чау плотность цериодафнии выше, чем в мезотрофных (0.5–117.2 тыс. экз./м³, 1–21% численности ракообразных).

Bosminopsis deitersi. Вид имеет тропическое распространение (Shiel, 1995), отмечен на территории РФ (Смирнов и др., 2007). Во Вьетнаме отмечается практически повсеместно, в пресноводных реках и озерах равнинных, средних и горных районов (Thanh, Hai, 2001). *B. deitersi* населяет все исследованные водохранилища. Размер взрослых особей составлял 0.25–0.33 мм. В мезотрофных водохранилищах Суои Зау и Да Бан высокая численность вида наблюдалась в апреле на глубине 2 м (5.0 тыс. экз./м³, 10% численности ракообразных и 46.6 тыс. экз./м³, 61% численности ракообразных соответственно), в Кам Лам — в мае в поверхностном горизонте (18.9 тыс. экз./м³ и 53% численности ракообразных). В эвтрофном водохранилище Суои Чау максимальная плотность отмечена в мае (106.3 тыс. экз./м³ и 19% численности ракообразных).

Bosmina meridionalis. Вид типичен для водоемов Австралии и Новой Зеландии (Shiel, 1995; Jolly, 1953), Таиланда (Maiphae, Janpriang, 2009), Камбоджа (Tanaka, Ohtaka, 2010). *B. meridionalis* находили в исследованных водохранилищах в течение всего периода наблюдений. Для мезотрофных водоемов максимальное количество босмины отмечено в нижнем слое водохранилища Кам Лам в апреле (25 тыс. экз./м³, 11% численности ракообразных). В Суои Зау высокая плотность босмины зарегистрирована в мае в поверхностном слое (13.6 тыс. экз./м³, 30% численности ракообразных), в водохранилище Да Бан — в мае на глубине 4–5 м (6.8 тыс. экз./м³, 11% численности ракообразных). В эвтрофном Суои Чау относительно высокая плотность *B. meridionalis* наблюдалась в мае (1 тыс. экз./м³, < 0.1% численности ракообразных). Размер тела взрослых самок — 0.32–0.36 мм.

Diaphanosoma excisum. Планктонный вид, населяющий различные водоемы, распространен в тропиках Восточного полушария, на севере ареала доходит до Средней Азии (Коровчинский, 2004). *D. excisum* населяет все исследованные водохранилища. Длина тела самок — 0.62–0.66 мм. Высокие значения численности отмечены в эвтрофном водохранилище (5.2 тыс. экз./м³, 1% численности ракообразных), в мезотрофных водохранилищах они ниже (0.03–1.3 тыс. экз./м³, 0.1–5% численности ракообразных).

Diaphanosoma tropicum. Редкий вид, живущий преимущественно в пелагиали водохранилищ, прудах, карьерах, заводях рек, распространен главным образом в тропиках Азии до Филиппин до Южной Индии и Шри Ланки (Коровчинский, 2004). *D. tropicum* найден в эвтрофном водохранилище Суои Чау, в мае численность взрослых самок составила 16.7 тыс. экз./м³ (3% численности ракообразных), в июне — 9.4 (2% численности ракообразных). Длина тела самок — 0.70–0.77 мм.

Moina micrura. Типичный планктонный вид, широко распространен в тропиках и субтропиках, на север до Западной Европы, Причерноморья, Кавказа и Средней Азии (Смирнов и др., 2007). Неоднократно отмечен в водоемах и водотоках провинций Вьетнама Вьетнама как *M. dubia*, (Thanh, Hai, 2001). Вид обычен для водоемов и водотоков Таиланда и Камбоджа (Wansuang, Sanoamuang, 2006; Tanaka, Ohtaka, 2009). Вид населяет все исследованные водохранилища, его вклад в численность ракообразных невелик (1%). Длина тела самок — 0.55–0.59 мм. Максимальная численность *M. micrura* отмечена в эвтрофном водохранилище в июне (1.9 тыс. экз./м³). В мезотрофных водохранилищах сравнительно высокая плотность зафиксирована в Кам Лам (1.7 тыс. экз./м³). В глубоководном Да Бан при низкой численности (0.2–0.9 тыс. экз./м³) особи *M. micrura* предпочитали глубины 2–5 м, а в более мелких мезотрофных водоемах поверхностные и придонные горизонты (до 7 м).

Mesocyclops thermocyclopoides. Вид обычен для Центральной и Юго-Восточной Азии (Holynska, 2000). В водоемах и водотоках Вьетнама зарегистрировано 9 видов рода *Mesocyclops*, в провинции Кхань Хоа — 6 видов (Nam et al., 2000), в том числе и *M. thermocyclopoides*. Вид населяет все исследованные водоемы. Длина

тела самок составляла 0.70–1.00 мм, самцов — 0.45–0.59 мм. В мезотрофных водоемах плотность вида колебалась от 0.3 до 95.9 тыс. экз./м³, вклад в общую численность ракообразных составлял от 9 до 81%. Максимальные значения численности характерны для водохранилища Кам Лам. Науплии мезоциклопа доминировали в Кам Лам и Суои Зау, и только в июне преобладали копеподиты (35–73% численности *M. thermocycloides*). В водохранилище Да Бан преобладали младшие копеподиты, формируя до 100% численности *M. thermocycloides*. Для вертикального распределения рачка характерно возрастание численности взрослых особей с глубиной (до 4.5 м в Кам Лам, до 7 м в Суои Зау, до 9 м в Да Бан), на глубинах более 10 м (Да Бан) присутствовали только науплии и копеподиты. В эвтрофном водохранилище плотность популяции *M. thermocycloides* варьировала от 26.3 до 165.1 тыс. экз./м³, вклад вида в общую численность ракообразных изменялся от 31 до 51%. Основу численности формировали главным образом науплии и младшие копеподиты (67, до 99%). Численность взрослых особей возрастала от апреля к маю (с 1.0 тыс. экз./м³ до 7.7 тыс. экз./м³), в июне снизилась (0.4 тыс. экз./м³).

Neodiantomus botulifer. Вид широко распространен в водоемах и водотоках юго-восточной Азии, неоднократно отмечен в водоемах и водотоках Таиланда, Малазии, Сингапура и Камбоджа (Lai, Fernando, 1978). Во Вьетнаме зарегистрирован в водоемах равнинных районов и средних участков гор, в водоемах и водотоках бассейна р. Меконг (Thanh, Hai, 2001). *N. botulifer* встречался во всех исследованных водохранилищах. Размер тела самок — 0.9–1.1 мм, самцов — 0.8–1.1 мм. В мезотрофных водоемах плотность вида колебалась от 0.7 до 48.1 тыс. экз./м³, вклад в общую численность ракообразных составлял от 2 до 87%. Максимальные значения численности характерны для водохранилища Суои Зау. Науплии почти всегда доминировали в исследованных водоемах, только в июне в Кам Лам и Суои Зау преобладали копеподиты (54–92% численности *N. botulifer*). Для вертикального распределения неодиантомуса характерно уменьшение вклада науплии (например, в Суои Зау с 98 до 36%) в общую численность *N. botulifer* с увеличением глубины (до 4.5 м в Кам Лам, до 7 м в Суои Зау, до 9 м в Да Бан), в глубоководном водохранилище Да Бан на глубинах более 10 м при своей низкой численности доминировали науплии (70–100%). Процент копеподитов и взрослых особей возрастал в нижних слоях (например, в Суои Зау — с 30 до 54% и с 1 до 30% соответственно). Для сравнения, взрослые особи *Eudiaptomus gracilis* (Sars) в Рыбинском водохранилище предпочитали средние и придонные слои (4–8 м) в дневное время (Маловицкая, 1962). В эвтрофном водохранилище плотность популяции неодиантомуса варьировала от 18.4 до 159.2 тыс. экз./м³, вклад вида в общую численность ракообразных изменялся от 26 до 37%. Науплии формировали 52–98% численности *N. botulifer*. Плотность копеподитов возрастала от апреля к маю (с 0.3 тыс. экз./м³ до 68.0 тыс. экз./м³), в июне снизилась (17.5 тыс. экз./м³). Взрослые особи (самцы) встречены только в июне (0.1 тыс. экз./м³).

Заключение. В исследованных водохранилищах выявлено 14 таксонов планктонных ракообразных, для некоторых требуется уточнение видовой принадлежности. В целом для зоопланктона характерна тропическая композиция видов с преобладанием мелкоразмерных таксонов. Ракообразные занимают ведущее положение в зоопланктоне исследованных водоемов. Абсолютные значения численности и биомассы планктонных ракообразных выше в эвтрофном водохранилище, а их относительное обилие несколько ниже из-за возрастающей доли коловраток.

Автор выражает благодарность сотрудникам ИБВВ РАН Е.Е. Гусевой, Е.С. Гусеву, Н.В. Лобусу и В.А. Гусакову и сотрудникам Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра за сбор материала.

Список литературы

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. С. 186.
- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во изданий КМК. 2004. 410 с.
- Маловицкая Л.М. биология диаптомид *Eudiaptomus gracilis* (Sars) и *E. graciloides* (Lill) (Copepoda, Calanoida) Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. 1962. 19 с.
- Смирнов Н.Н., Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синёв А.Ю. Систематика Cladocera: состояние и перспективы развития / Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Мат. Всерос. Школы-конф. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 8–12 октября 2007г. Нижний Новгород: Вектор Тис, 2007. С. 5–72.
- Berner D.B. Morphological differentiation among species in the Ceriodaphnia cornuta complex (Crustacea, Cladocera) // Verh Int Verein Limnol. 1985. V. 22. P. 3099–3103.
- Dussart B.H., Fernando C.H., Matsumura-Tundisi T., Shiel R.J. A review of systematics, distribution and ecology of tropical freshwater zooplankton // Hydrobiologia. 1984. V. 113. P. 77–91.
- Gusev E.S., Nguyen Thi Hai Thanh Trophic State of streams and reservoirs in the Middle Vietnam (Khanh Hoa province) // Joint Meeting of Association for Tropical Biology and Conservation & Society for Tropical Ecology "Impacts of Global Change on Tropical Ecosystems - cross-cutting the Abiotic, Biotic and Human Spheres" July 26-30 2009, Marburg, Germany. P. 112.
- Fernando C.H. The freshwater zooplankton of Sri Lanka, with a discussion of tropical Freshwater zooplankton composition // Int. Rev. der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. 1980. V. 65(1). P. 85–125.
- Holynska M. Revision of the Australasian species of the genus Mesocyclops Sars, 1914 (Copepoda: Cyclopidae) // Ann. Zoologici, Warszawa, 2000. V. 50. № 3. P. 363–447.
- Jeppesen E., Jensen J.P., Sondergaard M., Lauridsen T., Pedersen L.J., Jensen L. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth // Hydrobiologia. 1997. V. 342/343. P. 151–164.
- Jolly V.H. Observations on the genus Bosmina in New Zealand // Hydrobiologia. 1953. V. 5. № 3. P. 309–313.
- Lai H.C., Fernando C.H. Redescription of Neodiantomus botulifer Kiefer and one of its related species (Calanoida: Copepoda) // Hydrobiologia. 1978. V. 59. № 3. P. 229–235.

- Maiphae S., Janpriang P. The Cladocera in Rice Fields in Songkhla Province // *KKU Sci. J.* 2009. V. 37. № 3. P. 305–313.
- Nam V.S., Yen N.T., Holynska M., Reid J.W., Kay B.N. National progress in dengue vector control in Vietnam: survey for Mesocyclops (Copepoda), Micronecta (Corixidae), and fish as biological control agents // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 2000. V. 62. № 1. P. 5–10.
- Papa R.D.S., Zafaralla M.T. The composition, diversity and community dynamics of limnetic zooplankton in a tropical caldera lake (Lake Taal, Philippines) // *The raffles bulletin of Zoology.* 2011. V. 59. № 1. P. 1–7.
- Shiel R.J. A guide to the identification of rotifers, cladocerans and copepods from Australian inland waters. Identification Guide № 3. Albury: NSW, 1995. 150 p.
- Tanaka S., Ohtaka A. Freshwater Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) in Lake Tonle Sap and its adjacent waters in Cambodia // *Limnology.* 2010. V. 11. № 2. P. 171–178.
- Thanh D.N., Hai H.H. Freshwater crustaceans. Fauna of Viet Nam. V. 5. Ha Noi: Science and technics publishing house, 2001. 239 p.
- Thanh Đ.N., Hải H.T., Tiến D.Đ., Yên N.Đ. Thủy sinh học các thủy vực nước ngọt nội địa Việt Nam. Hà Nội: Nxb khoa học và kỹ thuật, 2002. 400 tr.
- Trung N.T., Hà N. T., Dũng L.M. Thành Phần Sinh vật nổi tại các thủy vực trên địa bàn huyện Gia Lâm, Hà Nội // *Tạp chí Khoa học và Phát triển.* 2008. V.6. №2. Tr. 153–160. URL:[http://www.hua.edu.vn/tc_khktnn/Upload%5C262008-Bai%209%20\(sua%20in\).pdf](http://www.hua.edu.vn/tc_khktnn/Upload%5C262008-Bai%209%20(sua%20in).pdf) (дата обращения: 24.08.2009).
- Wansuang P., Sanoamuang L. Species Diversity of Rotifers, Cladocerans and Copepods in Temporary Waters in Ubon Ratchathani Province // *Research report BRT.* 2006. P. 105–118. URL:http://www.biotec.or.th/brt/index.php/download/doc_download/98-12 (дата обращения: 30.07.2012).

РАКООБРАЗНЫЕ ЗАРОСЛЕЙ ЛОЗСКОГО ОЗЕРА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В.Л. Зайцева

Вологодская лаборатория ФГБНУ «ГосНИОРХ», 160012 г. Вологда, ул. Левичева, 5, zayceva_v@inbox.ru

Ракообразные являются одной из самых распространенных и изученных групп пресноводных гидробионтов. Кроме того, именно это группа планктонных организмов является наиболее важными кормовыми объектами рыб. Литораль отличается значительным разнообразием условий обитания, за счет развития высших водных растений и постоянным взаимодействием с более глубоководными частями водоема. Изучение структурных особенностей зарослевого зоопланктона важно для грамотной оценки продуктивности озер. В малых озерах Вологодской области, в связи с их мелководностью, выражены горизонтальные различия зоопланктона, проявляющиеся в различиях сообществ пелагической и литоральной зон озера. Неоднородность и структурированность литорали связаны преимущественно с интенсивным развитием высшей водной растительности.

Лозско-Азатское озеро расположено в западной части Вологодской области и северо-восточной части Белозерского района, в междуречье Шексны, Андоги и Белого озера, соединяясь с последним р. Куность. Общая площадь Лозско-Азатского озера составляет 32,6 км². По своим морфологическим особенностям озеро можно разделить на два самостоятельных водоема — озера Лозское и Азатское. Лозское озеро — северная часть обширного Лозско-Азатского озера. Средняя глубина озера равна 4,6 м, наибольшая — 10,5 м. Озеро отличается значительной изрезанностью береговой линии. По сравнению с Азатским, оно более мелководно, к берегам примыкает полоса мелководья шириной 100–150 м, с глубинами до 2 м, что создает благоприятные условия для развития зарослей высшей водной растительности.

В 2008–2009 гг. были изучены особенности зоопланктона разнотипных зарослей Лозского озера. Сбор гидробиологического материала осуществлялся на четырех участках западной части водоема, удаленных друг от друга на расстояние 3–4 км. Выбор местоположения станций отбора проб связан преимущественно с особенностями распределения зарослей высшей водной растительности по акватории водоема. Западное побережье Лозского озера характеризуется развитием практически всех типов зарослей, которые встречаются в водоеме. Морфологические особенности котловины и грунтов восточной части озера обуславливают сравнительную однородность развивающихся в литорали биотопов. Станции отбора проб на каждом участке охватывали литоральные и пелагические участки. В литорали сбор проб зоопланктона осуществлялся среди доминирующих в водоеме растительных ассоциациях, на участках с примерно равной плотностью и однородной видовой структурой растений. Доля доминирующего вида, как правило, составляла более 90% от общего числа растений. Отбор проб проводился согласно стандартным методикам (Методические рекомендации ..., 1982) с применением количественной сети Джеди (газ № 70).

В зарослях озера Лозско-Азатское отмечено 36 видов сосудистых растений, из которых 7 видов относятся к плавающим гидрофитам, 7 — погруженным гидрофитам, а наибольшее количество (22) — воздушно-водным гелофитам. Лозское озеро зарастает неравномерно. Так, южная и западная часть водоема зарастают сильнее северной (исток р. Куность) и восточной. Для озера Лозское наиболее характерен поясный тип зарастания (смена поясов от уреза с нарастанием глубины), при котором можно выделить три пояса растительности.

Первый пояс формируется от уреза воды до глубины 0,7 м сообществами из тростника обыкновенного (занимает в озере наибольшие площади), хвоща речного и осоки пузырчатой вдоль всего берега озера. Второй пояс прослеживается от глубины 0,7–1 м до 1,5 м и приурочен к заливам, сформирован плавающей формой горца земноводного и рдеста плавающего. Третий пояс зарастания выражен на глубине до 2 м лишь в южной части водоема в районе устья р. Чермжа и в месте соединения озер Лозское и Азатское. Он представлен одним доминирующим видом — рдестом блестящий, который создаёт густые однородные заросли. Преимущественно заросли сосредоточены в заливах и устьевых участках впадающих рек, где степень зарастания колеблется от 5 до 20%, а местами и до 50–75%. Современная общая площадь зарастания достигает 10% акватории озера. Дан-

ный показатель увеличился по сравнению с предыдущими исследованиями. Так в 1970 г. зарастаемость составляла порядка 6–8% (Жаков, 1981).

Анализ растительного покрова водоёма, а также наличие сведений о пространственном распределении зоопланктона восточной части озера (Лобуничева, 2009), позволили нам выделить три доминирующих типа зарослей — плавающие (сообщества горца земноводного и кубышкой жёлтой); погружённые (сообщества рдеста блестящего); заросли воздушно-водных гелофитов (сообщества камыша озерного, хвоща речного, тростника обыкновенного, осоки пузырчатой).

В результате проведенных исследований в составе зоопланктона Лозского озера было обнаружено 55 видов низших ракообразных. Среди них 34 вида ветвистоусых и 21 вид веслоногих рачков. Детальные исследования разнообразных зарослевых сообществ водоёма в разные сезоны позволили значительно расширить таксономический список зоопланктонных организмов. Так, впервые в озере были обнаружены: среди ветвистоусых рачков — *Ceriodaphnia reticulata*, *Acroperus elongatus elongatus*, *Alona costata*, *Disparalona rostrata*, *Biapertura affinis*, *B. intermedia*, *Camptocercus lilljeborgii*, *C. rectirostris*, *Pleuroxus truncatus truncatus*, *P. uncinatus*, *Pictipleuroxus striatus*, *Bosmina crassicornis*, *B. longispina*, *Macrothrix hirsuticornis*; среди циклопов — *Acanthocyclops vernalis*, *Cyclops abyssorum*, *C. lacustris*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Ectocyclops phaleratus*, *Eucyclops denticulatus*, *E. macrurus*, *Macrocyclus fuscus*, *Metacyclus gracilis*.

Наибольшее число видов планктонных ракообразных было выявлено в ассоциациях «горец земноводный+кубышка желтая» (40 видов) и открытая вода (35 видов). Наименьшее видовое богатство рачкового зоопланктона характерно для сообщества камыша озерного (21 вид). В составе зоопланктона наиболее часто встречались эврибионтные виды, характерные для разнотипных водоёмов Северного региона (Пидгайко, 1984). Значительная доля среди них типично планктонных организмов может свидетельствовать о не прогрессирующих темпах зарастания водоёма и значительном перемешивании водной толщи, при котором происходит обмен фитофильными и пелагическими видами.

В пелагиали озера наблюдается преобладание по числу видов веслоногих ракообразных. Видовое богатство кладоцер сходно во всех типах ассоциаций. Однако наибольшее число видов ветвистоусых рачков было зафиксировано в сообществах осоки, тростника и «горец+кубышка». Подобное увеличение числа видов этих преимущественно теплолюбивых рачков в первых двух фитоценозах связано со спецификой абиотических условий (значительная прогреваемость воды), а в сообществах «горец+кубышка» с наличием у растений крупных листьев (погруженных и плавающих). Зоопланктон этих сообществ характеризовался присутствием значительного числа организмов из семейств Chydoridae и Bosminidae.

Структура доминирующего комплекса зоопланктона разных биотопов Лозского озера достаточно однородна, представлена преимущественно эвритопными видами. В большей степени доминирование выражено в сообществах открытой воды, состав доминантов разнотипных зарослей более разнообразен. Во всех изученных биотопах в составе доминирующего комплекса зафиксирован *Polyphemus pediculus*. Также к числу доминантов во многих биотопах принадлежат *Sida crystallina crystallina*, *Acroperus harpae harpae*, *Ceriodaphnia quadrangula*. Рачки *Sida crystallina crystallina* и *Diaphanosoma brachyurum* входили в состав доминирующего комплекса повсеместно, кроме зарослей рдеста блестящего. Доминантный комплекс этого биотопа специфичен. Совместно с вышеперечисленными видами в доминирующей комплекс зоопланктона зарослей рдеста помимо коловраток входит *Camptocercus lilljeborgii*. Доминирующий комплекс зоопланктона зарослей камыша озерного помимо общих видов включает *Cyclops furcifer* и *Ceriodaphnia affinis*. Для зарослей стрелолиста, специфичными видами-доминантами являются: *Chydorus sphaericus*, *Cyclops strenuus*, осоки — *Bosmina longispina*, тростника — *Eudiaptomus gracilis*, а для фитоценоза «горец+кубышка» — *Alona quadrangularis* и *Simocephalus vetulus*.

Особенностью комплекса доминантов пелагиали является присутствие в его составе, помимо пелагических (*Diaphanosoma brachyurum*, *Eudiaptomus graciloides*) так же и фитофильных видов (*Polyphemus pediculus*, *Sida crystallina crystallina*). Это объясняется мелководностью и значительным ветровым перемешиванием водной толщи озера.

Согласно значениям индекса видового сходства Жаккара, зоопланктон разных биотопов оз. Лозское характеризуется средними показателями сходства. Наибольшее сходство характерно для планктона ассоциаций воздушно-водных гелофитов. Наиболее специфичный видовой состав зоопланктона характерен для погруженных гидрофитов (рдест блестящий), что ранее было выявлено и для других малых озер Вологодской области (Лобуничева, 2008). Наиболее благоприятные условия для развития богатых в таксономическом отношении планктонных сообществ, складываются в открытой части водоёма и плавающем типе зарослей макрофитов.

Численность и биомасса зоопланктона разных биотопов Лозского озера значительно варьируют. Более высокого уровня развития планктонные ракообразные достигают в плавающем типе зарослей (табл. 1). Доминантами по величинам численности и биомассы в этих зарослях являются копеподы. Типичными представителями данного отряда в этом биотопе являются: *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Paracyclops affinis*. В воздушно-водном типе зарослей распределение основных групп организмов по численности более равномерное. При этом ветвистоусые рачки составляют более 85% общей биомассы зоопланктона. Высокая биомасса достигается благодаря массовому развитию таких видов как: *Camptocercus rectirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Polyphemus pediculus*, *Sida crystallina crystallina*. Для погруженного типа зарослей характерны сравнительно низкие величины численности и биомассы планктонных ракообразных (табл. 1). Высокая плотность циклопов в данном фитоценозе связана с массовым развитием науплиев. При этом по величинам биомассы доминантами являются кладоцеры, среди которых типичными представителями являются *Acroperus harpae*

harpaе, Polyphemus pediculus, Camptocercus lilljeborgii. Пелагические участки водоема закономерно характеризуются сравнительно высокой численностью и низкой биомассой планктонных рачков. При этом доля разных групп ракообразных в общих величинах количественных показателей и структура доминирующего комплекса сходны с таковой в зарослевых биотопах.

Таблица 1. Средние общие численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³) зоопланктона разнотипных биотопов Лозского озера

Группа организмов	Типы биотопов			
	Воздушно-водные растения	Плавающие растения	Погруженные растения	Пелагиаль
Cladocera	<u>19.1</u>	<u>31.0</u>	<u>7.4</u>	<u>4.7</u>
	1.2	0.2	0.7	0.3
Copepoda	<u>23.4</u>	<u>56.5</u>	<u>14.4</u>	<u>20.2</u>
	0.2	7.7	0.1	0.1
Всего:	<u>42.5</u>	<u>87.5</u>	<u>21.8</u>	<u>24.9</u>
	1.4	7.9	0.8	0.4

Примечание. Над чертой — численность, под чертой — биомасса.

Таким образом, благодаря проведенным исследованиям был значительно уточнен видовой состав планктонных ракообразных Лозского озера. Наибольшее видовое богатство зоопланктона характерно для плавающего типа растений (сообщество горца земноводного и кубышки желтой) и пелагиали. Структура доминирующего комплекса рачкового зоопланктона разных биотопов Лозского озера в значительной степени однородна. Согласно величинам численности и биомассы наиболее продуктивным является плавающий тип зарослей. Сравнительно высокая численность во всех изученных биотопах характерна для веслоногих ракообразных, а в погруженном и воздушно-водном типах макрофитов наблюдается увеличение плотности ветвистоусых рачков. Выявленные особенности подтвердили необходимость изучения гидробионтов зарослей для полноценного анализа структуры планктонных сообществ, а также адекватной оценки кормовой базы рыб.

Список литературы

- Жаков Л.А. Общая гидробиологическая характеристика и рыбохозяйственная оценка озер // Озерные ресурсы. Вологда, 1981. С. 27–37.
- Лобуничева Е.В. Зарослевый зоопланктон некоторых малых озер Вологодской области // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия. Мат. Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). Вологда, 2008. С. 188–192.
- Лобуничева Е.В. Зоопланктон малых озер разных ландшафтов Вологодской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2009. 27 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М., 1984. 207 с.

ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (MALACOSTRACA) ЛУЖСКОЙ ГУБЫ (ФИНСКИЙ ЗАЛИВ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ): СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ

Ю.А. Зуев¹, С.А. Малявин²

¹Государственный НИИ озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ),
199004, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26, zuyev@niorh.ru

²Институт озераведения РАН, 196105, Санкт-Петербург, Севастьянова, 9, stas.malavin@gmail.com

ВВЕДЕНИЕ. Лужская губа — самый западный залив второго порядка на российской акватории Финского залива. Благодаря характерной для эстуариев неоднородности экологических условий, в частности, значительному градиенту солености, экосистема губы обладает большим видовым разнообразием, чем расположенные восточнее распресненные части залива. Важное рыбохозяйственное значение губы определяется ее ролью в воспроизводстве основного промыслового вида восточной части Финского залива — салаки, а также рыб пресноводного комплекса. Кроме того, во впадающих в губу реках размножаются проходные популяции лосося и кумжи. В последние десятилетия в акватории Лужской губы и устьевой части р. Луги ведутся крупномасштабные гидротехнические работы по созданию транспортно-технического комплекса с морским торговым портом. При строительстве терминалов порта, их акваторий и подходов путей выполняются намыв территории для портовых сооружений, дноуглубительные работы и сброс грунта в подводные отвалы. Выполнение намывных и дноуглубительных работ и сброс грунта может приводить к нарушению условий существования различных гидробионтов, но первым это воздействие испытывает на себе бентос.

Обладая значительным разнообразием и численностью во всех придонных биотопах губы, значительной ролью в пищевых сетях, относительно длительным сроком жизни особей и (по сравнению с ихтиоценозом) невысокой мобильностью, таксоцен высших ракообразных предположительно может являться подходящим индикатором изменений, происходящих в бентосном сообществе. Цель данной работы — дать краткую сводку современного состояния таксоцены в Лужской губе, а также проверить возможность анализа влияния дноуглубительных работ на материале, полученном в ходе рутинного гидробиологического мониторинга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА. Пробы макрозообентоса в открытой части губы и районе порта Усть-Луга отбирались с 2005 по 2010 гг. от 1 до 3 раз в летний сезон на 16 станциях в пределах четырех районов: 1) район

дноуглубительных работ; 2) район подводного отвала грунта прошлых лет; 3) район нового подводного отвала грунта; 4) прилегающая к районам работ акватория Лужской губы. Поскольку в настоящее время в Лужской губе за пределами зоны воздействия гидротехнических работ невозможно выбрать референтный участок с аналогичными гидролого-гидрохимическими условиями, в качестве такового был условно принят район, прилегающий к зонам отвала и дноуглубления, но не затронутый непосредственно (район 4).

Пробы отбирались дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м² (по 2–3 подъема на станции, объединяемые в одну пробу). Отмывка от грунта с использованием сита № 23 проводилась сразу после взятия пробы.

Количественные и качественные пробы бентоса в прибрежье губы и устьевой зоны р. Луги отбирались в течение 2006–2009 гг. на 13 станциях в реке и 3 в губе. Количественные пробы отбирались в 2–3 повторностях на глубине около полуметра при помощи цилиндрической рамки диаметром 20 см и высотой 15 см с прикрепленной снаружи сетью из газа со стороной ячеей 0.25 мм. Качественный лов производился кошением водной растительности сачком из газа со стороной ячеей 0.25 мм; с крупных камней и коряг обрастания соскабливались ножом и смывались в сачок, из макрофитов и растительных остатков животные выбирались вручную. Всего в работе использовано 199 проб из открытой и 39 проб из прибрежной части губы. Отмытые пробы фиксировались 4% раствором формалина и разбирались в лаборатории.

Анализ полученных результатов производился в программах Microsoft Excel 2002 и Statistica 7.0. Для анализа влияния гидротехнических работ на высших ракообразных в данной работе использовалась только общая плотность популяций на каждой станции без учета видового состава. Показатели численности в каждой пробе усреднялись по каждому выделенному району за все время наблюдений, а также во втором варианте — по каждому району по августовским сборам 2008–2010 гг. (наиболее полные данные). Проверяли достоверность различия средних арифметических между районами однофакторным дисперсионным анализом (группирующая переменная — район) и распределений по районам в целом — с использованием непараметрического критерия λ Колмогорова-Смирнова. Поскольку дночерпатель не очень хорошо ловит активно плавающих ракообразных (таких как, например, гаммарусы или мизиды), и многие пробы не содержали ракообразных вообще, для сравнения использовали также долю непустых (в отношении ракообразных) проб в данном районе за весь период наблюдений, то есть сравнивали четыре альтернативных распределения. Сравнение проводили при помощи критерия Фишера с ϕ (арксинусным) преобразованием долей и критерия χ^2 с поправкой на группировку (Урбах, 1975).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ. Видовой состав. Всего в отобранных пробах обнаружено 12 видов высших ракообразных: 8 видов амфипод: *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1863, *Gammarus zaddachi* Sexton, 1912, *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939, *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894), *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895), *Corophium volutator* (Pallas, 1766), *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855), 2 вида изопод: *Saduria entomon* (Linnaeus, 1758) и *Jaera sp.* (не *sarsi*), 1 вид мизид — *Neomysis integer* (Leach, 1814) и 1 вид декапод — *Eriocheir sinensis* (Milne-Edwards, 1853). Среди них заносными являются пять: *G. tigrinus* (Атлантическое побережье Северной Америки, позднее Северное море), *G. fasciatus* (бассейн Байкала), *P. robustoides* (Понто-Каспийская область), *C. curvispinum* (то же) и *E. sinensis* (азиатские реки и эстуарии тихоокеанского бассейна). Все эти виды проникли на акваторию губы и Финского залива в целом в последние десятилетия.

Стоит отметить, что определенную сложность представляет правильная идентификация видов амфипод рода *Gammarus* и изопод рода *Jaera*. Что касается гаммарусов, в губе, кроме отмеченных видов, возможно обнаружение также *G. salinus* и *G. oceanicus*, присутствующих в Выборгском заливе (*G. oceanicus* — также в расположенной непосредственно к востоку от Лужской Нарвской губе (Цветкова, 1975) и выдерживающих значительное распреснение. *G. zaddachi*, *G. salinus* и *G. oceanicus* ранее объединялись в один вид *G. zaddachi* s. lat. и морфологически трудно различимы. Особенно это касается самок и молоди, для которых не существует легкодоступных описаний и определительных ключей. Что касается американского представителя рода *G. tigrinus*, его самцы значительно отличаются от местных видов, тогда как самки и молодь могут легко быть спутаны. В настоящее время определительные таблицы по балтийским представителям рода *Gammarus* разрабатываются (Malavin, 2010).

Примерно таким же образом обстоит дело с родом *Jaera*, два из балтийских видов которого (*J. ischiosetosa* Forsman, 1949 и *J. prae-hirsuta* Forsman, 1949) были первоначально описаны в числе подвидов *Jaera albifrons* Leach, 1814 s. lat. и трудно различимы даже по половозрелым самцам (Кусакин, 1988). Кроме того, на российской акватории Финского залива отмечен Понто-Каспийский вид *J. sarsi* Valkanov, 1936 (Экосистема ..., 2008), который в силу небольших размеров также может быть спутан с местными видами йер.

Бентос губы изучен достаточно подробно, однако, преимущественно в центральной глубоководной зоне на мягких грунтах. Литораль губы и валунно-галечные биотопы, труднодоступные для обычных орудий лова, изучены водолазным методом Анцулевичем и Чивилевым (1992), устьевая зона изучалась сотрудниками ГосНИОРХа (Финский залив ..., 1999; Экологические аспекты ..., 2006). Литоральные сборы в последние годы позволили существенно расширить список видов ракообразных, обитающих в Лужской губе. В цитированной работе Анцулевича и Чивилева приводятся только *S. entomon*, *M. affinis* и *Corophium* sp. До 2006 г. в губе не были отмечены *G. tigrinus*, *G. fasciatus*, *P. robustoides* (Malavin, 2010), а регистрация *C. curvispinum* в некоторых работах с начала XX в. в отсутствие аборигенного *C. volutator* является, по-видимому, результатом ошибочного определения, однако прояснить ситуацию невозможно, так как материалы не сохранились (Малявин и др., 2008). В 2006 г. был пойман в рыбацкую сеть и передан одному из авторов самец краба *E. sinensis* (экземпляр

хранится в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге). Таким образом, к настоящему времени список видов за счет недавних вселенцев увеличился почти вдвое.

Количественные характеристики популяций ракообразных. Численность ракообразных в открытой части губы за период наблюдений колебалась от 10 до 3200 экз./м², биомасса — от 10 мг до 130 г/м², преобладали корофииды, локальные максимумы обусловлены крупными особями *S. entomon*. В прибрежной части численность составляла от 500 до 15000 экз./м², биомасса — от 5 до 35 г/м², доминировали нижнем течении реки — *G. fasciatus*, в устьевой зоне — *P. robustoides*, в губе — *G. tigrinus*. Значимых межгодовых колебаний не отмечено.

Пространственное распространение ракообразных. Постоянными компонентами «глубоководных» донных биоценозов как и прежде остаются ледниковые реликты *S. entomon* и *M. affinis*. Также в бентосе открытой части губы присутствуют корофииды *C. volutator* и *C. curvispinum*, причем последний обитает также и в прибрежной части, в том числе в реке, вплоть до уреза воды, тогда как первый встречается только на илистых грунтах в глубине. В открытой части эти виды встречаются как поодиночке, так и совместно. Эпизодически в открытой части губы и русловой зоне реки в дночерпатель попадают мизиды. При кошени сачком водной растительности в прибрежье мизиды никогда не попадались.

Для побережья реки характерно постоянное массовое присутствие *G. fasciatus*. Несмотря на значительную соленостную толерантность, демонстрируемую этим байкальским пресноводным видом в экспериментах: преимущественное выживание молоди до 2% (Березина, Вербицкий, 2009), бокоплав был обнаружен в значительных количествах только в реке и лишь единично — на песчаной литорали южной части губы в 2006 г. В устье реки он занимает примерно равные по численности доли с *P. robustoides*, а начиная примерно с километра от устья вверх по течению является абсолютным доминантом не только среди амфипод, но и среди остального бентоса, за исключением малощетинковых червей. В 2006 г. в р. Луга отмечен в довольно значительных количествах *G. lacustris*. Интересно отметить, что на единственной станции, где в 2006 этот вид обитал совместно со своим предполагаемым антагонистом *G. fasciatus*, отмечена его наибольшая на приустьевом участке реки численность. В последующие годы этот вид в сборах не встречался. В среднем течении реки обитает родственный вид *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758). *P. robustoides* в р. Луга распространен исключительно в приустьевой зоне. Это фитофильный и лимнофильный вид, способный зарываться в песок. Как и у многих понто-каспийских эстуарных видов, его соленостная толерантность весьма высока и значительно превышает пределы, при которых он встречен в Лужской губе. Сходное с *P. robustoides* распространение на литорали акватории имеет и *C. curvispinum* (несмотря на значительно меньшее обилие). Этот вид амфипод обитает в трубках из детрита, которые прикрепляет к различным твердым субстратам и так же, как *P. robustoides*, весьма эвригалинен.

Среди ракообразных, обитающих в настоящее время в Лужской губе, *G. tigrinus* имеет наиболее обширный ареал, охватывающий как различные биотопы, так и сравнительно широкий диапазон солености воды. Он достигает особого обилия на песчаной литорали южной части губы. По-видимому, по мере продвижения на север *G. tigrinus* постепенно уступает позиции аборигенному *G. zaddachi*, доля которого в общей численности гаммарид увеличивается от практически нулевой на южной границе губы у устья Луги до 95% в северной части. Однако недостаточное количество станций на литорали губы не позволяет говорить о таком характере распространения со всей определенностью.

В открытой части губы *G. tigrinus* и *G. zaddachi* отмечаются эпизодически, преимущественно молодь длиной менее 5 мм (возможно, это связано с характером орудия лова).

Влияние гидротехнических работ. Вопреки ожиданиям, выраженного влияния гидротехнических работ на численность ракообразных не наблюдалось. Средние плотности (в тыс. экз. на м²) по районам дноуглубления, отвала текущего года, старого отвала и прилегающей акватории, соответственно, составили 0.11±0.06; 0.03±0.02; 0.47±0.28; 0.06±0.02 (*n* соответственно 56, 29, 14, 94). Как видно, зафиксированная в зоне дноуглубления численность не отличалась от численности на прилегающих участках; численность ракообразных на участках отвала была в 2–3 раза ниже, а на участках старого отвала — примерно в 4 раза выше ($F=3.24$; $p=0.024$). Однако после исключения значений, отстоящих от средней более чем на 2 стандартных отклонения (от 0 до 3 точек по каждому району), достоверно отличалась только зона рабочего отвала. Анализ августовских проб 2008–2010 гг. дал схожие результаты. Эти детали мы считаем нужным привести потому, что в силу обычного для бентоса агрегированного распределения при небольшом количестве проб на зону не очевидно, следует ли отбрасывать далеко отстоящие значения.

Доли непустых проб (в %) по районам дноуглубления, отвала текущего года, старого отвала и прилегающей акватории равнялись, соответственно, 52±7; 35±9; 64±13 и 53±5. Однако ни критерий Фишера, ни χ^2 не показали достоверности различий на уровне значимости 0.05.

Таким образом, в результате проведенного анализа можно сделать два заключения: 1) негативное влияние на ракообразных при дноуглубительных работах оказывает, по-видимому, главным образом сброс намывтого грунта; 2) зона прошлогодних отвалов грунта, по-видимому, благоприятнее для ракообразных, чем референтный участок. Донные ракообразные могут быть индикаторами влияния дноуглубительных работ при условии осуществления более детальных сборов для уточнения достоверной зависимости и выяснения «природного» характера распределения животных на акватории губы.

ВЫВОДЫ. 1) В настоящее время в Лужской губе и реке Луга встречается 12 видов высших ракообразных; причем как по видовому разнообразию, так и по количественным характеристикам преобладают амфиподы. 2) Около половины обитающих в губе видов высших ракообразных являются чужеродными для губы. Именно вселенцы характеризуются наиболее обширным распространением и массовым развитием. 3) Сброс намывтого в

ходе дноуглубительных работ грунта, вероятно, оказывает негативное влияние на бентосных ракообразных. 4) Дальнейшие исследования состояния таксоценоза высших ракообразных Лужской губы может дать много интересной информации о характере его изменения под влиянием антропогенных факторов, включая занос чужеродных видов.

Список литературы

- Анцупевич А.Е., Чивилев С.М. Современное состояние донной фауны Лужской губы Финского залива // Вестник СПбГУ, сер. 3, Биология. 1992. Т. 3. № 17. С. 3–7.
- Вербицкий В.Б., Березина Н.А. Тепловая и соленостная устойчивость эврибионтного бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) при разных условиях акклимации // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 3. С. 249–256.
- Кусакин О.Г. Морские и солоноватоводные ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария. Т. 3. Подотр. Asellota. Ч. 1. [Определители по фауне. 152]. Л.: Наука, 1988. 502 с.
- Малявин С.А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш. О находке *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 6. С. 1–7.
- Урбах В.Ю. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М.: Медицина, 1975. 295 с.
- Финский залив в условиях антропогенного воздействия / Румянцев В.А., Драбкова В.Г. (ред.). СПб., 1999. 368 с.
- Цветкова Н.Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1975. 257 с.
- Экологические аспекты воздействия гидростроительства на биоту акватории восточной части Финского залива / Лаврентьева Г.М. и Суслопарова О.Н. (ред.). (Сб. н. тр. ГосНИОРХ. Т. 331. Вып.2). СПб., 2006. 262 с.
- Экосистема эстуария реки Невы. Биологическое разнообразие и экологические проблемы. М.: Изд-во КМК, 2008. 480 с.
- Malavin S.A. Changes in amphipod composition and distribution in the Luga River and the coastal zone of the Luga Bay (eastern Gulf of Finland) in 2006–2009 // Современные проблемы гидроэкологии. Тез. докл. 4-й Междунар. научн. конф. памяти профессора Г.Г. Винберга (11–12 октября 2010 г., Россия, Санкт-Петербург) / Ред. А.А. Пржиборо. СПб.: ЗИН РАН, 2010.

ВЫСШАЯ ТАКСОНОМИЯ И СИСТЕМАТИКА БАЙКАЛЬСКИХ АМФИПОД

Р.М. Камалтынов

Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3, rkamalt@lin.irk.ru

На рубеже 20 и 21 веков произошли радикальные изменения в систематике и высшей таксономии байкальских амфипод (Камалтынов, 1992, 2001, 2009; Тахтеев, 1999, 2000; Тахтеев, Левашкевич, 2006; Kamal'tynov, 1993, 1999; Tachteew, 1995; Takhteev, 1997).

Время опубликования новых таксонов амфипод (Камалтынов, 2001) являются неверной датой с точки зрения Международного кодекса зоологической номенклатуры (Международный ..., 2000), так как они стали доступными для читателей только 5.08.2002 г. Следовательно, в качестве даты опубликования новых названий в этой работе должен приводиться 2002 г.: 2002 (non 2001) (Статьи 21.4, 22.A.2.3.). Для уменьшения объема текста можно применять укороченную дату публикации — 2002. Она уже сейчас используется в мировой литературе (Vainölä et al., 2008; Daneliya et al., 2009, 2011). Это касается только времени опубликования новых названий, в качестве ссылки на текст статьи используется эта дата (Камалтынов, 2001).

По этой же причине датой опубликования новых таксонов в следующей статье (Камалтынов, 2009) следует считать 2010 г.: 2010 (non 2009) или только 2010, так как они появились в обращении только 31.05.2010 г.

В монографии В.В. Тахтеева (2000) также описаны новые таксоны, которые появились в обращении 3.06.2001 г. (по личному сообщению В.В. Тахтеева). Следовательно, датой опубликования новых названий считается 2001 (non 2000) или 2001.

Из-за недостатка времени и объема в моих публикациях не были указаны методы выделения новых таксонов. Они заключались в том, что вначале проверялся состав известных таксонов. Использовались два метода: 1) «поиск общих (перекрывающиеся) признаков таксонов»; 2) «поиск несходных (не перекрывающихся) признаков таксонов». Вначале проверялись таксоны более низкого ранга — подвиды. Иногда случалось так, что известное название подвида оказалось невалидным младшим омонимом раньше опубликованного валидного названия (старшего омонима) (Международный ..., 2000). Невалидные названия необходимо заменить другими, поэтому мною опубликованы новые названия. Часто подвиды одного вида были найдены в одной пробе или в близких точках с перекрывающимися ареалами. Это противоречит биологической концепции вида (Майр, 1968). Согласно этой концепции, если ареалы подвидов перекрываются, и они сосуществуют симпатрически, не скрещиваясь между собой, то это уже не подвиды, а хорошие виды. Используя принцип Майра, я поднимал статус этих «подвидов» до видового.

Далее проводилась проверка видов. Если они имели общие признаки, то относились к одному роду, а если у части особей признаки не перекрывались, то они относились к разным валидным родам. Иногда один или несколько видов имели признаки, часть из которых не были общими с признаками типовых видов валидных родов. Это показывало, что традиционные роды являются сборными группами. Для отклоняющихся групп я опубликовывал новые роды. Затем проводился поиск группы родов, в которых были общие признаки, совпадающие с признаками типового рода известных семейств. Эта группа объединялась в это семейство. Группы родов с не перекрывающимися признаками объединялись в разные семейства. Если один или несколько родов имели признаки, не совпадающие с признаками типового рода известных семейств, то для них описывалось новое семейство. Так же выделялись и таксоны промежуточного ранга — подроды и подсемейства.

При ревизии таксонов низкого ранга восстановлены 4 вида и 2 подвида, которые ранее сводились в синонимы (Базикалова, 1945): *Leptostenus leptocerus nematocerus* (Dybowsky, 1874). *Heterogammarus sophianosii*

scirtes (Dybowsky, 1874); *Garjajewia rosea* (Garjajeff, 1901); *Onychogammarus quinquefasciatus* (Dybowsky, 1874); *Eulimnogammarus miniatus* (Dybowsky, 1874); *Eulimnogammarus succineus* (Dybowsky, 1874). Один из восстановленных видов (*G. rosea*) позднее, в 2001 г. был обнаружен нами южнее мыса Зундук (оз. Байкал, залив Малое Море) недалеко от типового местообитания. В результате этой находки ареал вида увеличился почти на 130 км, а глубина обитания — на 150 м. К этой группе можно отнести и *Hyalellopsis eugenie* Sowinsky, 1915. Этот вид не сводили в синоним, но он ни разу не был найден после первого упоминания, хотя постоянно отмечался в списках фауны байкальских амфипод (Совинский, 1915; Базикалова, 1945; Тахтеев, 2000б; Камалтынов, 2001). Он был обнаружен мною в 1999 г. при обработке пробы, собранной на восточном побережье Северного Байкала, южнее устья р. Малая Черемшаная.

Опубликовано 3 новых названий видов: *Micruropus stelleri* Kamal'tynov, 2002 (= *Micruropus dybowskii* Базикалова, 1962: 46, рис. 28(2)). *Micruropus tomilovi* Kamal'tynov, 2002 (= *Micruropus dybowskii* Базикалова, 1962: 46, рис. 29). 3. *Carinurus karamani* Kamal'tynov, 2002 (= *Carinurus belkini* f. A Bazikalova, 1945).

Опубликовано 3 замещающих названия видов: 1. *Hyalellopsis linevitschae* Kamal'tynov, 2002 (= *Hyalellopsis tixtonae* sensu Базикалова, 1945 — ошибочная идентификация; non *Hyalellopsis tixtonae* Sowinsky, 1915; = *H. tixtonae setosa* Bazikalova, 1945 — младшим омонимом *H. setosa* Sowinsky, 1915). 2. *Eulimnogammarus angaricus* Kamal'tynov, 2010 (= *Fluviogammarus angarensis* Bazikalova, 1945; = *Eulimnogammarus angarensis* Bazikalova, 1957). 3. *Eulimnogammarus levanidovae* Kamal'tynov, 2010 (= *Eulimnogammarus cyaneus angarensis* Bazikalova, 1957). Здесь подчеркнуты виды байкальского происхождения, являющиеся эндемиками р. Ангара. Поднят до видового ранг 56 прежних подвидов.

Ревизия высших таксонов (Камалтынов, 2001, 2009; Kamal'tynov, 1999) привела к существенному изменению ее состава по сравнению с традиционной (Базикалова, 1945; Тахтеев, 2000). Применение биологической концепции вида и метода «не перекрывающихся признаков» привело к выделению и опубликованию 6 новых семейств (Crypturopodidae Kamal'tynov, 2002; Micruropodidae Kamal'tynov, 1999; Baikalogammaridae Kamal'tynov, 2002; Ommatogammaridae Kamal'tynov, 2010; Eulimnogammaridae Kamal'tynov, 1999; Pachyschesidae Kamal'tynov, 1999) и 15 новых подсемейств (Asprogammarinae Kamal'tynov, 2010; Crypturopodinae Kamal'tynov, 2002; Echiuropodinae Kamal'tynov, 2010; Pseudomicruropodinae Kamal'tynov, 2010; Quasimicruropodinae Kamal'tynov, 2010; Smaragdogammarinae Kamal'tynov, 2010; Gmelinoidinae Kamal'tynov, 2002; Micruropodinae Kamal'tynov, 1999; Hyalellopsinae Kamal'tynov, 1999; Parapallaseinae Kamal'tynov, 1999; Plesiogammarinae Kamal'tynov, 1999; Poekilogammarinae Kamal'tynov, 1999; Abyssogammarinae Kamal'tynov, 1999; Eulimnogammarinae Kamal'tynov, 1999; Odontogammarinae Kamal'tynov, 1999).

Опубликованы 22 новых рода (*Aspretus* Kamal'tynov, 2002 = *Asprogammarus* (*Asprogammarus*) Базикалова, 1975 (part.); *Eremogammarus* Kamal'tynov, 2002 = *Micruropus*: Базикалова, 1945, 1962 (part.); *Quasimicruropus* Kamal'tynov, 2010 = *Micruropus*: Базикалова, 1962 (part.); *Linevichella* Kamal'tynov, 2002 = *Micruropus*: Базикалова, 1962 (part.); *Pretiositus* Kamal'tynov, 2002 = *Ommatogammarus*: Базикалова, 1945 (part.); *Diplacanthus* Kamal'tynov, 2002 = *Acanthogammarus* (*Acanthogammarus*): Базикалова, 1945 (part.); *Cornugammarus* Kamal'tynov, 2002 = *Acanthogammarus* (*Acanthogammarus*): Базикалова, 1945 (part.); *Oxyacanthus* Kamal'tynov, 2002 = *Acanthogammarus* (*Acanthogammarus*): Базикалова, 1945 (part.); *Dorogostaiskia* Kamal'tynov, 2002 = *Spinacanthus* Дорогостайский, 1930 (part.), non *Spinacanthus* Agassiz, 1835 (Pisces), омонимию установил J.C. von Vaupel Klein (см.: Kamal'tynov, 1999, p. 936); *Dedyuola* Kamal'tynov, 2002 = *Spinacanthus* Dorogostaisky, 1930 (part.); *Sentogammarus* Kamal'tynov, 2002 = *Plesiogammarus*: Базикалова 1945 (part.); *Supernogammarus* Kamal'tynov, 2002 = *Plesiogammarus*: Базикалова 1945 (part.); *Nyctoporea* Kamal'tynov, 2002 = *Poekilogammarus*: Базикалова 1945 (part.); *Laxmannia* Kamal'tynov, 2002 = *Abyssogammarus*: Базикалова, 1945 (part.); *Barguzinia* Kamal'tynov, 2002 = *Eulimnogammarus* (*Corophiomorphus*): Базикалова, 1945 (part.); *Sluginella* Kamal'tynov, 2002 = *Eulimnogammarus* (*Corophiomorphus*): Базикалова, 1945 (part.); *Berchinia* Kamal'tynov, 2002 = *Poekilogammarus*: Базикалова 1945 (part.); *Profundalia* Kamal'tynov, 2002 = *Eulimnogammarus* (*Heterogammarus*): Базикалова, 1945 (part.); *Tengisia* Kamal'tynov, 2002 = *Eulimnogammarus* (*Heterogammarus*): Базикалова, 1945 (part.); *Babr* Kamal'tynov et Väinölä, 2002 in Kamal'tynov, 2002 = *Pallasea* (*Pallasea*): Базикалова, 1945 (part.); *Pallaseopsis* Kamal'tynov et Väinölä, 2002 in Kamal'tynov, 2002 = *Pallasea* (*Pallasea*): Базикалова, 1945 (part.)) и 4 подрода (*Acanthogammarus* (*Ancyracanthus*) Kamal'tynov, 2002; *Plesiogammarus* (*Caecogammarus*) Kamal'tynov, 2002; *Sluginella* (*Sluginella*) Kamal'tynov, 2002; *Sluginella* (*Lamugammarus*) Kamal'tynov, 2002. Двоеточия показывают, что данных о традиционных (под)родах получены из известных источников, а не об их авторстве.

Восстановлены до исходного родового уровня 5 таксонов, пониженных А.Я. Базикаловой (1945) до ранга подродов (*Brachyuropus* Stebbing, 1899 = *Acanthogammarus* (*Brachyuropus*): Bazikalova, 1945; *Gymnogammarus* Sowinsky, 1915 = *Poekilogammarus* (*Gymnogammarus*): Bazikalova, 1945; *Onychogammarus* Sowinsky, 1915 = *Poekilogammarus* (*Onychogammarus*): Bazikalova, 1945; *Heterogammarus* Stebbing, 1899 = *Eulimnogammarus* (*Heterogammarus*): Bazikalova, 1945; *Pentagonurus* Sowinsky, 1915 = *Pallasea* (*Homalogammarus*): Bazikalova, 1945).

Повышен до родового ранг 5 подродов (*Bathygammarus* Bazikalova, 1945 = *Poekilogammarus* (*Bathygammarus*) Bazikalova, 1945; *Rostrogammarus* Bazikalova, 1945 = *Poekilogammarus* (*Rostrogammarus*) Bazikalova, 1945; *Smaragdogammarus* Bazikalova, 1975 = *Asprogammarus* (*Smaragdogammarus*) Bazikalova, 1975; *Homalogammarus* Bazikalova, 1945 = *Pallasea* (*Homalogammarus*) Bazikalova, 1945; *Propachygammarus* Bazikalova, 1945 = *Pallasea* (*Propachygammarus*) Bazikalova, 1945).

Сведен в синоним 1 подрод (*Eulimnogammarus* (*Corophiomorphus*) Базикалова, 1945), так как морфологические признаки типовой вида *Gammarus sophiae* Dybowsky, 1874 этого таксона совпадают с признаками типовой вида рода *Eulimnogammarus* Bazikalova, 1945 — *Gammarus verrucosus* Gerstfeldt, 1858.

На основе литературных и собственных данных таксономическое разнообразие байкальских амфипод показано в таблице 1.

Таблица 1. Разнообразие байкальских амфипод в оз. Байкал и таксонов байкальского происхождения — эндемиков рек Ангара и Енисей, а также Северной Палеарктики

Семейства	Количество в семействе		
	Под-семейств	родов (подродов)	видов (подвидов)
1. Carinogammaridae Tachteew, 2001	0	1	1
2. Crypturopodidae Kamal'tynov, 2002	6	9	35
3. Macrohectopodidae Sowinsky, 1915	0	1	1
4. Micruropodidae Kamal'tynov, 1999	2	3	42 + 3
5. Baikalogammaridae Kamal'tynov, 2002	0	1	1
6. Ommatogammaridae Kamal'tynov, 2010	0	3	5
7. Acanthogammaridae Garjajeff, 1901	6	32(4)	123 (7 + 1)
8. Eulimnogammaridae Kamal'tynov, 1999	3	15 + 1	107 + 7 (4 + 2)
9. Pachyschesidae Kamal'tynov, 1999	0	1	16
10. Pallaseidae Tachteew, 2001	0	8	19 + 2 (1 + 1)
Всего	17	74(4) + 1	350 + 12 (12 + 4)

Примечание. Знаком «+» отмечены таксоны байкальского происхождения — эндемики рек Ангара и Енисей, а также Северной Палеарктики, отсутствующие в оз. Байкал.

Eulimnogammarus Bazikalova, 1945; *Fluviogammarus* Dorogostaisky, 1917; *Gmelinoides* Bazikalova, 1945; *Heterogammarus* Stebbing, 1899; *Hyalellopsis* Stebbing, 1899; *Homalogammarus*; *Linevichella*; *Micruropus* Stebbing, 1899; *Pallasea*; *Pallaseopsis*; *Pentagonurus*), 61 вид и 6 подвидов байкальского происхождения. Эндемитами реки являются 1 род (*Fluviogammarus*), 10 видов (1. *E. angaricus*; 2. *E. brevicauda* Bazikalova, 1957; 3. *E. comatus* (Dorogostaisky, 1917); 4. *E. intermedius* (Bazikalova, 1945); 5. *E. levanidovae*; 6. *F. larviformis* Dorogostaisky, 1917; 7. *H. brachyurus* (Dorogostaisky, 1917); 8. *L. angarensis* Базикалова, 1962; 9. *M. angarensis* Dorogostaisky, 1917; 10. *Pallasea angarensis* (Dorogostaisky, 1917)) и 4 подвида (*B. latissima dicera* Dorogostaisky, 1917; *E. fuscus aureus* (Dorogostaisky, 1917)); *E. lividus angarensis* (Dorogostaisky, 1917); *Pent. dybowskii angarensis* (Dorogostaisky, 1917). Постепенное сокращение количества байкальских амфипод по течению Ангара совпадает с повышением температуры холодной байкальской воды от истока реки, вытекающей из оз. Байкал. Наибольшее уменьшение количества байкальских амфипод происходит в теплом Братском водохранилище (Камалтынов, 2009). Ниже водохранилища по Ангаре существует несколько большее количество видов, сохранившихся еще до постройки Братской ГЭС.

В р. Енисей находятся те же 5 семейств, 4 подсемейства (*Micruropodinae*, *Gmelinoidinae*, *Acanthogammarinae*, *Hyalellopsinae*) и 8 родов (*Brandtia*, *Crypturopus*, *Eulimnogammarus*, *Gmelinoides*, *Hyalellopsis*, *Linevichella*, *Micruropus*, *Pallaseopsis*) и 18 видов. Один вид байкальского происхождения является эндемиком дельты (*Gmelinoides fascioides* (Gurjanova, 1929), а другой вид — *Pallaseopsis* (= *Pallasea*) *quadrispinosa* Sars, 1867 имеет более широкий — северо-палеарктический ареал (от озера Таймыра до побережья Балтийского моря у р. Эльба).

Общее количество амфипод байкальского происхождения в оз. Байкал, в бассейнах рек Ангара и Енисей и Северной Палеарктики составляет 10 семейств, 17 подсемейств, 75 родов, 4 подрода, 362 вида и 16 подвидов.

Список литературы

- Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкала. Тр. Байкальск. лимнол. станции. 1945. Т. 11. С. 1–440.
- Базикалова А.Я. Систематика, экология и распространение родов *Micruropus* Stebbing и *Pseudomicruropus* nov. gen. (Amphipoda, Gammaridae). Тр. Лимнол. ин-та. 1962. Т. 2(22). Ч. 1. С. 3–140.
- Базикалова А.Я. Систематика, экология и распространение родов *Carinogammarus* Stebbing, *Eucarinogammarus* Sowinski, *Echiuropus* (Sow.) и *Asprogammarus* gen. n. Тр. Лимнол. ин-та. 1975. Т. 18(38). Ч.1. С. 31–81.
- Гаряев В.П. Гаммариды озера Байкала. Часть первая. Acanthogammarinae. Тр. Общества естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете. 1901. Т. 35. № 6. С. 1–62.
- Гурьянова Е.Ф. К фауне Crustacea–Malacostraca устьев р. Енисей. Русск. гидробиол. журн. 1929. Т. 8. № 10–12. С. 285–299.
- Дорогостайский В.Ч. О фауне ракообразных реки Ангара. Ежегод. Зоолог. Музея. АН. 1917. Т. 21. Вып. 4. С. 302–322.
- Дорогостайский В.Ч. Новые материалы для карцинологической фауны озера Байкал. Тр. Комис. по изучению оз. Байкала. 1930. Т. 2. С. 49–76.
- Камалтынов Р.М. О современном состоянии систематики амфипод (Crustacea, Amphipoda) озера Байкал. Зоол. журн. 1992. Т. 71. № 6. С. 24–31.
- Камалтынов Р.М. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea). Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2001. Т. 1. Кн. 1. С. 572–831.
- Камалтынов Р.М. Высшие ракообразные (Amphipoda: Gammaroidea) рек Ангара и Енисей // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2009. Т. 2: Водоёмы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии, кн. 1. С. 297–329.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. СПб: Изд-во СПбГУ, 2000. 211 с.
- Совинский В.К. Амфиподы озера Байкала. Зоол. исслед. Байкала. 1915. Т. 9, вып. 1. С. 1–329. Вып. 2. С. 1–102.
- Тахтеев В.В. Ревизия рода *Odontogammarus* (Crustacea, Amphipoda, Gammaridae) из озера Байкал. Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 7. С. 796–810.

В оз. Байкал обитает 10 семейств, 17 подсемейств, 74 рода, 4 подрода, 350 видов и 12 подвидов байкальских амфипод.

В р. Ангаре имеется 5 семейств (*Crypturopodidae*; *Micruropodidae*; *Acanthogammaridae* Garjajeff, 1901; *Eulimnogammaridae*; *Pallaseidae*), 8 подсемейств (*Asprogammarinae*, *Crypturopodinae*, *Gmelinoidinae*, *Micruropodinae*, *Acanthogammarinae*, *Hyalellopsinae*, *Eulimnogammaridae*, *Odontogammarinae*) и 14 родов (*Asprogammarus* Bazikalova, 1975; *Brandtia* Bate, 1862; *Crypturopus* Sowinsky, 1915;

- Тахтеев В.В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 2000. 355 с.
- Тахтеев В.В., Левашкевич А.М. К систематике рода *Garajewia* (Crustacea, Amphipoda) из озера Байкал с описанием нового подвида. Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 12. С. 1422–1432.
- Daneliya M., Kamal'tynov R.M., Kontula T., Väinölä R. Systematics of the Baikalian Babr (Crustacea: Amphipoda: Pallaseidae). *Zootaxa* 2276. 2009. P. 49–58.
- Daneliya M., Kamal'tynov R.M., Väinölä R. Phylogeography and systematic of *Acanthogammarus* giant amphipod crustaceans from Lake Baikal. *Zoologica Scripta*. Vol. 40(6). 2011. P. 623–637.
- Dybowsky B.N. Beiträge zur näheren Kenntniss der in Baikal-See vorkommenden niederen Krebse aus der Gruppe der Gammariden. *Horae Soc. Entomol.* 1874. B. 10. P. 1–218.
- Gerstfeldt G. Über einige zum Teil neue Arten Platonen, Anneliden, Myriapoden, und Crustaceen Sibiriens namentlich seines östlichen Teiles und des Amur-Gebietes. *Mémoires presentés à l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg par divers savants et lus dans ses assemblées.* 1858. Vol. 8. P. 261–296.
- Kamal'tynov R.M. On the present state of amphipod systematics. *Hydrobiol. J. (Israel)*. 1993. Vol. 26. P. 82–92.
- Kamal'tynov R.M. On the higher classification of Lake Baikal amphipods. *Crustaceana*. 1999. Vol. 72, No. 6. P. 933–944.
- Sars G.O. Histoire naturelle des crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania: Imprimerie de Chr. Jonsen, Imprime par A.E. Kolstad, 1867. 1 livraison: Les malacostracés. 146 p.
- Tachteew V.V. The gammarid genus *Poekilogammarus* Stebbing, 1899 in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea). *Artropoda Selecta*. 1995. Vol. 4, No. 1. P. 7–64.
- Takhteev V.V. The gammarid genus *Plesiogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea). *Artropoda Selecta*. 1997. Vol. 6, No. 1/2. P. 31–54.
- Väinölä R., Witt J.D.S., Grabowski M., Bradbury J.H., Jazdzewski K., Sket B. Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 595. P. 241–255.

КЛАДОЦЕРЫ И КОПЕПОДЫ ВОДОЕМОВ РЕСПУБЛИКИ ТЫВА

Н.А. Кирова¹, Н.Г. Шевелева², А.Ю. Синева³

¹Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, chink@list.ru

²Лимнологический институт СО РАН, shevn@lin.irk.ru

³Московский государственный университет, artem_sinev@mail.ru

По материалам, собранным в августе 2011 г., исследовано разнообразие ветвистоусых и веслоногих ракообразных водоемов центральной и южной части республики Тыва. Пробы брались по стандартной методике с помощью планктонной сети и планктонного сачка, число проб и станций варьировало в зависимости от размера водоема. Было исследовано более 30 водоемов, в том числе пресные (Хольчук, Кара-Холь, Торе-Холь, Чагатай), солоноватые (Амдыгын-Холь) и соленые (Шара-Нур, Хадын, Убсу-Нур, Бай-Холь, Хаак-Холь) озера, мелкие стоячие и полупроточные водоемы (болотца, разливы ручьев), временные стоячие водоемы, реки и ручьи. К пресным озерам были отнесены озера с минерализацией воды до 1 г/л, к солоноватым — от 1 до 7 г/л, к соленым — более 7 г/л (Алекин, 1970).

Специальных исследований разнообразия ветвистоусых и веслоногих ракообразных в водоемах Тывы ранее не проводилось. В литературе имеются лишь некоторые данные по составу и обилию зоопланктона крупных озер: Торе-Холь, Эрзин, Убсу-Нур, Нойон-Холь, Манны-Холь (Дулмаа, 1991; Попкова, 2004; Зуйкова, Бочкарев, 2009; Flossner et al., 2005; Dulmaa, 2010), выполненные в основном с целью исследования кормовой базы рыб.

По предварительным данным, нами обнаружено 62 вида ракообразных — 39 видов ветвистоусых и 23 вида Cuscloroida и Calanoida, собранный материал по Nauplasticoida пока не исследован (см. табл. 1). Наибольшее число видов (по 5) отмечено в родах *Daphnia* и *Alona*, на один вид меньше в роде *Euscyclops*. В крупных пресных озерах и мелких временных водоемах отмечено большое разнообразие ракообразных (37 и 41 вид соответственно). Разнообразие в солоноватых и соленых озерах существенно меньше.

Таблица 1. Распределение ветвистоусых и веслоногих в разных типах водоемов Тывы

Таксон	Озера			Мелкие стоячие водоемы	Временные водоемы	Реки, ручьи
	Пресные	Солоноватые	Соленые			
Classis Branchiopoda Latreille, 1816						
Superordo Cladocera						
Ordo Ctenopoda Sars, 1865						
Familia Sididae Baird, 1850						
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	+	-	-	-	-	-
<i>Sida crystallina crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	+	-	-	-	+	-
Ordo Anomopoda Sars, 1865						
Familia Daphniidae Straus, 1820						
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	+	-	-	+	-	+
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862	+	-	-	-	+	-
<i>C. laticaudata</i> Müller, 1867	-	-	-	-	+	-
<i>C. sp.</i>	-	-	-	-	+	-
<i>Daphnia (Daphnia) longispina</i> O.F. Müller, 1785	+	-	-	+	+	+
<i>D. (Daphnia) curvirostris</i> Eylmann, 1887	+	-	-	-	-	-

Таксон	Озера			Мелкие стоячие водоемы	Временные водоемы	Реки, ручьи
	Пресные	Солоноватые	Соленые			
<i>D. (Daphnia) galeata</i> sars, 1864	+	-	-	-	-	-
<i>D. (Daphnia) pulex</i> Leydig, 1860	-	-	-	+	+	-
<i>Daphnia (Ctenodaphnia) cf. magna</i> Straus, 1820	-	-	+	-	+	-
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	+	-	-	+	+	-
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	-	-	+	+	+
<i>S. exinosus</i> (De Geer, 1778)	-	-	-	+	+	+
Familia Moinidae Goulden, 1968						
<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)	+	+	-	-	+	+
<i>M. mongolica</i> Daday, 1901	+	-	+	-	-	+
Familia Macrotrichidae Normann et Brady, 1867	-	-	-	-	-	-
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Normann et Brady, 1867	-	-	-	-	+	-
<i>M. tabrizensis</i> Dumont, Silva-Briano et Babu, 2002	-	-	-	-	-	+
Familia Ilyocryptidae Smirnov, 1992						
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	+	-	-	-	-	-
Familia Eurycercidae Kurz, 1875						
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	-	-	-	+	-
Familia Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894						
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	-	-	-	-	+	-
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)	-	-	-	-	+	-
<i>P. aduncus</i> (Jurine, 1820)	+	-	-	+	+	-
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	+	-	-	+	+	-
<i>A. nana</i> Baird, 1850	+	-	-	-	-	-
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	+	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	-	-	+	+	+
<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)	+	-	-	-	+	-
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	+	-	-	-	+	-
<i>A. guttata</i> Sars, 1862	+	-	-	+	+	-
<i>A. costata</i> Sars, 1862	+	-	-	-	+	-
<i>A. flossneri</i> Sinev, Alonso et Sheveleva, 2009	-	-	+	-	-	-
<i>Kurzia latissima</i> (Kurz, 1875)	-	-	-	-	+	-
<i>Acroperus angustatus</i> Sars, 1863	+	-	-	-	-	-
<i>A. harpae</i> Baird, 1843	+	-	-	-	+	-
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862)	+	-	-	+	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	+	-	-	-	+	-
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+	-	-	-	-	-
<i>Oxyurella tenuicaudis</i> (Sars, 1862)	+	-	-	+	-	+
Familia Bosminidae Sars, 1865						
<i>Bosmina (B.) longirostris</i> s. lato (O.F. Müller, 1785)	+	-	-	-	+	-
Classis Copepoda Edwards, 1840						
Ordo Calanoida Sars, 1903						
Familia Diaptomidae Sars, 1903						
<i>Metadiaptomus asiaticus</i> (Uljanin, 1875)	-	-	+	-	-	-
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> Wierzejski, 1887	+	-	-	-	+	-
<i>Arctodiaptomus (Rh.) bacillifer</i> (Koelbel, 1885)	-	-	-	-	+	-
<i>A. (Rh.) acutilobatus</i> (Poppe, 1888)	+	-	-	-	-	-
<i>A. (Rh.) salinus</i> (Daday, 1885)	-	+	+	+	-	+
<i>Neurodiaptomus incongruus</i> (Poppe, 1888)	-	-	-	-	+	-
Ordo Cyclopoida Burmeister, 1834						
Familia Cyclopidae Dana, 1846						
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	+	-	-	-	+	+
<i>E. denticulatus</i> (Lilljeborg, 1901)	-	-	-	-	+	-
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	-	-	-	-	+	-
<i>E. dumonti</i> Alekseev, 2000	-	-	+	+	+	+
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	-	-	+	-	-
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	-	-	-	-	-	+
<i>C. scutifer</i> Sars, 1863	-	-	-	-	+	-
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	+	+	-	+	+	+
<i>Diacyclops limnobioides</i> Kiefer, 1936	-	+	-	-	+	-
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	-	-	-	-	+	+
<i>Metacyclops gracilis</i> (Lilljeborg, 1853)	-	-	-	-	+	-
<i>Microcyclops afghanicus</i> Lindberg, 1959	-	-	+	-	-	-
<i>M. rubellus</i> (Lilljeborg, 1901)	+	-	+	-	-	-
<i>M. varicans</i> (Sars, 1863)	-	-	-	-	+	-
<i>Apocyclops dengizicus</i> (Lepeschkin, 1900)	-	+	-	-	-	-
<i>Thermocyclops dybowski</i> (Lande, 1890)	-	+	-	-	-	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+	-	-	-	+	-
Всего видов	37	6	7	16	41	15

Нами были обнаружены редкие для России виды копепод *Apocyclops dengizicus*, *Eucyclops dumonti*, *Microcyclops afganicus*, *Metadiaptomus asiaticus*. Наши находки расширяют представление об ареале этих видов. Так *Apocyclops dengizicus* на территории России был известен на юго-востоке Курганской, юге Омской и юго-западе Новосибирской областей, в устье р. Чернавка — притоке оз. Эльтон (Gusakov, 2011). *Eucyclops dumonti* описан из водоемов центральной Монголии, зарегистрирован в Амурской области, на северо-востоке Китая (Alekseev, 2000), отмечен в солоноватых и соленых озерах Тажеранской степи (Иркутская обл.) (Шевелева и др., 2008).

На территории Тувы *E. dumonti* присутствовал в соленых озерах, мелких и временных водоемах, в устьевой части притоков соленых озер. Также интересной находкой является присутствие в соленом озере Хааак-Холь *Metadiaptomus asiaticus*. Северной границей распространения *M. asiaticus* в Евразии являются лесостепные комплексы Приишимья (Алешина и др., 2005), южной границей — Хакасия. Также, *M. asiaticus* обнаружен в солоноватых и соленых озерах юго-запада и юго-востока Забайкалья, на северо-востоке Монголии (Макаркина и др., 2011).

Впервые на территории России отмечен вид *Macrothrix tabrizensis*, обитающий на территории Ирана и Средней Азии. Показано, что вид *Alona floessneri*, ранее известный для России только из оз. Убсу-Нур, встречается и в других соленых озерах Тывы. Наши данные более чем вдвое расширяют списки видов ветвистоусых и веслоногих республики Тыва.

Авторы глубоко признательны за содействие в сборе материала директору заповедника «Убсу-Нурская котловина» Канзаю В.И., зам. директора Куксину А.Н., ст. инспектору заповедника Дажимбе Т.Д., сотруднику заповедника, к.б.н. Ялышевой Е.Н. Выражаем благодарность за консультации при подготовке рукописи к.б.н., с.н.с. Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Гусакову В.А., д.б.н., сотруднику института зоологии АН РУз. Мирабдуллаеву И.М.

Список литературы

- Алекин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометрическое изд-во, 1970. 200 с.
- Алешина О.А., Катанаева В.Г., Ларин С.И. Зоопланктон лесостепных озер Приишимья различной минерализации // Вестник Тюменского государственного университета. 2005. № 5 С. 191–201.
- Дулмаа А. Вопросы биологии озера Убсу-Нур // Второй международный симпозиум. Улан-Батор, 12–19 августа 1991. Улан-Батор, 1991. С. 56–59.
- Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Характеристика пелагического зоопланктона крупных озер Тоджинской котловины (Бассейн реки Большой Енисей, Тува) // Биология внутренних вод. 2009. № 1. С. 53–61.
- Макаркина Н.В., Итигилова М.Ц., Шевелева Н.Г., Пенькова О.Г. Распространение и экология *Metadiaptomus asiaticus* (Uljanin, 1875) в озерах центральной Азии // Иртышский бассейн: современное состояние и проблемы устойчивого развития. Павлодар, 2011. Т.1. С. 117–121.
- Попкова Л.А. Фауна зоопланктона озер республики Тыва // Вестник ТГУ. Приложение. 2004. № 10. С. 96–101.
- Шевелева Н.Г., Макаркина Н.В., Шабурова Н.И. Редкие и слабоизученные виды ракообразных (Eucyclopiniae, Daphniidae) Восточной Сибири и Монголии. Аннотированный список фауны Прибайкалья и Забайкалья. Новосибирск, Наука, 2008. Т. 2. Кн. 1. С. 890–891.
- Alekseev V. *Eucyclops dumonti* sp. Nov. from Central Mongolia // Hydrobiologia, 2000. № 441. P. 63–71.
- Dulmaa A. Biodiversity of the endorheic UVS NUUR basin in central Asia, Mongolia // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. 2010. P. 301–303.
- Flossner D., Horn W., Paul M. Notes on the Cladocera and Copepoda fauna of the Uvs Nuur Bassis (Northwest Mongolia) // Internat. Rev. hydrobiol. 2005. 5–6. P. 580–595.
- Gusakov V.A. Contribution to the Study of the Northern Limits of the Range of *Apocyclops dengizicus* (Lepeschkin, 1900) (Copepoda, Cyclopoida) // Inland Water Biology. 2011. Vol. 4, № 3. P. 397–399.

ФАУНА НИЗШИХ РАКОВ (CLADOCERA, COPEPODA) ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА РЕКИ ВЫЧЕГДА

О.Н. Кононова, Е.Б. Фефилова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,

г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28. e-mail: kon@ib.komisc.ru, fefilova@ib.komisc.ru

Республика Коми богата водными ресурсами. На ее территории протекает множество рек, среди которых наиболее важными являются Печора и Вычегда, относящиеся к бассейнам Баренцева и Белого морей. Несмотря на значение и весьма долгую историю изучения водной биоты этих водотоков, планктонная фауна, как одно из составляющих звеньев их биологических систем, к настоящему времени остается малоизученной. В этих материалах мы рассмотрим состав и распределение планктонных ракообразных в водоемах и водотоках бассейна р. Вычегда.

Вычегда — главный приток р. Северная Двина, берет свое начало на склонах Южного Тимана. Ее общая длина 1130 км, площадь водосбора — 121 тыс. км². В пределах границ республики протяженность реки составляет 914 км, а площадь водосбора 99.3 тыс. км² (Атлас ..., 1997). Весь бассейн реки расположен в зоне тайги между 59°55'–64°30' с.ш. и 46°30'–55°30' в.д. Большая его часть расположена в подзоне средней тайги (Производительные силы ..., 1955). Вычегда имеет большое количество притоков различного порядка, протяженностью от 499 км (р. Вымь) до малых водотоков длиной менее 10 км. В целом густота речной сети составляет до 1.6 км на 1 м² (Исаченко, 1964). Как и сама р. Вычегда, ее основные притоки, относящиеся к категории средних рек, в

основном равнинные, сильно меандрирующие, со спокойным течением, образующие многочисленные протоки и старицы. На исследуемой территории расположено множество озер, более 6000 (Ресурсы поверхностных вод ..., 1965). Для преобладающей площади бассейна характерны пойменные озера, преимущественно длинные и сравнительно узкие. Крупных озер немного, площадь большинства — менее 0.01 км² (Зверева, 1969).

Первые сведения о зоопланктоне бассейна можно найти в работе О.С. Зверевой (1953), а первый фаунистический список — в статье Н.В. Кордэ (1959). До 60-х гг. прошлого века основной целью гидробиологических работ было исследование кормовых ресурсов рыб и их локализации в русле реки и пойменных водоемах. Наибольшее внимание уделяли сообществам бентоса, в зоопланктоне регистрировали только массовые виды (Зверева, 1956; 1961). Весь накопленный к тому времени материал по фауне водных беспозвоночных двух главных речных бассейнов республики — рек Печора и Вычегда был обобщен в монографии (Зверева, 1969). Позднее, в 60–90-е гг. прошлого столетия исследования планктонных организмов р. Вычегда и водоемов ее бассейна были единичными и носили прикладной характер. Наши исследования зоопланктона водоемов бассейна р. Вычегда ведутся с 2003 г. К настоящему времени исследованы 30 малых водотоков, протяженностью от 10 до 95 км, 7 средних водотоков — от 131 до 487 км, включая главный приток р. Вычегда — р. Сысола. Сама р. Вычегда обследована нами в среднем течении. Кроме того, исследована планктонная фауна 17 озер, в том числе озер Кадомской системы; искусственных водоемов — водохранилищ (Нювчимское, Нючпасское, Кажимское) и прудов, а также разнотипных временных водоемов. Пробы зоопланктона в водоемах и водотоках отбирали с разной периодичностью в период открытой воды согласно стандартным методикам (Киселев, 1969).

В результате проведенных исследований в зоопланктоне водоемов бассейна р. Вычегда найден 121 вид планктонных ракообразных. Наряду с ними 11 таксонов были определены до рода, в связи с их редкостью и сложностью определения видовой принадлежности. Наиболее разнообразно в водоемах были представлены ветвистоусые раки — 67 видов, относящихся к 12 семействам. Преобладали сем. Chydoridae (32 вида) и Daphniidae (14 видов). Среди веслоногих раков найдены представители отрядов Calaniformes и Cyclopiformes. Циклопиды представлены 46 видами, превалировали рода *Eucyclops*, *Cyclops* и *Diacyclops*. Каляниды в водоемах были менее значимы, найдено только восемь видов относящихся к двум семействам. На современном этапе исследований были найдены новые для бассейна р. Вычегда виды низших раков (табл. 1).

Таблица 1. Новые для водоемов бассейна р. Вычегда виды низших раков (2003–2012 гг.)

Вид	Водоем
	Cladocera
<i>Latona setifera</i> Müller	озеро Куаты ¹
<i>Simocephalus expinosus</i> (De Geer)	озеро Еля-ты ¹
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady	озера Важъэжва ¹ , Куаты, рр. Вычегда ² , Сысола ³
<i>Acantholeberis curvirostris</i> (O.F. Müller)	оз. Вад ⁴
<i>Picripleuroxus denticulatus</i> Birge	озеро Еля-ты
<i>P. laevis</i> Sars	озера Еля-ты, Куаты, Кажимское водохранилище ⁵ , временный водоем в пойме р. Сысола
<i>Chydorus ovalis</i> Kurz	озера Важъэжва, Еля-ты
<i>Alona rustica</i> Scott	озера Пезмог-ты ¹ , Еля-ты
<i>Kurzia latissima</i> (Kurz)	Небольшое безымянное бессточное озеро в окрестностях с. Вьльгорт
<i>Monospilus dispar</i> Sars	рр. Вычегда, Юил ⁶
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	озеро Средний Кадом ⁷
	Calanoida
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars	озеро Важъэжва
<i>Arctodiaptomus (A.) dentifer</i> (Smirnov)	озеро Куаты
<i>Arctodiaptomus (A.) laticeps</i> (Sars)	озеро Важъэжва
<i>Nordodiaptomus skabitschewskyi</i> (Klebanowsky)	временный водоем в лесной зоне в окрестностях г. Сыктывкар
	Cyclopoida
<i>Macrocyclops fuscus</i> (Jurine)	озера Важъэжва, Еля-ты, Вад, Безымянный ручей (приток р. Чевью) ⁶
<i>Eucyclops denticulatus</i> (Graeter)	озера Важъэжва, Пезмог-ты, Еля-ты, Куаты, старицы на р. Локчим ¹ , пруды в окрестностях г. Сыктывкар ⁸ , рр. Кылымью ⁶ , Тыбью ⁶ , Тылаю ⁶ , Безымянный ручей (приток р. Чевью) ⁶
<i>Cyclops scutifer</i> Sars	озеро Еля-ты
<i>Metacyclops gracilis</i> (Lilljeborg)	озеро Еля-ты, рр. Малая Визинга ⁶ , Кылэгью ⁶ , Лесной ручей (приток р. Вычегда) ⁶
<i>Diacyclops nanus</i> (Sars)	озеро Вад
<i>Diacyclops abyssicola</i> (Lilljeborg)	пруды в окрестностях г. Сыктывкар

Примечание. ¹ — пойменные озера, описание в: Зверева, 1969; Кононова, 2006, 2008; ² — подробное описание реки можно найти в: Производительные силы ..., 1955; Зверева, 1969; Кононова, 2009; ³ — средние реки, описание в: Производительные силы ..., 1955; Зверева, 1969; Кононова, 2010; ⁴ — бессточное озеро, расположено в Сысольском районе, котловина озера неясного происхождения, имеет округлую форму, размеры 0.36×0.43 км, глубина 23 м (Михеев, 2009); ⁵ — описание Кажимского водохранилища в: Батурина, Кононова, 2009; ⁶ — малые реки, описание в: Производительные силы ..., 1955; Зверева, 1969; Кононова и др., 2009; ⁷ — бессточное озеро, расположено в Усть-Куломском районе, представляет собой остаток древнего большого приледникового водоема, существовавшего в послеледниковое время, имеет округлую форму, размеры 1.8×1.5 км, глубина 2–4 м (Производительные силы ..., 1955); ⁸ — описание прудов в: Фефилова, Кононова, 2010.

Среди них интересна находка в небольшом временном водоеме представителя сибирской фауны веслоного рачка *Nordodiaptomus skabitschewskyi*, а также хищного представителя ветвистоусых раков *Bythotrephes longi-*

manus в одном из реликтовых озер Кадомской системы. Виды *Diacyclops nanus* и *Acantholeberis curvirostris* были обнаружены только в озере, воды которого имеют слабокислую реакцию (рН — 5.4). Рачка *Heterocope appendiculata* на территории республики ранее находили только в водоемах тундровой зоны (Барановская, 1976, 1978; Филова, 2012 и др.). Рачки *Arctodiaptomus dentifer*, типичные обитатели временных водоемов (Боруцкий и др., 1991) найдены нами в пойменном озере, причем как в прибрежье, в зарослях макрофитов, так и в открытой части, между тем в пересыхающих водоемах этот вид пока обнаружен не был. Другой представитель рода — *A. laticeps*, также обитатель одного из пойменных озер бассейна. Находки этого вида в России крайне редки и считаются спорными, тем не менее, его отмечали в оз. Белое (Вологодская область) (Пидгайко, 1969; Антропогенное ..., 1981) и в северной части Рыбинского водохранилища (Лазарева, 2005). *A. laticeps* относится к пелагическим формам северных и горных озер и ранее был известен преимущественно из водоемов северной Европы (Боруцкий и др., 1991). Вместе с тем нами не было установлено выявленных ранее 6 видов низших раков.

Из всех исследованных водных объектов бассейна наиболее богатой планктонная фауна была в малых озерах, большая часть из которых пойменные, наименее — в водохранилищах (табл. 2). Высокие показатели видового обилия зоопланктона в пойменных озерах вполне объяснимы: благодаря постоянной связи с рекой, посредством проток, небольшим глубинам, развитию водных макрофитов в них складываются благоприятные условия для развития гидробионтов, в частности фитофильных и литоральных ветвистоусых раков.

Малое число видов в водохранилищах, вероятно, связано со слабой их изученностью. Вместе с тем, долгая история этих водохранилищ (построенных еще в 18 в.), относительно небольшие для водоемов такого типа размеры, особенности гидрологии — все это представляет интерес для более детального изучения их биоты.

Обилие видов низших раков в водотоках бассейна варьировало от 39 в средних реках до 46 — в малых (табл. 2). Все исследованные малые реки были равнинными, большей частью зарегулированными, с небольшими скоростями течения. Разнообразие биотопов создало условия для развития их водах большого количества видов планктонных ракообразных. В планктонной фауне, среди рачков, практически во всех типах рек преобладали ветвистоусые, большей частью хидориды, среди веслоногих доминировали мелкие собиратели рода *Eucyclops*. В прибрежье среди зарослей макрофитов отмечены представители озерного планктона родов *Sida*, *Daphnia*, *Simocephalus*, *Ceriodaphnia* и др. Только в р. Вычегда найден *Diaphanosoma brachyurum* (s. lat).

Богатой фауна ракообразных была и во временных водоемах бассейна (табл. 2). Все временные водоемы были различны по происхождению и гидрологическому режиму, расположены как в лесной зоне, так и в поймах рек, существовали от нескольких дней до нескольких месяцев. Большое число видов было выявлено в водоемах, продолжительность гидропериода в которых была более 2–3 месяцев, с глубинами до 0.5 м. Планктонный комплекс в них был близок к таковому в прудах и мелководных озерах, а видовое обилие максимальным — 12 видов веслоногих рачков и 19 — ветвистоусых. Минимальное количество видов наблюдали в лужах, расположенных в лесной зоне и лужах, образующихся в углублениях рельефа, с гидропериодом в несколько дней. В ряде из них рачки вообще не были обнаружены.

Таким образом, в водоемах бассейна р. Вычегда найден 121 вид планктонных ракообразных (67 — ветвистоусых и 54 — веслоногих). Благодаря увеличению спектра исследуемых водоемов, сезонным фаунистическим исследованиям список видов планктонных ракообразных за последнее десятилетие увеличился на 21 таксон. Проведенные исследования расширили наши сведения о географическом распространении ряда видов. Сравнение состава низших раков бассейна р. Вычегда с другими природными зонами республики показало высокое сходство, что в целом характерно для всей европейской части России (Пидгайко, 1984).

Выражаем искреннюю благодарность сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН: М.А. Батуриной, Б.Ю. Тетерюку, Л.Г. Хохловой, А.Б. Захарову, М.И. Черезовой, Г.Л. Накулу за помощь в сборе гидробиологического материала и В.Н. Шубиной за предоставленный материал по зоопланктону Кадомских озер.

Список литературы

- Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Дрофа и ДиК. 1997. 116 с.
 Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 1981. Ч.2. 254 с.
 Барановская В.К. Зоопланктон Харьейских озер Большеземельской тундры // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1976. С. 90–101.

Таблица 2. Количество видов в семействах планктонных ракообразных в разнотипных водоемах бассейна р. Вычегда

Семейство	ВВ	МО	Оз	Вщ	МР	СР	В
Copepoda							
Temoridae	0	1	0	0	0	0	0
Diaptomidae	1	7	1	0	1	1	1
Cyclopidae	17	25	9	4	19	13	12
Cladocera							
Sididae	0	3	2	2	1	1	2
Holopedidae	0	0	1	0	0	0	0
Daphniidae	8	13	11	5	4	6	5
Ophryoxidae	0	0	1	1	0	0	1
Macrothricidae	1	4	1	0	1	2	3
Ilyocryptidae	0	2	0	0	1	1	1
Eurycercidae	1	1	1	1	1	1	1
Chydoridae	8	27	11	10	15	11	13
Bosminidae	0	6	4	3	3	2	2
Polyphemidae	1	1	1	1	1	1	1
Cercopagidae	0	0	1	0	0	0	0
Leptodoridae	0	1	0	0	0	0	0
Общее количество видов	37	89	44	27	46	39	42

Примечание. ВВ — временные водоемы, МО — малые озера, Оз — озеро, Вщ — водохранилища, МР — малые реки, СР — средние реки, МР — малые реки, В — р. Вычегда.

- Барановская В.К. Crustacea (Систематический список беспозвоночных из водоемов Большеземельской тундры) // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л.: Наука, 1978. С. 174–177.
- Батурина М.А., Кононова О.Н. Особенности состава и структуры гидробионтов в водохранилищах Республики Коми на разных этапах становления // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Т. II Управление водными ресурсами речных водосборов. Водная экология. Пермь, 2009. С. 216–219.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.
- Зверева О.С. Гидробиологическая характеристика водоемов Вычегды в Усть-Куломском районе Коми АССР (научный отчет по работе за 1951 г.) // Рук. фонд Коми НЦ УрО РАН. 1953. Ф. 1. Оп. 5. ед. хр. 119.
- Зверева О.С. Гидробиологические исследования в Коми АССР // Рук. фонд Коми НЦ УрО РАН. 1956. Ф. 1. Оп. 5. ед. хр. 147.
- Зверева О.С. Кормовые ресурсы рыб в водоемах Коми АССР // Рук. фонд Коми НЦ УрО РАН. 1961. Ф. 1. Оп. 5. ед. хр. 180.
- Зверева О.С. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Л.: Наука, 1969. 279 с.
- Исаченко А.Г. Физико-географическое (ландшафтное) районирование // Атлас Коми ССР. М., 1964. С. 64.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 658 с.
- Кононова О.Н. Зоопланктон одного из озер бассейна средней Вычегды // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере. Кировск, 2006. С. 289–293.
- Кононова О.Н. Экологическое состояние рекреационных водоемов окрестностей г. Сыктывкар (Республика Коми) // Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения биоразнообразия. Вологда: ООО Центр оперативной полиграфии «Коперник», 2008. С. 122–124.
- Кононова О.Н. Зоопланктон реки Вычегда (Республика Коми) // Биология внутренних вод, 2009. № 2. С. 47–55.
- Кононова О.Н. О зоопланктоне р. Сысола // Актуальные проблемы биологии и экологии. Сыктывкар, 2010. С. 96–98.
- Кононова О.Н., Батурина М.А., Тетерюк Б.Ю. Гидробиология малых рек бассейна средней Вычегды // Разнообразие и пространственно-экологическая организация животного населения европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2008. С. 81–100. (Тр. Коми науч. центра, № 184).
- Кордэ Н.В. Количественный планктон реки Вычегды // Изв. Коми филиала ВГО. 1959. Вып. 5. С. 111–120.
- Лазарева В.И. Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати». 2005. С. 182–224.
- Михеев В.В. География Сысольского района. Учебно-дидактический материал. Визинга, 2009. 5 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон Белого озера в связи с рыбохозяйственным значением водоема // Известия ГосНИОРХ, 1969. Т. 65. С. 111–120.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 208 с.
- Производительные силы Коми АССР. Водные ресурсы. М.: Изд-во АН СССР. 1955. Т. 1. Ч. 4. 192 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Том 3. Северный край. Гидрометеорологическое изд-во. Л. 1965. 610 с.
- Фефилова Е.Б., Кононова О.Н. Сезонные изменения зоопланктона в высокопродуктивных малых водоемах // Известия Самарского научного центра РАН, 2010. Т. 12. № 1 (4). С. 974–979.
- Фефилова Е.Б., Кононова О.Н., Дубовская О.П., Хохлова Л.Г. Современное состояние зоопланктона системы озер Большеземельской тундры // Биология внутренних вод. 2012. № 4.

ВЛИЯНИЕ ИСКУССТВЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ ФЛУКТУАЦИЙ МАГНИТНОГО ПОЛЯ НА ДАФНИЙ

В.В. Крылов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, e-mail: kryloff@ibiv.yaroslavl.ru

Введение. В окружающей среде можно встретить различные магнитные поля (МП). В первую очередь это геомагнитное поле (ГМП) напряжённостью ≈ 50 мкТл в умеренных широтах, которое присутствует повсеместно. На фоне постоянного ГМП протекала эволюция жизни на Земле на протяжении нескольких сотен тысяч лет. Флуктуации напряжённости ГМП (порядка 100–500 нТл), связанные с солнечной активностью называют магнитными бурями (МБ). Кроме того в природе можно встретить локальные переменные и постоянные МП антропогенного происхождения. Такие поля имеют широкий разброс по частоте и амплитуде и встречаются в основном в экосистемах, близких к крупным городам, промышленным центрам. Накоплено большое количество информации о влиянии низкочастотных антропогенных МП на темпы раннего развития, морфологические и биохимические показатели различных биологических объектов (Бинги, 2002). Известно о влиянии естественных МБ на различные параметры живых систем. Но экспериментальное изучение МБ довольно сложная задача, публикации по этой тематике сводятся к обнаружению корреляций между случившейся МБ и наблюдаемым явлением (Мартынюк и др., 2008). При сходной природе, естественные и антропогенные МП имеют свои особенности. Искусственные низкочастотные МП, используемые в экспериментах, генерируются с определёнными неизменными параметрами, тогда как МБ — это сложные комбинации сменяющих друг друга параметров флуктуирующего магнитного поля. В данном сообщении приводится сравнительное описание биологических эффектов этих факторов в экспериментах с *Daphnia magna* Straus.

Материалы и методы. Воспроизведение МБ. Эксперименты проводились во время спокойной геомагнитной обстановки. Геомагнитная обстановка оценивалась по данным, представленным на сайте ИЗМИРАН. МБ создавалась в системе из трёх пар взаимно ортогональных колец Гельмгольца. Реальный трёхкомпонентный сигнал МБ воспроизводился в диапазоне частот 0–5 Гц. Общая структура типичной магнитной бури постоянна. В качестве модели была использована запись МБ, сделанная на широте проведения экспериментов 30 октября 2003 г., в ее динамике выделялись характерные фазы: внезапное начало, начальная фаза, главная фаза и фаза восстановления.

Генерация МП. В экспериментах использовались синусоидальные МП. Сигналы создавались в генераторе ГЗ-102 и поступали на кольца Гельмгольца, диаметром 30 см, в рабочем объеме которых проводились опыты.

Вектор напряженности МП имел вертикальное направление, эксперименты проводились на фоне геомагнитного поля. Оценивалось действие МП с величиной индукции 1.6 и 75 μT и частотой 45–500 Гц.

Условия проведения экспериментов. Здесь приведены данные различных экспериментов, структуру которых можно найти в опубликованных работах (Крылов, 2008, 2010; Krylov et al., 2012). Объектом экспозиции в МП и МБ были дафнии из синхронизированной культуры на различных этапах жизненного цикла. Условия культивирования рачков соответствовали стандартным методикам биотестирования (Методика ..., 1999). Дафний ежедневно кормили суспензией клеток хлореллы. Световой режим соответствовал 16 часов день, 8 часов ночь. При проведении экспериментов с МП поддерживали температуру 23 ± 0.5 °C. Для опытов использовали отстоянную водопроводную, бутилированную питьевую и синтетическую жесткую воду. Перед экспериментами вода аэрировалась.

Результаты. В таблице 1 отражены изменения исследуемых показателей при продолжительном действии МП на рачков. При сравнении исследуемых показателей заметно уменьшение размеров производимого потомства в пяти первых выводках как при действии МП 500 Гц, 1.6 мкТл, так и при действии МП 240 Гц, 1.6 мкТл. Не было отмечено снижения размеров потомства только в вариантах, где МП 500 Гц, 1.6 мкТл действовало на производителей во время репродуктивного периода. В двух случаях, когда МП 500 Гц, 1.6 мкТл действовало на производителей во время репродуктивного периода, наблюдалось достоверное снижение количества производимого потомства.

Таблица 1. Количество и размеры производимого потомства в пяти первых выводках при действии МП на производителей

Вариант	Кол-во рачков в выводке	n	Длина, мм	n
МП (500 Гц, 75 мкТл) с ювенильной стадии до перехода яиц в выводковую камеру	10.443 ± 1.216	70	0.922 ± 0.002 *	507
	8.587 ± 0.870	75	0.944 ± 0.004	521
МП (500 Гц, 75 мкТл) в течение репродуктивного периода с момента перехода яиц в выводковую камеру	5.987 ± 0.424 *	75	0.947 ± 0.002	432
	8.587 ± 0.870	75	0.944 ± 0.004	521
МП (500 Гц, 75 мкТл) с ювенильной стадии и на протяжении репродуктивного периода	5.653 ± 0.371 *	75	0.931 ± 0.003 *	412
	8.587 ± 0.870	75	0.944 ± 0.004	521
МП (240 Гц, 75 мкТл) с ювенильной стадии до перехода яиц в выводковую камеру	16.029 ± 1.092	34	0.838 ± 0.006 *	183
	15.379 ± 0.902	29	0.862 ± 0.007	154
МП (240 Гц, 75 мкТл) в течение репродуктивного периода с момента перехода яиц в выводковую камеру	16.143 ± 0.820	42	0.833 ± 0.005 *	232
	15.379 ± 0.902	29	0.862 ± 0.007	154
МП (240 Гц, 75 мкТл) с ювенильной стадии и на протяжении репродуктивного периода	14.324 ± 1.137	34	0.832 ± 0.006 *	192
	15.379 ± 0.902	29	0.862 ± 0.007	154

Здесь и далее: * — различия достоверны относительно контроля при $p < 0.05$; *** — при $p < 0.001$. В числителе приведено значение признака из экспериментального варианта, в знаменателе — из контрольного.

При сравнении с контролем, доля нежизнеспособного потомства в пяти первых выводках была достоверно выше в том варианте где МП 500 Гц, 75 мкТл действовало на рачков с ювенильной стадии до перехода яиц в выводковую камеру, а также в варианте где МП 240 Гц, 75 мкТл действовало на рачков с ювенильной стадии и на протяжении репродуктивного периода.

В таблице 2 представлены данные о влиянии МП и на развивающиеся *in vitro* партеногенетические яйца дафний со стадии средней или поздней бластулы до момента отделения хвостовой иглы от карапакса (этот момент близок к моменту выхода ювенильной особи из выводковой камеры в естественных условиях).

Таблица 2. Влияние МП на время вылупления эмбрионов из второй яичевой оболочки, выживаемость рачков и производимые показатели дафний, развившихся из экспонированных яиц (объем выборки в каждом варианте не менее 30)

Вариант	Время вылупления из 2 яичевой оболочки, часы	Выживаемость	Кол-во рачков в 1 выводке	Доля мертворожденных потомков
МП (45 Гц, 75 мкТл)	40.81 ± 0.15 *	0.04	12.72 ± 0.72 *	0.23 *
	43.95 ± 0.46	0.02	16.21 ± 0.69	0.02
МП (110 Гц, 75 мкТл)	43.70 ± 0.30 *	0.40	12.71 ± 0.74 *	0.20 *
	45.92 ± 0.71	0.24	16.00 ± 0.97	0.08
МП (175 Гц, 75 мкТл)	42.78 ± 0.19 *	0.16	10.89 ± 0.83 *	0.14 *
	43.83 ± 0.17	0.16	16.12 ± 0.63	0.04
МП (240 Гц, 75 мкТл)	42.55 ± 0.25	0.40	14.89 ± 0.66 *	0.00
	42.74 ± 0.19	0.20	11.47 ± 1.07	0.00
МП (305 Гц, 75 мкТл)	41.98 ± 0.38	0.09	12.56 ± 0.84	0.02
	42.36 ± 0.26	0.06	12.23 ± 0.71	0.07
МП (370 Гц, 75 мкТл)	43.12 ± 0.43	0.38	12.03 ± 0.46	0.00
	43.67 ± 0.20	0.32	12.77 ± 0.98	0.00
МП (435 Гц, 75 мкТл)	41.75 ± 0.10 *	0.22	10.03 ± 0.58 *	0.16
	42.41 ± 0.11	0.24	12.27 ± 0.42	0.12
МП (500 Гц, 75 мкТл)	40.03 ± 0.15 *	0.17	8.11 ± 0.39 *	0.01
	41.56 ± 0.19	0.12	9.40 ± 0.27	0.01

Биологическая эффективность применяемых МП одинаковой интенсивности зависела от частоты. Действие МП во время эмбриогенеза приводит, в основном, к более раннему вылуплению из второй яичевой оболоч-

ки. Заметно уменьшение количества новорожденных в первом выводке и увеличение числа нежизнеспособного потомства у производителей, раннее развитие которых проходило под воздействием некоторых МП.

Результаты экспериментов с МБ в различных температурных условиях приведены в таблице 3. Смертность рачков после воздействия была минимальной. Данные о размерах и количестве производимого потомства рассчитаны для двух первых выводков. Нежизнеспособного потомства при этом обнаружено не было. Заметна разнонаправленность эффектов после действия МБ в различных температурных условиях.

Таблица 3. Влияние МБ в различных температурных условиях на время вылупления эмбрионов из второй яйцевой оболочки и продукционные показатели рачков, развившихся из экспонированных яиц

Вариант	Время вылупления из 2 яйцевой оболочки, часы	Кол-во рачков в выводке	n	Длина, мм	n
МБ с позд. бластулы до вылупления и 1 оболочки при 23 °С	39.864 ± 0.416	11.222 ± 1.631	22	0.765 ± 0.005 *	94
	40.683 ± 0.374	14.083 ± 1.448	26	0.743 ± 0.003	156
МБ с позд. бластулы до вылупления из 1 оболочки при 21 °С	47.018 ± 0.225	19.875 ± 3.204	31	0.752 ± 0.009 *	58
	46.619 ± 0.258	15.125 ± 2.287	32	0.816 ± 0.003	159

Для того, чтобы выяснить, возможен ли адаптивный материнский эффект у дафний в ответ на длительное существование в условиях инвертированного ГМП были проведены отдельные эксперименты, результаты которых представлены в таблице 4. Заметно, что после существования в инвертированном ГМП материнского эффекта не возникло. Продукционные показатели в линии, культивированной 8 поколений в инвертированном ГМП, были хуже, чем в исходной культуре дафний.

Таблица 4. Влияние инвертированного ГМП и гипомангнитных условий на размер выводка и размеры потомков в пяти первых выводках у дафний из культуры и у дафний из линии, культивированной в инвертированном ГМП в течение 8 поколений

Фактор	Исходная культура дафний		Линия, культивированная 8 поколений в инвертированном ГМП	
	Средний размер выводка	Размеры потомков, мм	Средний размер выводка	Размеры потомков, мм
Контроль	17.26 ± 1.08	0.78 ± 0.01	22.28 ± 2.13	0.77 ± 0.01
Инвертированное ГМП	$14.21 \pm 1.02^*$	$0.80 \pm 0.01^{***}$	$10.49 \pm 1.66^{***}$	$0.74 \pm 0.01^{***}$
Гипомангнитные условия	$13.95 \pm 1.13^*$	0.78 ± 0.01	$12.74 \pm 2.07^{***}$	0.77 ± 0.01

Однако, адаптивный материнский эффект был обнаружен в ответ на переменное МП с частотой 240 Гц и интенсивностью 1.6 мкТл. Достоверной разницы в количестве производимого потомства не наблюдалось. Различия в размерах производимого потомства представлены в таблице 5. Видно, что более крупные рачки рождались в том случае, если условия во время репродуктивного периода были такими же, в которых существовала культура рачков на протяжении как минимум 8 поколений.

Таблица 5. Влияние МП 240 Гц, 1.6 мкТл на размеры потомков в пяти первых выводках у дафний из культуры и у дафний из линии, культивированной в МП 240 Гц, 1.6 мкТл в течение 8 поколений

Условия созревания самок	Условия при репродукции	Размеры потомков, мм	p-level (с поправкой Бонферрони)		
			контроль-контроль	контроль-МП	МП-контроль
Исходная культура дафний					
контроль	контроль	0.863 ± 0.003	–		
контроль	МП	0.841 ± 0.003	<0.001*	–	
МП	контроль	0.853 ± 0.003	<0.01	<0.001*	–
МП	МП	0.842 ± 0.004	<0.001*	>0.05	<0.01*
Линия, культивированная 8 поколений в МП 240 Гц, 1.6 мкТл					
контроль	контроль	0.864 ± 0.003	–		
контроль	МП	0.879 ± 0.003	<0.001*	–	
МП	контроль	0.856 ± 0.003	<0.05	<0.001*	–
МП	МП	0.882 ± 0.004	<0.001*	>0.05	<0.001*

Обсуждение результатов. Действие МП на ранний онтогенез животных может приводить в дальнейшем к различным биологическим эффектам. Известно, что действие слабых низкочастотных МП на биологические объекты описывается нелинейно и зависит от частоты и амплитуды поля (Бинги, 2002). Параметры МП и МБ, использованных в описанных экспериментах, заметно различаются, поэтому в отдельных опытах наблюдались некоторые специфические ответы биологических систем, о которых не сказано в данном сообщении. Здесь основное внимание уделено «общим» биологическим эффектам действия МП и МБ.

Заметной модификации под влиянием МП подвергаются размеры и количество производимого потомства у *D. magna*. Это может сопровождаться изменениями темпов раннего развития (время вылупления из яйцевой оболочки). При длительном действии МП на взрослых производителей, и после действия МБ при 21 °С на рачков только во время эмбриогенеза наблюдалось сокращение размеров производимого потомства. При длительном действии МП (500 Гц, 75 мкТл) на взрослых производителей и после действия МП на рачков только во время эм-

бриогенеза наблюдалось сокращение числа производимого потомства. Т.е. уменьшение размеров не сопровождалось достоверным увеличением числа новорожденных, что можно было бы рассматривать как смену репродуктивной стратегии (Gliwicz, Guisande, 1992). Т.е. МП негативно влияло на продукционные показатели. Влияние МБ не столь однозначно. Эффекты были разнонаправленными и зависели от температурных условий.

Репродуктивная система дафний очень чувствительна к действию различных факторов (Baird et al., 1991). МП и МБ в описанных экспериментах могли оказывать действие на механизмы вителлогенеза, определяющие качество яиц и количество будущего потомства. Т.е. действие поля могло затрагивать процессы в собственно зародышевом слое, эпителии, окружающем яичники и жировом теле; либо же влиять на изменение общего обмена или гормонального фона у экспонируемых самок. Вероятно, описанные эффекты не специфичны по отношению к параметрам применяемого слабого магнитного воздействия и представляют собой слабую стрессовую реакцию. Изменения продукционных показателей могут быть использованы в качестве маркеров влияния МП или МБ на ветвистоусых ракообразных.

Адаптивный материнский эффект обнаруживается в ответ на действие нового для организма фактора — переменного МП. Отсутствие такого эффекта при изменении направления вектора ГМП связано, скорее всего, с тем, что ГМП является эволюционно значимым фактором длительное время существующим на планете. Изменение ГМП, вероятно, затрагивает иные биологически важные процессы, нежели искусственное низкочастотное МП.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (11-04-01252-а и 12-04-31611-мол_а).

Список литературы

- Бинги В.Н. Магнитобиология: эксперименты и модели. М.: Изд-во МИЛТА, 2002. 592 с.
- Крылов В.В. Действие переменного электромагнитного поля сверхнизкой и низкой частоты на выживаемость, развитие и продукционные показатели *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera) // Биол. внутр. вод. 2008. № 2. С. 33–39.
- Крылов В.В., Зотов О.Д., Осипова Е.А., Знобищева А.В., Демцун Н.А. Влияние модели Н-компоненты типичной магнитной бури на раннее развитие *Daphnia magna* Straus // Биофизика. 2010. Т. 55. № 4. С. 693–698.
- Мартынюк В.С., Темуриянц Н.А., Владимирский Б.М. У природы нет плохой погоды: космическая погода в нашей жизни. Киев: Изд-во Mavis, 2008. 178 с.
- Методика определения токсичности воды по смертности и изменению плодовитости дафний. М.: Акварос, 1999. 50 с.
- Чоботарева Ю.В., Изюмов Ю.Г., Крылов В.В. Влияние переменного электромагнитного поля на раннее развитие плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) // Вопр ихтиологии. 2009. Т. 49. С. 422–428.
- Gliwicz, Z.M., Guisande C. Family planning in *Daphnia*: resistance to starvation in offspring born to mothers grown at different food levels // Oecologia 1992. V. 91. P. 463–467.
- Baird D.J., Barber I., Soares A.M.V.M., Calow P. An early life-stage test with *Daphnia magna* Straus: an alternative to the 21-day chronic test? // Ecotoxicol. Environ. Saf. 1991. V. 22. P. 1–7.
- Krylov V.V. Effects of electromagnetic fields on parthenogenic eggs of *Daphnia magna* Straus // Ecotox. Environ. Saf. 2010. V. 73. P. 62–66.
- Krylov V.V., Bolotovskaya I.V., Osipova E.A. The response of European *Daphnia magna* Straus and Australian *Daphnia carinata* King to changes in geomagnetic field // Electromagn. Biol. Med. 2012. DOI:10.3109/15368378.2012.700291.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РАКООБРАЗНЫХ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ БАСЕЙНА ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Е.А. Курашов, М.А. Барбашова, Д.С. Дудакова, С.А. Малявин

Институт озероведения Российской академии наук,

ул. Севастьянова 9, 196105, г. Санкт-Петербург, Россия, * e-mail: evgeny_kurashov@mail.ru

Ракообразные являются одними из самых активных гидробионтов, расселяющихся в современных условиях за пределы естественных ареалов. Инвазии этих организмов приводят к значимым изменениям в экосистемах-реципиентах (Invasive Aquatic ..., 2002). Водные экосистемы бассейна восточной части Финского залива Балтийского моря (ВЧФЗ) (особенно такие крупные озера как Ладожское и Онежское) представляют собой природный ресурс огромного значения для всего Северо-Запада России, поэтому их трансформация со стороны вселяющихся чужеродных видов может быть значимым фактором изменения природной среды региона, а также условий осуществления хозяйственной деятельности. Ярким примером может служить трансформация экосистем прибрежной зоны крупнейшего европейского озера Ладожского после вселения в него байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing), которая в настоящее время играет очень важную роль в формировании и функционировании донных биоценозов прибрежной зоны водоема (Литоральная зона ..., 2011).

В связи со сказанным изучение закономерностей биологических инвазий в водных экосистемах бассейна ВЧФЗ, включая процессы проникновения чужеродных видов в экосистемы, создания устойчивых популяций этих видов и их воздействия на местные виды и сообщества, следует рассматривать как одно из приоритетных направлений исследований водных экосистем региона.

В настоящее время в водоемах бассейна ВЧФЗ зафиксировано 16 видов ракообразных-вселенцев (табл. 1). Как видно из таблицы, непосредственно за пределы ВЧФЗ смогли проникнуть только 4 вида: *C. curvispinum*, *P. robustoides*, *E. sinensis* и *N. spinipes*. Что касается *G. fasciatus*, то этот байкальский вид, наоборот, распространился в р. Неву, Финский залив и Онежское озеро именно из Ладожского озера, где этот вид после самопроизвольного вселения из озер Карельского перешейка в первой половине 80-х гг. XX-го столетия, в которые он

намеренно интродуцировался для повышения кормовой базы рыб, стал доминирующим видом во многих литоральных биотопах.

Таблица 1. Аннотированный список чужеродных ракообразных водоемов бассейна восточной части Финского залива (ВЧФЗ) (жирным шрифтом выделены инвазивные виды)

Вид (Уровень инвазивности)	Дата первого обнаружения (вероятный период занесения)	Происхождение	Путь занесения	Статус популяции, распространение и количественное развитие	Источник
<i>Acartia tonsa</i> Dana (3)	1934	Атлантический	Миграция из южной и центральной Балтики, куда был занесен с балластными водами судов	Установившаяся популяция, ВЧФЗ, может быть массовым в зоопланктоне	Смирнов, 1935
<i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov) (3)	1995	Понто-Каспий	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов)	Установившаяся популяция, ВЧФЗ, может быть массовым в зоопланктоне	Panov et al., 1996; Panov et al., 2007
<i>Evadne anonyx</i> G.O. Sars (3)	2001	Понто-Каспий	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов)	Установившаяся популяция, ВЧФЗ, может быть массовым в зоопланктоне	Rodionova, Panov 2005; Panov et al., 2007
<i>Cornigerius maeoticus</i> (Pengo, 1879) (2)	2003	Понто-Каспий	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов)	Установившаяся популяция, ВЧФЗ, редкий вид	Rodionova et al., 2005 Panov et al., 2007
<i>Stenocuma graciloides</i> (G.O. Sars, 1894) (0)	2004	Понто-Каспий	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов)	Единичная находка, ВЧФЗ	Анцулевич, 2005
<i>Balanus improvisus</i> Darwin (3)	1990 (конец XIX или начало XX)	Атлантический	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов)	Установившаяся популяция, Лужская губа – обычен в литоральных сообществах	Анцулевич, Чивилев, 1992
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G.O. Sars) (3)	2006	Понто-Каспий	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов),	Установившаяся популяция. Лужская губа – обычен в литоральных сообществах. Ладожское озеро, Волховская губа - немногочисленен	Малявин и др., 2008; Курашов и др., 2010
<i>Gammarus tigrinus</i> Sexton (3)	2005	Атлантический	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов)	Установившаяся популяция, сев. и южное побережье ВЧФЗ – локально массовое развитие в литорали	Berezina, 2007
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing) (3)	Середина 80-х годов XX века	Байкальский	Миграция из зоны намеренного вселения	Установившаяся популяция, Ладожское озеро, Онежское озеро, р.Свирь, р.Нева, Невская губа, сев. и южное побережье ВЧФЗ, – часто массовое развитие в литорали	Панов, 1994; Berezina, Panov, 2003
<i>Pontogammarus robustoides</i> G.O. Sars (3)	1999	Понто-Каспий	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов),	Установившаяся популяция, Невская губа, сев. и южное побережье ВЧФЗ, Ладожское озеро – локально массовое развитие в литорали	Panov et al., 1999; Kurashov, Barbashova, 2008
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> Sars (2)	2004	Понто-Каспий	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов)	Установившаяся популяция, Невская губа, сев. и южное побережье ВЧФЗ – редкий вид	Orlova et al., 2006
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky) (2)	2008	Понто-Каспий	Миграция из зоны намеренного вселения	Единичные находки, ВЧФЗ, эстонские воды Нарвского залива, литораль	Herkul et al., 2009
<i>Hemimysis anomala</i> Sars (2)	1992	Понто-Каспий	Миграция из зоны намеренного вселения, судоходство	Южное побережье Финляндии, весьма вероятно обитание в ВЧФЗ	Salemaa, Nietalahti, 1993; Березина, Петряшев, 2012
<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edwards (3)	1980	Юго-Восточная Азия	Миграция из южной и центральной Балтики, куда был занесен с балластными водами судов	Псевдопопуляция, в р. Нева, Невской губе и в ВЧФЗ - локально массовое развитие в донных сообществах. Единичная находка в Ладожском озере	Panov, 2006
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov (1)	2004	Понто-Каспий	Миграция из зоны непреднамеренного вселения, судоходство	Немногочисленная установившаяся популяция, Копорская губа ВЧФЗ	Orlova et al., 2006; Berezina et al., 2011
<i>Nitocra spinipes</i> Boeck (0)	2003	Балтийское море	Судоходство (балластные воды или обрастания корпусов судов)	Установившаяся популяция, Ладожское озеро	Курашов и др., 2006; Дудакова, 2011

Причинами, по которым крупнейшие в Европе озера Ладожское и Онежское продолжают оставаться достаточно устойчивым в отношении вторжений чужеродных видов беспозвоночных, обладающих высоким инвазивным потенциалом, являются их холодноводность и низкая минерализация вод.

Очевидно, что интенсификация биологических инвазий ракообразных (в основном понто-каспийского происхождения) непосредственно связана с процессами глобального изменения климата. Изменения климата и биологические инвазии, наряду с антропогенным воздействием, являются ключевыми факторами, влияющими на биологическое разнообразие региона. При этом изменения климата способствуют распространению чужеродных видов, которые представляют собой угрозу для местного биоразнообразия, но, с другой стороны, становятся компонентами, обогащающими биоразнообразие экосистемы-реципиента.

Изменение в последние годы среднегодовой температуры воды поверхностного слоя в больших озерах северного полушария, а, следовательно, и литоральной зоны, характеризуется положительным температурным трендом (McCormick, Fahnenstiel, 1999; Троицкая и др., 2003; Науменко и др., 2006). Следствием такого повышения температуры поверхностного слоя воды является возникновение более благоприятных термических условий, способствовавших успешной интродукции в Ладожское озеро таких представителей южного понто-каспийского комплекса ракообразных, как *P. robustoides* и *C. curvispinum*.

В Волховской губе Ладожского озера эти виды выдерживают периодическое снижение минерализации до характерных для озера величин (около 65–70 мг/л) во время нагонных явлений. Это говорит о том, что возможна адаптация данных видов к этому фактору и дальнейшая экспансия за пределы Волховской губы. В биоценозах Волховской губы данные виды существенно потеснили более раннего вселенца в озеро, *G. fasciatus*. В ряде биотопов отмечено совместное обитание трех инвазивных видов амфипод.

Представляет интерес выявленная инвазия в Ладогу мейобентического вида *Nitocra spinipes*. Его вселение вероятнее всего связано с переносом балластными водами судов, проходящих в зоне Волго-Балтийского водного пути. Интерес представляет тот факт, что этот вид гарпактицид является солоноватоводным, и, тем не менее, он сумел приспособиться к пресным условиям Ладожского озера. Свидетельством успешной натурализации является развитая структура популяции рачка. Численность этого вида, тем не менее, остается на данном этапе низкой. Учитывая особенности его биологии можно ожидать в ближайшие годы увеличения численности и более широкому расселению его по акватории озера. Следствием вселений (в том числе потенциальных) чужеродных ракообразных в водоемы бассейна ВЧФЗ могут быть как отрицательные, так и положительные экосистемные эффекты.

Примером положительного влияния ракообразных-вселенцев может быть мелиоративный эффект, который популяция *G. fasciatus* оказала в Ладожском озере на литоральные биоценозы (Литоральная зона ..., 2011). Одним из последствий функционирования популяции этой амфиподы стало увеличение количественных показателей литорального бентоса, резко возросших за счет развития популяции вселенца, без уменьшения количественных показателей остального бентоса. Особенно этот эффект выражен в песчаных местообитаниях, во многих из которых до появления в озере *G. fasciatus* макробентос практически отсутствовал (Слепухина, 1991; Литоральная зона ..., 2011).

Мелиоративный эффект *G. fasciatus* прослеживается не только для макробентоса литорали, но и для мейобентоса. Так, суммарные численность и биомасса мейобентоса к 2006 г. увеличились примерно в 2 раза по сравнению с 1990 г. как в ассоциациях тростника, так и в ассоциациях с преобладанием других макрофитов (табл. 2). При этом произошли и структурные перестройки в мейобентосе, выразившиеся в снижении численности и биомассы более крупных форм, выедаемых *G. fasciatus*, и общем снижении средней индивидуальной массы во многих группах донной мейофауны. Поскольку увеличение биомассы произошло за счет более мелких форм, то это означает еще большее увеличение продуктивности мейобентоса в литоральной зоне.

Факт обнаружения в Ладожском озере в последние годы новых чужеродных видов из числа наиболее агрессивных инвазивных видов ракообразных, а, именно, *P. robustoides* и *C. curvispinum* делает крайне необходимым дальнейшие подробные исследования распространения их в Ладожском озере, поскольку в связи с этими инвазиями возникла угроза новых серьезных экосистемных перестроек в литоральной зоне крупнейшего европейского озера.

Таблица 2. Изменение средних значений численности и биомассы основных групп и всего мейобентоса в 2006 г. по сравнению с 1990 г. (2006 г./1990 г., %) и средняя индивидуальная масса (W, мг) организмов литорального мейобентоса Ладожского озера в 1990 и 2006 гг.

Группа	Тростник		Другие макрофиты		W, мг	
	N	B	N	B	1990	2006
Nematoda	442	796	310	188	0.0017	0.0015
Haracticoida	58	31	327	51	0.0308	0.0070
Ostracoda	59	90	124	87	0.0418	0.0338
Oligochaeta	167	368	93	380	0.3004	0.9765
Chironomidae	130	78	23	26	0.0661	0.0461
Cladocera	446	146	65	30	0.0458	0.0145
Cyclopoida (нехищные)	73	91	16	16	0.0195	0.0226
Cyclopoida (хищные)	61	9	30	12	0.0618	0.0145
Turbellaria	66	20	25	12	0.0402	0.0140
Acari	56	49	0	0	0.1119	0.0399
Mollusca	157	214	72	96	0.8064	1.0789
Весь мейобентос	242	219	185	189	0.0540	0.0526

Список литературы

- Анцулевич А.Е. Первое обнаружение кумовых раков (Cumacea) в Финском заливе // Вестн. СПб Гос. Унив, Сер. 3 (Биол.), 2005. Вып. 1. С. 84–87.
- Анцулевич А.Е., Чивилев С.М. Современное состояние донной фауны Лужской губы Финского залива. Вестник СПб Университета. Сер. 3, Биология. 1992. Вып 3 (17). С. 3–7.
- Березина Н.А., Петряшев В.В. Инвазии высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) в водах Финского залива (Балтийское море) // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2012. № 1. С. 2–18.
- Дудакова Д.С. Инвазия солоноватоводной гарпактициды *Nitocra spinipes* Voeck, 1865 (Crustacea: Copepoda: Haracticoida) в Ладожское озеро // Российский журнал биологических инвазий. 2011. N. 4. С. 2–16.
- Курашов Е.А., Авинский В.А., Барков Д.В., Дудакова Д.С., Кудерский Л.А., Распопов И.М. Неаборигенные виды в экосистеме Ладожского озера: их распространение и роль // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г.Тольятти, Россия, 18-22 сентября 2006 г.), тезисы докладов. Т. 1. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 256.

- Курашов Е.А., Панов В.Е., Барбашова М.А. Первое обнаружение инвазивной амфиподы *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2010. N 3. С. 62–71.
- Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А.Курашова. СПб.:Нестор-История. 2011. 416 с.
- Малинин С.А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш. О находке *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря // Зоологический журнал. 2008. Т.87. N. 6. С. 643–649.
- Науменко М.А., Гузиватый В.В., Каретников С.Г. О климатических трендах температуры поверхности воды Ладожского озера в безледный период // ДАН. 2006. Т. 408. № 5. С. 675–678.
- Панов В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // ДАН. 1994. Т. 336 (2). С. 279–282.
- Слепухина Т.Д. Экология макрозообентоса больших озер Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 1991. 40 с.
- Смирнов С.С. О появлении *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) в Финском заливе // ДАН. 1935. N. 3. С. 237–240.
- Троицкая Е.С., Шимараев М.Н., Цехановский В.В. Многолетние изменения температуры поверхности воды в Байкале // География и природ. ресурсы. 2003. № 2. С. 47–50.
- Berezina N.A. Expansion of the North American amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 to the Neva Estuary (easternmost Baltic Sea) // Oceanologia. 2007. V. 49. P. 129–135.
- Berezina N.A., Petryashev V.V., Razinkovas A., Lesutiene J. Alien malacostracan crustaceans in the eastern Baltic Sea: pathways and consequences // In the Wrong Place – Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts/ Eds.: P. Clark, B. Galil and J.T. Carlton. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology, 2011. V. 6. Part 3. P. 301–322.
- Herkul K., Kotta J., Puss T., Kotta I. Crustacean invasions in the Estonian coastal sea // Estonian journal of ecology. 2009. V. 58 (4). P. 313–323.
- Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management. Eds. Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2002. 583 pp.
- Kurashov E.A., Barbashova M.A. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // Aquatic Invasions. 2008. V. 3. N 2. P. 253–256.
- Mcormick M., Fahnenstiel G. Recent climatic trends in nearshore water temperatures in the St. Lawrence Great Lakes // Limnol. and Oceanogr. 1999. V. 44. № 3. P. 530–540.
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // Helgol. Mar. Res. 2006. V. 60. P. 98–105.
- Panov V. First record of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea, Decapoda, Varunidae) from Lake Ladoga, Russia // Aquatic Invasions. 2006. N. 1. P. 28–31.
- Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V. The Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* invades the Gulf of Finland // BFU Research Bulletin. 1996. V. 2. P. 80–81.
- Panov V.E., Rodionova N.V., Bolshagin P.V., Bychek E.A. Invasion biology of Ponto-Caspian onychopod cladocerans (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) // Hydrobiologia. 2007. V. 590. P. 3–14.
- Panov V.E., Krylov P.I., Telesh I.V. The St. Petersburg harbour profile // (Gollasch, S. & E. Leppäkoski, eds) Initial risk assessment of alien species in Nordic coastal waters. Nord 1999:8. Nordic Council of Ministers, Copenhagen, 1999. P. 225–244.
- Rodionova N., Panov V. Establishment of the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Evadne anonyx* in the eastern Gulf of Finland, Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2006. N. 1. P. 7–12.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ГИДРОФИТА *CERATOPHYLLUM DEMERSUM* НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ *DAPHNIA LONGISPINA*

С.А. Курбатова, И.Ю. Ершов

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, п. Борок, Ярославской обл., kurb@ibiw.yaroslavl.ru*

Взаимоотношения гидрофитов и зоопланктона не могут быть оценены однозначно. С одной стороны, зоопланктеры находят укрытие среди растений от взрослых рыб-планктофагов. С другой — в зарослях им угрожает опасность со стороны беспозвоночных хищников и молоди рыб. Известен «эффект избегания берега» крупными зоопланктерами (Gliwicz, Rykowska, 1992). Причины такого поведения планктонных ракообразных еще до конца не ясны (Lauridsen, Lodge, 1996). Некоторые исследователи полагают, что здесь имеет место аллелопатия (Burks et al., 2000; Burns, Dodds, 1999), другие считают, что в распределении зоопланктона немаловажную роль играет пространственная организация растений (Kuczyńska-Kippen, Nagengast, 2006; Pettow et al., 1999).

Цель работы — определить степень влияния на развитие дафний непосредственно самих растений роголистника *Ceratophyllum demersum* L. и той среды, которая создается в результате его метаболизма.

Были проведены два опыта. Использовали трехлитровые емкости, заполненные отфильтрованной через мельничный газ № 76 речной водой. Емкости сверху затягивали сеткой, их помещали в лоток, наполненный водой, который, в свою очередь, стоял в бассейне с водой при естественном освещении. Каждый вариант опыта выполняли в трех повторностях. Эксперименты длились 1 месяц (7.07–7.08.2009 г. и 1.07–1.08.2011 г.), т.е. в период, когда по литературным данным и собственным наблюдениям, выявляется максимальная активность гидрофитов.

В первом опыте в каждую емкость сажали разновозрастных дафний 30 экз./л. Контрольный вариант включал растения и их метаболиты, во второй помещали роголистник (20 г сырой массы/л), в третьем варианте была вода, в которой ранее в течение трех суток содержался роголистник. Для получения этой воды был поставлен еще один ряд емкостей с роголистником той же плотности, что и во втором варианте, но без дафний. Каждые трое суток вода обменивалась, чтобы обеспечить постоянное поступление метаболитов роголистника.

Численность и биомассу дафний оценивали в конце эксперимента. Для определения динамики численности дафний в присутствии растений роголистника дополнительно в 3 емкости помещали *C. demersum* и дафний и подсчитывали численность рачков на 3, 7 и 14 суток.

Второй опыт был организован аналогично первому, но использовали меньшую плотность роголистника (15 г сырой массы/л) и обмен воды происходил каждые трое суток во всех вариантах. Проводили контроль температуры, pH, содержания O₂, концентрации фосфатов и хлорофилла *a* в каждой емкости.

В первом опыте непосредственно в плотных зарослях *C. demersum* (второй вариант) через 1 мес. не обнаружили ни одного живого рачка *Daphnia longispina*. Дополнительный опыт с промежуточной оценкой численности дафний в присутствии роголистника показал быстрое снижение этого показателя. Через трое суток из первоначально посаженных в трехлитровую емкость 90 экз. осталось 67, через 7 сут — 34, через 14 сут — 1 экз.

Вода, в которой содержалось такое же количество роголистника, оказалась более благоприятной для развития дафний, чем речная. Величины численности и биомассы *D. longispina* через 1 мес. наблюдений были на 1 порядок достоверно выше контрольных (102 экз./л вместо 10 экз./л в контроле и 6.6 мг/л вместо 0.6 мг/л). Средний размер дафний был несколько меньше, из-за большего количества молоди.

Во втором опыте со сменой воды в каждом варианте и меньшей плотностью роголистника количественные характеристики дафний среди роголистника были наименьшими по сравнению с остальными вариантами. Численность составила 24 экз./л, биомасса — 1.5 мг/л. Хотя в контрольном варианте средние показатели были почти в два раза больше (44 экз./л и 2.8 мг/л), большой разброс значений в повторностях привел к тому, что различия между этими вариантами оказались недостоверны. В воде, содержащей метаболиты исследуемого гидрофита, как и в первом опыте, *Daphnia* достигала наибольшего развития (122 экз./л, 7.9 мг/л) и отличия этого варианта от остальных были достоверными.

Фоновые характеристики среды были схожи между вариантами роголистником и с его метаболитами и отличались от контрольных: повышались значения pH, содержания кислорода, через 3 нед. опыта отмечали повышение температуры воды. В варианте с растениями регистрировали более высокие концентрации фосфатов и хлорофилла.

Таким образом, в опытах выявляются два разнонаправленных действия гидрофита *Ceratophyllum demersum* на обилие планктонного вида Cladocera *Daphnia longispina*. Непосредственно сами растения в большей степени оказывают угнетающее влияние на развитие дафний, что очевидно обусловлено ограничением движения рачков, невозможностью «парить» и эффективно питаться (Lauridsen, Lodge, 1996). В то же время живые растения продуцируют значительное количество легкоусвояемого органического вещества, которое быстро включается в пищевые цепи через бактерий и фитопланктон и происходит обогащение пищевой базы Cladocera. Кроме того, известна способность роголистника (Francko, Wetzel, 1981) выделять в воду органические вещества, имеющие важную роль в метаболизме всех живых организмов, что, возможно, также имело определенное значение для стимуляции развития дафний. По-видимому, подавляющее аллелопатическое действие растений на планктонных ракообразных, отмечаемое некоторыми авторами, проявляется при условиях, определение которых требует дальнейшего изучения.

Список литературы

- Burks R.L., Jeppesen E., Lodge D.M. Macrophyte and fish chemicals suppress *Daphnia* growth and alter life-history traits // Oikos. 2000. V. 88, № 1. P. 139–147.
- Burns C.W., Dodds A. Food limitation, predation and allelopathy in a population of *Daphnia carinata* // Hydrobiologia. 1999. V. 400. P. 41–53.
- Francko D.A., Wetzel R.G. Synthesis and release of cyclic adenosine 3':5'- monophosphate by aquatic macrophytes // Physiologia Plantarum. 1981. V. 52, № 1. P. 33–36.
- Gliwicz Z. M., Rykowska A. «Shore avoidance» in zooplankton: a predator-induced behavior or predator-induced mortality? // J. Plankton Res. 1992. V. 14, № 9. P. 1343–1347.
- Kuczyńska-Kippen N., Nagengast B. The influence of the spatial structure of hydromacrophytes and differentiating habitat on the structure of rotifer and cladoceran communities // Hydrobiologia. 2006. V. 559. № 1. P. 203–212.
- Lauridsen T.L., Lodge D.M. Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat // Limnol. Oceanogr. 1996. V. 41, № 4. P. 794–798.
- Perrow M.R., Jowitt A.J.D., Stansfield J.H., Phillips G. The practical importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in shallow lake restoration // Hydrobiologia. 1999. V. 395/396. P. 199–210.

ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (MALACOSTRACA) САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Е.М. Курина

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
г. Тольятти, Самарская область, Россия, 445003, Комзина, 10, ekaterina_kurina@mail.ru

Высшие ракообразные играют значительную роль в биологических процессах водоемов, являясь важной составляющей биоресурсов водных экосистем. Развиваясь в массовом количестве при благоприятных условиях среды, они составляют основу питания ценных промысловых рыб, а также водоплавающих птиц. Ракообразные играют существенную роль в процессах самоочищения водоемов, что имеет неопределимое значение в настоящий период антропогенного эвтрофирования и загрязнения водоемов. Будучи исключительно чувствительными к загрязнению окружающей среды, многие из высших раков служат отличными биоиндикаторами сапробности вод (Дедю, 1980; Schulz, 2003; Любина, Саяпин, 2008). Несмотря на большое значение высших ракообразных в

водных экосистемах водоемов Средней и Нижней Волги, недостаточно изучены их таксономический состав, экология, распространение и трофические взаимоотношения.

Анализ состава и количественного развития ракообразных и их распределение в Саратовском водохранилище представлен на фоне общего состояния бентоса.

Число видов и таксонов, зарегистрированных нами в Саратовском водохранилище в 2009–2010 гг., составляет 130 видов, наиболее разнообразно представлены хирономиды (33 вида), олигохеты (27 видов), двустворчатые и брюхоногие моллюски (26 видов) и ракообразные (23 вида). Также обнаружено 3 вида пиявок, 1 вид полихет и 17 прочих таксонов.

Анализ распределения численности основных групп макрозообентоса показывает, что в Саратовском водохранилище наибольшего развития достигают личинки хирономид и ракообразные (32 и 26% от средней численности «мягкого» бентоса соответственно). По биомассе преобладают полихеты и ракообразные, составляющие 35 и 27% от общей биомассы макрозообентоса.

В Саратовском водохранилище были обнаружены представители 5 отрядов высших ракообразных: Amphipoda — 12 видов, Mysidacea — 5, Cumacea — 4, Isopoda — 2 и Decapoda (в водохранилище отряд представлен узкопалым раком *Astacus leptodactylus*).

В среднем в Саратовском водохранилище наиболее распространенными и многочисленными в 2009–2010 гг. были следующие виды: амфиподы *Chaetogammarus warpachowskyi* (частота встречаемости — 46%), *Dikerogammarus haemobaphes* (35%), *Stenogammarus dzjubani* (34%), мизиды *Katamysis warpachowskyi* (35%) и кумовые ракообразные *Pterocuma sowinskyi* (35%).

Большая часть отмечавшихся в водохранилище ракообразных встречались на грунтах с высшей водной растительностью. Такие виды как *D. haemobaphes*, *C. warpachowskyi*, *Obesogammarus obesus*, *Pontogammarus robustoides* встречались на всех заиленных или сильнозаиленных грунтах, и лишь типично псаммофильные амфиподы *Stenogammarus dzjubani*, *Stenogammarus compressus* и *Pontogammarus maeoticus* были отмечены на незаиленных песках на глубинах свыше 10 м. Необходимо отметить единичные находки лито-фитофильной амфиподы *Chaetogammarus ischnus* на каменистом грунте со значительной примесью ракуши, псаммопелофильной амфиподы *Stenogammarus similis* на сильнозаиленном песке прибрежной зоны водохранилища и фитофильной мизиды *Limnomysis benedeni* на песчаных биотопах с растительными остатками. Наибольшее количество видов (17) отмечено на песчаных грунтах с незначительной примесью ракуши, наименьшее (1) — в сборах с песчано-каменистого грунта с ракушей. Остальные типы грунта различались по количеству видов незначительно (табл. 1).

Наибольший интерес представляет расселение различных видов амфипод, представителей Понто-Каспийского комплекса, биомасса которых составляет 40% от общей биомассы бентоса прибрежной зоны водохранилища. Ранее в литературе указано о нахождении 19 видов амфипод (Воронин, Еромохин, 2005; Зинченко и др., 2007). В 2009–2011 гг. нами отмечено 12 видов, представителей солоноватоводного комплекса, все обнаруженные виды эвритермны и оксифильны. Из них *Dikerogammarus haemobaphes* и *Chaetogammarus warpachowskyi* особенно широко расселились в прибрежной зоне водохранилища (средняя биомасса в 2009 г. составила 2.81 г/м² и 0.09 г/м² соответственно), что, по всей видимости, связано с высокой потребностью в кислороде.

Shablogammarus chablensis в Саратовском водохранилище встречается относительно редко (частота встречаемости в 2006 г. — 36%, в 2009 г. — 17%), однако его обитание приурочено к устьевым участкам рек Самара и Сок (гл. 1.5–4.5 м), где отмечен максимум численности *S. chablensis* — 5550 экз./м² (июнь, 2006 г.) при биомассе 9.0 г/м².

Обращает на себя внимание распространение бокоплавов *Stenogammarus dzjubani* в летний период 2009–2010 гг. Редко упоминаемый в современной литературе, этот рачок был впервые описан Ф.Д. Мордухай-Болтовским и С.М. Ляховым в 1972 г. (Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972) и в настоящее время его обитание приурочено к песчаным мелководьям. Так, в районе г. Балаково зарегистрирована максимальная численность *S. dzjubani* — 500 экз./м².

Анализ сезонной динамики численности амфипод *Chaetogammarus warpachowskyi*, *Shablogammarus chablensis*, *Stenogammarus dzjubani* на постоянной станции открытого мелководья (р-н с. Мордово) показал, что рачки *C. warpachowskyi* и *S. dzjubani* встречаются на заиленных песках с апреля по октябрь–ноябрь при максимальном развитии *C. warpachowskyi* в июне — 132 экз./м². *S. chablensis* малочисленны, встречаются с июня по октябрь, обычно сопровождают *C. warpachowskyi* (рис. 1). В поздне осенний и зимний период рачки сосредоточены в более глубоководных участках закрытых мелководий.

Продолжается расселение в прибрежной зоне и на затопленной пойме водохранилища кумовых рачков *Pterocuma sowinskyi* и *Pterocuma rostrata*. Виды предпочитают слабопроточные участки с заиленными грунтами. Так, *P. sowinskyi* и *P. rostrata* зарегистрированы на открытом мелководье в районе с. Ивановка, где максимальная численность *P. sowinskyi* составляет 114 экз./м², биомасса — 0.17 г/м²; *P. rostrata* — 466 экз./м², биомасса — 0.45 г/м². Впервые для Саратовского водохранилища отмечен кумовый рачок *Pseudocuma cercaroides*, предпочитающий заиленные грунты открытого побережья, и обитающий на затопленной пойме, где на глубинах до 7.0 м. численность его достигает 150 экз./м². Средневзвешенные численность и биомасса Cumacea в Саратовском водохранилище невелики, составляют 67 экз./м² и 0.08 г/м² соответственно.

Таблица 1. Видовой состав высших ракообразных с различных типов грунта

Грунт	Виды высших ракообразных с грунтов		
	незаиленных	Заиленных	
		с незначительной примесью ракуши	со значительной примесью ракуши
Каменистый	-	<i>Dikerogammarus caspius</i> <i>D. haemobaphes</i> <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> <i>Obesogammarus obesus</i> <i>Pontogammarus robustoides</i> <i>Pterocuma sowinskyi</i> <i>P. rostrata</i> <i>Pseudocuma cercaroides</i> <i>Katamysis warpachowskyi</i> <i>Paramysis lacustris</i>	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> <i>Obesogammarus obesus</i> <i>Shablogammarus chablensis</i> <i>Chaetogammarus ischnus</i> <i>C. warpachowskyi</i> <i>Chelicorophium curvispinum</i> <i>Pterocuma sowinskyi</i> <i>Jaera sarsi</i>
Песчаный	<i>Stenogammarus dzjubani</i> <i>S. compressus</i> <i>Pontogammarus maeoticus</i>	<i>Pontogammarus robustoides</i> <i>P. maeoticus</i> <i>Obesogammarus obesus</i> <i>Stenogammarus dzjubani</i> <i>S. compressus</i> <i>S. similis</i> <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> <i>Shablogammarus chablensis</i> <i>Pterocuma sowinskyi</i> <i>Caspicum campylaspoides</i> <i>Pseudocuma cercaroides</i> <i>Paramysis ullskyi</i> <i>P. lacustris</i> <i>P. intermedia</i> <i>Limnomysis benedeni</i> <i>Katamysis warpachowskyi</i> <i>Jaera sarsi</i>	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> <i>Stenogammarus dzjubani</i> <i>S. compressus</i> <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> <i>Pterocuma sowinskyi</i> <i>Pseudocuma cercaroides</i> <i>Paramysis ullskyi</i> <i>P. lacustris</i> <i>Katamysis warpachowskyi</i>
Песчано-каменистый		<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> <i>Pontogammarus robustoides</i> <i>Stenogammarus dzjubani</i> <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> <i>Paramysis ullskyi</i> <i>Jaera sarsi</i>	<i>Obesogammarus obesus</i>
Песчано-глинистый		<i>Pontogammarus robustoides</i> <i>P. maeoticus</i> <i>Obesogammarus obesus</i> <i>Stenogammarus dzjubani</i> <i>S. compressus</i> <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> <i>Chelicorophium curvispinum</i> <i>Pterocuma sowinskyi</i> <i>Paramysis ullskyi</i>	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> <i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> <i>Chelicorophium curvispinum</i> <i>Katamysis warpachowskyi</i>

Акклиматизированные в 1972–1974 гг. мизиды *Paramysis lacustris*, *P. ullskyi* и *P. intermedia* широко распространились по всему Саратовскому водохранилищу (Бородич, 1976). В настоящее время мизиды обитают в основном на свале глубин 4–7 м (80% от общей численности мизид), а на мелководьях (гл. до 3.0 м) их доля не превышает 20% от общей численности. Отмечены единичные находки *P. intermedia* на песчаных биотопах водохранилища.

Мизиды *Katamysis warpachowskyi*, ранее редко встречаемый в Волжских водохранилищах вид, широко распространен на жестких грунтах затопленной поймы Саратовского водохранилища. Частота встречаемости на глубинах до 7.0 м — 47.4%, максимальная плотность мизид (в районе г. Октябрьск) — 618 экз./м². На открытых мелководьях численность мизид не превышает 168 экз./м².

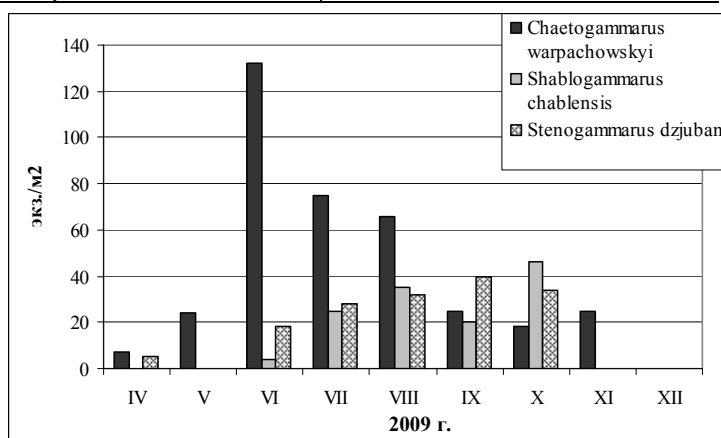


Рис. 1. Сезонная динамика численности (экз./м²) амфипод в р-не с. Мордово (2009 г.).

— 618 экз./м². На открытых мелководьях численность мизид не превышает 168 экз./м².

Подвижные гомотопные водяные ослики *Asellus aquaticus*, представители отряда Isopoda встречались в Саратовском водохранилище единично на сильно заиленных грунтах прибрежной зоны водохранилища. Средние количественные показатели каспийской литофильной изоподы *Jaera sarsi* также невелики (средняя биомасса составляет всего 0.02 г/м²), максимальные численность и биомасса отмечены на каменистых грунтах на глубине 1 м — 224 экз./м² и 0.09 г/м² соответственно.

В сравнении с периодом более чем 40 летних исследований бентоса в Саратовском водохранилище (Нечваленко, 1973; Бородич, 1976; Волга и ее жизнь, 1978, Зинченко и др., 2007), результаты наших круглогодичных сезонных исследований мелководной зоны (стационар с. Мордово) и акватории водохранилища свидетельствуют о том, что в настоящее время не были обнаружены псаммофильные амфиподы *Pontogammarus sarsi*, *P. abbreviatus*, *P. crassus*, а также *Pandorites playcheir*, широко распространенный вид в Волгоградском водохранилище. Также не были зарегистрированы литофильный бокоплав *Dikerogammarus villosus*, байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, корофииды *Chelicorophium sowinskyi* и *C. maeoticum*.

Анализ накопленных данных позволяет заключить, что в связи с саморасселением и частично ненаправленной интродукцией, в Саратовское водохранилище проникли в основном каспийские ракообразные, причем амфиподу Понто-Каспийского комплекса *Chaetogammarus warpachowskyi*, обнаруженную автором в последние годы в водохранилище, видимо следует отнести к видам, расширяющим ареал в системе волжских водохранилищ. Основные факторы, способствующие увеличению скорости распространения амфипод в водоемах, имеют, как правило, антропогенную природу (Березина, 2004). Несомненно, что устранение человеком географических барьеров и наблюдаемые нарушения, снижающие устойчивость экосистемы водохранилища, будут и дальше способствовать расселению чужеродных видов ракообразных.

Список литературы

- Березина Н.А. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., СПб: ЗИН РАН, 2004. С. 254–268.
- Бородич Н.Д. Представители понтокаспийской фауны в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 1971–1974 гг. // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл., 1976. № 29. С. 35–36.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Воронин М.Ю., Ермохин М.В. Видовой состав бентоса водоема-охладителя Балаковской АЭС и прилегающих водоемов // В сб: Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Межд. симпозиум, Саратов, 2005. С. 214–216.
- Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца, 1980. 223 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П. Оценка распределения инвазийных видов в составе бентоса водоемов бассейна Средней и Нижней Волги (1980–2005 гг.) // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем Тез докл. Междунар. науч. конф. 5-8 июня 2007 г. Ростов на Дону: ЮНЦ РАН, 2007. С. 134–135.
- Любина О.С., Саяпин В.В. Амфиподы (Amphipoda, Gammaridea) из различных географических районов: видовой состав, распределение, экология / Отв. ред. Г.Г. Матишов. Апатиты: КНЦ РАН, 2008. 182 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ляхов С.М. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги // Зоол. журн. 1972. Т. 51. Вып. 1. С. 21–27.
- Нечваленко С.П. Донная фауна в первые четыре года после заполнения водохранилища // Саратовское водохранилище. Тр. Саратовского отделения ГосНИОРХ, т. XII / Под ред. А.Н. Яковлева, В.П. Вьюшкова, Т.К. Небольсина. Саратов: Приволжское книжное издательство, 1973. С. 94–103.
- Schulz R. Using a freshwater amphipod in situ bioassay as a sensitive tool to detect pesticide effects in the field // department of Zoology, University of Stellenbosch, Private Bag XI, Matieland 7602, South Africa. Ralf., 2003 – Режим доступа: Schulz@syngenta.com.

ХАРАКТЕРИСТИКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ АРТЕМИИ В ОЗЕРАХ УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

К.В. Куцанов

ФГУП «Госрыбцентр», 625023, г. Тюмень, ул. Одесская, 33, e-mail: KutsanovK@yandex.ru

Материалом для определения основных популяционных характеристик жаброногого рачка *Artemia* Leach, 1819 послужили результаты полевых гидробиологических и лабораторных исследований, проведенных в июне–декабре 2011 г. Всего было обследовано 40 артемиевых озер (в Курганской области — 16, в Челябинской — 2, в Омской — 2, в Тюменской — 2, в Новосибирской — 18). Общая площадь исследованных озер — 346 км². Акватория водоемов сильно различалась, к крупным по площади водоемам можно отнести озера Эбейты, Большое и Малое Медвежье, Сиверга, Таузаткуль, Филатово. Все озера мелководные, максимальная глубина не превышает 2.0 м.

Сезон 2011 г. характеризовался повышенной засушливостью, в результате во многих озерах было отмечено значительное увеличение солености воды относительно многолетних значений. В исследованных озерах соленость была в пределах 65–406 г/л. Сравнительный анализ солености воды со среднемноголетними данными (1995–2010 гг.) показал, что в 2011 г. произошло увеличение солености в среднем в 1.2 раза (в 2010 г. — в 1.6 раза). Озеро Таузаткуль в июне полностью высохло. 16 озер, в том числе промысловые (Большое и Малое Медвежье, Вишняковское, Эбейты) имели соленость более 250 г/л, т.е. популяция артемии в них испытывала токсическое действие солености.

Зоопланктон озер был представлен 6 видами, из которых ракообразных — 4 (жаброногих — 2, веслоногих — 1, ветвистоусых — 1) и личинок насекомых — 2. Все обнаруженные виды относятся либо к галофилам или галобионтам (*Artemia*, *Cletocamptus retrogressus*, *Moina mongolica*, личинки *Ephydra*), либо к видам с широкой экологической валентностью и встречаются как в пресных, так и в соленых водоемах (*Branchinecta media*, личинки Chironomidae). Моины были встречены только в виде эффипиумов. Аналогично многолетним данным (Литвиненко, 2009), в 2011 г. между соленостью воды и числом видов отмечена отрицательная достоверная связь.

В биоценозе озер с большей соленостью воды повышалась роль артемии в сообществе и уменьшалась доля в общей биомассе других видов, при солености > 100 г/л артемия развивалась, как правило, в «монокультуре». В целом, во всех исследованных озерах отмечена преобладающая роль артемии, лишь в оз. Соленое (Ишимское) значительную конкуренцию артемии составили брахипусы, хирономиды и клетокамптусы (биомасса их была соизмерима с биомассой артемии); в оз. Соленое (Осинники) биомасса клетокамптусов была соизмерима с биомассой артемии; в оз. Островное при низкой плотности артемии отмечено присутствие относительно большого количества эфидры.

Численность и биомасса рачков (в среднем по станциям) в 2011 г. была в пределах от 0 (Малый Баган) до 744 экз./л (Вишняковское) и от 0 до 215 мг/л (Актобан, август) (в 2010 г. — 0–196 экз./л, 0–365 мг/л). Пик биомассы в озерах приходился в 53% популяций на июнь и в 47% — на август, что является нетипичным, поскольку многолетние исследования (Литвиненко, 2009) свидетельствуют о пиках в июне–июле и снижении биомассы в августе.

Численность планктонных цист в озерах была в пределах от 2–3 (Требушинное, июнь и Соленое-Мухино, сентябрь) до 549 тыс. шт./м³ (Атаичье, июль).

Зообентос озер был представлен цистами артемии и эффипиумами моин. Донные цисты присутствовали во всех озерах в количестве от 11 до 4891 тыс. шт./м² на отдельных станциях и от 13 (оз. Соленое-Лепокурово) до 2125 (оз. Соленый Кулат) тыс. шт./м² в озерах в среднем по станциям за одну дату. Эффипиумы моин были встречены в 14 озерах в количестве от 0 до 1217 тыс. шт./м² (июль, оз. Сиверга) на отдельной станции или от 0 до 873 тыс. экз./м² (Соленое-Ишимское) в среднем по станциям за одну дату наблюдений.

Согласно классификации озер по продуктивности (Литвиненко, 2009), к высокопродуктивным можно отнести 10 озер со средней биомассой рачков артемии 31–50 мг/л, 11 — к среднепродуктивным с биомассой 10–30 мг/л и 19 — к низкопродуктивным с биомассой < 10 мг/л. По численности планктонных цист, к перспективным для промысла с плотностью > 100 тыс. шт./м³, можно отнести 8 озер (М. Медвежье, Актобан, Шашмура, Собачье, Соленое-Ишимское, Лепокурово, Атаичье, Царицино). По численности бентосных цист к наиболее перспективным для промысла озерам, имеющим численность донных цист более 500 тыс. экз./м² (Литвиненко, 2009), относятся 10 озер: М. Медвежье, Б. Курейное, Вишняковское, Гашково, Актобан, Сахалин, Соленое-Ишимское, Горькое-Лопырево, Атаичье, Осинники, Горькое-Царицино, Эбейты.

Список литературы

- Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Бойко Е.Г. Артемия в озерах Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2009. 304 с.
Литвиненко Л.И. Жабронгие рачки рода *Artemia* Leach, 1819 в гипергалинных водоемах Западной Сибири (география, био-разнообразие, экология, биология и практическое использование): Автореф. дис. д-ра биол. наук. Пермь, 2009. 46 с.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *DIAPHANOSOMA* (CRUSTACEA, CLADOCERA) В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ И ШЕКСНЫ: ЗНАЧЕНИЕ В ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВАХ

В.И. Лазарева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, Борок, Россия, lazareva_y57@mail.ru

Реальностью нового века стало глобальное потепление климата. В России это зарегистрировано после 1976 г. К 2006 г. средняя температура (T) воздуха на Европейской территории страны увеличилась на 1.51 °С, ее динамика в последующем до 2011 г. указывает на продолжающуюся тенденцию к потеплению (Доклад ..., 2011). В последние 30 лет темп увеличения T воздуха за каждое десятилетие составляет 0.49–0.53 °С, T воды в Рыбинском водохранилище — 0.89 °С (Доклад ..., 2011; Литвинов, Законнова, 2011). Вызванные потеплением изменения в экосистемах озер и водохранилищ стали заметны на рубеже веков. Они выражаются в трансформации циклов биогенных элементов (С, N, P), увеличении растворенного в воде органического вещества, снижении прозрачности и содержания кислорода в гипolimнионе, а также усилении биоинвазий (Adrian et al., 2009; Schindler, 2009). В неглубоких ди- или полимиктических водоемах умеренного пояса потепление часто приводит к росту интенсивности процессов эвтрофирования. Такое разностороннее изменение среды обитания влияет на структуру водных сообществ, топические и трофические взаимодействия между видами.

Каскад волжских водохранилищ с начала своего создания стал миграционным коридором, способствующим проникновению северных озерных видов на юг, а южных, в том числе каспийских и черноморско-азовских, на север (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). Эти процессы продолжают по настоящее время (Тимохина, 2000; Бычек, 2008; Роров, 2011). В начале нового века активизировалось распространение термофильных гидробионтов в водоемы Верхней Волги, связанное с потеплением климата. Одним из таких вселенцев в водохранилищах Верхней Волги и Шексны является южный рачок *Diaphanosoma orghidani* Negrea (Лазарева).

рева, 2008, 2012). Вид обитает во многих крупных реках, водохранилищах и озерах юга Европы (Коровчинский, 2004; Illyova, Nemethova, 2005; Erhan, 2008; Illyova, 2012). Однако биология *D. orghidani* изучена мало (Коровчинский, 2004), а в северных местообитаниях совершенно не исследована. Тогда как аборигенный вид *D. brachyurum* (Lievin) давно стал модельным при изучении межвидовых взаимодействий в природе и эксперименте (Романовский, Гиляров, 1996; Дгебуадзе и др., 2006; Фенева и др., 2007; Romanovsky, 1985; Semenchenko et al., 2007). Цель работы — проанализировать распространение *D. orghidani* в водохранилищах Волги и Шексны, выявить особенности сезонного цикла развития и реакции на факторы среды, обеспечивающие ее сосуществование с близкородственным таксоном *D. brachyurum* (Lievin).

Долгое время считали (Волга и ее жизнь, 1978; Экологические проблемы ..., 2001), что в водохранилищах Волги обитает только один вид диафаносом *D. brachyurum*. В 1980-х гг. в дельте Волги найден второй вид *D. orghidani*, его регистрировали также в озерах окрестностей г. Казани и поймы р. Оки (Коровчинский, 2004). Весьма вероятно, что уже тогда *D. orghidani* обитала в Куйбышевском и Чебоксарском водохранилищах, но ее смешивали с *D. brachyurum*. Сейчас в Волге обитают три вида рода: *D. brachyurum*, *D. orghidani* и *D. dubium* Manuilova, наиболее обычна *D. brachyurum* (Коровчинский, 2004). С 2003 г. в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском, Чебоксарском и Шекснинском водохранилищах обнаружена *D. orghidani* (Лазарева, 2008, 2012). Третий представитель рода *D. dubium* в конце 1970-х гг. отмечен в Куйбышевском водохранилище, в последующем до 1995 г. его не находили (Тимохина, 2000). Сравнительно недавно этот вид зарегистрирован в низовьях Волги (Коровчинский, 2004).

Таблица 1. Динамика расселения *Diaphanosoma orghidani* Negrea в 2000–2010 гг.

Водоём	Встречаемость, % (max численность, тыс. экз./м ³)			
	2000–2003 гг.	2005 г.	2007–2008 гг.	2010 г.
Оз. Белое	0	25 (0.4)	15 (0.2)	–
Шекснинское водохранилище	0	67 (15.9)	17 (3.9)	–
Иваньковское водохранилище	50 (0.01)	50 (5.5)	–	–
Угличское водохранилище	33 (0.3)	33 (5.8)	–	–
Рыбинское водохранилище	13 (0.2)	19 (1.1)	18 (4.4)	42 (6.1)
Горьковское водохранилище	0	21 (0.02)	33 (0.3)	38 (0.3)
Чебоксарское водохранилище	–	0	75 (3.0)	97 (48.8)
Куйбышевское водохранилище	–	–	7 (0.2)	–

В настоящее время центрами расселения *D. orghidani* служат Средняя Волга, особенно Чебоксарское водохранилище, а на Верхней Волге Ивановское и в последнее время Шекснинское водохранилища (Коровчинский, 2004; Лазарева, 2008, 2012). К 2010 г. в семи водохранилищах Волги и Шексны *D. orghidani* обитала совместно с аборигенной *D. brachyurum*. В Шекснинском, Ивановском, Угличском, Ры-

бинском и Куйбышевском по численности преобладала *D. brachyurum*, а в Горьковском и Чебоксарском — *D. orghidani*. Встречаемость вселенца возросла в 1.5–2 раза (табл. 1). В большинстве обследованных водохранилищ *D. orghidani* ежегодно формирует численность, сравнимую с таковой аборигенной *D. brachyurum* или даже более высокую (табл. 2).

Таблица 2. Численность и встречаемость *Diaphanosoma brachyurum* и *D. orghidani* в водохранилищах Волги Шексны в июле – августе 2005 и 2010 гг.

Водоохранилище	Численность, тыс. экз./м ³				Встречаемость, %			
	<i>D. brachyurum</i>		<i>D. orghidani</i>		<i>D. brachyurum</i>		<i>D. orghidani</i>	
	2005	2010	2005	2010	2005	2010	2005	2010
Шекснинское*	<u>4.1±1.7</u>	<u>2.3±0.9</u>	<u>3.0±1.4</u>	<u>0.2±0.16</u>	43	79	57	57
	20.7	16.8	16.0	3.9				
Иваньковское	<u>1.7±0.5</u>	–	<u>1.1±0.5</u>	–	92	–	50	–
	5.1		5.5					
Угличское	<u>3.6±1.5</u>	–	<u>0.8±0.5</u>	–	100	–	33	–
	20.4		5.8					
Рыбинское	<u>1.7±0.6</u>	<u>2.7±0.7</u>	<u>0.05±0.03</u>	<u>0.7±0.2</u>	66	82	19	42
	13.5	27.4	1.1	6.1				
Горьковское	<0.1	<u>0.9±0.5</u>	<0.1	<u>0.2±0.1</u>	36	46	21	38
		6.0		1.5				
Чебоксарское	<0.1	<u>0.3±0.1</u>	0	<u>4.2±2.3</u>	25	57	0	95
		2.4		48.8				

Примечание. Числитель — среднее с ошибкой; знаменатель — максимум; прочерк — отсутствие данных; * — приведены данные за 2005 и 2007 гг.

Виды рода теплолюбивы, для *D. brachyurum* указывают предельную *T* воды 29 °С (Коровчинский, 2004). Однако в условиях водохранилищ Волги диапазон оптимальной *T* воды для этого вида уже (20–25 °С), чем для выходца из южных районов *D. orghidani*, численность последней остается высокой при *T* >25 °С (Лазарева, 2012). В самом южном Чебоксарском водохранилище, летом 2010 г. *D. orghidani* была многочисленна при *T* 25–29 °С (табл. 2). Массовое развитие обоих видов отмечено на хорошо прогреваемых участках прибрежной зоны, мелководных заливов и в устьях рек-притоков (Лазарева, 2008, 2012). В теплые годы *Diaphanosoma* распространяются в пелагиаль, здесь аномально жарким летом 2010 г. их численность возросла в 4–20 раз по сравнению с 2008 г., близким к норме по термическому режиму. Максимальная численность *D. orghidani* составила

6 тыс. экз./м³ в пелагиали Рыбинского водохранилища и >100 тыс. экз./м³ в реках-притоках, до 49 тыс. экз./м³ отмечали в пелагиали Чебоксарского водохранилища. Рост численности *D. orghidani* стимулировали высокая *T* воды и проточность ($R^2 = 74\%$, $F = 11$). Кроме того, ее количество статистически достоверно возрастало с севера на юг с уменьшением цветности воды ($R^2 = 18\%$, $F = 7$). В водохранилищах *D. orghidani* предпочитает проточные участки водоемов. Для этого вида оптимальна скорость течения 0.2–0.4 м/с, тогда как *D. brachyurum* многочисленна при ≤ 0.2 м/с (Лазарева, 2012). В Рыбинском водохранилище *D. orghidani* концентрируется в наиболее проточных приустьевых участках малых рек-притоков, в русловых водохранилищах (Угличское, Горьковское, Чебоксарское) с высоким коэффициентом водообмена вид встречается повсеместно, кроме озеровидных расширений и приплотинных участков.

Несмотря на сравнительно высокую численность (табл. 2), оба вида рода *Diaphanosoma* только локально входят в состав доминантов зоопланктона водохранилищ Волги. Среди кладоцер здесь доминируют дафнии (до 80% численности и 90% биомассы), диафаносомы формируют в среднем <10%. Небольшие (длина тела 0.6–0.8 мм) диафаносомы представляют доступную пищу для беспозвоночных хищников, которые в исследованных водохранилищах представлены циклопами *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, а также кладоцерами *Leptodora kindtii* Focke и *Bythotrephes longimanus* Leydig. Доля мирных кладоцер в рационе беспозвоночных хищников достигает 50–60%, хищники выедают ~50% суточной продукции кладоцер (Лазарева, Копылов, 2011). Однако избирательность питания этих хищников не высока, а эффективность охоты пропорциональна численности жертв (Brandl et al., 1998). Поэтому в водохранилищах Волги потребление ими диафаносом не может быть большим. Статистический анализ также не выявил достоверного отрицательного влияния беспозвоночных хищников на численность обоих видов (Лазарева, 2012).

Представители *Diaphanosoma* относятся к микрофильтраторам фито- и детритофагам. В водохранилищах их основными конкурентами за трофический ресурс служат другие кладоцеры, копеподы рода *Eudiaptomus*, науплиусы *Cyclopoidea*, мирные коловратки и велигеры моллюсков *Dreissena*. *Diaphanosoma brachyurum* способна переживать нехватку пищи на всех стадиях развития и имеет конкурентные преимущества перед видами родов *Daphnia* и *Bosmina* в условиях низкопродуктивных водоемов (Romanovsky, 1985). Вид доминирует в олиготрофных и мезотрофных озерах (Романовский, Гиляров, 1996). Экспериментальные данные свидетельствуют о конкурентном вытеснении *D. brachyurum* более крупными видами кладоцер при высокой концентрации пищи (Фенева и др., 2007). Напротив, численность *D. orghidani* достоверно ($R^2 = 66\%$, $F = 22$) возрастает в эвтрофных водохранилищах при высокой концентрации хлорофилла, отражающей общее количество водорослей (Лазарева, 2012). Это позволяет предположить, что *D. orghidani* более требовательна к концентрации пищи по сравнению с *D. brachyurum* и устойчива к забиванию фильтрационного аппарата крупными колониями синезеленых. Первое подтверждается наличием отрицательных взаимодействий (конкуренция) с копеподой *Eudiaptomus gracilis* Sars. В присутствии диапомид количество *Diaphanosoma orghidani* существенно ниже, чем *D. brachyurum*, влияние конкуренции с диапомидами усиливается в условиях низкой (<10 мкг/л) концентрации хлорофилла в северном Шекснинском водохранилище (Лазарева, 2012).

Известно (Фенева и др., 2007; Semenchenko et al., 2007), что в высокопродуктивных биотопах *D. brachyurum* может преобладать над другими кладоцерами при высоком прессе рыб, которые эффективно выедают крупные виды, например рода *Daphnia*. Пространственное распределение обоих видов *Diaphanosoma* в водохранилищах Волги хорошо согласуется с этими представлениями. Диафаносомы многочисленны на участках, где кормится молодь обычных для водохранилищ рыб (окунь, плотва, судак, лещ), которая питается зоопланктоном. Сами диафаносомы сравнительно слабо потребляются рыбами не только по причине малого размера тела, но и из-за эффективной стратегии избегания крупных хищников (Коровчинский, 2004).

В Рыбинском водохранилище оба вида диафаносом начинают сезонный цикл в мае и заканчивают его в конце августа – середине сентября. Однако нарастание численности популяции *D. orghidani* происходит медленнее, чем *D. brachyurum*. В планктонных сборах из открытого водохранилища *D. orghidani* появляется на месяц позже, позже наблюдается также сезонный максимум численности вида. Наибольшая численность обоих видов наблюдается в июле–августе в период максимального прогрева вод водохранилища. При этом *D. orghidani* формирует 7–10% численности ракообразных в приустьевых участках рек-притоков водохранилища, тогда как *D. brachyurum* — <5%. Средняя плодовитость видов достоверно не различается: число яиц в кладке составляет 1.8 ± 0.3 яйца на партеногенетическую самку *D. brachyurum* и 1.7 ± 0.2 — *D. orghidani*, популяционная плодовитость — 0.75 ± 0.12 и 0.78 ± 0.16 соответственно. Самцы обоих видов появляются одновременно в конце июня, в течение июля рачки размножаются преимущественно партеногенетически, в августе значительная часть популяций переходит к гамогенезу. Максимальная численность самцов (пик гамогенеза) *D. orghidani* зарегистрирована во второй декаде августа (11 ± 5 тыс. экз./м³), они концентрируются на глубине > 2 м. Напротив, скопления самцов *D. brachyurum* (<1 тыс. экз./м³) отмечены в третьей декаде месяца в верхнем метровом горизонте воды. Самки обоих видов вынашивают 1–2 латентных яйца.

В обширном Рыбинском водохранилище у обоих видов диафаносом наблюдается различная интенсивность гамогенеза от биотопа к биотопу, а также различаются сроки окончания цикла развития. В большинстве случаев, особенно в северных плесах водохранилища, *D. brachyurum* завершает сезонный цикл раньше, чем *D. orghidani*. В третьей декаде августа в пелагиали водохранилища высокая (> 25% численности) доля самцов, свидетельствующая о завершении сезонного цикла, зарегистрирована в популяции *D. brachyurum* на 30% обследованных станций, в популяции *D. orghidani* — только на 18%.

Таким образом, в водохранилищах Волги совместно обитают два вида диафаносом: *D. brachyurum* и *D. orghidani*. В современный период в водоемах Верхней Волги и Шексны по численности преобладает *D. brachyurum*, а в водоемах Средней Волги — *D. orghidani*. К 2010 г. встречаемость вселенца *D. orghidani* возросла в 1.5–2 раза, он формирует численность, сравнимую с количеством аборигенного вида и может считаться вполне натурализовавшимся. Успешному сосуществованию видов способствуют различия в их сезонном цикле развития, пресс хищников, а также устойчивость вселенца к высокой концентрации колониальных цианобактерий и предпочтение им проточных приустьевых участков в реках-притоках водохранилища, где аборигенный вид малочислен. Для *D. brachyurum* не выявлено конкурентных отношений с другими фильтраторами, *D. orghidani* конкурирует с копеподами рода *Eudiaptomus*. Беспозвоночные хищники не контролируют их численность, оба вида устойчивы к выеданию рыбами и доминируют на участках нагула планктофагов.

Вселенец *D. orghidani* многочислен при более высокой летней температуре воды, чем аборигенный вид. В условиях потепления климата эта особенность его биологии в совокупности с его устойчивостью к «цветению» воды, вызванному развитием колониальных цианобактерий, дают ему конкурентное преимущество перед аборигенным видом и способствуют его продвижению в северные водоемы.

Список литературы

- Бычек Е.А. Новые виды Polyphemoidea для волжских водохранилищ // Российский журнал биологических инвазий 2008. № 1. С. 2–6. [Электронный ресурс]. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2008_1.html
- Дребуадзе Ю.Ю., Фенева И.Ю., Будаев С.В. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 67–73.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 г. [Электронный ресурс] // М.: Росгидромет, 2012. URL: <http://www.meteorf.ru/file.pdf> (обращение 4 апреля 2012 г.).
- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Сtenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 410 с.
- Лазарева В.И. Распространение и особенности натурализации новых и редких видов зоопланктона в водоемах бассейна верхней Волги в начале XXI века // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 81–88.
- Лазарева В.И. Распространение видов рода *Diaphanosoma* (Crustacea, Cladocera) в водохранилищах Волги и Шексны: влияние факторов среды // Биология внутр. вод. 2012. № 3. С. 1–10.
- Лазарева В.И., Копылов А.И. Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 3. С. 300–310.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологические условия в Рыбинском водохранилище в период потепления климата // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. Т. 1. С. 101.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–81.
- Романовский Ю.Э., Гиляров А.М. Снижение численности популяции с ростом продуктивности экосистемы: анализ динамики численности *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) в озерах разной трофности // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 9. С. 1342–1350.
- Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна, 2000. 193 с.
- Фенева И.Ю., Разлуцкий В.И., Палаш А.Л. Экспериментальное изучение влияния хищничества и конкуренции на видовую структуру сообществ ветвистоусых ракообразных // Биология внутр. вод. 2007. № 3. С. 41–47.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagarese N. et al. Lakes as sentinels of climate change // Limnol. Oceanogr. 2009. V. 54. N 6 (part 2). P. 2283–2297.
- Brandl Z. Feeding strategies of planktonic cyclopoids in lacustrine ecosystems // J.Mar. Systems. 1998. Vol. 15. Is. 1–4. P. 87–96.
- Erhan M-G. Diel vertical migration of planktonic crustacean populations in the Izvoru Muntelui–Bicaz Reservoir // Analele Ştiinţifice ale Universităţii “A.I. Cuza” Iaşi, Şec. Biologie. 2008. Tom 54. P. 145–151.
- Illyova M., Nemethova D. Long-term changes in cladoceran assemblages in the Danube floodplain area (Slovak–Hungarian stretch) // Limnologica. 2005. V. 35. P. 274–282.
- Illyova M. Zooplankton Štrkovskových jazier na Borskej Nižine // Folia faunistica Slovaca. 2012. V.17. N 1. P. 81–90.
- Popov A.I. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // Российский журнал биологических инвазий 2011. № 1. С. 86–90. [Электронный ресурс]. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2011_1.html
- Romanovsky Yu.E. Food limitation and life-history strategies in cladoceran crustacean // Ergebn. Limnol. 1985. N. 21. S. 363–372.
- Schindler D.W. Lakes as sentinels and integrators for the effects of climate change on watersheds, airsheds, and landscapes // Limnol. Oceanogr. 2009. V. 54. N 6 (part 2). P. 2349–2358.
- Semenchenko V.P., Razlutskiy V.I., Feniova I.Yu., Aibulatov D.N. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // Hydrobiologia. 2007. Vol. 579. P. 219–231.

ХАРАКТЕРИСТИКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ГАММАРИД НА ТЕРРИТОРИИ ОМСКОЙ И ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

Л.И. Литвиненко, И.В. Громов

ФГУП «Госрыбцентр», 625023, г. Тюмень, ул. Одесская, 33, e-mail: litvinenko_li@mail.ru

Исследованные в подледный период (в декабре и марте) 2011 г. озера расположены в лесостепной и степной ландшафтных зонах Тюменской и Омской областей. Всего обследовано 43 озера общей площадью 6331 га. В период исследования толщина льда была в пределах 0.8–1.1 м, температура воды — +1.0 ...+6.3 °С, прозрачность воды 0.5–0.7 м, общая минерализация 0.5–11 г/л. Большинство озер принадлежали к солоноватым водо-

емам β -мезогалинного типа. Вода исследованных озер преимущественно хлоридно-натриевая или хлоридно-магниева с нейтральной реакцией среды, жесткая или очень жесткая с высоким или повышенным фоном органических веществ.

Все исследованные в камеральных условиях особи гаммаруса принадлежали к виду *Gammarus lacustris* G.O. Sars — типичному представителю макрозоопланктона озер юга Западной Сибири. В период исследований в популяциях отмечены 2 генерации — половозрелая и не достигшая половой зрелости. Доминирующую роль в популяциях играет половозрелая генерация, на долю которой приходится 64–92%. В период наблюдения спаривающихся особей не обнаружено.

Длина гаммарид в озерах была в пределах от 6 до 17 мм, индивидуальная масса от 5 до 127 мг. Рачки гаммарид в исследованных озерах Тюменской области в марте и декабре имели близкие размеры: в марте среднепопуляционные показатели длины рачков были в пределах 8–14 мм (в среднем 11.7 мм), массы — 14–57.3 мг (в среднем — 37.1 мг); в декабре длина рачков была 10–13 мм (в среднем 11.6 мм), масса — 21.7–62.7 мг (в среднем 40.6 мг).

В оз. Бузан Тюменской области гаммарус в марте 2011 г. не был обнаружен. В остальных исследованных озерах среднепопуляционные показатели численности были в пределах от 6 до 6926 экз./м² (в среднем по озерам Тюменской области — 1587 экз./м² в марте и 815 экз./м² в декабре; по озерам Омской области — 1578 экз./м²). В промысловом сезоне 2011 г. наиболее продуктивными были озера Тюменской области (в среднем 810 кг/га, в 2009 г. — 230 кг/га, в 2010 г. — 644 кг/га). Меньшая продуктивность в целом зафиксирована для водоемов Омской области (в среднем 710 кг/га, в 2009 г. — 649 кг/га, в 2010 г. — 1369 кг/га).

Между показателями массы рачков и их длиной была отмечена тесная достоверная прямая связь ($r = 0.72-0.78$).

Общие запасы, соответствующие валовой продукции рачков, во всех исследованных озерах в 2011 г. составили 4415 т; в Тюменской области — 1860 т, из них ВВ (возможный вылов) составляет 930 т в сырой и 205 т в сухой массе; в Омской области — 2555 т, из них ВВ — 1285 т в сырой и 283 т в сухой. По сравнению с прошлым годом разведанные запасы гаммаруса в озерах в целом по региону не изменились. Отдельно по Омской области они снизились на 570 т и увеличились в Тюменской — на 615 т.

Промысел озерного гаммаруса в сибирском регионе является традиционным и ведется уже более сотни лет. Несмотря на значительный фонд гаммарусовых озер в промысле задействовано, в основном, меньше половины озер. В таблице представлены результаты промысла гаммарид за последние три года.

Таблица. Данные по промыслу гаммаруса в водоемах Омской и Тюменской областей

Обл.	Год	Количество озер, используемых в промысле	Площадь озер, га	Возможный улов (ВУ) по области		Фактический вылов	
				Сырой массы, т	Сырой массы, т	Сырой массы, т	кг/га
Омская	Среднее за 2000–2003*	14	1689	955	390	230	
	2009	11	1248	1135	334	268	
	2010	17	1884	1180	306	162	
	2011	15	1845	1145	256	139	
	Среднее	14	1659	1153	298	180	
Тюменская	Среднее за 2000–2003*	6	853	193	36	42	
	2009	4	1420	335	57	40	
	2010	8	653	290	38	58	
	2011	2	158	275	35	222	
	Среднее	5	743	300	43	58	

Примечание: * — литературные данные (Литвиненко, Литвиненко 2004; Литвиненко и др., 2005).

За период с 2009–2011 гг. в Омской области в среднем с 14 озер общей площадью 1659 га заготавливается 298 т гаммаруса или 180 кг/га. В Тюменской области в среднем с 5 озер, общей площадью 743 га заготавливается 43 т рачка или 58 кг/га. По сравнению с предыдущими исследованиями (Литвиненко, Литвиненко, 2004; Литвиненко и др., 2005), увеличились показатели возможного улова за счет увеличения разведанных запасов, но число озер, используемых в промысле, и их суммарная акватория остались на прежнем уровне, показатели фактического вылова несколько улучшились в Тюменской области и снизились — в Омской.

Список литературы:

- Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И. Современное состояние запасов промысловых водных беспозвоночных в озерах Западной Сибири и перспективы их использования // Стратегия развития аквакультуры в условиях XXI века: Мат. Междунар. науч.-практ. конф. (Минск, 23–27 августа 2004 г.). Минск: ОДО «Тонпик», 2004. С. 209–213.
- Литвиненко А.И., Литвиненко Л.И., Соловов В.П., Веснина Л.В., Ясюченя Т.Л., Визер Л.С., Козлов О.В. Результаты многолетних исследований и практического использования промысловых водных беспозвоночных Западной Сибири // Проблемы гидробиологии Сибири: Мат. Всерос. конф. «Современные проблемы гидробиологии Сибири» / Под ред. В.И. Романова. Томск: Дельтаплан, 2005. С. 146–164.

РАКООБРАЗНЫЕ ПРУДОВ ГОРОДА ВОЛОГДА

Е.В. Лобуничева

Вологодская лаборатория ФГБНУ «ГосНИОРХ», 160012 г. Вологда, ул. Левичева, 5, lobunicheva_ekal@mail.ru

Исторически на территории г. Вологда существовало большое количество водоемов. Первые пруды появились на данной территории с непосредственным образованием населенного пункта. Впоследствии пруды активно создавались, как источники водоснабжения. Искусственные водоемы выполняли роль защитных сооружений, являясь частью городского рва. Небольшие одиночные водоемы или соединенные протоками создавались в крупных помещичьих, дворянских усадьбах и монастырях. Использование таких прудов было многоплановым, это были и источники воды для хозяйственных целей, и места выгула водоплавающих птиц, и места отдыха. При развитии города сеть искусственных водоемов значительно видоизменялась, создавались новые пруды, при застройке территории засыпались старые. В 70-х гг. XX в. многие пруды города были засыпаны в рамках программы по ликвидации малярии на территории Вологодской области. В настоящее время существовавшие ранее водоемы также засыпаются преимущественно в связи с интенсивной застройкой города.

Несмотря на значительное количество искусственных водоемов на территории города, их изучение носило отрывочный характер. В рамках работы по изучению водных объектов города Вологда в летне-осенний период 2010 г. были проведены кадастровые исследования прудов в пределах городской черты. В результате рекогносцировочного ознакомления с территорией города для изучения были выбраны 15 постоянно существующих искусственных водоемов в разных районах города. Сбор и обработка гидробиологического материала проводились стандартными методами (Методические рекомендации ..., 1982).

В результате проведенных исследований в составе зоопланктона искусственных водоемов города Вологда обнаружен 81 вид беспозвоночных, среди них ветвистоусых ракообразных — 28, веслоногих ракообразных — 12 видов (табл. 1).

Наибольшее видовое богатство ракообразных характерно для прудов остаточного происхождения, а также для водоемов, уже длительное время не испытывающих интенсивного антропогенного воздействия с выраженной зарослевой зоной.

Фауна низших ракообразных прудов была представлена преимущественно широко распространенными (как правило, эврибионтными) в водных объектах области видами (*Sida crystallina crystallina*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Simocephalus vetulus*, *Acroperus harpae harpae*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina obtusirostris*, *Mesocyclops leuckarti*, *Paracyclops affinis* и др.) с преобладанием зарослевых видов (*Sida crystallina crystallina*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Acroperus harpae harpae*, *Eurycercus lamellatus*, *Graptoleberis testudinaria* и др.).

Пелагические виды рачков (*Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longispina*, *Bosmina coregoni*, *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Cyclops scutifer*), как правило, массово развивались в прудах, которые имеют остаточное или подпрудное происхождение, связанных с другими водными объектами и не зарастающих полностью в летний период. В составе низших водных ракообразных прудов города также были обнаружены виды, редко регистрируемые в разнообразных водных объектах региона. К их числу принадлежат, например, *Simocephalus serrulatus*, *Macrothrix hirsuticornis*, *Moina brachiata*. В целом, несмотря на значительное сходство изученных искусственных водоемов, видовой состав достаточно разнообразен, а значительная роль в видовой структуре сообществ фитофильных видов обусловлена значительным зарастанием этих мелководных водоемов.

Специфические условия искусственных водоемов в городской среде, обусловленные преимущественно интенсивным антропогенным воздействием, отражаются на структуре зоопланктонных сообществ. Так, во многих изученных водоемах сравнительно сильно выражено доминирование небольшого комплекса видов. Среди ракообразных в число доминантов, как правило, входят эврибионтные, адаптированные к обитанию в эвтрофных условиях виды — *Chydorus sphaericus*, *Bosmina obtusirostris*, *Mesocyclops leuckarti*. Однако, как показали исследования, роль ротаторного комплекса в структуре планктонных сообществ прудов более существенна.

Сравнительно с малыми водоемами Вологодской области естественного происхождения (Лобуничева, 2007) зоопланктонные сообщества прудов г. Вологда отличаются высокими количественными показателями. Так, средняя общая численность зоопланктона в прудах изменялась от 55.5 до 468.7 тыс. экз./м³, а биомасса от 0.11 до 2.41 г/м³. При этом доля ракообразных в общей плотности изменялась от 20 до 93%, в биомассе от 72 до 99%. Наиболее высокие величины общей численности и биомассы, а также доминирование в структуре зоопланктона ракообразных отмечается в прудах, подверженных интенсивному зарастанию и не испытывающих в настоящее время интенсивного техногенного воздействия. В связи с интенсивным зарастанием большинства изученных искусственных водоемов преимущественное развитие среди ракообразных получают кладоцеры. Однако, для прудов, имеющих естественную связь с водотоками характерны высокие количественные показатели веслоногих ракообразных.

В целом, по уровню развития зоопланктона пруды г. Вологда можно оценить как средnekормные. Все изученные водоемы по комплексу индикационных показателей являются мезо-эвтрофными, более низкий трофический статус характерен для прудов остаточного происхождения и/или проточных водоемов. Изучение прудов города Вологда показало, что, несмотря на значительное антропогенное воздействие, сообщества этих водоемов характеризуются сложной и специфичной структурой. Специфика сообществ гидробионтов прудов, в том числе и зоопланктона, связана в первую очередь с происхождением этих водных объектов, а также постоянной и разноплановой антропогенной нагрузкой. Планомерное изучение гидробионтов разнотипных искусственных водоемов

Вологодской области позволит расширить уже имеющееся представление о разнообразии и структуре сообществ водных экосистем региона, а также охарактеризовать особенности их формирования.

Таблица 1. Список видов ракообразных искусственных водоемов города Вологда

Таксоны	Искусственные водоемы													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Сем. Sididae														
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>			+					+	+					+
<i>Sida crystallina</i>			+			+	⊕							
Сем. Daphniidae														
<i>Daphnia cristata</i>			+											
<i>Daphnia longiremis</i>			+	+								+		⊕
<i>Daphnia longispina</i>		+		+				+		+				
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	+	⊕	⊕	+	⊕	+	+	+	+	+	⊕	+	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i>							+					+		
<i>Simocephalus vetulus</i>	+	⊕	○	+	+	+	⊕	+			○	+	+	+
<i>Simocephalus serrulatus</i>						+								
Сем. Chydoridae														
<i>Acroperus harpae</i>		○	⊕	+	+	⊕	⊕		+		⊕	+	⊕	⊕
<i>Alona quadrangularis</i>		+	○	+	+	+		+				+		
<i>Alonella nana</i>									+					
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	⊕	⊕	+	⊕	⊕	+	+	+	+	⊕	+	⊕	+
<i>Disparalona rostrata</i>			+							+				
<i>Eurycercus lamellatus</i>			+											
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	+		+	+	+	+	+	+	+				+	
<i>Picripleuroxus laevis</i>														+
<i>Picripleuroxus striatus</i>			+									+		
<i>Pleuroxus aduncus</i>			+			+	+						+	
<i>Pleuroxus trigonellus</i>	+	⊕		+	+	+	⊕		+	+	⊕	+	+	+
<i>Pleuroxus truncatus</i>													+	
Сем. Bosminidae														
<i>Bosmina coregoni</i>			+			+								
<i>Bosmina longirostris</i>			+	+	+	+		+			+	+	+	+
<i>Bosmina longispina</i>									+					
<i>Bosmina obtusirostris</i>			+	+	⊕	+	⊕	+	+		+	+	+	+
Сем. Macrothricidae														
<i>Macrothrix hirsuticornis</i>				+										
Сем. Moinidae														
<i>Moina brachiata</i>	+		+			+	+							
Сем. Polyphemidae														
<i>Polyphemus pediculus</i>			+											
Сем. Temoridae														
<i>Heterocope appendiculata</i>		+		+									+	
Сем. Diaptomidae														
<i>Eudiaptomus gracilis</i>		+		+							+		+	+
Сем. Cyclopidae														
<i>Cyclops scutifer</i>									+					
<i>Cyclops strenuus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	+	+		+		+			+	+			+	
<i>Ectocyclops phaleratus</i>			+											+
<i>Eucyclops macrurus</i>		+						+			○	+	+	+
<i>Megacyclops viridis</i>			+			+								
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Paracyclops affinis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cyclops</i> sp.		⊕	⊕	+	⊕	⊕	+		+	+	+	+	⊕	⊕
<i>Harpacticoida</i> sp.									+	+				
Число видов Cladocera	6	7	19	12	9	14	11	9	9	5	7	10	10	10
Число видов Соперода	4	8	6	7	4	7	4	4	7	6	5	5	7	7
Общее число видов	10	15	25	19	13	21	15	13	16	11	12	15	17	17

Примечание. Цифрами обозначены искусственные водоемы: 1 — по ул. Мелиораторов; 2 — по ул. Сокольская; 3 — в парке Мира (старича); 4 — в парке Мира; 5 — в мкр. Куролит; 6 — № 1 по ул. Доронинская; 7 — № 2 по ул. Доронинская; 8 — Сибирский; 9 — Архиерейские пруды; 10 — по ул. Воровского; 11 — Кузя-Мазя; 12 — Аппендикс; 13 — на стадионе «Локомотив»; 14 — Евковский; знаком ○ отмечены виды, обнаруженные в питании головешки-ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877).

Список литературы

Лобуничева Е.В. Зоопланктон как кормовая база рыб малых озер Вологодской области // Материалы Ежегодных смотров-сессий аспирантов и молодых ученых по отраслям наук. Естествен. и физико-математ. науки. Вологда, 2007. С. 76–83.
Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1982. 33 с.

ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА У ВСЕЛИВШЕГОСЯ В РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ *Gmelinoides fasciatus* Stebbing в ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОЛЕННОСТИ СРЕДЫ

В.И. Мартемьянов, Е.В. Борисовская

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок, Ярославская область, Россия, e-mail: martem@ibiw.yaroslavl.ru

Интродукция в конце 1970-х гг. во многие водоемы Европейской части России байкальского рачка гмелиноидеса *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, 1899 привела к его активному саморасселению. Этому небольшому хищному рачку понадобилось всего 10 лет, чтобы из озер Карельского перешейка проникнуть в Ладожское озеро и широко там расселиться (Панов, 1994). В настоящее время гмелиноидес является многочисленным представителем фауны прибрежной зоны этого озера и других крупных водоемов (Онежское, Чудское озеро, верхневолжские водохранилища), постепенно вытесняя местные виды беспозвоночных животных, в частности амфипод (Panov et al., 2000; Berezina, 2007; Berezina et al., 2009). Этот рачок обнаружен в устье Невы (Berezina, 2007). Исходным ареалом *G. fasciatus* является оз. Байкал с очень низкой минерализацией воды. Следовательно, этот вид имеет высокую адаптивную способность, позволяющую жить в водоемах с низкой концентрацией жизненно важных ионов. В какой степени данный рачок может осваивать солоноватую воду Финского залива Балтийского моря, остается неясным. Кроме того, гмелиноидес верхневолжских водохранилищ может достичь устья Волги и проникнуть в солоноватую воду северной части Каспийского моря. Способность пресноводных гидробионтов адаптироваться к солёности воды связана с показателями водно-солевого обмена (Мартемьянов, 2011; Мартемьянов, Борисовская, 2012).

В настоящей работе изучали показатели водно-солевого обмена вселившегося в Рыбинское водохранилище *Gmelinoides fasciatus* в зависимости от солёности воды с целью определения способности этого вида адаптироваться к данному фактору.

Рачки массой 12–25 мг были отловлены в октябре 2005 г. в месте слияния р. Сутка с р. Волга. Данный участок находится в зоне постоянного подпора со стороны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния в воде составила 0.38, 0.09, 1.48, 0.62 ммоль/л, соответственно. Животных доставили в лабораторию и рассадил по 8 особей в пластиковые аквариумы, наполненные по 10 л пресной водой. В одном из аквариумов ежедневно в течение 7 суток проводили опреснение за счет замены 2 л на дистиллированную воду. Затем опреснение прекращали, а животных в течение 2х недель содержали при постоянных условиях. В конце эксперимента содержание ионов в экспериментальной воде этого аквариума составило 0.09, 0.05, 0.02, 0.05 ммоль/л, соответственно, для натрия, калия, кальция, магния. В контрольных двух аквариумах с речной водой рачки содержались в течение всего эксперимента. В опытах с солёностью, в 8 аквариумов с пресной водой в течение недели ежедневно в небольших количествах добавляли хлористый натрий. При достижении в воде аквариумов концентрации хлористого натрия 1, 4, 8, 12, 16, 22, 27, 31 ммоль/л, добавки соли прекращали. В последующем рачки содержались при заданных постоянных условиях в течение двух недель. В конце эксперимента индивидуальные особи отлавливались, промывались в дистиллированной воде, чтобы удалить с поверхности тела соли, промокались фильтровальной бумагой и быстро взвешивались на аналитических весах с точностью 0.05 мг. Затем рачков в течение 3–5 сут подсушивали при комнатной температуре, а затем помещали в сушильный шкаф при 105 °С. Спустя 2 сут одиночных особей по очереди доставали из шкафа и быстро взвешивали. Высушенных животных помещали в пластиковые пробирки и приливали по 0.5 мл концентрированной азотной кислоты. В течение двух недель животные растворялись в кислоте. Затем в пробирки добавляли дистиллированную воду с таким расчетом, чтобы получалось разведение в 500 раз, исходя из сырой массы. Натрий и калий измеряли, используя пропан, на спектрофотометре Flapho-4, кальций и магний (абсорбционный режим) в воздушно-ацетиленовом пламени на атомно-абсорбционном фотометре AAS-1 фирмы CarlZeiss, Jena, Германия. Концентрация электролитов в организме рачков выражена в ммоль/кг сырой массы, вода – в процентах. Данные представлены средними и ошибкой средних. Достоверность различий оценивали с помощью коэффициента Стьюдента с доверительной вероятностью $p \leq 0.05$.

В исследованном диапазоне показатели водно-солевого обмена рачка гмелиноидеса не зависели от солёности среды (табл.). Эти результаты показывают, что интервал солёности 0.09–31 ммоль/л NaCl является толерантным для данного вида. Ранее нами было показано (Мартемьянов, 1989; 2011; Мартемьянов, Борисовская, 2012), что в толерантном диапазоне солёности пресноводные гидробионты поддерживают содержание натрия во внутренней среде и организме на стабильном уровне, тогда как в зоне критической солёности наблюдается увеличение концентрации этого иона и обезвоживание организма.

У *Dreissena polymorpha*, акклиматизированной к воде с концентрацией ионов натрия 22 ммоль/л, наблюдалось достоверное увеличение содержания этого элемента в гемолимфе на 51.4%, а в тканях на 50.3%, по сравнению с моллюсками из пресной среды. Постепенная добавка морской соли в пресную воду до достижения концентрации ионов натрия около 42 ммоль/л сопровождалась гибелью дрейссены (Мартемьянов, 2011). У рачка показатели водно-солевого обмена были стабильными в диапазоне солёности с концентрацией натрия вплоть до 31 ммоль/л. Сравнение показывает, что толерантный диапазон солёности для гмелиноидеса шире по сравнению с таковым, полученным для дрейссены. В качестве надежного укрытия *G. fasciatus* предпочитает друзы дрейссенид. Следует ожидать, что данный рачок заселит солоноватую воду морей, где обитают дрейссены.

Ранее (табл.) была определена концентрация натрия, калия, кальция, магния в организме бычка-цуцка и плотвы. По сравнению с рыбами, рачку для формирования организма требуется меньше одновалентных ионов натрия в 2–2.5 раза, калия в 4–5 раз, тогда как двухвалентных больше кальция в 1.7–2.5 раза, магния в 2–6 раз. Высокие потребности гмелиноидеса в двухвалентных катионах необходимы для построения панциря.

Таблица. Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния в организме *Gmelinoides fasciatus* в зависимости от солености среды

Натрий в воде, ммоль/л	Содержание ионов в организме, ммоль/кг сырой массы				Вода, %
	Натрий	Калий	Кальций	Магний	
0.09	14.3±0.5	15.2±0.4	268±5	42±6	71.9±0.3
0.38	15.4±0.6	14.8±0.8	376±19	43±3	72.2±0.8
1.0	16.9±0.7	15.9±0.7	347±51	42±5	75.0±0.8
4.0	14.1±0.9	13.2±1.1	352±51	42±3	75.6±0.4
8.0	16.0±1.0	14.9±1.0	387±34	45±3	74.1±0.7
12.0	17.8±1.0	13.6±0.8	385±16	46±3	74.0±1.0
16.0	14.0±0.7	13.0±0.7	285±28	39±3	74.8±1.5
22.0	16.0±0.9	10.6±0.7	357±36	42±4	76.1±1.0
27.0	20.1±1.3	14.2±1.8	382±74	36±2	76.9±0.7
31.0	18.1±1.0	11.7±0.9	405±36	33±3	76.8±0.6
Бычок-цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i> Pallas (Мартемьянов, Борисовская, 2012)					
0.33	38.8±1.2	74.3±1.1	161±14	5.9±0.3	79.7±0.34
Сеголетки плотвы <i>Rutilus rutilus</i> L. (Маврин, Мартемьянов, 2011)					
0.42	31.1±0.4	66.5±0.3	241±4	21.2±0.2	81.9±0.1

Основываясь на присутствие у дрейссены планктонных личинок, считали, что этот вид исходно является морским по происхождению (Старобогатов, 1970). Ряд авторов (Карпевич, 1947; Mackie et al., 1989; Deaton, Greenberg, 1991; Notohov et al., 1992) полагали, что *D. polymorpha* имеет солоновато-водное происхождение эстуарного типа. Критерием пресноводного образа жизни является наличие типа осмотической и ионной регуляции, осуществляющего поддержание гиперосмотического и гиперрионного равновесия со средой во всем интервале солености, который тот или иной вид может переносить (Мартемьянов, 2011; Мартемьянов, Борисовская, 2012). На основе этого критерия было показано, что дрейссена (Мартемьянов, 2011) и бычок-цуцик (Мартемьянов, Борисовская, 2012) имеют только пресноводный тип осмотической и ионной регуляции. *G. fasciatus* исходно является обитателем оз. Байкал с очень низкой минерализацией воды. Тем не менее, этот вид способен адаптироваться к более широкой зоне солености, чем дрейссена. Диапазон солености обитания пресноводных гидробионтов зависит от осмотической концентрации и ионов натрия во внутренней среде организма. Чем выше эти параметры, тем шире диапазон переносимой солености вида (Мартемьянов, 1989; 2011; Мартемьянов, Борисовская, 2012). Для определения предельной зоны солености, которая ограничивает распространение гмелиноидеса, необходимо провести дополнительные исследования.

Заключение. Рачок гмелиноидес способен осуществлять транспорт жизненно необходимых ионов натрия, калия, кальция, магния из среды и за счет этого осуществлять развитие, рост и поддержание концентрации этих элементов в организме на стабильных уровнях в диапазоне солености от очень мягкой воды до 31 ммоль/л NaCl. Эта способность позволяет рачку осваивать как слабоминерализованные водоемы, так и солоноватые участки морей. По сравнению с рыбами, рачку для построения организма требуется меньше одновалентных и больше двухвалентных катионов.

Список литературы

- Карпевич А.Ф. Влияние солевых условий на выживание дрейссен Северного Каспия // Докл. АН СССР. 1947. Т. 56, № 3. С. 305–308.
- Маврин А.С., Мартемьянов В.И. Связь размерно-массовых показателей сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) с содержанием катионов в теле рыб // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. I Всероссийская конференция. Борок, 12–16 сентября 2011 г., Борок, Россия. В двух томах. М.: АКВАРОС, 2011. С. 481–488.
- Мартемьянов В.И. Влияние солености на пресноводных рыб // Зоол. журнал. 1989. Т. 68. № 5. С. 72–81.
- Мартемьянов В.И. Влияние минерального состава внешней среды на показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище дрейссены *Dreissena polymorpha* Pallas // Росс. ж. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 120–134.
- Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В. Показатели водно-солевого обмена у вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцка *Proterorhinus marmoratus* Pallas и аборигенного карпа *Cyprinus carpio* L. в зависимости от солености среды // Росс. ж. биол. инвазий. 2012. № 1. С. 46–57.
- Панов В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере. // Доклады Академии наук. 1994. Т. 336. № 2. С. 279–282.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Berezina N.A. Changes in aquatic ecosystems of the north-western Russia after introduction of Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats. Dordrecht, the Netherlands: Springer, 2007. P. 479–493.
- Berezina N.A., Zhakova L.V., Zaporozhets N. V., Panov V. E. Key role of the amphipod *Gmelinoides fasciatus* in reed beds of Lake Ladoga // Boreal Env. Res. 2009. V. 14. № 3. P. 404–414.
- Deaton L.E., Greenberg M.J. The adaptation of bivalve mollusks to oligohaline and freshwater: Phylogenetic and physiological aspects // Malacol. Rev. 1991. 24. P. 1–18.
- Mackie G.L., Gibbons W.N., Muncaster B.W. et al. The zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: A synthesis of European experiences and a preview for North America // In: Water resources Branch Great Lakes. Ontario: Ontario Ministry of the Environment, 1989. P. 1–76.

Horohov J., Silverman H., Lynn J.W., Dietz T. Ion transport in the freshwater Zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Biol. Bull. 1992. 183. P. 297–303.

Panov V. E., Timm T., Timm H. Current status of an introduced Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, in the littoral communities of Lake Peipsi // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2000. V. 49. № 1. P. 71–80.

О ДЕГРЕССИИ ПОПУЛЯЦИИ *GAMMARUS LACUSTRIS* SARS (CRUSTACEA: AMPHIPODA) В ДЕЛЬТЕ СЕЛЕНГИ И ЕЕ СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ КЛИМАТА

Д.В. Матафонов, Н.В. Базова

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6, 670047, E-mail: dimataf@yandex.ru

Введение. Голарктический вид *Gammarus lacustris* Sars, 1863 — единственный представитель неэндемичной фауны амфипод, встречающийся в прибрежно-соровой зоне Байкала (Сафронов, 1993; Камалтынов, 2001) и в обилии населявший дельту Селенги до 1990-х гг., где велся его любительский и промышленный лов. Опубликованные данные о распределении и количественных характеристиках гаммаруса в дельте в период его высокой численности отсутствуют, но свидетельства очевидцев и имеющиеся фондовые научные данные убеждают в огромных запасах гаммаруса в период, предшествовавший деградации. К началу 2000-х гг. произошло падение запасов гаммаруса и в настоящее время его промышленный лов отсутствует, а любительский весьма ограничен. Снижение количественных характеристик гаммаруса в дельте нередко связывают с влиянием Селенгинского целлюлозно-картонного комбината (СЦКК), расположенного в 65 км от устья Селенги.

Материал и методы. При выборе водных объектов, подвергшихся данному исследованию — озер Жилищенское (0.3 км²), Лапхай (0.6 км²), Грязное (1.6 км²) и протоки Кривая, использованы устные сведения очевидцев, согласно которым на этих водоемах в 1960–1990-е гг. велся любительский и промышленный лов гаммаруса. Материалы проведенного в июле-августе 2011 г. исследования основаны на 35 пробах, собранных с помощью дночерпателя Петерсена. С учетом наших знаний об экологии гаммаруса в его ареале (Матафонов, 2007) на каждом из озер закладывали по три станции, охватывающие основные биоценозы. Для получения данных о размерах особей и установления возрастной структуры популяции гаммаруса были использованы только неповрежденные особи. Репрезентативное количество молодых особей, достаточное для исследования возрастной структуры популяции, было получено лишь для озера Лапхай (227 экз.) и, с некоторой долей приближенности — протоки Кривая (67 экз.). При этом анализ родительского поколения оказался невозможным ни для одного из обследованных водоемов в связи с недостаточным количеством материала (менее 10 экз.), поэтому имеющиеся данные по родительскому поколению носят ориентировочный характер. Для определения изменений в морфометрии озер были привлечены карты масштаба 1:100000 (издание 1986 г.) с состоянием местности на 1983 г. что совпадает с периодом времени максимального вылова гаммаруса. Современные космоснимки озер и дельты (период деградации популяции гаммаруса) получены с использованием программы Google Earth.

Результаты. В составе карцинофауны исследованных водных объектов были отмечены следующие виды: *Gmelinoides lacustris*, *G. fasciatus* Stebbing, 1869 и *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915. В целом, в дельте доминирует *G. fasciatus*, к субдоминантам отнесен *M. possolsky*, который по количественным характеристикам уступал *G. lacustris* лишь в зарослях водных растений оз. Лапхай и протоки Кривая.

В оз. Лапхай популяция *G. lacustris* находится в стабильном состоянии, характеризуется высокими количественными показателями и обилием молодых особей. Наиболее плотные поселения наблюдаются в зарослях ряски — до 10.2 тыс. экз./м² (фитомасса ряски — 372 г ВСВ/м²), такие данные в собственных исследованиях прежде не регистрировались. В зарослях ряски наблюдаются массовый выход и развитие молоди: основная доля в популяции гаммаруса в этот период складывается за счет поколения новой генерации с модальными размерами 5–7 мм. Родительское поколение представлено единичными особями, в том числе яйценосными самками, от которых появление молоди можно ожидать до конца первой декады августа. Отметим, что в биоценозе ряски количественные показатели *G. fasciatus* были также одними из наиболее высоких — 20.4 тыс. экз./м² и 75 г/м².

В протоке Кривая количественные характеристики гаммаруса относительно высокие — до 2.30 тыс. экз./м². Возрастная структура популяции близка к описанной выше для оз. Лапхай: так же, как и в озере, в протоке доминирует молодое поколение, родительское же представлено единичными особями.

На станциях, соответствующих прежнему оз. Жилищенское (к настоящему времени исчезнувшее) *G. lacustris* обнаружен не был, а в оз. Грязное его популяция находится в угнетенном состоянии. Даже в биоценозах с доминированием ряски (вид-эдификатор биоценоза) в оз. Грязное плотность поселения *G. lacustris* крайне низкая — 40 экз./м². Данное сообщество для озер дельты было выбрано нами как модельное, в котором вероятность обнаружить высокие количественные характеристики и благополучную демографическую структуру этого вида, была очень высокой. Тем не менее, в оз. Грязное в настоящее время такая ситуация не наблюдается. Предположительно, обширные поля ряски, которые мы визуальнo наблюдали, расположены на малых глубинах — в пределах 1.0 м, где зимой при низкой проточности возможно снижение содержания кислорода ниже критических для гаммаруса концентраций, а также полное промерзание водоемов. Возможно, при уровне вод на 0.5 м выше настоящего, условия жизни для гаммаруса здесь были бы более благоприятные.

Обсуждение. Голарктический вид амфипод *Gammarus lacustris* Sars населяет широкий спектр водоемов, различающихся генезисом, положением по отношению к уровню океана, размерами и глубинами, проточностью, температурой воды, минерализацией, характером донных отложений, уровнем естественной продуктив-

ности (от олиготрофных до гиперэвтрофных), с богатой ихтиофауной, либо ее полным отсутствием, с различными уровнями хозяйственно-бытовой нагрузки. Это озера Северной Америки, Скандинавии и Кавказа, Азии — от Урала до Приморья. Богаты гаммарусом водоемы Тюменской и Новосибирской областей, Алтайского края, Хакасии и Забайкалья (Маркосян, 1948; Бекман, 1954; Христенко, 1956; Стройкина, 1957; Кузьменко, 1964; Шаповалова, 1973; Шаповалова, Кузьмич, 1981; Сарвино, 1980; Сафронов, 1993; Визер, 1996; Визер и др., 2001; Новоселов, 1999; Клишко, 2001; Матафонов, 2007; Коротенко, 2009; Hynes, 1955; Okland, 1969; Wilhelm, Schindler, 2000; Yemelyanova et al., 2002; Vainio, Vainola, 2003). Добывают «бормаша» в Бурятии и Забайкальском крае. Гаммарус *G. lacustris* относительно легко заселяет новые водоемы, что определяет его широкий ареал. Вид является устойчивым к загрязнителям и по этому параметру он относится к одним из наиболее стойких в Прибайкалье водных организмов. По резистентности к повышенным температурам и недостатку кислорода *G. lacustris* превосходит изученные в этом отношении байкальские виды и сопоставим лишь с видом *G. fasciatus*. По резистентности к солям тяжелых металлов — $CdCl_2$, он несколько уступает *G. fasciatus* (Тимофеев, 2010). В целом механизмы устойчивости *G. lacustris* к стрессовым воздействиям эффективнее по сравнению со многими байкальскими видами.

Опираясь на собственные и литературные данные, к критическим для гаммаруса факторам мы относим изменения в гидрологии реки Селенги и водных объектах ее дельты, влияние же СЦКК считаем наименее вероятным. Дельта Селенги является динамичной системой и изменения в гидроморфологических параметрах ее водных объектов прямо (иссушение, изменение скорости потока и т.п.), либо косвенно (перемерзание в зимнюю межень, заиливание или размыв донных осадков, изменения в гидрохимии вод, структуре фитоценозов и ихтиоценозов) могут определять снижение количественных характеристик гаммаруса.

К одним из наиболее ярких событий в дельте мы относим исчезновение за прошедшие 30 лет оз. Жилищенское. Сопоставление современных космоснимков с историческими картографическими данными позволило выявить изменения в контурах других исследованных озер — Грязное и Лапхай. На космоснимках отчетливо видны острова (водной растительности?) в оз. Грязное, которые отсутствовали в 1983 г., что может свидетельствовать об его обмелении. Кроме общего падения уровня озера обмеление связано и с впадением открывшейся протоки, которая в настоящее время замыкает его. Для оз. Лапхай мы наблюдаем обратную картину: на космоснимках отчетливо различимо увеличение площади водоема за счет расширившейся истоковой части вытекающей из него протоки. Все это свидетельствует об изменениях в гидроморфологических параметрах водных объектов дельты.

Изменения в гидроморфологии проток дельты имеют природную и антропогенную составляющие, причем в многоводные 1984–1995 гг. экстремального развития эрозионных процессов в дельте не наблюдалось в связи со снижением хозяйственной деятельности на водосборе (Ильичева, 2008). Эрозионные процессы могли вызвать исчезновение оз. Жилищенское и популяции гаммаруса в нем, но большее влияние на гаммаруса в дельте (в целом), по нашему мнению, оказало снижение водности Селенги со второй половины 1990-х гг. Установлено, что с середины 1990-х гг. к 2005 г. снижение водности р. Селенга составило 22% (Синюкович и др., 2004, 2010). Исследователи признают роль глобальных изменений климата в уменьшении водного стока рек Прибайкалья (Синюкович и др., 2010) и Забайкалья (Мещерская и др., 2009). Отмечается, что за последние 33 года произошло увеличение продолжительности теплого периода в Прибайкалье (г. Улан-Удэ) и Забайкалье (г. Чита), а на фоне 26-летних циклов увлажненности с начала 1990-х гг. наблюдается крайне негативное сочетание повышенных температур и низкой увлажненности в теплый период года (Мещерская и др., 2009). Проблема глобальных изменений климата является чрезвычайно актуальной и для оз. Байкал (Hampton et al., 2008; Шимараев, 2009). С глобальными изменениями климата через падение уровня Селенги связывают серьезные структурно-количественные перестройки в зообентосе Селенги по всему руслу реки от границы с Монголией до дельты (Базова и др., 2008; Базова, Базов, 2011).

Полагаем, что снижение обводненности проток и озер в дельте Селенги в период с середины 1990-х гг. могло стать критическим и для гаммаруса, особенно в подледный период, и являться причиной депрессии его популяции.

Работа выполнена при частичной поддержке Проекта СО РАН № VI.43.1.3. Паразитарные системы и сообщества гидробионтов в пресноводных экосистемах: структура и механизмы адаптации к изменениям среды обитания и экспансии чужеродных видов (Руководитель д.б.н. Н.М. Пронин). Авторы выражают искреннюю признательность дирекции ФГУ «Байкальский государственный природный биосферный заповедник» за постановку проблемы, а также В.А. Инешину и А.Ф. Сенотрусову за помощь в полевых исследованиях.

Список литературы

- Базова Н.В., Базов А.В. Многолетние исследования зообентоса реки Селенги в подледный период на российской территории (республика Бурятия) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2011. Вып. 5. С. 25–34.
- Базова Н.В., Базов А.В., Пронин Н.М., Рожкова Н.А., Дашибалова Л.Т., Хажеева З.И. Пространственно-временное распределение личинок ручейника *Aethaloptera evanescens* MacLachlan, 1880 (Trichoptera: Hydropsychidae) в русле р. Селенги // Экология. 2008. № 6. С. 462–467.
- Бекман М.Ю. Биология *Gammarus lacustris* прибайкальских водоемов // Тр. Байкал. лимнол. ст. Т. 14. 1954. С. 263–311.
- Визер Л.С. Особенности биологии *Gammarus lacustris* Sars и его запасы в озерах Новосибирской области // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири: Материалы конференции по изучению водоемов Сибири. Томск, 1996. С. 45–46.

- Визер Л.С., Ростовцев А.А., Шпилова Л.Л. Особенности развития гаммаруса и оценка его запасов в озерах Новосибирской области // Современные проблемы гидробиологии Сибири: тезисы докл. Всерос. конф., 14-16 ноября 2001, Томск. Томск, 2001. С. 26.
- Ильичева Е.А. Динамика структуры речной сети Селенги и ее дельты // География и природные ресурсы. 2008. № 4. С. 57–63.
- Камалтынов Р.М. Амфиоды (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 2001. Т. 1. С. 572–831.
- Клишко О.К. Зообентос озер Забайкалья. Часть I Видовое разнообразие, распространение и структурная организация. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2001. 208 с.
- Коротенко Г.А. Биота и сообщества макробентоса водотоков материкового побережья пролива Невельского // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2009. 24 с.
- Кузьменко К.Н. К биологии гаммаруса (*Gammarus lacustris* Sars) Ладожского озера // Элементы режима Ладожского озера. М.-Л.: Наука, 1964. С. 57–66.
- Маркосян А.К. Биология гаммарусов озера Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. 1948. № 10. С. 40–72.
- Матафонов Д.В. Экология *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) в водоемах Забайкалья // Известия РАН. Серия биологическая. 2007, № 2. С. 188–196.
- Мещерская А.В., Обязов В.А., Богданова Э.Г., Мирвис В.М., Ильин Б.М., Сницаренко Н.И., Голод М.П., Смирнова А.А., Обязова А.И. Изменение климата Забайкалья во второй половине XX века по данным наблюдений и ожидаемые его изменения в первой четверти XXI века // Труды Главной геофизической обсерватории. 2009. Вып. 559. С. 32–57.
- Новоселов В.А. Биологические особенности гаммарусов в равнинных озерах // Водоемы Алтайского края: Биологическая продуктивность и перспективы использования. Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН, 1999. С. 104–111.
- Сарвино В.С. Температурные аспекты экологии бокоплава *Gammarus lacustris* Sars // Экология. 1980. № 1. С. 57–64.
- Сафронов Г.П. Состав и экология рода *Gammarus* Fabricius юга Восточной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ, 1993. 17 с.
- Синюкович В.М., Сорокичкова Л.М., Томберг И.В., Тулохонов А.К. Изменение климата и химический сток реки Селенги // ДАН. 2010. Т. 433. № 6. С. 817–821.
- Синюкович В.Н., Жарикова Н.Г., Жариков В.Д. Сток реки Селенги в ее дельте // География и природные ресурсы. 2004. № 3. С. 64–69.
- Стройкина В.Г. Питание гаммарусов в озере Севан // Тр. Севан. гидробиол. ст. 1957. Т. 15. С. 89–107.
- Тимофеев М.А. Экологические и физиологические аспекты адаптации к абиотическим факторам среды эндемичных байкальских и палеарктических амфиод: Автореф. дисс. докт. биол. наук. Томск: ТГУ, 2010. 44 с.
- Христенко Н.Г. Динамика популяции бокоплава в Большеозерской группе озер Красноярского края // Тр. Томск. гос. универ-а. 1956. Т. 142. С. 83–92.
- Шаповалова И.М. Биология озерного бокоплава *Gammarus lacustris* озера Арахлей // Лимнологические исследования в Забайкалье // Зап. Заб. фил. Геогр. о-ва СССР. Чита: Изд-во Заб. фил. Геогр. о-ва СССР, 1973. Вып. 96. С. 121–131.
- Шаповалова И.М., Кузьмич В.Н. Роль озерного бокоплава в биопродуктивности и питании рыб Ивано-Арахлейских озер // Гидробиол. журн. 1981. № 5. С. 44–47.
- Шимараев М.Н., Троицкая Е.С., Гнатовский Р.Ю. Современные изменения климата и температура глубинных вод озера Байкал // Доклады академии наук. 2009. Т. 420(5). С. 685–689.
- Hampton S.E., Izmesteva L.R., Moore M.V., Katz S.L., Dennis B., Silow E.A. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia // Global Change Biology. 2008, № 14. P. 1947–1958.
- Hynes H.B.N. The reproductive cycle of some British freshwater Gammaridae // J. Anim. Ecol. 1955. № 23. P. 352–387.
- Okland K.A. On the distribution and ecology of *Gammarus lacustris* G.O. Sars in Norway, with notes on its morphology and biology // Nytt magasin for zoology. 1969. V. 17. P. 111–152.
- Vainio J.K., Vainola R. Refugial races and postglacial colonization history of the freshwater amphipod *Gammarus lacustris* in Northern Europe // Biol. J. of the Linnean Society. 2003. № 79. P. 523–542.
- Wilhelm F.M., Schindler D.W. Reproductive strategies of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) along an elevation gradient // Functional ecology. 2000. Vol. 14, № 4. P. 413–422.
- Yemelyanova A.Yu., Temerova T.A., Degermendzhy A.G. Distribution of *Gammarus lacustris* Sars (Amphipoda, Gammaridae) in Lake Shira (Khakasia, Siberia) and laboratory study of its growth characteristics // Aquatic Ecology. 2002. V. 36. P. 245–256.

ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ЭКСТРАКТА НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННОГО ТОРФА НА *DAPHNIA MAGNA* STRAUS

¹Л.В. Михайлова, ²А.А. Чемагин

¹ФГУП «Госрыбцентр», г. Тюмень, Россия

²ФГБУН Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, г. Тобольск, Россия

Специфика превращений нефти в торфяной почве связана с судьбой гуминовых кислот. Эта связь проявляется не только в известной способности гумусовых веществ сорбировать в своем комплексе чужеродные молекулы (Khan, Schnitzer, 1972), но и в химических реакциях прочного связывания, сополимеризации окисленных нефтяных компонентов (Bollag, 1983). Будучи вовлеченными в структуру почвенного гумуса, эти компоненты становятся недоступными для общепринятых методов нефтяного мониторинга (Кодина, 1988). Одновременно с не связавшимися нефтяными углеводородами (НУВ) в воду могут вымываться молекулы другой природы, их свойства и токсичность остаются неисследованными. Почвами Западной Сибири связывается 10–15% попадающей на рельеф нефти (Глазовская, Пиковский, 1981). Остальная масса рассеивается в пространстве, что значительно расширяет первоначальную площадь загрязнения и увеличивает опасность для водных экосистем.

Данная работа посвящена изучению влияния водного экстракта нефтезагрязненного торфа на *Daphnia magna* Straus (Методические указания ..., 1998). В опытах использовали верховой торф и нефть, поступающую

по трубопроводу Шаим-Тюмень. По плотности (0.846 г/см^3) и составу нефть отнесена ко II-й группе смешанных метано-нафтено-ароматических нефтей.

Методика. К навеске измельченного торфа приливался гексановый раствор нефти с таким содержанием, чтобы обеспечить после упаривания гексана (на ротационном испарителе) загрязнение 500, 1000, 2000, 5000, 10000 мг/кг. После полного удаления из пробы гексана производилась экстракция 4-х хлористым углеродом гидрофобных веществ и определение валового содержания нефтепродуктов (НП) и группового состава нефтяного загрязнения в торфе. Пробы торфа с дозированным внесением нефти заливали водой, встряхивали в течение 6 часов, экстракт сливали, фильтровали и разводили водой 1:5, поскольку в исходном дафнии гибли в течение первых суток. Опыт (О) проводили с 1-суточными *Daphnia magna* Straus в двух повторностях по 5 рачков в 20 мл экстракта. Смену растворов не производили. В хроническом опыте (30 сут.) у контрольных и опытных рачков определяли: длину тела и скорость роста, фильтрационную активность (питание), плодовитость и выживаемость. Длину тела измеряли при помощи окуляр-микрометра бинокля МБС-10, фильтрационную активность — по числу потребленных клеток водорослей *Scenedesmus quadricauda* за 3 часа на единицу массы рачков (Гутельмахер, 1986). Для этого контрольных и опытных рачков помещали в пробирки с 10 мл воды +10 мл суспензии водорослей и учитывали число клеток в камере Горяева в начале и конце экспозиции. Все данные подвергались статистической обработке (Лакин, 1990).

Результаты и их обсуждение. Результаты химического анализа нефтезагрязненного торфа показали, что количество реально определенных НП методами ИК- и УФ-спектрофотометрии (ПНД Ф 14.1:2.4.168-2000; ПНД Ф 14.1:2.4.128-98) существенно меньше, чем внесенное (табл. 1).

Таблица 1. Результаты анализа группового состава гидрофобных веществ, извлекаемых из торфа, загрязненного нефтью (за вычетом данных холостой пробы)

Количество внесенной нефти, мг/кг	Валовое содержание НП		Ароматические углеводороды (АУВ) в торфе, мг/кг	Смолы в торфе, мг/кг
	В торфе, мг/кг	В водном экстракте, мг/л		
500	1	1.53	0	0
1000	31	2.32	21	1
2000	1189	5.12	25	21
5000	3483	9.12	219	46
10000	6351	29.2	476	95
Холостая проба	2700	1.99	30	40

Это, безусловно, связано с высокой сорбционной способностью торфа. Холостое содержание органических веществ, определяемое как нефтепродукты, обусловлено неселективностью методик и практически не изменяется до 1000 мг/кг. Среди компонентов нефти наиболее растворимыми в воде, а следовательно, наиболее токсичными являются АУВ (Михайлова, 1986). Содержание НУВ (мг/л) в водном экстракте коррелировало с содержанием НП в торфе. Как указано выше экстракты развели в 5 раз, т.е. исходные концентрации НУВ в опытных растворах составили: 0.3, 0.46, 1.0, 1.8 и 5.8 мг/л. Эти концентрации, за исключением первой, выше предела растворимости НУВ в воде и в течение 2–3 суток их содержание снижается до 0.1–0.2 мг/л, за счет осаждения на стенки и дно опытных сосудов. Фоновая концентрация НП поддерживается в воде до 30 суток за счет десорбции УВ (Михайлова, 1986). Таким образом максимальное воздействие дафнии испытывали в течение первых дней, а затем они находились в среде с примерно равной концентрацией НП до конца опыта.

Выживаемость рачков в водных экстрактах торфа на протяжении всего эксперимента была на уровне контроля (К), то есть 100%. Вместе с тем длина тела опытных рачков во всех вариантах отставала от К на 22–26%, начиная с 4-х суток (рис. 1).

Удельная скорость роста длины тела опытных рачков в первой декаде была ниже, чем в контроле в среднем на 20%, во второй и третьей декаде она увеличилась по сравнению с контролем в 2–4 раза, но конечные размеры дафний остались меньше, чем у рачков контрольной группы (рис. 2).

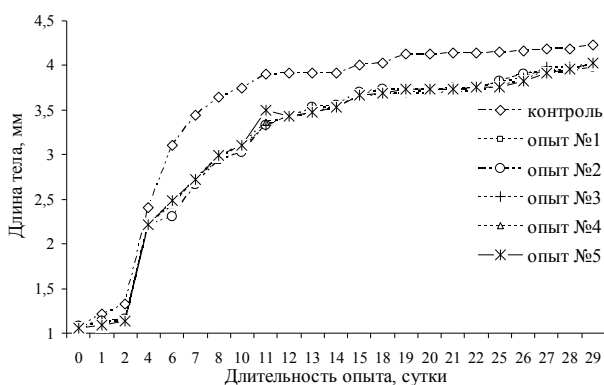


Рис. 1. Длина тела дафний за период опыта.

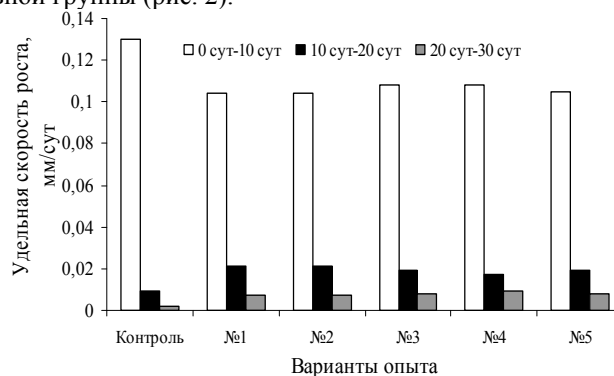


Рис. 2. Удельная скорость роста длины тела дафний.

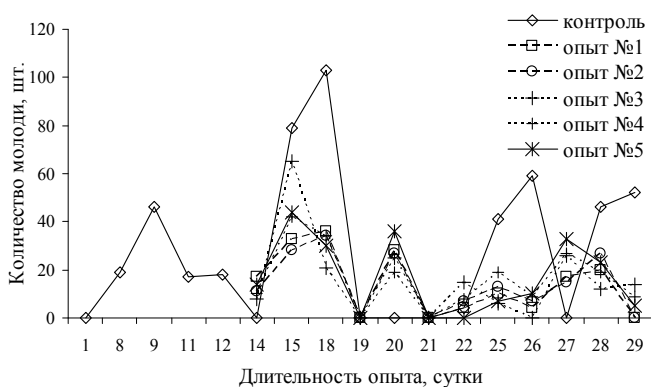
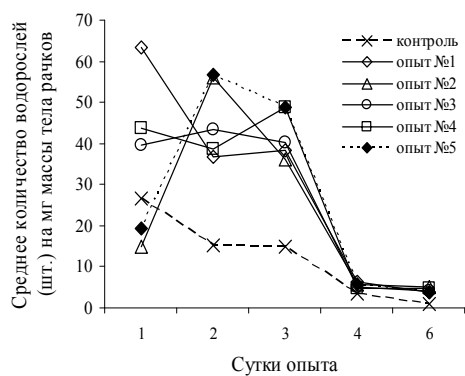


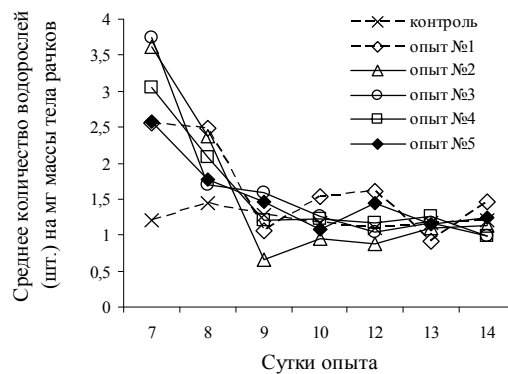
Рис. 3. Количество нарождающейся молоди рачков в разных вариантах опыта в динамике.

больше, чем в третьей. Однако плодовитость рачков во всех опытных пробах была достоверно ниже контроля: на 20-е сутки — на 43–54%, на 30-е сутки — на 55–74%. За 30 суток плодовитость в опытных группах рачков была достоверно ниже контроля на 58.3–65.7% и не зависела от количества внесенной в торф нефти.

Фильтрационная активность. Потребление корма опытными рачками с 1-х по 7-е сутки было в 1.5–2 раза больше, чем контрольными (рис. 4 А). Перед началом генеративного роста рачков и в периоды, предшествующие появлению молоди, происходило увеличение фильтрационной активности: к 9, 15, 26, 30 суткам у контрольных и к 15, 20, 25 суткам у опытных рачков, что свидетельствует о значительных энергозатратах организма на формирование молоди (рис. 4). Во 2 и 3 декадах фильтрационная активность опытных дафний была на уровне контроля с незначительными отклонениями. Тем не менее, опытные рачки отставали в росте от контрольных на протяжении всего опыта.



А



Б

Рис. 4. Изменение фильтрационной активности дафний в водных экстрактах торфа (А — с 1-х по 6-е сутки опыта; Б — с 7-х по 14-е сутки опыта).

Таким образом, исследования показали, что опытные рачки во всех вариантах опыта отставали от контрольных по длине тела и плодовитости, при повышенной пищевой активности, превышающей контроль в 1.5–2 раза, в 1-й декаде опыта. Вероятно, значительная часть энергоресурсов тратилась рачками на детоксикацию НУВ. В итоге опытные рачки не достигали размеров контрольных к окончанию опыта при удельной скорости роста длины тела, превышающей контроль во 2-й и 3-й декадах, а также не смогли реализовать свой репродукционный потенциал.

Вместе с тем коэффициенты корреляции между массой тела, плодовитостью и концентрацией внесенных нефтепродуктов в торф составляли 0.23 и 0.34 соответственно, т.е. не являлись достоверными. Очевидно, что во всех вариантах опыта количество экстрагируемых в воду веществ к 4–5 суткам существенно не отличалось, т.к. отсутствовала выраженная зависимость токсического эффекта от количества внесенной в торф нефти и от её исходного содержания в воде.

Вероятной причиной снижения плодовитости и конечных размеров рачков могло быть ухудшение их физиологического состояния, нарушение деятельности сердца, нервной системы, целостности клеточных мембран, метаболические нарушения (Котелевцев, 1986; Михайлова и др., 1986; Колупаев, 1989; Петухова, 2001), не только под действием нефти, но и под действием неизвестных компонентов, вымываемых в воду из нефтезагрязненного торфа.

Список литературы

- Васильева М.Ю., Михайлова Л.В. Влияние 2-метил 1,3-диоксолана на фильтрационную активность *Daphnia magna* Straus и *Ceriodaphnia affinis* Liljeborg // Актуальные вопросы сельского хозяйства. Тюмень: ТГСХА, 2003. С. 70–73.
- Трофимова М.Г. О повышенной чувствительности *Daphnia magna* Straus к растворам токсиканта в первое время после линьки // Вопросы методик водной токсикологии. Л., 1979. Вып. 144. С. 68–72.
- Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л.: Наука, 1986. 153 с.

- Глазовская М.А., Пиковский Ю.И. Комплексный эксперимент по изучению факторов самоочищения и рекультивации загрязненных нефтью почв в различных природных зонах // Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Тр. III Всес. Совещ. Обнинск. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. С. 185–191.
- Колупаев Б.И. Дыхание гидробионтов в норме и патологии. Казань: Изд. Казанского университета, 1989. 173 с.
- Кодина Л.А. Геохимическая диагностика нефтяного загрязнения почвы // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. 1988. 243 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Лозовой Д.В., Саксонов М.Н., Балаян А.Э., Стом Д.И. Влияние эмульгированных нефтепродуктов на разновозрастных Cladocera // Сибирский экологический журнал. 2006. № 5. С. 619–622
- Методические рекомендации по установлению эколого-рыбохозяйственных нормативов (ПДК и ОБУВ) загрязняющих веществ для воды водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М.: Изд. ВНИРО. 1998. 145 с.
- Михайлова Л.В. Особенности поведения водорастворимой фракции нефти (ВРФН) в модельных опытах // Водные ресурсы. 1986. № 2. С. 125–134.
- Михайлова Л.В., Анисимова С.В., Стругова А.С. Накопление нефтяных углеводородов в различных звеньях пищевой цепи и их связь с биосубстратами // Экспериментальная водная токсикология. Рига: Зинатне, 1986. Вып. 11. С. 168–177.
- Котелевцев С.В., Стволинский С.Л., Бейм А.М. Эколого-токсикологический анализ на основе биологических мембран. М., 1986. 106 с.
- Петухова Г.А., Ковальчук, Е.В. Слотина Н.М. Изучение пределов адаптивных реакций гидробионтов при хроническом действии нефти в возрастающих концентрациях // Мат. межвуз. научн. конф. молодых ученых. Ишим, 2001. С. 15–16.
- Bollag J.M. Gross-coupling of humus constituents and xenobiotic substances // Aquatic and terrestrial humic materials. Ann Arbor, 1983. P. 127–143.
- Khan S.U., Schnitzer M. The retention of hydrophobic organic compounds by humic acid // Geochim. et cosmochim. acta, 1972. Vol. 36. P. 745–754.

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА И ЧИСЛЕННОСТИ РАКООБРАЗНЫХ КРАСНОЗЕРСКОГО РАЙОНА НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

И.В. Моружи, Е.В. Пищенко, С.В. Севастеев, Л.А. Шатова

*Новосибирский государственный аграрный университет,
630039, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, 160, epishenko@ngs.ru*

На территории России учтенная площадь озер, составляет около 20 млн. га. Больше всего их на Северо-западе страны, в Карелии, на Урале, в Западной и Восточной Сибири. Новосибирская область обладает большим озерным фондом, занимая третье место после Тюменской области и Челябинской.

Исследования озер Западно-Сибирской равнины проводятся с начала 20-го века. Множество работ посвящены исследованию структуры зоопланктонных сообществ, а так же её изменению в зависимости от ряда факторов. Однако многообразие таких водоемов, особенности гидрологического и гидрохимического режимов вызывают всё новый и новый интерес исследователей. Возрастающая антропогенная нагрузка, выражающаяся в использовании этих водоемов для выращивания товарной рыбы (песяди и карпа), обуславливает необходимость изучения этих водоемов с целью планирования рыбохозяйственной деятельности и правильного проведения мелиоративных работ.

Наиболее перспективными для освоения являются озера Краснозерского района. Он расположен в центре Кулундинской зоны Западной Сибири. Территория района неоднородна по рельефу. Большая часть, преимущественно возвышенная, расположена на обширном Карасукском увале. Карасукский увал заметно выделяется, поднимаясь над низменностью на 20–30 м. Поверхность его — равнина шириной 50–60 м, полого поднимается к юго-востоку до водораздельного гребня у границы с Алтайским краем на высоте 200–230 м.

К северу местность несколько понижается, появляются черты гривно-лощинного ландшафта, свойственного Барабинской низменности: многочисленные гривы, лощины, сеть котловин, занятых озерами, болотами, типа осоково-тростниковых займищ.

В центре и на севере две цепи лощин пересекают территорию района с северо-востока на юго-запад, по ним проходят пологие заболоченные долины реки. Реки района относятся к области замкнутого стока Обь-Иртышского междуречья.

В пониженной северо-западной части района значительное пространство занято озерами и болотами типа осоково-тростниковых займищ. Озера подразделяются на три категории: первая — соленые и горько-соленые; вторая — слабосоленые и пресные; третья — смешанные озера.

Целью исследования стало определить видовой состав, численность и биомассу гидробионтов.

Материалом исследования стали сборы зоопланктона 32 озер Краснозерского района Новосибирской области. Пробы зоопланктона отбирали малой сетью Апштейна, фиксировали 4%-м формалином с добавлением сахарозы. Биомассу ракообразных определяли исходя из индивидуальной массы каждого вида зоопланктёров по формуле Е.В. Балускиной и Г.Г. Винберга (1979). В основу подсчетов продукции веслоногих ракообразных положен метод П.Г. Петрович, Э.А. Шушкиной и Г.А. Печень (1961) с уточнениями, изложенными в методическом пособии (Методы определения..., 1968). При определении зоопланктонных организмов использовались определители по низшим ракообразным (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964).

Исследования были проведены в октябре–ноябре 2006 г. и феврале–марте 2007 г. Всего было обследовано 32 озера разной площади от 15.5 до 690.4 га Краснозерского района Новосибирской области. Площади озер

были уточнены на момент исследования с использованием Программы Google по снимкам с космических станций проведенных августе 2006 г.

Таблица 1. Видовой состав ракообразных исследованных озер

Озеро	<i>Chydorus sphaericus</i>	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Daphnia pulex</i>	<i>Daphnia magna</i>	<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	<i>Macrothris hirsuticornis</i>	<i>Moina macro-pora</i>	<i>Bosmina longirostris</i>	<i>Scapholeberis micramata</i>	<i>Alona affinis</i>
Абаково	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-
Букашкино	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-
Веселое	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Глубокое	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Голенское	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
Деревенское	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Заворотное	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
Карасево	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Колотухино	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-
Куринастое	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	+
Лебяжье	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
Льяное (Лобино)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Льяное (Конево)	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
М.Коневское	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-
Митино	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Носково	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Половинное	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
Раны	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
Рыбное	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
Рыбное (Конево)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Сарпайкино	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Светловское	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
Сибирское	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
Сидорово	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-
Топкое	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-
Урюпинское	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Чистенькое	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
Чистое	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-

В результате исследования было установлено, что количество таксонов ветвистоусых ракообразных в озерах Краснозерского района Новосибирской области составляло 12 (табл.). В видовом составе в большинстве исследованных водоемов преобладали *Daphnia longispina*, *D. pulex* и *Bosmina* sp. Однако в некоторых озерах ветвистоусые были представлены одним видом. Например, в оз. Деревенское — *Diaphanosoma brachyurum*. Достаточно часто в озерах Краснозерского района встречается *Daphnia magna*. Кроме того, в отдельных водоемах найдены *Chydorus sphaericus* и *Scapholeberis micramata* (оз. Малое Коневское), *Alona affinis* (оз. Куринастое).

В озерах площадью до 50 га в структуре зоопланктона численность Cladocera составляла 35.8% с колебаниями от 2.4 до 87.3%. В то же время, при формировании биомассы Cladocera играли основную роль, составляя более 99%. Наиболее высокой была биомасса *Daphnia pulex* в оз. Коневое 11.0 г/м³, в оз. Абаково основу биомассы составляли *Bosmina* (2.47 г/м³) и *Ceriodaphnia reticulata* (3.76 г/м³). В группе озер площадью от 56.6 до 90.8 га в численность организмов в сообществе зоопланктона составляло 175.76 тыс./м³. По численности так же преобладали Cladocera, составляя в среднем по водоемам 138.33 тыс./м³. В отдельных озерах, таких как Льяное (адм. Лобино) их численность составляла 900 тыс./м³, в оз. Глубокое — 141,83 тыс./м³.

Однако в озерах площадью 100–150 га Cladocera теряет свою руководящую роль и только в оз. Половинное и Чистое отмечено их обилие при частоте встречаемости 65.48 и 83.58%, их численность составляла 68.3 и 56.0 тыс./м³.

Список литературы

- Балушкина Е.В, Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1979. С. 58–72.
 Бенинг А.Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси: Грузмедгиз, 1941.
 Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высш. шк., 1960. 189 с.
 Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л.: Наука, 1964. 328 с.

ЗООПЛАНКТОН ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ ОСТРОВА БЕРИНГА (КОМАНДОРСКИЕ ОСТРОВА)

А.А. Новичкова

МГУ им. М.В.Ломоносова, Биологический факультет,
 119991 г. Москва, Ленинские Горы, д. 1, корп. 12, E-mail: anna.hydro@gmail.com.

До недавнего времени пресноводной биоте Командорских островов в целом, и острова Беринга в частности, уделялось крайне мало внимания. За всю историю существования Командор проведено всего три работы,

прямо или косвенно касающиеся изучения зоопланктона внутренних водоемов (Lilljeborg, 1887; Куренков, 1970; Вехов, 1973). В 2011 г., при поддержке конкурса ПРООН/ГЭФ «Укрепление морских особо охраняемых территорий России» начаты работы по изучению планктофауны внутренних водоемов острова Беринга.

Работу проводили в августе 2011 г. Исследованы разные типы стоячих водоёмов: крупные озера, болота и небольшие постоянные водоёмы. Материал собран в 37 водоёмах, в каждом из них изучены основные биотопы: центральная часть (пелагиаль) и прибрежная зона; различные типы зарослей макрофитов; придонный слой воды и верхний слой донного субстрата. Пробы собирали по стандартным методикам.

В ходе исследований обнаружено 45 видов планктонных ракообразных, из которых 38 впервые указаны для Командорского архипелага, 6 — для Дальнего Востока и Камчатки, 2 — для России (*Eurycercus* (*Eurycercus*) *longirostris* Hann, 1982; *Pseudonychocamptus paraproximus* Lang, 1965). Следует отметить, что подавляющее большинство отмеченных видов не являются истинно планктонными. Их жизнедеятельность тесным образом связана с особыми условиями, характерными для побережья. Это и бентические виды, адаптированные к обитанию в том или ином типе грунта, и фитофильные виды, приуроченные к отдельным типам растений или, наоборот, к любым зарослям, и некоторые виды открытой литорали. Учитывая такое широкое разнообразие жизненных форм, зачастую очень сложно однозначно определить принадлежность вида к той или иной экологической группировке. В прибрежном планктоне преобладают так называемые факультативно планктонные формы, обитающие, как на дне, так и в толще воды, причём перемещение организмов из одной среды в другую может быть и активным, и пассивным. Сообщая в себе признаки планктонных и донных организмов, факультативно планктонные формы могут быть отнесены к категории планктобентосных.

Помимо голарктических и палеарктических (евразийских) видов, вклад в фауну зоопланктона острова Беринга вносят и неарктические (североамериканские) представители, а также присутствуют виды, приуроченные непосредственно к Берингской провинции. Характерно, что наряду с пресноводными видами в некоторых водоёмах в придонном слое воды также встречаются солоноватоводные (*Mesochra pygmaea* (Claus, 1863), *Mesochra rapiens* (Schmeil, 1894), *Onychocamptus mohammed* (Blanchard & Richard, 1891)) и даже морские представители гарпактиоид (*Huntemannia jadensis* Poppe, 1884, *Pseudonychocamptus paraproximus* Lang, 1965, *Zaus goodsiri* (Brady, 1880)). Морские виды встречаются в ряде водоемов, в той или иной мере подверженных осолонению. Большинство из них расположены на месте древних океанических лагун и имеют засоленный донный грунт, вызывающий осолонение придонного слоя воды. Также, морская вода может проникать в большинство крупных озер по соединяющим их с морем рекам в ходе нагонных и штормовых процессов.

В целом, фауну внутренних водоемов острова Беринга можно охарактеризовать как крайне бедную. В большинстве водоемов низкие показатели как видового богатства, так и разнообразия; количество видов, обитающих в одном водоеме не превышает 14, и в среднем составляет 6–7 видов ракообразных. Средняя численность зоопланктона также невысока — в среднем 30 экз./л.

Фауна ракообразных в водоемах складывается в равной степени из ветвистоусых и веслоногих ракообразных, как по численности, так и по числу видов, однако среди копепод чаще встречаются «монодоминанты», в то время как кладоцеры образуют комплексы, как например *Daphnia*+*Chydorus*+*Bosmina*, которые играют роль доминантов в сообществе.

С помощью модифицированного для зообентоса и зоопланктона метода Браун-Бланке была проведена попытка выделить основные типы видовых группировок зоопланктона. Результаты не позволили однозначно говорить о существовании каких-либо строгих ассоциаций видов, однако несколько упорядочили данные и позволили выделить основные доминантные группировки среди наиболее массовых видов. Однако поскольку общее видовое разнообразие в водоёмах крайне низкое, вряд ли можно вообще говорить о наличии конкретных комплексов организмов. Поскольку видовое богатство очень мало, разнообразие проявляется лишь на уровне родов, а не видов, а наличие обособленных биотопов сомнительно в изученных нами водоемах, то фауна большинства водоемов носит «смешанный» характер и представляет из себя в целом единый фаунистический набор, в большей или меньшей степени представленный в разных озерах.

По-видимому, с точки зрения зоопланктонных комплексов, все изученные водоемы можно разделить на 4 группы:

1. Водоемы, где доминантным видом является *Daphnia longispina* O.F. Mueller, 1785, обычно вместе с *Chydorus* sp., видами рода *Bosmina* и зачастую *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851). К такому типу можно отнести приблизительно 1/3 всех встреченных водных объектов. Это преимущественно типичные мелкие тундровые водоемы, расположенные неподалеку от крупных озер или в заболоченных распадках между сопками.

2. Водоемы, где единственным доминантным видом является *Chydorus* sp., причём на его долю приходится более 90% от общей численности. Такие сообщества ранее уже были описаны в литературе — это водоемы с крайне неблагоприятными условиями обитания, к которым может приспосабливаться только представители рода *Chydorus*. Подобными водоемами, например, являются многие каровые озера и запруды горного Алтая (Belyaeva, 2003).

3. Водоемы, где доминирующий комплекс составляют *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 и различные виды гарпактицид (*Huntemannia jadensis*, *Onychocamptus mohammed* и другие). Очевидно, что это наиболее подверженные осолонению водоемы — крупные Лодыгинское и Шангинское озера, а также несколько относительно больших водоемов, расположенных в этом же бассейне. Эти водные объекты принадлежали единой озерной системе, которая сформировалась на месте древнего морского залива. Однако стоит заметить, что более мелкие водоемы этой системы по данной классификации относятся к первой группе, где преобладают Cladocera. По-

видимому, отчленившиеся мелкие озера менее подвержены приливным и нагонным явлениям, более обособлены и потому в них формируется своя фауна.

4. К последней же группе мы отнесли все остальные водоемы, в которых доминирующую роль играют один или два вида, не относящиеся к массовым, а встречающиеся в малом количестве озер, но занимающие в них лидирующие позиции по обилию. К таким видам можно отнести *Eurycercus glacialis* Lilljeborg, 1887, *Alona werestschagini* Sinev, 1999, *Drepanothrix dentata* (Euren, 1861), *Diaptomus glacialis* Lilljeborg, 1889, *Sinodiaptomus sarsi* (Rylov, 1923) и некоторые другие.

В итоге, полученные данные послужили не только первым шагом к инвентаризации видового состава беспозвоночных озер и рек ГПБЗ «Командорский», но и обозначили широкий круг вопросов, важный с эколого-фаунистической и биогеографической точек зрения.

Список литературы

- Вехов Н.В. Зоопланктон пресных и солоноватых вод острова Беринга (Командорские острова) // Зоологический журнал 1973. Т. 52(2). С. 185–190.
- Куренков С.И., 1970. Красная озера Саранного (Командорские острова) // Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр. 1970. Т. 78. С. 49–60.
- Belyaeva M.A., Littoral Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from the Altai mountain lakes, with remarks on the taxonomy of *Chydorus sphaericus* // Arthropoda Selecta. 2003. Vol. 12 (3–4). P. 171–182.
- Lilljeborg W. On the Entomostraca collected by Mr. Leonard Stejeneger on Bering Island 1882-1883 // Proc. U. S. N. Museum. 1887. Vol. 10. P. 154–156.

ЗООПЛАНКТОН ЛЕСНЫХ ОЗЕР БЕЛОРУССКОГО ПООЗЕРЬЯ

А.Л. Палаш

ГНПО "НПЦ НАН Беларуси по Биоресурсам",
220072 Минск, ул. Академическая, 27, Беларусь, E-mail: apalash@mail.ru

На сегодняшний день основное внимание приковано к крупным логическим объектам, которые значимы в хозяйственном отношении. В тоже время, ряд водоемов остаются слабоизученными. К таким водоемам принадлежат малые озера, подвергающиеся антропогенному и природному закислению (Лазарева, 2009). Это в первую очередь представляет интерес в связи с тем, что малые озера быстрее реагируют на любые изменения в среде извне, чем крупные озера, т.к. имеют большую площадь водосбора по отношению к площади зеркала воды.

Таким образом, влияние факторов на структурные показатели зоопланктона изучены недостаточно, что особенно заметно на лесных озерах изначально принадлежавших к одному типу и происхождению.

В качестве модельных водоемов мы исследовали 4 лесных озера, относящихся к числу мелководных водоемов (максимальная глубина в центре озера — до 4.5 м) сплавинного типа. Их котловины представляют понижения рельефа, оставленные ледником. Прозрачность воды составляет в среднем 1.1 м. Котловина округлой формы. Во всех озерах берега сплавинные, заторфованные. Характерной растительностью является береза, сосна, багульник, сфагнум, клюква болотная, осока, росянка круглолистная и т.д.

За исключением оз. Лесное-2 озера относятся к бессточным водоемам. Активная реакция воды нейтральная (рН = 8.3–7.64), за исключением оз. Лесное-4, где рН = 6.67–4.88. Общая минерализация воды низкая. TDS от 1 до 9, за исключением оз. Лесное-2 (TDS 45–90).

Для сбора проб зоопланктона мы использовали модифицированный микробентометр МБ_ТЕ (Травянку, 1968), сеть Джеди с ситом № 76, также были взяты пробы на поверхности сплавин озер, которые отбирали с помощью микробентометра МБ-ТЕ.

Все пробы фиксировались 4% формалином, обработку проб проводили в камере Богорова по общепринятой методике (Киселев, 1980).

Для оценки структуры зоопланктоценозов и их динамики учитывали число видов и их численность, индекс Шеннона-Винера, индекс доминирования Симпсона, индекс Маргалефа, показатель видового сходства Чекановского-Серенсена, рассчитанный по качественным и количественным данным (Лебедева, 1999).

В результате исследований было найдено 32 видов Cladocera и 12 Copepoda, большинство из которых являются эврибионтными. В оз. Лесное-4 был найден варитет *Diaphanosoma brachyurum* (*D. brachyurum megalops*) (Lilljeborg, 1900).

В отобранных образцах за 2009–2011 гг. численность видов сильно варьировала. Наибольшие биомассы получены в период массового развития таких крупных видов, как: *Acanthocyclops languidus* (Sars, 1863), *Simocephalus vetulus* (Müller, 1776), *Polyphemus pediculus* (Linne, 1778). Здесь мы тоже должны отметить, что в оз. Лесное-2 видовой состав зоопланктона был близок к видовому составу слабоэвтрофного оз. Обстерно, в которое имеет сток воды. Наибольшие перестройки в структуре сообщества происходит в многоводный период. В период низкой воды сообщество более стабильно.

Пробы отобранные на сфагнуме сплавин на расстоянии 1 м от края показали наличие там *Ceriodaphnia quadrangular* (Müller, 1785), *Alona rectangula* (Sars, 1862), *Alona guttata* (Sars, 1862), *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), *Alonella excisa* (Fischer, 1854), *Canthocampus staphylinus* (Jurine, 1820), доминантом были копеподидные стадии *Harpacticoida*.

Средние значения индекса Шеннона по численности были невелики и находились в пределах от 1.31 до 1.95. Индекс доминирования Симпсона 0.18 до 0.35. Показатель видового сходства Чекановского-Серенсена,

рассчитанный по количественным и качественным данным был крайне низкий от 0.002 до 0.298. Все эти показатели для микробентометра, несмотря на доминирование меньшего числа видов в придонном слое воды, практически были идентичны показаниям для сетных проб. Кластеризации водоемов по их гидрохимическим показателям (P, Fe, NO₃, NH₄, Cl, Ca, Mg) четко показало их различия, как и в случае кластеризации по видовому составу, где отдельным кластером, как и предполагалось, находится оз. Лесное-4 с более кислой реакцией среды. Также в отдельный кластер попало оз. Лесное-2, имеющее сток в слабоэвтрофный водоем.

Использование реакции зоопланктона для диагностики состояния озер еще недостаточно изучены. Поэтому исследование малых лесных озер представляет интерес связи с тем, что подобные перестройки возможны и в водоемах городской черты, которые на определенной стадии могут стать необратимыми.

Список литературы

- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов: в 2 кн. Л.: Наука, 1980. Т.1: Вводные и общие вопросы планктологии. 1980. 657 с.
- Лазарева В.И. Экология зоопланктона разнотипных водоемов бассейна верхней Волги. Тольятти, 2009.
- Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. Биоразнообразия и методы его оценки: Учебное пособие. М: Изд. Моск. ун-та, 1999. 95с
- Травянка В.С. Евдокимова Л.В. Микробентометр МБ-ТЕ // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4, № 1. С. 94–96.

РЕАКЦИЯ ПЛАНКТОННЫХ КОПЕПОД *EUDIAPTOMUS* SPP. НА ПРЕСС ПЕЛАГИЧЕСКИХ ХИЩНИКОВ

А.Ф. Пастернак¹, В.Н. Михеев²

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва 117997, Нахимовский проспект, д. 36;
pasternakanna@hotmail.com

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Ленинский проспект, д. 33;
vicnikmik@gmail.com

В настоящее время широко признается, что хищничество не только важнейший экологический фактор, но и фактор отбора, определяющий эволюцию целого ряда адаптаций в популяциях пелагических животных, как в поведении (Gliwicz, 1986, 2003) и морфологии (Havel, 1987), так и в стратегиях жизненных циклов (Reznick et al., 1990). Планктонными копеподами питаются многие позвоночные и беспозвоночные хищники. Чаще всего, наибольшая смертность планктонных копепод связана с выеданием рыбами. Биотоп планктонных животных — прозрачная трехмерная среда, в которой практически нет укрытий от хищников. Планктонные организмы используют ряд способов или избежать хищников, или, по крайней мере, снизить риск, исходящий от них. Миграция в более глубокие слои воды при возрастании концентрации и активности хищников в верхних слоях — наиболее распространенный способ оказаться вне досягаемости хищников (Zaret, Suffern, 1976; Lampert, 1993). При впадении в диапаузу планктеры не только уходят в глубину, но и снижают двигательную и метаболическую активность (Hirche, 1996; Pasternak, Schnack-Schiel, 2001), что делает их еще менее заметными (Greene, 1986; Bagoien et al., 2001). У ряда видов зоопланктона в присутствии хищников развиваются морфологические защитные структуры (predatory inducible defenses), затрудняющие поедание этих организмов. Все это — «упреждающие» способы защиты. Такие планктонные рачки как кладоцеры включают в свой арсенал все перечисленные способы защиты, однако для копепод, другой важнейшей группы пресноводных планктонных ракообразных, морфологические защитные образования неизвестны. Их выручают суточные миграции, диапауза и реакции избегания хищника (escape response). Однако учитывая большую разницу в размерах и скорости плавания копепод и рыб, можно полагать, что реакция избегания не слишком эффективна против таких хищников.

Копеподы сем. Diaptomidae широко распространены в озерах, водохранилищах и даже медленно текущих реках. Они служат кормом личинкам, малькам и взрослым особям многих пресноводных рыб. Было показано, что при наступлении неблагоприятных условий большинство видов этого семейства образуют покоящиеся (диапаузирующие) яйца (Hairston, Van Brunt, 1994). К таким условиям относятся пересыхание или вымерзание водоемов, экстремальные изменения температуры, сезонное усиление пресса хищников или конкуренции. Диапауза может наступать и на стадии старших копеподитов и взрослых копепод (Алексеев, 1990; Zeller et al., 2004). Два морфологически и экологически близких вида сем. Diaptomidae, *Eudiaptomus gracilis* (Sars) и *E. graciloides* (Lill.), распространены по всей Европе, нередко совместно населяя один и тот же водоем. Ранее нами было показано, что осенью самки *E. graciloides* из подмосковного оз. Глубокое переходят от продукции субитанных к продукции покоящихся яиц (Pasternak, Arashkevich, 1999). Зимой самки сами впадают в диапаузу (Щербakov, 1956, 1967; Pasternak, Arashkevich, 1999). Диапауза в осенне-зимний сезон связана с уменьшением продолжительности светлого времени суток, снижением температуры воды и ухудшением пищевых условий. Летом старшие копеподитные стадии (CIV и CV) этого вида могут тоже впасть в диапаузу (Pasternak, Arashkevich, 1999). Этот тип диапаузы связан с усилением пресса хищников и повышением температуры эпилимниона. Как избегает хищников в период их обилия близкородственный вид *E. gracilis*? Известно, что этот вид не образует покоящихся яиц осенью, и зимой у него не обнаружено диапаузирующих половозрелых особей (Santer et al., 2000; Zeller et al., 2004).

Целью нашей работы было: 1) исследовать и сравнить способы избегания хищников в период их обилия близкородственными видами копепод, *E. graciloides* и *E. gracilis*; 2) выявить, насколько жестко закреплены

стратегии избегания хищников в поведенческом репертуаре этих двух видов (т.е., будут ли сохраняться эти стратегии при изменении внешних условий).

Летняя диапауза у *Eudiaptomus graciloides*. Феномен накопления четвертых и пятых копепоидитных стадий (CIV и CV) *E. graciloides* в середине лета в планктоне мезотрофного оз. Глубокого был описан И.Ю. Феневой (1979). Автор предположила, что в этот время происходит задержка в развитии старших стадий. Мы высказали и проверили гипотезу, что эта задержка — проявление летней диапаузы. Сезонные сборы зоопланктона в 1995 г. подтвердили, что непропорционально долго, почти все лето, в популяции *E. graciloides* доминируют CIV и CV. Детальный анализ вертикального распределения показал, что в конце мая все копепоиды находились в верхнем 5-метровом слое. С начала июня началось опускание CIV и CV в мета- и гипolimнион, где они и находились до середины августа, после чего вновь поднялись в эпилимнион. Погрузившиеся в июне в глубинную особь не содержали пищи в кишечнике, но имели значительно больше жировых капелек в теле, чем оставшиеся в поверхностном слое особи тех же стадий. Визуальные наблюдения подкреплены количественным анализом содержания жира: в июне у CIV из слоя 5–10 м оно вдвое выше, чем у животных, оставшихся в верхнем 0–5 м слое. В середине июля это соотношение за счет активного питания в верхнем слое выравнивается. К середине августа липидные запасы животных, питающихся в поверхностном слое, более чем вдвое превышают запасы особей в глубине, которые поддерживают метаболизм за счет накопленных ранее резервов.

В экспериментах обнаружена задержка в развитии старших копепоидитных стадий, выловленных летом из мета- и гипolimниона. При температуре обитания (10 °C) они развивались в 4.7 раз медленнее, чем соответствующие стадии из поверхностного слоя при 20 °C. Согласно обычной температурной зависимости (Винберг, 1968), скорость развития должна была бы различаться лишь в 2–2.5 раза. Другие стадии развития (яйца, науплии I–III стадий) подчинялись нормальной температурной зависимости.

Накопление старших возрастных стадий в популяции, аккумуляция старшими стадиями липидных резервов и опускание этих стадий в глубокие слои воды, задержка в развитии служат признаками диапаузы. Ухудшение условий питания (снижение биомассы фитопланктона, возрастание численности главных конкурентов — *Cladocera*), усиление пресса хищников (Voikova, 1986), возрастание температуры в поверхностном слое могут непосредственно влиять на переход от активного развития к диапаузе. Температура воды в верхнем 0–5 м слое оз. Глубокого большую часть лета 1995 г. держалась около 20 °C, что не является экстремальной температурой для *E. graciloides* (Jiménez-Melero et al., 2005). Несмотря на заметное снижение биомассы фитопланктона в июне по сравнению с «цветением» в мае, практически 100% рачков из верхнего слоя содержали пищу в кишечнике в течение всего лета. Таким образом, наиболее вероятной причиной наступления диапаузы у старших стадий летом служит усиление пресса хищников — планктоядных рыб.

Суточные миграции у *E. gracilis*. По аналогии с *E. graciloides*, мы предположили, что старшие копепоидиты *E. gracilis* в период летнего усиления пресса хищников также впадают в диапаузу. Для проверки этого предположения были проанализированы детальные сезонные сборы зоопланктона из центральной (наиболее глубокой, 22 м) части мезотрофного оз. Валлерзее (Австрия), выполненные в 1999 г. днем и ночью. Ни накопления в популяции старших возрастных стадий, ни существенного заглубления ядра популяции мы не обнаружили. Весной концентрация хищников в озере была невысока, а с начала июня до середины лета пресс хищников, в основном, личинок окуня (*Perca fluviatilis*) на популяцию стал значительным. До достижения рыбами размера в 10–12 мм они питались в основном на *E. gracilis*, выедая, по нашим данным, до 40% численности копепоидитов. По результатам дневных сборов в глубокой части озера, численность популяции *E. gracilis* в начале лета резко падала. Если бы главной причиной такого падения было уничтожение копепоидитных стадий, то популяция восстанавливалась бы постепенно, начиная с младших стадий. Однако в начале августа отмечено резкое возрастание численности одновременно всех копепоидитных стадий (более чем в 8 раз за две недели). Это навело на мысль, что снижение численности в центральной части озера в начале лета было связано со сменой дневного местообитания, а не только с гибелью части популяции от хищников. Но увеличения концентрации рачков в глубине днем в центре озера в этот период не обнаружено. При этом общая численность старших возрастных стадий рачков (C IV–V, самцы и самки) в столбе воды днем была вдвое ниже, чем ночью. Численность младших копепоидитов была лишь на 10–20% ниже, а численность науплиев днем и ночью не различалась. В поисках мест концентрации старших стадий был выполнен ряд разрезов от центра озера к берегу. В то время как днем в центре озера придонный слой был крайне обеднен, ближе к берегу (на глубине 5–6 м) были обнаружены плотные придонные скопления рачков старших возрастных стадий. Таким образом, ночью основная масса копепоид находилась в поверхностном слое в центральной части озера, а днем они, погружаясь, перемещались ближе к берегу и накапливались у дна. Горизонтальные миграции неоднократно отмечались у кладоцер. В нашем случае, максимум концентрации старших стадий отмечался ночью в центральной глубокой части озера, а днем — на станциях, отстоящих от глубоководной части на 750–1500 м. Трудно представить, что мелкие планктонные животные, обладающие сравнительно небольшой скоростью плавания, могли в течение менее чем полусуток переместиться на расстояние около километра. Возможно, повышение освещенности заставляло копепоид покинуть эпилимнион и погрузиться в слой, где их могло подхватить направленное к берегу течение с полусуточной периодичностью (Shimizu et al., 2007)

Изменчивость стратегий избегания хищников. *E. graciloides*. Аккумуляция старших копепоидитов в популяции *E. graciloides* в летнее время отмечалась в озере Глубоком в течение четырех лет сезонных наблюдений. По всей вероятности, летняя диапауза — характерная черта жизненного цикла вида в этом озере. Анализируя сезонную динамику численности *E. graciloides* в оз. Кривом (Иванова, 1975), мы пришли к выводу, что там

популяция непрерывно развивается в течение всего лета, не впадая в диапаузу. Действительно, ни продолжительного увеличения доли отдельных стадий развития в популяции, ни погружения старших стадий в гипolimнион в оз. Кривом не наблюдалось. Два максимума размножения (конец мая – июнь и конец июля – начало августа) отстоят друг от друга не более чем на 2 месяца. Это — обычное время генерации у данного вида при температуре 15–16 °С, характерной для верхнего слоя оз. Кривого летом.

Хотя мы не обнаружили суточных миграций у *E. graciloides* в оз. Глубоком, этот вид, также как *E. gracilis*, может совершать суточные миграции в ответ на присутствие хищников (Jamieson, 2005). Диапауза, наиболее радикальный способ переживания неблагоприятных условий, в энергетическом выражении стоит гораздо больше, чем суточные миграции. Возможно, при не слишком высоком уровне угрозы *E. graciloides* ограничивается суточными миграциями, и, вероятно, такой способ защиты использовался популяцией из озера Кривого.

***E. gracilis*.** Численность окуня, основного хищника, питающегося в первую половину лета сначала науплиями, а затем копеподами *E. gracilis*, существенно возросла за последние 20 лет в результате реолиготрофикации оз. Валлерзее. Стандартные сборы зоопланктона, проведенные на станции в центре озера в 1989 г., когда численность окуня была низка, и в 1999 г., когда она увеличилась, позволили сравнить сезонную динамику и миграционную активность *E. gracilis* в периоды с высоким и низким прессом хищников — личинок окуня.

При низкой численности окуня популяция *E. gracilis* развивалась в поверхностном слое в течение всего весенне-летнего периода. Существенных суточных миграций не было. В дневное время наблюдалось лишь незначительное (на 2–3 м) заглубление старших копеподитных стадий. Также мы не обнаружили миграций весной 1999 г., пока личинки окуня не достигли размеров, позволяющих им успешно питаться *E. gracilis*. Таким образом, суточная миграционная активность *E. gracilis* в периоды с низкой численностью окуня (в масштабах как сезонов, так и лет) была выражена слабо.

В период с высокой численностью окуня старшие стадии рачков демонстрировали высокую миграционную активность, собираясь днем у дна вблизи берега, а ночью — в поверхности в центре озера. Примечательно, что подъема *E. gracilis* ночью к поверхности не было в полнолуние при ясном небе. Вероятно, при таком освещении они были бы в верхнем слое слишком заметны для рыб. Таким образом, даже в масштабе суток копеподы меняют свое поведение в соответствии с уровнем опасности.

С чем связано возникновение диапаузы у видов р. *Eudiaptomus*? Почему один из двух близкородственных видов при избегании неблагоприятных условий использует диапаузу, а другой нет? Наши визуальные оценки показали, что объем жира, накопленного старшими стадиями *E. graciloides*, погружившимися летом в глубину, в 1.5–2 раза превышает объем жира у *E. gracilis*. Сходные различия наблюдались и в осеннее время между самками двух видов. Вероятно, физиологические особенности *E. gracilis* не позволяют ему создать запас липидов, сходный с *E. graciloides* и достаточный для переживания неблагоприятных условий в состоянии диапаузы.

Возможно, причина различий кроется в происхождении двух видов. Хотя эти виды часто совместно населяют озера умеренной полосы, особенно в северной Германии, Польше, на юге Скандинавии, лишь *E. graciloides* обитает в озерах полярной зоны (Nauwerck, 1980). Анализируя распределение *E. graciloides* в Европе, автор высказал предположение, что этот вид — недавний иммигрант с востока, и его жизненный цикл приспособлен к континентальному климату, а именно — к выживанию в течение длинной холодной зимы при недостатке корма. Диапауза помогает *E. graciloides* пережить неблагоприятный период и синхронизирует развитие популяции, обеспечивая размножение и рост молоди в короткий сезон высокой продукции фитопланктона. *E. gracilis* не заходит столь далеко на север, но обычно доминирует в южной части Европы. Размер кладок и скорость развития у него несколько выше, чем у *E. graciloides* при той же температуре (Zeller et al., 2004). Это можно объяснить тем, что энергию, полученную при питании, *E. gracilis* расходует в основном на рост, развитие и размножение, сводя к минимуму накопление резервных липидов. Диапауза в отсутствие достаточных энергетических резервов невозможна, и *E. gracilis* избегает сильного пресса хищников, совершая суточные миграции.

Проявления оборонительного поведения, обнаруженные у двух близких видов копепод, будь то диапауза или вертикальные и горизонтальные миграции, изменяются в соответствии со степенью угрозы, исходящей от хищников или от каких-либо других неблагоприятных обстоятельств.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 10-04-00386а и 11-04-00136а).

Список литературы

- Алексеев В.Р. Диапауза ракообразных: Эколого-физиологические аспекты. Москва, Наука. 1990. С. 144.
Винберг Г.Г. Методы определения продукции водных животных. Минск, Высшая Школа. 1968. С. 219.
Иванова М.Б. Планктонные ракообразные. Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое. Ленинград, Наука. 1975. С. 76–90.
Фенева И.Ю. Динамика популяции в мезотрофном озере Глубоком. Зоол. Журн. 1979. Т. 58 (1): 642–1655.
Щербаков А.П. Продуктивность зоопланктона в озере Глубоком. Рачковый планктон. Труды ВГБО. 1956. Т. 7: 237–270.
Щербаков А.П.. Озеро Глубоком. Москва, Наука. 1967. С. 118.
Bagoien E., Kaartvedt S., Aksnes D.L., Eiane K. Vertical distribution and mortality of overwintering *Calanus*. Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46, 1494–1510.
Boikova O.S. Feeding of fish in Lake Glubokoe. Hydrobiologia. 1986. V. 141, 95–112.
Gliwicz M.Z. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. Nature 1986. V. 320: 746–748.

- Gliwicz M.Z. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals. Int. Ecol. Inst. Nordbunte Oldendorf/Luhe, Germany. 2003. P. 209.
- Greene C.H. Patterns of prey selection: Implications of predator foraging tactics. Am. Nat. 1986. V. 128: 824-839.
- Hairston N.G., Van Brunt R.A. Diapause dynamics of two diaptomid copepod species in a large lake. Hydrobiologia. 1994. V. 292/293: 209–218.
- Havel J.E. Predator-induced defenses: a review. Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press New England, Hanover, USA and London, UK. 1987. Pp: 263–278.
- Hirche H.-J. Diapause in the marine copepod, *Calanus finmarchicus* – a review. Ophelia. 1996. V. 44: 129–143.
- Jamieson C.D. Coexistence of two similar copepod species, *Eudiaptomus gracilis* and *E. graciloides*: the role of differential predator avoidance. Developments in Hydrobiology. 2005. V. 180: 191–202.
- Jiménez-Melero R., Santer B., Guerrero F. Embryonic and naupliar development of *Eudiaptomus gracilis* and *Eudiaptomus graciloides* at different temperatures: comments on individual variability. J. Plankton Res. 2005. V. 27 (11): 1175–1187.
- Lampert W. Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator avoidance hypothesis. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1993. V. 39: 79–88.
- Nauwerck A. Die Verbreitung der Familie Diaptomidae Sars in Nordschweden. Arch. Hydrobiol. 1980. V. 89: 247–264.
- Pasternak A.F., Arashkevich E.G. Resting stages in the life cycle of *Eudiaptomus graciloides* (Lill.) (Copepoda: Calanoida) in Lake Glubokoe. Journ. Plankton Res. 1999. V. 21 (2): 309–325.
- Pasternak A., Schnack-Schiel S.B. Feeding patterns of dominant Antarctic copepods: an interplay of diapause, selectivity and availability of food. Hydrobiologia. 2001. V. 453/454: 25–36.
- Reznick D.A., Bryga H., Endler J.A. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. Nature. 1990. V. 346: 357–359.
- Santer B., Blohm-Sievers E., Cáceres C.E., Hairston N.G., Jr. Life-history variation in the coexisting freshwater copepods *Eudiaptomus gracilis* and *Eudiaptomus graciloides*. Arch. Hydrobiol. 2000. V. 149 (3): 441–458.
- Shimizu K., Imberger J., Kumagai M. Horizontal structure and excitation of primary motions in a strongly stratified lake. Limnol. Oceanogr. 2007. V. 52(6): 2641–2655.
- Zaret T.M., Suffern J.S. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. Limnol. Oceanogr. 1976. V. 21: 804–813.
- Zeller M., Jiménez-Melero R., Santer B. Diapause in the calanoid freshwater copepod *Eudiaptomus graciloides*. J. Plankton Res. 2004. V. 26: 1379–1388.

УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЮЖНОГО БАЙКАЛА.

Е.В. Пислегина

Научно-исследовательский институт биологии ФГБОУ ВПО «ИГУ»,
г. Иркутск, ул. Ленина, 3, а/я 24, Helga_64@mail.ru

Зоопланктон глубоководной части (пелагиали) оз. Байкал состоит, в основном, из представителей ракообразных. Эпишура (*Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida)) — эндемичный растительноядный рачок, который в разные годы и в разные сезоны года может составлять от 80 до 99% численности и биомассы зоопланктона (Афанасьева, 1977). К постоянному компоненту пелагического зоопланктона оз. Байкал относится холодолюбивый палеаркт циклоп *Cyclops kolensis* Lill. (Copepoda, Cyclopoidea) — хищник с третьей копеподитной стадии. Остальные виды циклопов обитают в прибрежно-соровой зоне. В урожайные по циклопу годы в период максимального развития (август–сентябрь) в пелагиали его доля может составить от 80 до 90% (Мазепова, 1978). Представители Cladosega, как более теплолюбивые виды, встречаются в пелагиали озера Байкал не каждый год в период с августа до ноября и составляют 1–12% от общей биомассы зоопланктона (Атлас ..., 1995).

Зоопланктон глубоководной части у западного и восточного побережий оз. Байкал характеризуется эндемизмом его представителей, своеобразной трофической структурой, напряженностью пищевых взаимоотношений и четко выраженной межгодовой изменчивостью (Пислегина, 2009).

В настоящей работе представлена динамика планктонных ракообразных у западного (ст. № 1, пос. Большие Коты) и восточного побережий (ст. № 7, р-н сброса сточных вод БЦБК) Южного Байкала в 2010–2011 гг., а также условия для их развития.

Материал и методы. Материалом для проведения работы послужили данные сборов проб сетного зоопланктона, отбора проб воды на содержание хлорофилла «а», некоторых гидрологических показателей (температура и прозрачность), проведенных у западного и восточного побережий Южного Байкала в июле 2010–2011 гг.

Координаты станций отбора планктонных проб определены по спутниковому навигационному прибору GPS-48, установленном на экспедиционном теплоходе «Профессор М. Кожов».

Станция № 1 расположена в Южном Байкале (у западного берега), на расстоянии 2.7 км от берега (51°52'48" с.ш., 105°05'02" в.д) над глубиной 800 м против биостанции Научно-исследовательского института биологии при ИГУ (пос. Большие Коты).

Станция № 7 (у восточного побережья) расположена на траверзе инжектора сброса очищенных сточных вод (ОСВ) Байкальского ЦБК, в 7 км от берега, над глубиной 900 м (51°33.19' с.ш., 104°19.50' в.д).

Орудием лова зоопланктона служила сеть Джели с диаметром входного отверстия 37.5 см и размером ячеек 100 мкм (Атлас ..., 1995), взятых в слоях 0–10, 10–25, 25–50 и 50–100 м. Пробы фиксировали 40%-м формалином. После отстаивания в течение 3-х недель пробы концентрировали; осадок исследовали в счетной камере при помощи светового микроскопа (Инструкция ..., 1978). Для определения видовой принадлежности зоопланктона использовали (Атлас ..., 1995). Численность рассчитана в тыс. экз/м², а для расчета биомассы ис-

пользовались сырые веса (1 тыс. экз./мг) представителей ракового зоопланктона пелагиали, опубликованный ранее (Инструкция ..., 1978).

Пробы воды для определения концентрации хлорофилла «а» отбирались батометром. В это же время производились замеры температуры (встроенным в батометр ртутным термометром) и прозрачности воды (белый диск Секки). Концентрацию хлорофилла «а» определяли стандартным спектрофотометрическим методом после фильтрования через нуклеопоровые фильтры с диаметром пор 0.7 мкм (Report ..., 1964).

При анализе данных температуры воды в слое 0–100 м использовались средневзвешенные значения, рассчитанные как взвешенная арифметическая средняя (Закс, 1976).

Статистическая обработка проведена при помощи программы MS Excel.

Результаты и их обсуждение. Численность ракового планктона у восточного и западного побережий в слое 0–100 м в 2010–2011 гг. представлена в таблице.

У восточного побережья на ст. 1 численность эпишуры в 2010 г. немного превышала таковую в этот же период 2011 г. Циклоп в июле был отмечен только в 2010 г., а представителей Cladocera не было встречено вообще.

У западного побережья на ст. 7 в июле 2010 г. эпишуры по численности было почти в два раза больше, чем в 2011 г. Циклоп, а также представители Cladocera в 2010 г. здесь не были отмечены вовсе, а в 2011 г. встречен только один вид кладоцер — *B. longirostris*.

В июле 2010–2011 гг. суммарная биомасса ракового планктона определяется биомассой эпишуры как у восточного, так и у западного побережий.

Условия, которые повлияли на развитие ракообразных в глубоководной части Южного Байкала в июле 2010–2011 гг., отличались по своим характеристикам.

Так, средневзвешенное значение температуры воды в слое 0–100 м у западного побережья (ст. 1) в июле 2010 г. составило 4.5, а в 2011 г. — 4.7 °С. Прозрачность была довольно высокой: 16.0 и 15.0 м соответственно.

У восточного побережья (ст. 7) температурные показатели (средневзвешенные для слоя 0–100 м) отличалась мало — 4.5 и 5.0 °С. Однако прозрачность в это время составила здесь 10.0 и 6.0 м соответственно.

Такое различие в значениях прозрачности могло возникнуть из-за разницы в значениях температуры верхних слоев, что хорошо видно на рис. 1.



Рис. 1. Температурные профили на пелагических станциях 1 (А) и 7(Б) и в июле 2010–2011 гг. до глубины 100 м.

Как видно из рис. 1, у западного побережья (ст. 1) температура воды от поверхности до 100 м практически однородна и не превышает 6.5 °С, что и обусловило здесь высокую прозрачность.

На ст. 7, напротив, температура поверхностного слоя практически в два раза превышает таковую на ст. 1. Известно, что понижению прозрачности способствует повышение температуры воды и, как следствие, интенсивное развитие фитопланктона (Измestьева, 1983).

Ниже представлены значения концентрации хлорофилла «а», как меры биомассы водорослей, за исследуемый период у западного и восточного побережий (рис. 2).

Развитие фитопланктона у западного и восточного побережий было различным (рис. 2). Так, на ст. 1, в июле 2010 г. значение концентрации хлорофилла «а» едва доходило до 0.75 мг/м³ на глубине 5 м, и было максимальным как для этого, так и для следующего года.

На ст. 7, напротив, фитопланктон развивался более интенсивно, а в июле 2011 г. его значения были максимальными — 2.35 мг/м³ (на глубине 10 м) за два года.

Однако, максимальная численность эпишуры в июле 2010–2011 гг. была зафиксирована в 2010 г., а не в 2011 г., как можно было бы предположить. Скорее всего, на ст. 7, из-за более быстрого прогревания развивался летний комплекс видов фитопланктона, который не является излюбленной пищей эпишуры.



Рис. 2. Профили концентрации хлорофилла «а» на пелагических станциях 1 (А) и 7(Б) и в июле 2010–2011 гг. до глубины 100 м.

В заключении обобщим вышеприведенные данные. Раковый планктон глубоководной части Южного Байкала исследованных районов, а точнее сказать, его единственный эндемичный представитель — эпишура — доминировала по численности и биомассе как у восточного, так и у западного побережий. Это и не удивительно — массовое развитие зоопланктона в Южном Байкале приходится на середину августа – середину сентября, а в июле безусловным доминантом здесь является эпишура. Также в этой работе не рассматривался еще один компонент байкальского зоопланктона — коловратки. В некоторые годы его представители развиваются здесь значительно (Пислегина, 2010).

Несмотря на разницу в условиях развития ракового планктона у западного и восточного побережий на глубоководных станциях в июле 2010–2011 гг., его динамика была типичной для этих районов (Пислегина, 2005, 2009, 2010).

Список литературы

- Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии) (Справочники и определители по фауне и флоре озера Байкал) / Отв. ред. О.А. Тимошкин. Новосибирск: Наука, 1995. 694 с.
- Афанасьева Э.Л. Биология байкальской эпишуры. Новосибирск: Наука, 1977. 144 с.
- Закс Л. Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1976. 598 с.
- Изместьева Л.Р. Содержание хлорофилла «а» в водоёмах байкальского региона: Автореф.на соиск.уч.ст.канд.биол.наук. Киев, 1983. 25 с.
- Инструкция по обработке проб планктона счетным методом. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1978. 50 с.
- Мазепова Г.Ф. Циклопы озера Байкал. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1978. 144 с.
- Пислегина Е.В. Мониторинг зоопланктона пелагиали Южного Байкала: Автореф.на соиск.уч.ст.канд.биол.наук. Иркутск, 2005. 19 с.
- Пислегина Е.В. Зоопланктон пелагиали двух различных по антропогенной нагрузке районов Южного Байкала в 2006 г. // Современные проблемы биоразнообразия: Мат. Междуна. научн. конф. Воронеж, 12–13 ноября 2008 г. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского ГУ, 2009. С.309–313.
- Пислегина Е.В. Сезонная динамика зоопланктона в р-не Байкальского ЦБК (Южный Байкал, восточное побережье) в 2005–2007 гг. // Сибирский экологический журнал. 2010. 6. С. 871–876.
- Report of SCOR–UNESCO working group 17. Determination of photosynthetic pigments. Paris: UNESCO, 1964. 12 p.

СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ В БЕНТОСЕ КАХОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (р. ДНЕПР)

Ю.В. Плигин, М.И. Линчук, Н.И. Железняк, С.Ф. Матчинская

Институт гидробиологии НАН Украины, Украина, 04210, г. Киев – 210, просп. Героев Сталинграда, 12.

В 1000-километровом каскаде из шести водохранилищ Каховское, созданное в 1955–1956 гг., является замыкающим перед впадением Днепра в Днепровско-Бугский лиман и затем в Черное море. Его созданию предшествовали детальное исследование различных компонентов биоты и абиотических характеристик на этом участке Днепра. Были спрогнозированы такие явления, как «цветение» воды синезелеными водорослями и коренная перестройка структуры гидрофауны. Предполагалось отмирание популяций ряда солоноватоводных видов мизид и кумовых в создаваемом водохранилище. Были сформулированы рекомендации по реконструкции ихтиофауны будущего водоема с необходимостью усиления ее кормовой базы за счет интродукции беспозвоночных понто-каспийского комплекса: мизид, гаммарид и моллюсков (Оливари, 1953).

Материалом для данного сообщения послужили многолетние сборы зообентоса и нектобентоса за период 1977–1994 гг. и литературные сведения. При отборе проб зообентоса использовался дночерпатель ДЧ-100. Отлов мизид проводился с помощью салазочного трала на якорных стоянках научно-исследовательского судна или путем протяжки с заякоренной лодки на расстояние 25 м, а в зоне зарослей — с использованием сачка. Зообентос фиксировался 10%-ным формалином, пробы мизид — 5%-ным раствором сахарозы в 10%-ном формалине во избежание потери самками яиц и эмбрионов.

Участок, на котором было создано Каховское водохранилище, по составу фауны относится к Западно-Черноморской лиманной провинции Понто-Каспийской области (Мороз, 1993). Выклинивание подпора распо-

ложено ниже плотины Запорожского водохранилища, затопившего днепровские пороги — природную границу Нижнего Днепра. По обоим берегам впадают небольшие притоки, несущие воды с повышенным уровнем минерализации (Денисова, 1979). Сочетание этих экологических и физико-географических факторов обусловило развитие на данном участке реки популяций гидробионтов как пресноводного, так и солоноватоводного комплексов (Мордухай-Болтовской, 1960; Марковский, 1954).

Мощное промывание песчано-галечных грунтов в половодье приводило к почти полному отсутствию макрофауны в медиали реки вплоть до середины июня. В начале лета донные животные ниже г. Запорожья обитали преимущественно в прибрежной полосе.

Тем не менее, наиболее разнообразный состав донных ценозов был зарегистрирован в главном русле Днепра, так как именно здесь существовали все переходы от участков с быстрым течением и твердым песчаным и каменистым дном до акваторий с крайне замедленным течением и значительным заилием, а также участки с глубинами от нескольких сантиметров в рипали до 18–20 м на ямах фарватера (Оливари, 1953). Видовое богатство зообентоса и его количественное развитие нарастало к осени как в рипали, так и на фарватере в условиях замедления стокового течения и седиментации сестона.

До зарегулирования Нижнего Днепра плотиной Каховской ГЭС на этом участке реки встречалось 38 видов высших ракообразных (табл.).

Таблица. Высшие ракообразные Нижнего Днепра и Каховского водохранилища

Систематическая группа и вид		Годы исследований		
		1952	1959	1994*
Mysidacea	<i>Limnomysis benedeni</i> Czern.	+	+	+++
	<i>Paramysis ullskyi</i> (Czern.)	+	–	++
	<i>P. intermedia</i> (Czern.)	+	–	++
	<i>P. lacustris</i> (Czern.)	+	+	+++
	<i>P. baeri bispinosa</i> Mart.	+	–	+
	<i>P. kessleri sarsi</i> Derzh.	+	+	+
Cumacea	<i>Schizorhynchus eudorelloides</i> (G. Sars)	+	–	+
	<i>S. scabriusculus</i> (G. Sars)	+	–	+
	<i>Pterocuma rostrata</i> (G. Sars)	+	–	+
	<i>P. pectinata</i> (Sow.)	+	–	+++
	<i>Pseudocuma cercaroides fluviatilis</i> Mart.	+	+	+
	<i>P. tenuicauda</i> (G. Sars)	+	–	–
Amphipoda	<i>Rivulogammarus lacustris</i> G. Sars	+	+	+
	<i>R. pulex</i> L.	+	+	–
	<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebb.)	+	+	+++
	<i>Ch. placidus</i> Grimm	+	–	–
	<i>Ch. warpachowskyi</i> G. Sars	+	+	+
	<i>G. pusilla</i> G. Sars	+	–	+
	<i>Gmelinopsis tuberculata</i> G. Sars	+	–	–
	<i>Amathillina cristata</i> G. Sars	+	–	++
	<i>Iphigenella andrussovi</i> (G. Sars)	+	–	+
	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	+	+	+++
	<i>D. villosus</i> (Sow.)	+	–	+++
	<i>Pontogammarus robustoides</i> (G. Sars)	+	+	++
	<i>P. crassus</i> (G. Sars)	+	+	+++
	<i>P. maeoticus</i> (Sow.)	–	+	+++
	<i>P. weidmani</i> G. Sars	+	–	–
	<i>P. sarsi</i> (Sow.)	+	–	–
	<i>P. obesus</i> (G. Sars)	+	–	+
	<i>P. obesus v. olvianus</i> (Sow.)	+	–	–
	<i>P. subnudus</i> (G. Sars)	–	–	+
	<i>P. aralensis</i> (Uljan.)	–	–	+
	<i>Stenogammarus macrurus</i> (G. Sars)	+	–	+
	<i>S. similis</i> (G. Sars)	+	–	+
	<i>S. kereuschi</i> Derzh. et Pjat.	–	–	+
	<i>S. compressus</i> (G. Sars)	–	–	+
	<i>Talorchestia dechayesii</i> (Audouin)	–	–	+
	<i>Corophium nobile</i> G. Sars	+	–	+
<i>C. chelicorne</i> G. Sars	+	–	+	
<i>C. robustum</i> G. Sars	+	–	+	
<i>C. curvispinum</i> G. Sars	+	+	+++	
Isopoda	<i>Jaera sarsi</i> Valkan.	+	–	++
	<i>Asellus aquaticus</i> (L.)	+	–	+
Decapoda	<i>Astacus leptodactylus</i> Eichw.	+	+	+
	<i>Eryocheir sinensis</i> (Milne-Edwards)	–	–	+

Примечание. «+» — встречаемость вида 5–10%; «++» — 10–20%; «+++» — до 30%; «–» — вид не зарегистрирован; * — по материалам собственных исследований.

Наибольшим видовым богатством отличался отр. Amphipoda (23 вида). Однако массовыми, имевшими высокую встречаемость и значительные количественные показатели развития, были только 6 видов родов *Pontogammarus* (3), *Dikerogammarus* (2) и *Chaetogammarus* (1). В песчаной рипали доминировал *P. obesus*; среди зарослей рдестов — *P. crassus*, *P. robustoides*. В составе ценозов дрейссены — *D. haemobaphes* и *Ch. ischnus*. Биомасса гаммарид на различных биотопах колебалась в пределах 0.56–5.37 г/м². В устьевых участках заливов на глинистых «корофиидных» илах биомасса корофиид могла достигать 60 г/м² при доминировании *C. curvispinum*.

Из отр. Mysidacea массовыми в рипали и заливах Днепра среди зарослей рдестов были *L. benedeni* (до 80 экз./м²), на более глубоководных биотопах — *P. lacustris* и *P. intermedia* (10–20 экз./м²).

Кумовые при значительном разнообразии видового состава встречались достаточно редко на заиленном песке с численностью до 40–80 экз./м².

После сооружения плотины Каховского гидроузла наполнение водохранилища до проектной отметки продолжалось около года и сопровождалось коренной перестройкой гидрологического режима со снижением скорости стокового течения с 0.7–1.2 до 0.01–0.02 м/с в направлении от плотины к верховью. Одновременно при заполнении огромных площадей поймы, интенсивной абразии надпойменных террас и коренного берега происходило разрушение существующих биотопов зообентоса и формирование новых эдафических формаций. При прогнозировании гидрохимического режима Каховского водохранилища предполагалось резкое снижение содержания кислорода в первые годы вследствие разложения растительной массы на затопленной пойме, выщелачивания богатых органическими веществами залитых сельхозугодий (Оливари, 1953).

К концу третьего года после заполнения Каховского водохранилища при исследовании зообентоса по работанной сети из 60-ти станций было зарегистрировано лишь 14 видов высших ракообразных (Каховське водоймище, 1964). По-видимому, новые эдафические и гидрохимические характеристики в первые годы существования созданного водоема не соответствовали экологическим адаптациям ряда видов гидробионтов. Такое падение видового богатства коснулось представителей всех высоких таксонов (см. табл.). Лишь на протяжении последующих десятилетий началось восстановление карцинофауны водохранилища, что было обусловлено формированием разнообразных и относительно стабильных биотопов в литорали и профундали, улучшением газового режима, а также комплексом широкомасштабных мероприятий по интродукции ряда понтокаспийских ракообразных в целях обогащения кормовой базы рыб, проведенных в 1956–1957 гг. (Плигин, Емельянова, 1989).

Согласно официальным данным, были интродуцированы следующие виды: *P. maeoticus*, *I. andrussovi*, *G. tuberculata*, *P. pectinata*. Из числа перечисленных интродуцентов наиболее быстрая и успешная акклиматизация состоялась у *P. maeoticus*. Этот вид начал активно расселяться по песчаной литорали Каховского водохранилища уже с 1958 г., осваивая специфический биотоп — узкую заплесковую зону с песчаными отложениями, — создавая порой весьма значительную биомассу — до 190 г/м². Гораздо позже (1983 г.) началось активное расселение *P. pectinata*, осваивающей преимущественно заиленные пески с ракушкой дрейссены в диапазоне глубин 1–5 м с максимальной численностью до 800–1000 экз./м². Еще позже (впервые в 1990 г.) на подобных же биотопах была зарегистрирована *P. rostrata*. Достоверных сведений о приживании *I. andrussovi* и *G. tuberculata* мы не имеем.

Кроме сохранившихся после создания Каховского водохранилища 14 видов ракообразных и трех акклиматизировавшихся, в процессе многолетних исследований становления зообентоса водохранилища на его акватории отмечено появление видов, ранее существовавших на Нижнем Днепре.

В литорали и sublиторали нижней и средней частей водохранилища на биотопах заиленных песков и илов с ракушкой дрейссены широко распространились мизиды *P. lacustris*, *P. intermedia*. В зоне погруженных растений (*Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*) с численностью до 1000–1500 экз./м² встречается *L. benedeni*. Чрезвычайная экологическая пластичность этого вида обуславливает возможность его обитания даже в заболочивающихся притеррасных биотопах, где содержание кислорода в ночное время может снижаться до 10–15% насыщения. Напротив, такой вид, как *P. baeri hispinosa* отмечен единично в траловых ловах лишь в верхней проточной части водохранилища на глубинах 5–10 м в зоне отложений крупного песка.

Восстановились популяции всех ранее существовавших на этом участке Днепра видов кумовых, кроме *P. tenuicauda*. Рачки этого отряда распространены преимущественно на глубинах 2–6 м открытых участков водохранилища в зонах песчаных и илесто-песчаных отложений с ракушкой дрейссены. Их численность обычно невелика (300–500 экз./м²), и лишь у активно распространяющейся *P. pectinata* она может превышать 1000 экз./м².

Произошло восстановление популяций многих видов гаммарид. Однако если у *G. pusilla*, *I. andrussovi*, *S. macrurus*, *S. similis*, обитающих преимущественно на открытых участках, численность составляет около 200–300 экз./м², то у *P. obesus* на таких же биотопах она может возрастать до 1000 экз./м². Такой же численности могут достигать популяции *A. cristata*, приуроченные к мелководным биотопам с зарослями погруженных растений и благоприятным кислородным режимом.

В процессе стабилизации донных грунтов и формирования иловых отложений на глубоководных акваториях благоприятные условия для развития получили популяции корофиид, формирующие при высокой плотности поселений (до 3000–4000 экз./м²) специфический субстрат — «корофиидные грунты».

Из равноногих ракообразных в Каховском водохранилище распространены два вида — своеобразные биотопические антиподы. *A. aquaticus* приурочен к интенсивно зарастающим мелководным биотопам в заливах и

затопленной пойме в верховье водохранилища. *J. sarsi* (с численностью до 2500–3000 экз./м²), напротив, предпочитает в качестве субстрата галечные грунты, наиболее обычные в прибрежье нижней части водохранилища.

Кроме процесса восстановления видового богатства карцинофауны Каховского водохранилища на протяжении многих лет наблюдаются факты инвазии в его экосистему новых видов. В период 1983–1985 гг. отмечены находки гаммарид *P. subnudus*, *P. aralensis*, *S. kereuschi*, *S. compressus* в нижней и средней частях водохранилища на мелководных биотопах с песчано-ракушечным грунтом. В 1986 г. в одном из заливов среди гальки и выброшенных на берег скоплений нитчатых водорослей была обнаружена амфибионтная морская гаммарида *T. deshayesii* (Емельянова, Плигин, 1987). В 2003 г. зарегистрирована первая находка китайского мохнаторукого краба *E. sinensis* (Novitsky, 2010).

Процессы восстановления карцинофауны в Каховском водохранилище на протяжении 56 лет и инвазия новых (в основном понто-каспийских) видов происходят на фоне значительных изменений ряда гидрологических и гидрохимических факторов. Беспозвоночные этой фаунистической группы в большинстве являются эвригалинными видами, обитающими в условиях слабой проточности, в водах с высокими показателями содержания кислорода и уровня рН, избегающими водоемов с высоким содержанием гуминовых веществ (Марковский, 1954). Именно такие абиотические характеристики присущи низовьям Днепра, откуда обычно отбирались беспозвоночные для интродукций и происходила инвазия других видов вверх по реке. После создания водохранилища исчезли резкие сезонные колебания уровня минерализации и цветности воды. Нижний порог минерализации возрос на 21–46%, цветность снизилась с 30–60 до 17–23. Весьма существенно, что вода впадающих в водохранилище малых притоков одновременно с ростом минерализации переходит из гидрокарбонатно-кальциевой в гидрокарбонатно-магниево-натриевую и даже в сульфатно-натриевую (Журавлева, 1998; Денисова, 1979).

Неудивительно, что в Каховском водохранилище при подобной структуре минерализации вод в последние годы появились такие морские виды, как краб *E. sinensis* и гаммарида *T. deshayesi*. При существующем гидрохимическом режиме и возможном дальнейшем росте минерализации его вод, а также усилении транспортного потока через Каховский гидроузел в этом водохранилище возможно появление новых солоноватоводных видов ракообразных.

Список литературы

- Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. Киев: Наук. думка, 1979. 292 с.
- Емельянова Л.В., Плигин Ю.В. Находка *Talorchestia deshayesii* (Crustacea, Talitridae) в Каховском водохранилище // Вестн. зоол. 1987. № 6. С. 51.
- Журавлева Л.А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра // Гидробиол. журн. 1998. Т. 34, № 4. С. 88–96.
- Каховське водоймище / Під ред. Я. Я. Цееба. К.: Наук. думка, 1964. 304 с.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 2. Днепро-Бугский лиман. Киев: Изд-во АН УССР, 1954. 207 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
- Мороз Г.Г. Макрозообентос лиманов и низовьев Северо-Западного Причерноморья. Киев: Наук. думка, 1993. 188 с.
- Оливари Г.А. Донное животное население Нижнего Днепра // Прогноз биологического режима Каховского водохранилища и низовьев Днепра. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. С. 70–86.
- Плигин Ю.В., Емельянова Л.В. Итоги акклиматизации беспозвоночных каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 1. С. 3–11.
- Novitsky R.A. Morpho-ecological features of alien gydrobionts in the Dnieper reservoirs // The III International Symposium "Invasion of alien species in Holartic. Borok – 3". Programme and Book of Abstracts. October 5th-9th 2010, Borok – Myshkin, Yaroslavl District, Russia. 2010.

ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ КАРСТОВЫХ ОЗЕР В ЗАВИСИМОСТИ ОТ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ (НА ПРИМЕРЕ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ)

В.Н. Подшивалина

428034, г. Чебоксары, а/я 10, verde@mail.ru

Среднее Поволжье является одной из самых крупных областей развития карста на Восточно-Европейской равнине (Дедков, 2009). Сочетание геоморфологических и климатических условий способствует образованию разнообразных по форме, размерам и химическому составу вод карстовых озер.

Фауна зоопланктона карстовых озер Среднего Поволжья изучена в различной степени в зависимости от водоема. Исследованиями охвачена значительная часть водных объектов данного типа в регионе (Уникальные ..., 2001; Биоразнообразие ..., 2009). Это позволяет проследить влияние отдельных параметров озера на состав фауны гидробионтов. На примере солоноватоводных карстовых озер, в частности, была показана реакция ряда представителей зоопланктона на гидрохимические условия среды, а также всего сообщества в целом на отдельные морфометрические, гидрологические, гидробиологические характеристики (Деревенская, 2001). В связи с этим, представляется целесообразным рассмотрение влияния перечисленных абиотических факторов на планктонных ракообразных карстовых озер в целом.

Были проанализированы данные о составе фауны зоопланктона 33 карстовых озер, в том числе 24 пресноводных и 9 солоноватоводных. Участвовавшие в анализе водоемы относятся к следующим районам карстовых озер Среднего Поволжья (Дедков, 2009): Вятский Увал (Старица кв. 1, Голубая Старица, Каракаер, Югидем, Мельничное, Малый Мушандер, Большой Мушандер, Тотьер, Кононьер, Ергежьер, Большой Яльчик, Малый Яльчик, Шунгалдан, Шутьер, Глухое, Кичиер, Кужьер, Зеленый ключ), Марийское Полесье (Изъяры, Светлое, Кумьяры, Таир, Соленое), Казанское Заволжье и Прикамье (Большое Голубое, Малое Голубое-1, Малое Голубое-2), Северо-Восточное Предволжье (Аль, Бездонное, Белое, Кюльхири Вурнарское, Кюльхири Красноармейское, Сюткюль, Тени). Были использованы собственные данные (17 озер), а также опубликованные сведения (21 озеро) (Деревенская, 2000, 2001; Деревенская, Мингазова, 2006).

В каждом водоеме учитывались следующие абиотические параметры: морфометрические (площадь, объем, максимальная и средняя глубины), гидрофизические (прозрачность, коэффициент относительной прозрачности (соотношение прозрачности и средней глубины)), гидрохимические (рН, общая минерализация, содержание ионов кальция, магния, сульфат-, гидрокарбонат-, хлорид-ионов, окисляемость), а также отражающие емкость и трофический статус (трофический индекс Карлсона, относительная глубина (отношение максимальной глубины к среднему диаметру поверхности озера, выраженное в процентах), показатель емкости (соотношение средней и максимальной глубин)).

Влияние отдельных факторов на состав фауны планктонных ракообразных определялось методами канонического корреляционного анализа с использованием программы Canoco for Windows 4.5 (ter Braak, 1988). Включенные в анализ данные предварительно нормализовались логарифмированием. Поскольку рассматривался широкий спектр параметров среды, последние для удобства построения ординационных диаграмм были разбиты на группы. Статистическую взаимосвязь факторов среды с встречаемостью отдельных видов можно определить, проецируя точку расположения вида на вектор, обозначающий параметр среды. В диаграммах не представлены ракообразные, относительно индифферентные (судя по полученным в исследовании данным) к рассматриваемым факторам.

На основе сходства видового состава фауны зоопланктона, оцененного с помощью канонического анализа, четко выделяется три группы озер: солоноватоводные, пресноводные лесные и пресноводные лесостепные. Это может косвенно свидетельствовать о существенной роли химического состава вод и интенсивности идущих в настоящее время карстовых процессов. Последнее, вероятно, не столь очевидно. Однако по данным А.В. Ступишина (1967), в условиях Среднего Поволжья лесная растительность играет положительную роль в развитии карста, поскольку выступает как важный гидрологический фактор. Таким образом, целесообразным видится рассмотрение в первую очередь морфометрических и гидрохимических факторов.

Морфометрические особенности водоема. Из проанализированных параметров установлено достоверное ($F=1.72$, $p=0.006$) влияние максимальной глубины озера на состав планктонных беспозвоночных. Действие данного фактора объясняет примерно пятую часть варьирования состава фауны. Относительно более глубокие водоемы предпочитают *Eucyclops macruioides* (Lilljeborg), *Bosmina cf. coregoni* Baird, *Acroperus angustatus* Sars (рис. 1).

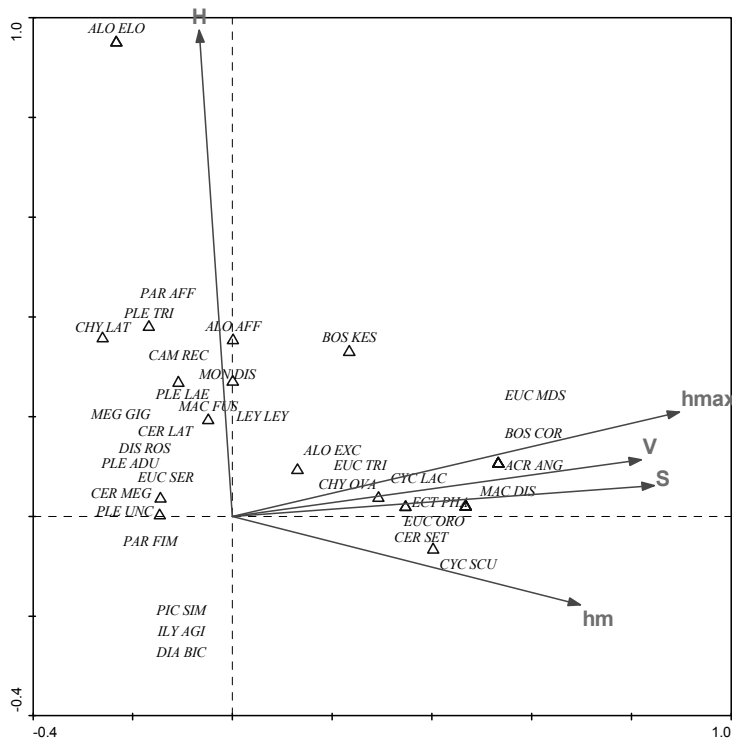


Рис. 1. Ординационная диаграмма взаимосвязи морфометрических параметров водоема, прозрачности и видового состава фауны планктонных ракообразных (S — площадь водоема, V — объем, hm — средняя глубина, $hmax$ — максимальная глубина, H — прозрачность по диску Секки, обозначения видов — начальные буквы родового и видового названий).

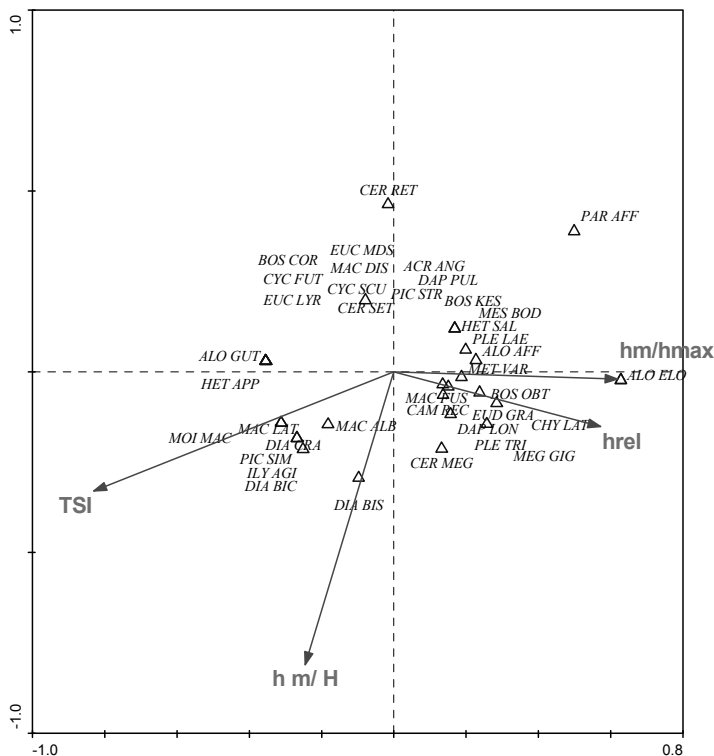


Рис. 2. Ординационная диаграмма взаимосвязи показателей глубокководности и трофического статуса озер и видового состава фауны планктонных ракообразных (*hr* — относительная глубина, *hm/H* — коэффициент относительной прозрачности, *hm/hmax* — показатель емкости, *TSI* — трофический индекс Карлсона, обозначения видов — начальные буквы родового и видового названий).

Глубина и трофический статус. Уровень трофности водоема достоверно влияет ($F=1.44, p=0.006$) на встречаемость отдельных видов. *Moina macrocopa* Straus, *Ilyocryptus agilis* Kurz, *Picripleuroxus similis* (Sars), *Macrothrix laticornis* (Fischer) тяготеют к водам с большей трофностью (рис. 2). Относительно более глубоководные водоемы предпочитают *Alonopsis elongatus* Sars, *Megacyclops gigas* (Claus).

Гидрофизические особенности водоема. Прозрачность воды, по нашим данным, является существенным фактором только для распространения *A. elongatus* (рис. 1). В целом, ее связь с составом фауны не достоверна.

Гидрохимические особенности водоема. Установлено достоверное ($F=1.85, p<0.006$) влияние содержания сульфат-ионов на состав планктонных беспозвоночных карстовых озер в целом. Присутствие *Chydorus latus* Sars, *A. elongatus* в наибольшей степени определяется концентрацией основных ионов в воде (рис. 3). Незначительная, по сравнению с другими факторами, длина вектора свидетельствует о наименьшей зависимости состава фауны от реакции среды (рис. 3).

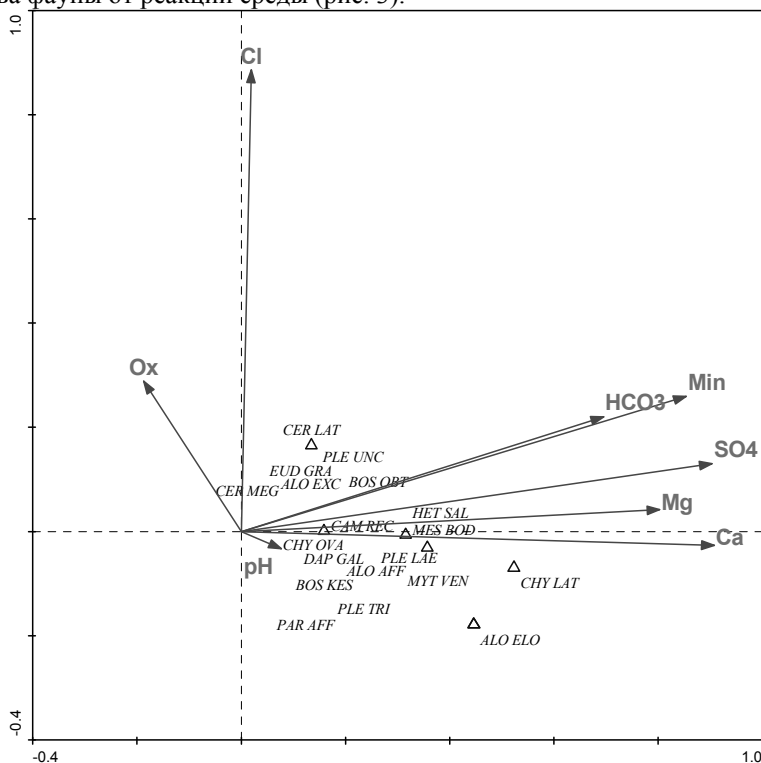


Рис. 3. Ординационная диаграмма взаимосвязи показателей химического состава вод и видового состава фауны планктонных ракообразных (*Min* — минерализация, *Ox* — окисляемость, *SO4* — содержание сульфат-иона, *Cl* — хлорид-иона, *HCO3* — гидрокарбонат-иона, *Ca* — ионов кальция, *Mg* — ионов магния, *pH* — кислотность среды, обозначения видов — начальные буквы родового и видового названий).

Полученные особенности распространения видов от химического состава вод не совпадают с теми, что выявлены в отношении зависимости численности этих таксонов от условий среды (Деревенская, 2001). В солоноватоводных карстовых озерах отрицательные корреляции с содержанием сульфат-ионов выявлены в отношении обилия *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Mueller), *Monospilus dispar* Sars, *Polyphemus pediculus* (L.), *Canthocamptus staphylinus* (Jurine), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer), *Megacyclops viridis* (Jurine) (Деревенская, 2001). Встречаемость перечисленных таксонов, по данным канонического анализа, не зависит от химических характеристик среды.

На содержание ионов хлора выявлена реакция только для коловраток. В солоноватоводных озерах концентрация этого аниона отрицательно сказывается на численности ракообразных *Bosmina longirostris* (O.F. Mueller) и *Daphnia longispina* O.F. Mueller (Деревенская, 2001).

Подобный анализ можно провести отдельно в каждой группе карстовых озер. В этом случае отмечается несколько различная чувствительность к действию факторов среды. Так, в формировании фауны планктонных коловраток и ракообразных солоноватоводных карстовых озер ведущую роль играет содержание сульфат- и гидрокарбонат-ионов. Для пресноводных лесных карстовых водоемов большее значение в этом процессе имеет глубина водоема. На состав зоопланктоценозов пресноводных карстовых озер лесостепного ландшафта влияет главным образом прозрачность воды. Вероятно, это является отражением влияния уровня эвтрофирования, вызванного воздействием на водосбор. Остальные группы озер расположены в менее антропогенно преобразованных ландшафтах. Однако следует отметить, что выявленные тенденции статистически не достоверны.

Таким образом, установлено влияние концентрации сульфатов и глубины водоема на состав фауны планктонных ракообразных изученных карстовых озер. Также важное значение имеет уровень трофности вод. Выявлена индивидуальная чувствительность встречаемости отдельных видов в зависимости от действия конкретных факторов. Однако эти данные не совпадают с влиянием данных факторов на численность этих видов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 10-04-90716-моб_ст.

Автор выражает искреннюю признательность Е.В. Осмелкину и М.В. Суину за помощь в сборе материалов.

Список литературы

- Биоразнообразие и типология карстовых озер Среднего Поволжья. Казань: Казан. гос. ун-т, 2009. 222 с.
- Дедков А.П. Геолого-геоморфологические условия развития и генезиса карстовых озер Среднего Поволжья // Биоразнообразие и типология карстовых озер Среднего Поволжья. Казань: Казан. гос. ун-т, 2009. С. 19–35.
- Деревенская О.Ю. Зоопланктон водоемов заповедника «Большая Кокшага» // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия: Материалы научно-практической конференции. Казань: Форт-Диалог, 2000. С. 44–50.
- Деревенская О.Ю. Планктонные коловратки и ракообразные солоноватоводных карстовых озер // Уникальные экосистемы солоноватоводных карстовых озер Среднего Поволжья. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 2001. С. 149–175.
- Деревенская О.Ю., Мингазова Н.М. Структура сообществ зоопланктона озер национального парка «Марий Чодра» // Научные исследования в национальном парке «Марий Чодра». Вып. 2. Гидробиологические исследования. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 74–87.
- Ступишин А.В. Равнинный карст и его развитие на примере Среднего Поволжья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1967. 291 с.
- Уникальные экосистемы солоноватоводных карстовых озер Среднего Поволжья. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 2001. 256 с.
- ter Braak C.J.F. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY, 1988. P. 74.

ЧУЖЕРОДНЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ В ПЛАНКТОНЕ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Ю.Ю. Полунина, Н.В. Родионова

Атлантическое отделение института океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
236022, г. Калининград, пр-т Мира, 1; e-mail: jul_polunina@mail.ru; nleptodora@gmail.com

В течение 20-го столетия произошли существенные изменения границ биогеографических областей многих видов гидробионтов, в т.ч. ракообразных. Ненамеренная интродукция гидробионтов возможна при активном судоходстве между разными водными бассейнами, и часто происходит с обрастаниями судов или балластными водами. При благоприятных условиях чужеродные виды могут успешно расселяться по новым акваториям и становиться ключевыми в экосистемах. В бассейне Балтийского моря с 1820 г. отмечено около 100 неаборигенных видов, включая 48 беспозвоночных, и почти 70% этих видов образовали на новой акватории самовоспроизводящиеся популяции (Leppäkoski, Olenin, 2001).

Солоноватоводный мелководный Вислинский залив расположен в юго-восточной Балтике. В Вислинском заливе отмечено 24 чужеродных видов беспозвоночных, почти 50% которых относятся к ракообразным (Ежова, Полунина, 2011). Основные регионы-доноры чужеродных видов в залив — Понто-Каспийский бассейн и Атлантическое побережье Северной Америки. В зоопланктоне залива к настоящему времени отмечено три неаборигенных вида: две кладоцеры и калянида. Североамериканский вид веслоногих ракообразных *Acartia tonsa* Dana был впервые зарегистрирован в заливе в 1952 г. (Rozanska, 1963). Понто-каспийский вид *Cercopagis penzancei* (Ostroumov) — в августе 1999 г. (Науменко, Полунина, 2000). Летом 2010 г. была впервые отмечена кладоцера понто-каспийского происхождения *Evadne ananix* Sars (Glazunova, et al., 2011). Анализ развития популяций этих ракообразных и их вклад в зоопланктон залива стали задачей нашего исследования.

Материал и методы. Вислинский залив — водоем с выраженным горизонтальным градиентом солености. В разных участках залива соленость изменяется от 0.5–5‰ до 3.7–5.9‰ (Чубаренко, 2007). Залив соединен с морем Балтийским проливом.

Материалом для исследования послужили 418 проб мезозoopланктона, собранных в 1996–2010 гг. на мониторинговых станциях (от 6 до 30 в разные годы), расположенных по всей акватории российской части залива. Пробы отбирали вертикальным ловом от дна до поверхности планктонной сетью Джели (Ø14 см, ячей 100 µm). Для анализа структуры популяции церкопагиса дополнительно проводили траления сетью с Ø 45 см и ячейей 0.5 мм. Пробы фиксировали 4% формалином и обрабатывали по общепринятым методикам (Методические рекомендации ..., 1984; Балушкина, Винберг, 1979).

При анализе размерно-возрастной структуры популяции всех особей разделяли на ювенильных, самцов, партено- и гамогенетических самок; измеряли длину тела и хвостового придатка у церкопагиса. Подсчитывали количество партено- и гамогенетических яиц в выводковой сумке; у церкопагиса измеряли диаметр покоящихся яиц. Использовали микроскопы МБС-10 и Olympus CX41.

Результаты и обсуждение. Кладоцера *C. pengoi* была занесена в залив течением из Балтийского моря и в дальнейшем ежегодно отмечалась в летнем планктоне залива. Этот вид расселился по всей акватории залива, вплоть до устьевой зоны р. Преголя. Наибольшая численность вида отмечена в Приморской бухте (1800 экз./м³ — в среднем за 2000 г.) и высокие численности юго-западной зоне залива вдоль Балтийской косы (200–800 экз./м³ — в среднем 2000 г.).

Сезонная динамика данного вида неустойчива: в разные годы исследования пик численности приходился на разные летние месяцы. Так, в 2000 г., первый год после регистрации церкопагиса, вид появился в заливе в середине мая, а максимум численности был отмечен в конце мая, затем численность планомерно снижалась, и с конца июля вид не встречался в зоопланктоне. Характер сезонного развития популяции рачка в 2000 г. определялся, вероятно, не динамикой температуры и солености в Вислинском заливе. Изменения солености были незначительны, а температура постепенно повышалась к августу, что не могло повлиять на снижение численности *C. pengoi* в июле и отсутствие в августе и сентябре в заливе. На акваториях Рижского и Финского заливов пики численности отмечали именно в августе, при максимальном прогреве воды, т. к. высокие летние температуры благоприятны для развития популяции тепловодного понто-каспийского вида. Сопоставление сезонной динамики *C. pengoi* с развитием всего зоопланктона залива выявило сходную тенденцию: в конце июня – июле плотность зоопланктона в заливе резко снижалась, но затем к августу возрастала. В конце июня отмечают максимальный пресс молоди салаки на зоопланктон, что приводит к значительному сокращению его плотности (Науменко, 1992). Может показаться, что уменьшение количества церкопагиса связано с выеданием его молодью салаки. Однако отмечено, что в желудках сельди размерной группы менее 8 см церкопагис не встречался и рыбы «0» группы его избегали (Ojaveer et al., 2004). Поскольку размер мальков салаки в Вислинском заливе до ската в море не превышает 4.5 см, вряд ли представляется возможным выедание ею крупных церкопагисов. В то же время, учитывая снижение общей численности зоопланктона в этот период (в т.ч. коловраток, молоди *Soropoda* и *Cladocera* — пищевых объектов церкопагиса), обусловленное прессом молоди салаки, можно предположить нехватку пищевых ресурсов для планктонного хищника *C. pengoi*, и как следствие — угнетение его популяции.

В 2002 г. пик численности церкопагиса был отмечен в середине июля, а в августе он уже не встречался в планктоне залива. С 2003 г. вид присутствовал в заливе и в августе, однако пик численности наблюдался в июле.

Наблюдения за популяцией *C. pengoi* в Финском и Рижском заливах показали, что вид присутствует в зоопланктоне около 4-х месяцев, рачок появляется в июне-июле при температуре воды не ниже +15 °С (Krylov, Panov, 1998; Телеш и др., 2000; Strake et al., 2004; Ojaveer et al., 2004). Появление церкопагиса в водах Вислинского залива (май или июнь) обусловлено температурными условиями в тот или иной год, и вид обитает в планктоне около 3–3.5 месяцев. В целом, характер развития популяции *C. pengoi* в Вислинском заливе сходен с развитием в Рижском и Финском заливах. Однако вид появляется в планктоне раньше и время нахождения популяции в Вислинском заливе несколько меньше, чем в других районах Балтики. Этому способствует, вероятно, более южное географическое местоположения Вислинского залива относительно Рижского и Финского; малые глубины (в среднем около 3 м); особенности водообмена в весенний период — существенное разбавление вод залива более теплыми речными, что обуславливает более ранний прогрев воды до +15 °С и как следствие — более раннее появление рачка в заливе. Сокращение срока нахождения популяции рачка в Вислинском заливе так же обусловлено терморезимом залива, поскольку длительность развития отдельных стадий кладоцер зависит от температурных условий. Ускорение развития стадий жизненного цикла при повышении температуры, свойственное всем кладоцерам, более выражено у видов с южным распространением. Вероятно, ускорение развития популяции *C. pengoi* в Вислинском заливе по сравнению с Рижским и Финским заливами определено разницей климатических условий.

Выявленная изменчивость сезонной динамики *C. pengoi* в Вислинском заливе от года к году в течение нескольких лет после вселения иллюстрирует, на наш взгляд, высокую экологическую пластичность вида, обеспечивающую адаптацию к изменчивым условиям нового местообитания с определенным набором абиотических и биотических факторов.

Во время массового развития данного вида в заливе, например, в 2000 г., его вклад в общую биомассу зоопланктона составлял до 60% на некоторых станциях.

В 2002 г. доля *C. pengoi* от общей численности кладоцер в заливе изменялась от 4 до 100%. В Приморской бухте в мае-июле доля церкопагиса от численности всех кладоцер составляла около 90%. При массовом развитии церкопагиса в июле (средняя биомасса 172 мг/м³) отмечены минимальные значения биомассы фильтрующих кладоцер и ювенильных стадий копепоид. В августе, после исчезновения церкопагиса из зоопланктона, чис-

ленность кладоцер возросла в 120 раз, а биомасса в 240 раз. Вероятно, максимальный пресс церкопагиса приходится на группу ветвистоусых ракообразных. Известно, что излюбленные объекты питания близкого к церкопагису *Bythotrephes longimanus* — относительно мелкие кладоцеры со слабыми покровами тела (Монаков, 1998).

Развитие популяции неаборигенной хищной кладоцеры *C. pengoi* привело к изменениям структуры и количественных показателей зоопланктонного сообщества Вислинского залива.

Понто-каспийская хищная кладоцера *E. anonyx* была впервые обнаружена в Вислинском заливе в пробах зоопланктона, собранных 12 июля 2010 г. на станции, расположенной вблизи Балтийского пролива, соединяющего залив с морем. Численность *E. anonyx* на станции составила 17 экз./м³, биомасса — 2.4 мг/м³. Обнаружена партеногенетическая самка. В июне 2010 г. рачок отмечен в Балтийском море вблизи Вислинского залива, в июле — в самом Вислинском заливе, что косвенно свидетельствует о его попадании в залив с нагоном морских вод, аналогично вселению *C. pengoi*. Оптимальный диапазон солёности этого вида — 12–13‰ (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). В слабосоленых водах российской Юго-Восточной Балтики (6–8‰) численность этого вида не высока и встречается он в пробах нерегулярно. Можно предположить, что *E. anonyx* не будет массово развиваться на акватории Вислинского залива.

Оценка структуры популяции, динамика численности, размножения веслоногого рачка *A. tonsa* позволила установить, что данный вид образует в заливе псевдопопуляцию, которая существует за счет пополнения особями из Балтики; а низкая солёность вод не позволяет виду полноценно размножаться на акватории залива (Науменко, 2000). Вклад данного вида в общую численность и биомассу зоопланктона незначителен.

Таким образом, все чужеродные виды зоопланктона были занесены в залив из открытой Балтики с нагонами морских вод. Из трех видов только церкопагис смог образовать на акватории залива устойчивую самовоспроизводящуюся популяцию. При массовом развитии церкопагис влияет на структуру зоопланктона, изменяя соотношение крупноразмерного и мелкоразмерного зоопланктона; соотношения основных таксономических групп зоопланктона. Два остальных вида не достигают высокого количественного развития и не играют существенной роли в зоопланктоне залива. Вероятно, основным лимитирующим фактором для развития популяций *A. tonsa* и *E. anonyx* является низкая и меняющаяся солёность вод залива. В условиях изменчивого солёностного режима данные виды не способны полноценно размножаться и, соответственно, образовывать самовоспроизводящиеся популяции на акватории Вислинского залива.

Список литературы

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных ракообразных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 169–172.
- Ежова Е.Е., Полунина Ю.Ю. Инвазии чужеродных видов беспозвоночных в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса»: сб. научных статей. Вып. 7 / сост. И.П. Жуковская. Калининград: изд-во БФУ им. И. Канта, 2011. С. 25–37.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Под ред. А.А. Салазкина, М.Б. Ивановой, В.А. Огородникова. Л.: Гос. НИИ озёрного и речного рыбного х-ва, 1984. 33 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998. С. 120–150.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука, 1987. 182 с.
- Науменко Е.Н. Многолетняя динамика и современное состояние зоопланктона Вислинского залива // Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря: Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Калининград, 1992. С. 35–52.
- Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в европейских морях России: Сб. науч. тр. Апатиты, 2000. С. 121–129.
- Науменко Е.Н. Динамика численности вселенца *Acartia tonsa* Dana в Вислинском заливе Балтийского моря // Виды-вселенцы в европейских морях России: Сб. науч. тр. Апатиты, 2000. С. 113–121.
- Телеш И.В., Литвинчук Л.Ф., Большагин П.В., Крылов П.И., Панов В.Е. Особенности биологии понто-каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) в Балтийском море // Виды-вселенцы в европейских морях России: Сб. науч. тр. Апатиты, 2000. С. 130–151.
- Чубаренко Б.В. Зонирование Калининградского залива и устьевое участка реки Преголя по показателям гидролого-экологического состояния и в целях оптимизации мониторинга // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна (проект подпрограммы «Исследование природы Мирового океана» федеральной целевой программы «Мировой океан»). Вып. 2. Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2007. С. 591–602.
- Glazunova A., Rodionova N., Polunina J. The first record of the Ponto-Caspian cladoceran *Evadne anonyx* in the Vistula Lagoon, Baltic Sea / book of abstract BSSC 2011. St. Petersburg, Russia. 22–26, August 2011. P. 295.
- Krylov P.I., Panov V.E. Resting eggs in the life cycle of *Cercopagis pengoi*, a recent invader of the Baltic Sea // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 1998. Vol. 52. P. 383–392.
- Leppäkoski E., Olenin S. The Meltdown of Biogeographical Peculiarities of the Baltic Sea: The Interaction of Natural and Man-made Processes // Ambio. 2001. Vol. 30, № 4–5. – P. 202–209.
- Ojaveer H., Simm M., Lankov A. Population dynamics and ecological impact of the non-indigenous *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // Hydrobiologia. № 522. 2004. P. 261–269.
- Strake S., Ikauniece A., Aispure G. Distribution features of invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // Abstracts of the conference Baltic – the Sea of Aliens. Gdynia, 2004. P. 60–61

ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ ПРЭСНОВОДНЫХ НАСКАЛЬНЫХ ВАНН ОСТРОВОВ КЕРЕТСКОГО АРХИПЕЛАГА КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

Н.В. Полякова, А.И. Старков

Санкт-Петербургский Государственный университет, nvnataly@yandex.ru aist606@gmail.com

Наскальные ванны как типичный и широко распространённый элемент ландшафта островов Кандалакшского залива Белого моря привлекли наше внимание ещё в 1990 г. В литературе данных по этим водоёмам мало и в основном они посвящены разовым исследованиям, материалов по сезонным наблюдениям обнаружено не было.

В результате комплексных многолетних исследований экосистем наскальных ванн Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря, проводимых сотрудниками и студентами кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ с 1992 г., обследовано около 100 пресноводных ванн, расположенных выше зоны заплеска, при этом 24 водоема на 5 островах являются объектом долговременного мониторинга. Начиная с 2004 г., диапазон исследуемых водоемов расширен и пробы отбирали так же в ваннах с солёностью выше 1‰. Здесь хотелось бы отметить, что высота над уровнем моря часто не является абсолютным показателем, определяющим солёность. Так нами отмечены как типично пресноводные ванны на высоте 2–2.5 м над нулём глубин, так и ванны с повышенной солёностью на высоте около 5 м. Таким образом, зона заплеска определяется расположением острова и прибойной активностью в конкретном месте. В настоящую работу включены данные только по ваннам, не подверженным влиянию морской воды.

Одним из основных свойств экосистем наскальных ванн является экстремальность условий существования, что вызвано небольшими размерами и резкими колебаниями физико-химических характеристик в течение сезона. Типичным явлением для наскальных ванн, является понижение уровня воды в середине лета, вплоть до полного пересыхания отдельных водоемов. С другой стороны, зимой ванны полностью промерзают. Исследованные водоемы достаточно разнообразны: площадь составила от 0.3 до 80 м², глубина от 10 до 80 см, высота над нулём глубин от 2 до 17 м. Физико-химические показатели колебались в широких пределах как между водоёмами, так и в течение сезона в пределах одной ванны (табл. 1).

Сбор зоопланктона осуществляли фильтрацией 1–5 литров воды через конус с газом № 70, интервалы между съёмками составляли от 7–10 дней, до 1–3 съёмки за сезон. Фиксация и обработка материала проведена по стандартной методике.

Всего отмечено 32 таксона планктонных беспозвоночных, в отдельных водоемах от 1 до 19. Из них 14 — Rotifera, 11 — Cladocera, 6 — Copepoda и личинки *Chaoborus* sp. Более 50% видового разнообразия принадлежит ракообразным, так представители н/отр. Cladocera встречены во всех изученных водоемах на протяжении всего периода исследований. Доминирующими являются виды *Daphnia pulex*, *Bosmina obtusirostris*, *Chydorus sphaericus*. Структура зоопланктонных сообществ характеризуется преобладанием эврибионтных форм, низким видовым разнообразием (величины индекса Шеннона 0.5–2.9, число видов в отдельных ваннах составляет от 4 до 19, причём обычно меньше 10). В выделенном комплексе массовых видов, который включает 14 таксонов, преобладают ракообразные, причём это 9 видов ветвистоусых (*Daphnia magna*, *D. pulex*, *D. longispina*, *Bosmina obtusirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Polyphemus pediculus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Scapholeberis mucronata*, *Acantholeberis curvirostris*) и 2 — веслоногих (*Eudiaptomus graciloides*, *Acanthocyclops languides*) и только 3 принадлежат коловраткам. Анализ видового состава зоопланктона ванн зоны заплеска показал, что все вышеуказанные виды присутствуют в водоёмах, солёность которых не превышает 2–3‰, что, по-видимому, является пороговым значением оптимальных условий существования пресноводных ракообразных. Так в ваннах, активно подвергающихся действию морской воды, они не обнаружены, а при разовых заплесках отмечено заметное угнетение сообщества вплоть до его элиминации в течение нескольких дней. Таким образом, отмечено резкое отличие фауны пресноводных ванн.

Таблица 1. Диапазон морфометрических и физико-химических характеристик исследованных ванн

Показатели	острова				
	Седловатая	Черемшиха	Медянка	Киврей	Песочная
количество ванн	8	6 - 7	3 - 8	2 - 3	5 - 7
площадь, м ²	1.0 - 16.0	5.0 - 40.0	2.0 - 80.0	0.5 - 4.0	1.0 - 20.0
глубина, м	0.15 - 0.60	0.05 - 0.70	0.10 - 0.30	0.10 - 0.30	0.05 - 0.20
высота над ур. м., м	4 - 10	5 - 17	3 - 5	3 - 4	3 - 5
температура, °С	8.5 - 22.1	10.0 - 24.0	9.0 - 24.2	15.5 - 21.9	14.0 - 24.1
pH	5.2 - 8.4	4.0 - 6.0	7.1 - 8.5	8.5 - 10.0	5.5 - 9.0
фосфор, мкг/л	11 - 125	15 - 119	17 - 140	27 - 180	17 - 170
XПК _{перм} , мг O ₂ /л	15.3 - 39.7	11.5 - 40.4	19.0 - 33.8	20.2 - 33.4	20.1 - 45.4
цветность, град.	240 - 480	150 - 450	180 - 450	370 - 490	170 - 360

Видовой состав различных водоёмов значительно различается, что связано с условиями ландшафта, специфичными для каждого острова. Выделены 4 группы островов со сходным комплексом видов. Первая группа — острова, удаленные от материка с типично тундровым ландшафтом. Здесь доминирует *Daphnia longispina*., число видов в среднем 5–9, показатели обилия невысоки. Вторая — острова с болотистым ландшафтом. Вследствие низких значений pH, в ваннах отсутствуют крупные Cladocera, доминируют *Bosmina obtusirostris* и

Chydorus sphaericus. Количество видов 8–13, показатели обилия крайне низки. Третья группа — скалистые острова с большим количеством птичьих колоний, Доминирует *Daphnia magna*, количество видов составляет 2–5, показатели обилия имеют максимальные значения. И последняя группа — острова, покрытые лесом, ближе к матерiku. Здесь преобладает *Daphnia pulex* и *Bosmina obtusirostris*, число видов 3–10, показатели обилия достаточно высоки. Отдельные ванны внутри одного острова, находящиеся в непосредственной близости друг от друга, также могут существенно различаться по составу зоопланктона, что объясняется различием морфометрических и физико-химических характеристик. Причем, на протяжении всего периода наблюдений видовой состав зоопланктона отдельных ванн не изменялся, межгодовая динамика структурных показателей отсутствовала. Таким образом, можно говорить о постоянстве и специфичности видового состава зоопланктона на скальных ванн.

Величины обилия сообществ зоопланктона и исследованных ванн характеризуются большой вариабельностью и полностью согласуются с данными других авторов. Численность колебалась от единиц до 10 тыс. экз./л, биомасса достигала до 900 мг/л, за счет массового развития дафний в ваннах, богатых биогенными элементами. В среднем за сезон в пресноводных ваннах численность планктонных беспозвоночных составила 10–900 экз/л, биомасса 0.5–220 мг/л (табл. 2). Основную роль в сообществах играют ветвистоусые ракообразные, на долю которых в большинстве водоемов приходится более 70% общей численности и биомассы, что можно объяснить их высокой приспособленностью к колебаниям абиотических факторов. По биомассе доминируют крупные ветвистоусые рачки *Daphnia magna* и *D. pulex*. Показатели обилия зоопланктонных сообществ на скальных ванн на порядок превышают соответствующие для озер данного региона.

Таблица 2. Структурные показатели зоопланктона исследованных ванн

Показатели	острова				
	Седловатая	Черемшиха	Медянка	Киврей	Песочная
Количество видов	14-20	16-23	6-19	21-19	10-24
Численность, экз./л	10-990	8-370	20-690	150-550	10-440
Биомасса, мг/л	1.0-71.4	0.1-8.5	1.2-193.1	15.2-219.4	0.5-72.5

Отмечены сезонные изменения видового состава и величин обилия, хотя по сравнению с озёрами, сезонная динамика выражена достаточно слабо. Весной отмечено большое количество коловраток, ракообразные в весенних пробах отсутствуют или представлены в основном личиночными стадиями. Взрослые особи в значительных количествах появляются в середине июня и количество их практически постоянно до конца августа. В сентябре отмечено снижение численности зоопланктона и преобладание Copepoda. Необходимо отметить присутствие самцов и эфиппидальных самок Cladocera в ваннах на протяжении всего вегетативного сезона, что можно расценивать как реакцию на нестабильность условий существования. Одним из характерных моментов водного баланса на скальных ванн является пересыхание. В отдельные сезоны отмечено полное пересыхание более половины исследуемых водоёмов, чему значительно способствует высокая температура воздуха в июле и небольшое количество осадков. Причём период пересыхания может продолжаться до конца августа и составлять более половины вегетативного сезона. Первые 5 дней после заполнения водой зоопланктон в ваннах обычно отсутствует, в течение 10 дней отмечены молодёжь ракообразных и мелкие Cladocera. Первыми в зоопланктоне появляются науплии Copepoda (5 день) и коловратка *Rotaria* sp., на 5–8 день — мелкие Cladocera (*Bosmina obtusirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Scapholeberis mucronata*), дафнии отмечены только на 10–12 день. На 15–20 день можно говорить о полном восстановлении видового состава и количественных характеристик сообществ зоопланктона на скальных ванн. В результате установлено, что полное восстановление зоопланктонных сообществ происходит за 10–20 дней после заполнения ванны водой. Скорость восстановления сообществ обусловлена рядом приспособительных реакций зоопланктона к нестабильным условиям существования. Здесь можно отметить наличие эфиппидальных самок Cladocera на протяжении всего вегетативного сезона, образование покоящихся стадий у коловраток, а так же эффект ступенчатости жизни при резком уменьшении объема воды — численность зоопланктона может достигать 35 тыс. экз./л. Отмечено, что во влажной среде высшей водной растительности, особенно водных мхов, при уровне воды равном нулю в течение первой недели присутствуют мелкие Cladocera, такие как *Chydorus sphaericus* и коловратки, которые быстро восстанавливают структуру сообщества после заполнения ванны водой. Таким образом, на основании сезонных многолетних наблюдений можно предположить, что становление сообщества зоопланктона происходит за счет наличия в грунте покоящихся стадий, а не случайным заносом организмов из близлежащих озер. Особенно это понятно при сравнении видовых списков зоопланктона на скальных ванн и озер побережья. Так отмечено всего 7 общих видов при суммарном количестве 72.

Таким образом, показано, что пресноводные на скальных ваннах являются специфическими водоёмами где определяющую роль в видовом составе и показателях обилия сообществ зоопланктона играют ракообразные, в первую очередь представители н/отр. Cladocera.

НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

А.И. Попов

*Институт экологии Волжского бассейна,
445003, Россия, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10. rainbowhunter@list.ru*

В течение 2008–2011 гг. нами проводились круглогодичные исследования видового состава и основным биологическим показателям рачкового пелагического зоопланктона (численность, биомасса).

Материалы и методика. Пробы отбирались и обрабатывались по стандартной гидробиологической методике [2, 10, 11 и др.]. Оборудование: Количественная сеть Джели (малая — D верхнего кольца 12 см и средняя — D верхнего кольца 18 см, мельничный газ № 70), бинокулярный микроскоп МБС-9, микроскоп Биолам Р-11, фиксаторы (формалин 4%, этиловый спирт 75%), краситель (анилиновый голубой), камера Богорова, справочная литература.

В русловой части за указанный период было отобрано более 800 количественных проб зоопланктона. Параллельно стандартному отбору количественных проб, проводилось дифференциальное окрашивание анилиновым голубым красителем [5, 25] с целью выявления истинного количества живых особей (более 200 проб), а также отбор качественных проб, позволяющих обнаружить редкие виды (10 проб).

Пробы отбирались на постоянной сети станций во всех частях водохранилища, а иногда и дополнительно, в воложках, между крупными островами, в нижнем бьефе Жигулевской ГЭС и др. Наибольшее число проб отобрано в средней части Саратовского водохранилища, там же велось круглогодичное наблюдение за пелагическим зоопланктоном. Определялись и учитывались следующие группы зоопланктонных ракообразных: ветвистоусые рачки (Cladocera), из веслоногих рачков (Copepoda) — представители отрядов Cyclopoida и Calanoida. При подсчете биомассы использовались таблицы стандартных весов зоопланктонных организмов [2 и др.]. При составлении списка видов ракообразных, в случае спорных таксонов, использовались, по возможности, подходы, изложенные в современных работах [8, 9, 22–24 и др.].

Результаты и обсуждение. В конце XX в. в Саратовском водохранилище отмечалось 43 вида зоопланктонных рачков. Из них коловраток, ветвистоусых ракообразных (Cladocera) — 27, веслоногих ракообразных (Copepoda) — 16 [4, 6]. В процессе исследования до 2008 г. нами было обнаружено (с учетом разных взглядов на систематику) от 82 до 90 видов планктонных ракообразных, из них Cladocera — 52 вида, Cyclopoida — 23 вида и Calanoida — 8 видов [16]. К концу 2011 г. список видов рачкового зоопланктона Саратовского водохранилища удалось расширить (без учета морф и подвидов) до 114. Среди зарегистрированных видов 73 вида ветвистоусых, 12 видов калянид и 29 видов циклопов.

Постоянное увеличение числа обнаруженных видов происходит главным образом благодаря усовершенствованию методики и более полного исследования литоральных биоценозов [14]. Однако, в водохранилище проникают и новые виды зоопланктеров [18].

Исследователи, изучавшие фауну зоопланктона Нижней Волги, прогнозировали дальнейшее расширение списка зарегистрированных видов [6, 16]. Эти прогнозы полностью оправдались. Мы, в свою очередь, можем прогнозировать, пополнение (вероятно, весьма значительное) фаунистического списка, в первую очередь за счет малоизученных таксонов.

Чужеродные виды ракообразных в составе пелагического зоопланктона Саратовского водохранилища. Являясь крупнейшей транспортной артерией, зарегулированная Волга неизбежно стала водоемом-реципиентом (а в последствие и донором) для множества чужеродных видов. Зоопланктонные сообщества не стали исключением. Видам-вселенцам в составе волжского зоопланктона, а также видам, проникшим из Волги и Каспия в другие водоемы, посвящено множество работ [1, 3, 7, 12, 13, 15–21]. Основными зонами-донорами для системы волжских водохранилищ являлись крупные северные озера (Белое, Сиверское и др.) и Каспийское море [1, 17].

Неоднозначность и отсутствие универсальности концепций, связанных с процессами биологических инвазий приводит к тому, что в разных работах приводятся разные списки чужеродных видов. Для решения конкретных научных задач, мы выработали систему критериев, соответствующих, на данный момент, целям и задачам нашего исследования. Отметим, что приведенная ниже совокупность критериев носит предварительный характер, группировка их во многом условна.

Вид может быть отнесен к чужеродным при учете следующих критериев:

1. Географический (учитывается географическая удаленность зоны-донора и реципиента, специфика региона-донора и региона реципиента, например, наличие и влияние течений, постоянных ветров).
2. Эволюционно-исторический (учитывается «возраст» вида, место его возникновения, палеонтологические сведения об ареале, время присутствия вида в данном регионе, способность к устойчивым репродуктивным циклам, степень его присутствия и наличие активных фаз, степень натурализации, скорость натурализации и интеграции и пр.).
3. Антрополого-экологический (наличие и степень влияния деятельности человека на изменение естественного ареала, реинтродукция).
4. Экологический (вселение одного вида или сопряженная инвазия, наличие у вида адаптаций к совокупности биотических и абиотических условий зоны-донора, а также наличие в зоне-доноре биоты адаптированной к взаимодействию с чужеродным видом, способность к гибридизации с нативными и другими чужеродными видами, отношение нового ареала к основному — возник на периферии, отделен от него, заменил его и пр.).

5. Человеческий фактор (степень изученности вида, ареала, время описания вида, надежность и объективность источника, особенности исторического периода, в который была написана работа, таксономический статус вселенца (вселился вид/подвид/гибрид) и пр.)

Приведем список видов, которые упоминаются как чужеродные, в свете предлагаемой концепции (табл. 1).

В 2011 г. в пробах, взятых на нижнем участке Саратовского водохранилища, были обнаружены два вида рачков, которые ранее не регистрировались: *Cornigerius bicornis*, *Podonevadne trigona ovum*. Оба рачка принадлежат к ветвистосум ракообразным (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera, Onychopoda) и являются хищниками. В литературе упоминается присутствие этих рачков в зоопланктоне Волгоградского водохранилища [7], эти данные под-

Таблица 1. Анализ списка чужеродных видов Саратовского водохранилища

Вид	Статус вида как чужеродного	Примечание
<i>Acanthocyclops americanus</i>	-*	Вид не является валидным [24]
<i>Bosmina coregoni</i>	+	
<i>Bosmina crassicornis</i>	+	
<i>Bosmina longispina</i>	+	
<i>Bosmina obtusirostris</i>	-	Вид не является валидным [22, 23]
<i>Bythotrephes brevimanus</i>	+	
<i>Bythotrephes cederstroemi</i>	+	
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	+	Регистрировался только в 1982 и 1990 гг. [18] Не обнаружен в последующие годы.
<i>Cercopagis pengoi</i>	+	
<i>Cornigerius bicornis</i>	+	
<i>Cornigerius maeoticus</i>	+	
<i>Cyclops kolensis</i>	+	
<i>Daphnia cristata</i>	+	
<i>Diaphanosoma orghidani</i>	-	Вид описан после создания каскада водохранилищ, имеет обширный ареал [8].
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	+	
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	+	
<i>Eurytemora lacustris</i>	+	
<i>Eurytemora affinis</i>	-	
<i>Halicyclops sarsi</i>	+	В средней части водохранилища не обнаружен.
<i>Heterocope appendiculata</i>	+	
<i>Heterocope caspia</i>	+	
<i>Limnosida frontosa</i>	+	
<i>Podonevadne trigona</i>	+	

* статус «-» — «не является чужеродным» имеют виды, которые можно считать нативными и криптогенные виды, которые нельзя с достаточным основанием причислить к чужеродным.

тверждаются нашими исследованиями в 2011 г.

Максимальная численность *Podonevadne trigona ovum* — 44 экз./м³ (одна из станций около г. Балаково). Для сравнения: в Волгоградском водохранилище нами регистрировалась численность и более 400 экз./м³ (станция «Горный Балыклей», русло). О численности *Cornigerius bicornis* пока судить нельзя — он обнаружен только в качественной пробе. Совместно с этими видами встречаются и другие селективные планктонные хищники, как аборигенные (*Leptodora kindtii*) так и чужеродные (*Cornigerius maeoticus maeoticus*, *Cercopagis pengoi*, *Bythotrephes brevimanus*, *Bythotrephes cederstroemi*). При этом, численность *Cornigerius maeoticus* достигала в отдельных пробах 1 тыс. экз./м³, а *Cercopagis pengoi* — 300 экз./м³. *Cercopagis pengoi* может образовывать значительные скопления, сцепляясь каудальными отростками, тогда его численность может достигать нескольких тысяч экземпляров на кубометр воды. Приведенные цифры характеризуют численность свободноплавающих рачков. Особый интерес представляет изучение дальнейшего расселения этих рачков по каскаду волжских водохранилищ, или, напротив, выяснения границ их распространения и причин, по которым развитие инвазии невозможно.

Ракообразные, являющиеся представителями бореально-арктического комплекса, присутствуют в активно планктоне в течение всего года. Они имеют два более или менее выраженных пика численности и биомассы — в весенне-летний период и в конце лета — начале осени. Представители понто-каспийского комплекса полностью отсутствуют в зимнем зоопланктоне, с прогреванием воды, они быстро наращивают биомассу, осенью эти показатели испытывают лавинообразный спад. Аборигенные рачки также встречаются круглогодично.

На данный момент в Саратовском водохранилище сформировалось специфичное планктонное сообщество, в котором исключительную роль играют натурализовавшиеся чужеродные виды ракообразных. Все виды, вселившиеся в период с 90-х гг. XX в. по 2011 г., являются селективными планктонными хищниками. В данном случае можно констатировать, что процессы проникновения новых видов привели к увеличению видового богатства, а также ряда биологических показателей (численность и биомасса) зоопланктона Саратовского водохранилища. Находки новых видов каспийских рачков в Саратовском водохранилище свидетельствуют о том, что процессы формирования зоопланктона Саратовского водохранилища продолжаются.

Список литературы

1. Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
2. Балушкина Е. В. Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных. // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. АН СССР, Зоол ин-т, Сб. под ред. Винберга Г.Г. Л., 1979. С. 58–80.

3. Бычек Е.А. Новые для волжских водохранилищ виды Polyphemoidea // Российский журнал биологических инвазий, 2008. Т. 1. С. 2–4.
4. Вьюшкова В. П., Кузнецова В. И. Характеристика зоопланктона (1968–1971 гг.) // Саратовское водохранилище. Тр. Саратовского отд-ния ГосНИОРХ. 1973. Т. 12. С. 78–93.
5. Гладышев М.И. Устройство для окрашивания организмов зоопланктона с целью дифференциации живых и мёртвых особей в фиксированных пробах // Гидробиол. журнал. 1993. Т. 29, № 2. С. 94–97.
6. Дзюбан Н.А. Зоопланктон зарегулированной Волги // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 60–73.
7. Зотова Е.А., Малинина Ю.А., Виды-вселенцы зоопланктона водохранилищ Нижней Волги // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2005. С. 221–223.
8. Коровчинский Н.М., 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) М.: КМК, 2004. 410 с.
9. Литвинчук Л.Ф. К истории изучения систематики и распространения представителей рода *Bythotrephes* (Polyphemoidea, Cladocera) на территории России и сопредельных стран // Биологические ресурсы пресных вод. Беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО "Рыбинский дом печати", 2005. С. 224–240.
10. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
11. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Ред. Г.Г. Винберг, Г.М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР (2-е изд.), 1984. 33 с.
12. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Галинский В.Т. О дальнейшем распространении каспийских полифемоидей по водохранилищам понто-каспийских рек // Информ. Бюл. "Биол. Внутр. Вод", 1974. № 21. С. 40–44.
13. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. 1987. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae, Leptodoridae фауны мира Л.: Наука, 1987. 182 с.
14. Мухортова О.В. Сообщества зоопланктона пелагиали и зарослей высших водных растений разнотипных водоемов средней и нижней Волги: Дисс. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ, 2008. 126 с.
15. Попов А.И. Пелагические Онушорода (Crustacea, Cladocera) в Саратовском водохранилище // Актуальные проблемы гидробиологии и ихтиологии. Сб. тр. Междунар. Интернет-конф. Казань, 06 декабря 2011 г. / Отв. редактор Е.Д. Изотова; Казанский (Приволжский) федеральный ун-т. Казань: Изд. "Казанский университет", 2012. С. 58–59.
16. Попов А.И. Современная структура зоопланктона Саратовского водохранилища и экология биоинвазийных видов: Дисс. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2006. 101 с.
17. Ривьер И.К., Столбунова В.Н., Соколова Е.А. "Северные вселенцы" как естественная составляющая планктоценозов озерных участков Волги // Чужеродные виды в голарктике (Борок-2). Рыбинск-Борок, 2005. С. 101–102.
18. Романова Е.П., Кулаков Р.Г., Кузнецова С.П. Саратовское водохранилище как инвазионный коридор для зоопланктона // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Рыбинск-Борок, 2005. С. 102–103.
19. Телеш И.В., Литвинчук Л.Ф., Большагин П.В., Крылов П.И., Панов В.Е. Особенности биологии понто-каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Onychopoda) в Балтийском море // Виды-вселенцы в Европейских морях России. Апатиты, 2000. С. 130–151.
20. Шадрин Н.В., Ковалева Т.М., Панов В.Е. Вселенец *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Cladocera, Cercopagidae) в Балтийском море: к изучению питания и обрастания эпибионтами // Экология моря. 2002. Вып. 62. С. 45.
21. Benoit H.P., Johannsson O.E., Warner D.M., Sprules W.G., Rudstam L.G. Assessing the impact of a recent predatory invader: The population dynamics, vertical distribution, and potential prey of *Cercopagis pengoi* in Lake Ontario // Limnol. Oceanogr. 2002. 47: 626–635.
22. Faustová M., Sacherová V., Svensson J.E., Taylor D.J. Radiation of European Eubosmina (Cladocera) from *Bosmina* (*E.*) *longispina* - concordance of multipopulation molecular data with paleolimnology // Limnology and Oceanography. 2011. 56: 440–450.
23. Kotov A.A., Ishida S., Taylor D.J. 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 2009. 156 (1): 1–56.
24. Mirabdullayev I.M., Defaye D. On the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* species-complex (Copepoda, Cyclopidae). *Acanthocyclops brevispinosus* (Herrick, 1884) and *A. einslei* n. sp. // Вестник зоологии (Киев). 2004. Т. 38, N 5. С. 27–37.
25. Seepersad B., Crippen R.W. Use of aniline blue for distinguishing between live and dead freshwater zooplankton // J. Fish. Res. Canada. 1978. 35, # 10. P. 1363–1366.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ И ПОСТРОЕНИЯ МАКРОСИСТЕМЫ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ ОТРЯДА ANOMOPODA SARS, 1865

Е.В.Попова, А.А. Котов

*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, д. 33, г. Москва, 119071, katurpopova@gmail.com, alexey-a-kotov@yandex.ru*

Ветвистоусые ракообразные отряда Anomopoda Sars, 1865 (Crustacea: Cladocera) — одни из самых обычных микроскопических животных континентальных водоемов различного типа. К сожалению, их анатомия изучена неполно, для ряда видов какую-либо скудную информацию можно лишь найти в работах XVIII–XIX веков. У ряда структур функция до сих пор неизвестна, например, у головных пор (и это несмотря на их широкое применение в систематике некоторых семейств). Чаще всего строение отдельных структур исследовано лишь у представителей единственного рода *Daphnia* (семейство Daphniidae), в то время как у представителей прочих родов про анатомию вообще ничего не известно.

Все попытки реконструкции филогении группы и ее отдельных отрядов и семейств базируются практически исключительно на морфологических признаках (например, Olesen, 1996; Kotov, Elías-Gutiérrez, 2009) или данных

молекулярно-генетического анализа (Braband et al., 2002; Cristescu, Hebert, 2002). В то же время, для многих групп животных современная макросистема основана на анатомических признаках, особенно хорошо известны примеры с отличиями разных таксонов наземных тетрапод по числу камер в сердце, типу выделительной системы и т.д. Хотя очевидно, что анатомия кладоцер требует всестороннего изучения на современном уровне, уже сейчас можно сделать предварительные выводы о ценности отдельных систем органов и отдельных структур для макросистемы аномопод и выделить системы органов, "перспективные" для филогении и систематики.

К сожалению, общая топология мышечной системы описана только у единственного вида аномопод, *Daphnia magna*, для этого же животного подробно описаны мышцы головных и грудных конечностей (Binder, 1931). Мускульное оснащения конечностей у разных групп ветвистоусых ракообразных (Binder, 1931; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Fryer, 1968, 1974, 1991) значительно различаются у представителей разных отрядов и семейств. Однако, данная разрозненная информация должна быть дополнена описанием общей топологии мускулатуры тела и конечностей у разных семейств. Мускульное оснащение конечностей взрослых животных весьма сложно, и гомологизация отдельных элементов у разных родов затруднена. Наши предварительные исследования развития мускулатуры у эмбрионов (выполненные при помощи прокраски мышц фаллоидином и последующего изучения под конфокальным лазерным микроскопом) показали, что подобный подход полезен для установления гомологий между группами мышц взрослых животных разных таксонов.

По-видимому, надеждам, связанным с исследованием нервной системы взрослых особей и ее развития у эмбрионов для понимания сегментного состава тела, не суждено оправдаться. Современное исследование развития родственников кладоцер — Spinicaudata и Cyclostherida (представителей "конхострак", которые ныне рассматриваются как сборная группа) — показало, что хотя нервная система у их личинок и формируется поэтапно (по мере закладки новых сегментов), при этом никаких экстра-закладок, в которых можно было бы усмотреть некое филогенетическое значение (например, по которым можно было бы понять сегментарный состав абдомена и постабдомена), не выявлено (Fritsch, Richter, 2012). Шанс найти какие-то свидетельства эволюционных преобразований нервной системы, полезные для понимания филогении у более олигомеризованных кладоцер, крайне мал.

В то же время, ранее было показано, что строение глазка и фронтального органа у различных макротаксонов кладоцер сильно различаются (Elofsson, 1966). Однако, эта информация должна быть систематизирована и переосмыслена после значительного пересмотра взглядов на систематику ветвистоусых ракообразных, прошедшую со времени публикации Элофссона.

Значительный интерес для филогении и макросистемы аномопод представляют признаки пищеварительной системы: наличие-отсутствие печеночных выростов передней кишки, петель средней кишки и слепого выроста задней кишки. Петли кишечника описаны у Chydoridae, Eurycercidae, Ophryoxidae и части родов Macrothricidae. При этом известно, что они различаются даже у разных подродов рода *Eurycercus*. В качестве аномалии петли кишечника отмечены у босминид (Kotov et al., 2009), что может подтверждать родство последних с хидоридами. У хидорид на задней кишке описаны так называемый glandулярный и тубулярный органы, присутствующие у части видов (Fryer, 1969).

Наконец, репродуктивная система также представляет значительный интерес. Только некоторые ее особенности проанализированы Макрушиным (1976, 1985 и др.). К сожалению, многие стороны строения репродуктивной системы самки и самца у разных кладоцер не исследованы со времен Вейсмана (Weismann, 1876–1879).

Общей особенностью современных работ является то, что авторы пытаются изучить тонкие особенности строения той или иной системы, применяя зачастую трансмиссионный электронный микроскоп или какие-либо иные технологические методы анализа. При этом не описывается общая топология той или иной системы органов, которая зачастую наиболее полезна для целей филогении и макросистемы, хотя бы потому, что именно эти признаки можно использовать и в повседневном определении тех или иных макротаксонов.

Несомненно, после детального изучения анатомии ветвистоусых ракообразных, ряд признаков их анатомии может быть использован для нужд филогении и систематики, однако, это требует значительных усилий и времени.

Исследование поддержано РФФИ (11-04-01252-а) и программой Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (раздел подпрограммы «Биоразнообразие: состояние и динамика»: «Инвентаризация биологического разнообразия России»).

Список литературы

- Макрушин А.В. Некоторые особенности воспроизводительной системы Cladocera // Зоол. журн. 1976. Т. 55. С. 1143–1148.
- Макрушин А.В. Ангидробиоз первичноводных беспозвоночных: сохранение жизнеспособности в высушенном состоянии // Л.: Наука, 1985. 104 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae, Leptodoridae фауны мира // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим Институтом АН СССР, Л.: Наука, 1987. 182 с.
- Binder G. Das Muskelsystem von *Daphnia* // Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 1931. V. 26. P. 54–98, 100–111.
- Braband A., Richter S., Hiesel R., Scholtz G. Phylogenetic relationships within the Phyllopoda (Crustacea, Branchiopoda) based on mitochondrial and nuclear markers // Mol. Phylog. Evol. 2002. V. 25. P. 229–244.
- Cristescu M.E.A., Hebert P.D.N. Phylogeny and adaptive radiation in the Onychopoda (Crustacea, Cladocera): evidence from multiple gene sequences // J. Evol. Biol. 2002. V. 15. P. 838–849.
- Elofsson R. The nauplius eye and frontal organ of the non-malacostraca (Crustacea) // Sarsia. 1966. V. 25. P. 1–128.
- Fritsch M., Richter S. Nervous system development in Spinicaudata and Cyclostherida (Crustacea, Branchiopoda) — Comparing two different modes of indirect development by using an event pairing approach // J. Morphol. 2012. V. 273. P. 672–695.

- Fryer G. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. R. Soc. Lond., B. 1968. V. 254. P. 221–385.
- Fryer G. Tubular and glandular organ in the Cladocera, Chydoridae // Zool. J. Linn. Soc. 1969. V. 48. P. 1–8.
- Fryer G. Evolution and adaptive radiation in the Macrothricidae (Crustacea, Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. R. Soc. Lond., B. 1974. V. 269. P. 137–274.
- Fryer G., Functional morphology and the adaptive radiation of the Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda) // Phil. Trans. R. Soc. Lond., B. 1991. V. 331. P. 1–99.
- Kotov A.A., Elías-Gutiérrez M., 2009. A phylogenetic analysis of *Ilyocryptus* Sars, 1862 (Cladocera: Ilyocryptidae). International review of Hydrobiology 94 (2): 208–225.
- Kotov A.A., Ishida S., Taylor D.J. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies // Zool. J. Linn. Soc. 2009. V. 156. P. 1–56.
- Olesen J. A phylogenetic analysis of the Conchostraca and Cladocera (Crustacea, Branchiopoda, Diplostraca) // Zool. J. Linn. Soc. 1998. V. 122. P. 491–536.
- Weismann A. Beitrage zur Naturgeschichte der Daphnoiden // Z. wiss. Zool. 1876-1879. V. 27–33. P. 1–486.

РАКООБРАЗНЫЕ В ТЕХНО-ЭКОСИСТЕМАХ ТЭС И АЭС

А.А. Протасов, А.А. Силаева, А.Б. Примак

Институт гидробиологии НАН Украины, 04210, Киев-210, пр. Героев Сталинграда, 12,
protasov@bigmir.net, labtech-hb@ukr.net

Ракообразные являются широко распространенной, уникальной по разнообразию группой беспозвоночных, характеризующейся значительными количественными показателями и широким спектром адаптаций к различным условиям среды (Монченко та ін., 2011). В техно-экосистемах тепловых и атомных электростанций, частью которых являются водоемы-охладители (ВО), эта группа гидробионтов широко представлена как в планктоне, так и в бентосе и перифитоне.

В Украине в настоящее время функционирует около 10 ТЭС и 3 АЭС с крупными водоемами-охладителями, Чернобыльская АЭС с 2000 г. выведена из эксплуатации, и ее охладитель не испытывает термического и гидродинамического воздействия. Объем ВО составляет от нескольких десятков до 100 и более млн. м³, площадь самого большого — Чернобыльского — составляет около 22 км².

Комплексные гидробиологические исследования водоемов-охладителей энергетических станций Украины проводятся, начиная с 1960-х гг. — в основном на ТЭС, а с 1980-х и в настоящее время продолжают на охладителях АЭС. Характер долговременных изменений условий обитания в ВО находится в прямой зависимости от воздействия антропогенных факторов. В частности, при увеличении техногенной нагрузки при введении в эксплуатацию второго энергоблока ХАЭС (в 2004 г.), возросла температура в ВО и влияние термического фактора стало постоянным во времени. При введении режима практически постоянной продувки ВО ЗАЭС в Каховское водохранилище значительно снизилась минерализация воды.

Для подготовки материалов этого сообщения использована база гидробиологических данных WaCo лаборатории технической гидробиологии Института гидробиологии НАН Украины.

Пробы зоопланктона отбирали при помощи планктонной сети Апштейна, зообентоса — с помощью дночерпателя СДЧ и рамок, зооперифитона — с помощью скребка и коробчатого пробоотборника (при использовании легководолазного снаряжения); материал отбирали и обрабатывали по стандартным методикам (Методы ..., 2006). При описании таксономического состава использовали термин НОТ — низший определяемый таксон (Баканов, 1997), при этом 97% организмов определено до вида.

В зоопланктоне ТЭС и АЭС Украины по данным исследований 1960-х – 1980-х гг. из более чем 150 отмеченных НОТ беспозвоночных, ветвистоусые насчитывали 56, а веслоногие ракообразные — 22 НОТ (Гидробиология ..., 1991). По данным современных исследований ВО Чернобыльской, Запорожской, Хмельницкой и Южно-Украинской АЭС из 134 НОТ зоопланктона ракообразные насчитывали 79 (53 — ветвистоусых и 26 — веслоногих) (табл.), т.е. ракообразные составляют около половины всего таксономического состава зоопланктона и такое процентное соотношение сохраняется на протяжении длительного времени, хотя, например, в ВО Криворожской ГРЭС была отмечена четкая тенденция замены «рачкового» зоопланктона на «ротаторный».

В отдельных ВО количество НОТ веслоногих ракообразных составляло от 2 до 15, а ветвистоусых — от 6 до 40. Роль веслоногих в видовом богатстве незначительна, их доля колебалась от 8 до 20% всего видового состава. Следует отметить, что в более глубоководных ВО (Ладыжинской ГРЭС и ЮУАЭС) ведущую роль играли ветвистоусые ракообразные, составляя 46–57% всех видов (Гидробиология ..., 1991).

В зоопланктоне обнаружено лишь 3 вида, относящихся к реликтовой понто-каспийской фауне — *Podonevadne trigona*, *Cercopagis pengoi*, *Cornigerius maeoticus*. Кроме того, необходимо отметить находку циклопа *Eucyclops denticulatus* (Graeter) в подводном канале ЗАЭС, встреченного в техно-экосистемах впервые. К редким в зоопланктоне исследованных ВО следует отнести *Alonopsis elongata* Sars, *Rhynchotalona falkata* (Sars), *Bosmina obtusirostris* Sars, *B. longispina* Leydig.

Ракообразные в зоопланктоне ВО достигают значительных показателей обилия, во многих случаях определяя численность и биомассу зоопланктона в целом. Высокая биомасса (около 11 г/м³) была отмечена летом

1984 г. в ВО ЮУАЭС и на участке выхода отводящего канала ВО ХАЭС в 2005 г., а максимальные значения биомассы — до 26.6 г/м³ отмечены в ВО ХАЭС в июне 2005 г. (Техно-экосистема ..., 2011) и до 53.8 г/м³ — в Ладжинском водохранилище (при доминировании *Daphnia longispina*). В водоеме-охладителе Змиевской ГРЭС была отмечена огромная биомасса зоопланктона — до 378.0 г/м³ за счет развития *D. magna* Straus (Гидробиология ..., 1991).

Поскольку в водоемах-охладителях существует определенный термический градиент от сброса подогретой воды до водозабора температура снижается, распределение показателей обилия ракообразных в водоеме неравномерно. Так в ВО ХАЭС (по многолетним данным) в диапазоне температуры 6–26 °С в весенний и осенний периоды наибольшие показатели численности (248 тыс. экз/м³) ракообразных отмечены при температуре 18 °С. В летний период (диапазон температуры 17–38 °С максимум численности (430 тыс. экз/м³) был при 23 °С. Таким образом, в ВО отсутствует линейная зависимость распределения показателей обилия ракообразных зоопланктона от температуры.

Таблица. Список видов ракообразных планктона, бентоса, перифитона в водоемах-охладителях АЭС Украины

Виды	Планктон*	Перифитон	Бентос
<i>Sida crystallina</i> O.F.Müller		+	
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	+		
<i>Alona rectangula</i> Sars	+		
<i>Bosmina coregoni</i> Baird	+		
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F.M.)	+		
<i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov)	+		
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F.M.)	+	+	
<i>Cornigerius maeoticus</i> (Pengo)	+		
<i>Daphnia longispina</i> (O.F.M.)	+		
<i>Daphnia cucullata</i> Sars	+		
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	+		
<i>Diaphanosoma dubia</i> Manuilova	+		
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linne)	+		
<i>Podonevadne trigona</i> (Sars)	+		
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	+		
<i>Moina macrocopa</i> (Straus)	+		
<i>M. micrura</i> Hellich	+		
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz		+	
<i>Monospilus dispar</i> Sars	+		
<i>Rhynchotalona rostrata</i> (Koch)	+		
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer	+		
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin	+		
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	+		
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Mars)	+		
<i>Acanthocyclops viridis</i> (Jur.)	+		
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	+		
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)	+		
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fisch.)	+		
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg)	+		
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+		
Harpacticoida gen. sp.		+	
Ostracoda gen. sp.		+	+
<i>Asellus aquaticus</i> L.		+	+
<i>Limnomysis benedeni</i> Czerniavsky		+	+
<i>Paramysis (Mesomysis) intermedia</i> (Czerniavsky)			+
<i>Stenogammarus</i> sp.		+	
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky)		+	
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald)		+	+
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Grimm)		+	
<i>Chaetogammarus ischnus</i> Stebbing		+	+
<i>Ch. warpachowskyi</i> (Sars)			+
<i>Iphigenella shablensis</i> (Carausu)		+	
<i>Corophium mucronatum</i> G.O.S.		+	+
<i>C. curvispinum</i> G.O.S.		+	+
<i>C. robustum</i> G.O.S.		+	+

* В список видов зоопланктона вошли виды, доля которых в общих показателях обилия (численность, биомасса) была выше 1%.

Ракообразные планктона играют значительную роль в процессах биологической фильтрации в водоемах. Установлено, что скорость фильтрации (Гутельмахер, Алимов, 1979) существенно снижается при повышении трофности водоема. По обилию зоопланктона, водоем ХАЭС можно отнести к мезотрофным водоемам, и таким образом принять средний показатель скорости фильтрации 0.15 дм³/мг·сут для большинства периодов определения биомассы. Количество профильтрованной зоопланктоном воды в сутки в ВО ХАЭС очень значительно — от 0,4% (в зимний период), 24% (в летний период) до 110% всего объема, в среднем за весь период исследований — около 39%, при объеме водоема 120 млн. м³ (Техно-экосистема ..., 2011). Максимальные значения фильтрации было связано с массовым развитием крупных ветвистых ракообразных (*Daphnia longispina*). Вероятнее всего, их значительные популяции не являются постоянными во времени и, таким образом, можно полагать, что организмы зоопланктона обычно профильтровывают в сутки количество воды, равное от 30 до 70% объема исследованного водоема-охладителя.

Массовое развитие ракообразных зоопланктона может вызывать биологические помехи в работе оборудования энергетических станций. Так, на Южно-Украинской АЭС отмечалось, что *Cercopagis pengoi* забивал вращающиеся сетки блочных насосных станций циркуляционных насосов.

В бентосе и перифитоне водоемов-охладителей АЭС Украины среди ракообразных отмечены представители Ostracoda, Isopoda, Gammaridae, Corophiidae, Mysidae, Cumacea, Decapoda, в перифитоне — также и представители Cladocera. Большая часть ракообразных относится к понто-каспийскому комплексу и распространена

лась по днепровскому каскаду водохранилищ в связи с многими факторами, в том числе благодаря акклиматизационным мероприятиям, проведенным в 1950–1960-е гг.

Практически на протяжении всего периода исследований охладителей ракообразные были представлены крайне незначительным количеством таксонов — во всех охладителях встречаются только Ostracoda. Равноногие раки *Asellus aquaticus* встречались в ВО ЧАЭС, а в настоящее время — только в ВО ХАЭС, причем его распространение в бентосе последнего связано с вселением в охладитель дрейссены.

Наиболее богато ракообразные в бентосе и перифитоне были представлены в ВО ЧАЭС, как в период его эксплуатации станции, так и после остановки. По данным исследований 2002 г. зарегистрировано 16 таксонов из Ostracoda, Gammaridae, Corophiidae. Такие виды, как *Iphigenella shablensis*, *Pontogammarus robustoides* и *Dikerogammarus villosus* встречались только в перифитоне, *Paramysis intermedia* и *Ch. warchowskyi* — только в бентосе. Для сравнения, в водохранилищах Днепра в зообентосе отмечено 43 вида ракообразных. После остановки ЧАЭС в зообентосе сократилась популяция *Paramysis (Mesomysis) lacustris* (Czern.) (= *M. kowalewsky* Czern.), приуроченной в основном к зоне подогрева (Лукашев, Северенчук, 2004), в 2002 г. этот вид не был отмечен.

В некоторые из ВО ТЭС ракообразные (Mysidae, Gammaridae, Corophiidae) вселялись в целях повышения кормовой базы рыб, однако постоянные популяции, например в ВО Криворожской ГРЭС, подпитка которого осуществляется по каналу Днепр — Кривой Рог, сформировали только Corophiidae.

В бентосе ВО АЭС доля Ostracoda в общей численности достигала 20%, возрастая в некоторые сезоны до 40%, их численность при этом составляла от 1.5 до 3.0 тыс. экз./м². А в ВО ТЭС, например в ВО Змиевской ГРЭС, ракушковые раки определяли обилие сообщества с показателями обилия 12 тыс. экз./м² и 7.9 г/м², где их доля составляла более 45% (Афанасьев и др., 1993).

В охладителе ЧАЭС (по данным 2002 г.) доля ракообразных в общей биомассе достигала 59% мягкого бентоса в основном за счет Gammaridae и Corophiidae, при биомассе 2.9 г/м².

В целом в контурных сообществах (бентос, перифитон) ракообразные редко выступают в качестве ценозообразователей в отличие от моллюсков, мшанок, губок, кишечнополостных. Тем не менее, на дне, в подогретой части ВО Криворожской ГРЭС было отмечено достаточно обширное сообщество *Corophium curvispinum* + *Hypnia invalida*, где общая численность составляла 48.4 тыс. экз./м², биомасса — 31.2 г/м². А в средней части плотины, окружающей весь водоем (в перифитоне) также было локализовано сообщество Corophiidae с очень высокими суммарными показателями обилия — 1.7 млн. экз./м² и 363.2 г/м² при полном преобладании ракообразных. В отводящем канале ХАЭС в 1998 г. численность в сообществе перифитона в приурезной части достигала 4.28 млн. экз./м² за счет скопления здесь *Chydorus sphaericus*.

Особенностью ракообразных в составе зоопланктона водоемов-охладителей по сравнению с водоемами с естественным температурным режимом является то, что видовое богатство первых существенно ниже, а показатели обилия и продуктивности за счет длительного вегетационного периода, значительно превосходят такие в естественных водоемах. В целом можно сделать заключение, что ракообразные играют значительную роль в зоопланктоне водоемов-охладителей.

В отличие от зоопланктона, в зооперифитоне и зообентосе, роль ракообразных невелика. Для водоемов-охладителей Украины характерно то, что в тех, которые имеют более тесную связь с днепровскими водохранилищами, качественный состав, количественная представленность ракообразных значительно выше, в основном за счет организмов понто-каспийского комплекса. Крупные ракообразные могут быть использованы как объекты для интродукции в ВО для сбалансированности сообществ, повышения рыбопродуктивности и повышения самоочистительной способности водоемов-охладителей.

Список литературы

- Афанасьев С.А., Слепнев А.Е., Панькова Н.Г., Волков В.В. Зообентос водоемов-охладителей ТЭС юго-востока Украины // Гидробиол. журн. 1993. 68 с. Деп. в ВИНТИ 13.05.93. № 1273–В93.
- Баканов А.И. Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 278–282.
- Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины / Протасов А.А., Сергеева О.А., Кочелева С.И. и др. Киев: Наук. думка, 1991. 192 с.
- Гутельмахер Б.Л., Алимов А.Ф. Количественные закономерности фильтрационного питания водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 57–78.
- Лукашев Д.В., Северенчук Н.С. Изменение структуры макрозообентоса водоема-охладителя Чернобыльской АЭС в условиях уменьшения тепловой нагрузки на экосистему // Гидробиол. журн. 2004. Т. 40, № 4. С. 64–72.
- Методи гідробіологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д.Романенка. К.: Логос, 2006. 408 с.
- Монченко В.І., Балан П.Г., Трохимець В.М. Карцинологія. К.: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2011. 527 с.
- Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки / Под ред. А.А. Протасова. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2011. 234 с.

ГИПОЛИМНИЧЕСКИЙ (ХОЛОДНОВОДНЫЙ) КОМПЛЕКС РАКООБРАЗНЫХ КРУПНЫХ ОЗЕР СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ ПО ИССЛЕДОВАНИЯМ И.И. НИКОЛАЕВА

И.К. Ривьер

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Ярославская обл., Некоузский район, пос. Борок, rivier@ibiw.yaroslavl.ru

Первые сведения о холодноводных видах — обитателях гиполимниона глубоких озер: Боденского, Нижнего Лунцкого имеются ещё в работах гидробиологов конца XIX – начала XX веков (Hofer, 1896; Lotz, 1929). Позднее Руттнером было установлено, что среди всего зоопланктона альпийских озер 13% видов дают максимум при 5–7 °С. Они обитают летом в гиполимнионе, а зимой населяют поверхностные слои и интенсивно размножаются (Ruttner, 1937, 1962).

В горных озерах Альп и Кавказа большинство форм холодолюбивые, встречающиеся круглогодично. В середине прошлого века в оз. Севан из 10 видов пелагического комплекса 9 функционировали круглый год (Мешкова, 1975). Холодолюбивый комплекс свойственен равнинным арктическим и субарктическим водоёмам. Так, зоопланктон оз. Таймыр состоит только из криофильных (р. *Notholca* — 7 видов) и холодолюбивых колероваток, а также криофилов веслоногих — *Limnocalanus macrurus* и *Cyclops kolensis* (Грезе, 1957). При снижении широты расположения водоёма и увеличении высоты его над уровнем моря доля холодолюбивого комплекса возрастает, и при изменении этих параметров наоборот увеличивается доля тепловодных видов (Гордеева, 1964). Богат холодноводный комплекс в озерах Забайкалья, где ледостав продолжается большую часть года (Горлачев, 1969). Глубоководные, холодные озера Камчатки населяет исключительно криофильный комплекс (Куренков, 2005; Вецлер, 2009).

Среди Великих озер Америки к середине прошлого века зоопланктон был наиболее хорошо изучен в озёрах Эри, Онтарио и Мичиган (Dewis, 1961, 1966; Wills, 1969). Исследователями был выявлен глубоководный, холодолюбивый комплекс, включающий в себя лимнокалянуса и диаптомид.

Исследования озер Онежского и Ладожского с начала 40-х гг. прошлого века выявили горизонтальную неоднородность зоопланктона (Герд, 1946). Однако только исследования вертикального распределения зоопланктона пелагической глубоководной части озёр позволили в полной мере раскрыть и понять специфику этих озер — наличие в них реликтового холодноводного (гиполимнического) комплекса простейших, колероваток, ракообразных и рыб.

Новые обширные сведения о видовом составе, экологии, вертикальном распределении, жизненных циклах холодолюбивого комплекса были получены при исследованиях Онежского озера в 1964–1968 гг. на 100 станциях, 40 из которых располагались разрезами через Центральное Онего. Исследования возглавил и принимал в них непосредственное участие И.И. Николаев (1965). В докладе И.И. Николаева (1970) на съезде ВГБО в г. Кисинева были теоретически обоснованы положения о существовании в крупных стратифицированных озёрах двух экологически разнородных комплексов. Основные выводы о характере зоопланктона Ладожского и Онежского озер сводились к следующему: в крупных стратифицированных равнинных озерах зоопланктон по происхождению и экологии более гетерогенен, чем в мелководных и средне-глубоких того же географического региона. В глубоководных озёрах присутствует холодноводный, гиполимнический комплекс, часть видов которого имеет морское происхождение. Он функционирует в озерах круглогодично по сравнению с тепловодным комплексом, развивающимся только в вегетационный период. По числу видов тепловодный комплекс превосходит холодноводный, но последний, при небольшом количестве видов, достигает высокой численности и биомассы (Николаев, 1965, 1970).

Наиболее детально гиполимнический комплекс был исследован в Онежском озере. Результаты этих работ опубликованы в монографии «Зоопланктон Онежского озера» (1972). Четыре главы или 10 разделов книги принадлежат И.И. Николаеву.

В разделе о формировании зоопланктона Онежского озера автор рассматривает важнейшие факторы эволюции зоопланктоценоза: заселение озера лимнопланктоном, характерным для данного географического региона, а также анализирует факторы, способствующие сохранению в озере части ранней лимнофауны периода эволюции водоёма в послеледниковое время. Виды реликтового комплекса, прежде населявшие холодные олиготрофные приледниковые водоёмы, сохранились, претерпев некоторую эволюцию в крупнейших озерах, имеющих черты олиготрофных водоёмов и обширный холодный гиполимнион. В послеледниковую эпоху все водоёмы Северо-Запада претерпевали процесс естественной эвтрофикации, который все же больше проявлялся в мелководных озерах, затем в прибрежье глубоких, но до последнего столетия не затрагивал лимническую зону озер. До сих пор эти озера отличаются низкой минерализацией — 33–35 мг/л, и цветностью — 19°, высокой прозрачностью летом — 650 см.

Рассматривая термику озера и реакции на температуру реликтового холодноводного и тепловодного комплексов, автор характеризует первый как эвритермный с низким оптимумом, а тепловодный — как эвритермный с высоким оптимумом температуры. К первому комплексу в Онежском озере относится *Limnocalanus macrurus*, *Cyclops abyssorum*, *C. kolensis*, *C. vicinus*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Notholca caudata*, *Daphnia longiremis*. Эти же виды населяют гиполимнион Ладожского озера.

В монографии приводятся сведения по экологии и биологии отдельных видов. *Limnocalanus macrurus* приурочен к слоям с температурой 6–8 °С. При существовании термобара рачок занимает верхние 25 м толщи воды; после исчезновения термобара поднимается в верхние 0–10 м. При прогреве поверхности выше 12 °С

лимнокалянус мигрирует глубже 20 м. Максимальная численность *L. macrurus* около 0.2 тыс. экз./м³; количество науплиев достигает 0.7 тыс. экз./м³. Несмотря на невысокую численность крупный *L. macrurus* составляет основную пищу холодолюбивых рыб-планктофагов: ряпушки и корюшки.

По наблюдениям в других больших озерах лимнокалянус является обитателем ультрапелагической зоны, где населяет глубины гиполимниона. У поверхности *L. macrurus* появляется лишь при устойчивых ветрах, создающих сгон прогретых поверхностных вод и выход на поверхность холодных водных масс гиполимниона (Николаев, 1972б, в). Аналогичная ситуация создается регулярно у Азиатского берега Среднего Каспия, где *L. macrurus* входит в арктический комплекс и населяет глубины Средней впадины. Юго-восточные ветры из Кара-Кумов отгоняют от берега теплый поверхностный слой; поднимаются глубинные воды с температурой 8–9 °С, населенные лимнокалянусом (Ривьер, 1967).

В пелагиали Онежского озера встречаются два вида *Eudiaptomus*: *E. gracilis* и *E. graciloides*. Для озера характерно размножение *E. gracilis* подо льдом. С начала марта по конец ледостава количество самок со сперматофорами и яйцевыми мешками увеличивается, размножение заканчивается при температуре 7–8 °С у поверхности. Эта первая генерация может характеризоваться как криофильная. Популяция *E. graciloides* значительно меньше, рачки выносятся в прибрежье, т.к. в пелагической части держатся в эпилимнионе.

К холодолюбивым формам относится малочисленный в Онежском озере *Cyclops abyssorum*; его количество не превышает 1 тыс. экз./м³. Летом максимум циклопов отмечается в слое 10–25 м. Размножение происходит в подледный период в марте–апреле. Новые сведения по экологии и биологии *C. abyssorum* получены в оз. Бородаевском (Ривьер, 2005).

В зимний и весенний (март–апрель) подледный период в пелагической части Онежского озера присутствовали *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis* и *Daphnia cristata*. Численность холодноводного комплекса колебалась от 10 до 50 тыс. экз./м³, биомасса от 0.2 до 1.8 г/м³. Биомасса 1.8 г/м³ отмечена на глубине 75 м и создавалась исключительно взрослыми особями *Limnocalanus*, не встречающимися в относительно мелководной зоне (12 м) (Николаев, 1972в).

Период весеннего нагревания в Ладоге и Онеге характеризуется значительной горизонтальной гетерогенностью в результате существования продолжительного термобара, когда в литорали прогрев может достигать 10–12 °С, а центр пелагиали сохраняет температуру 1–3 °С и обратную температурную стратификацию. В этой зоне по всей глубине присутствует только холодноводный комплекс (Николаев, 1972б, в). Явление термобара скоротечно в малых озерах, но в Рыбинском водохранилище в штилевую погоду явление термобара было прослежено 16 мая 1979 и 5–6 мая 1982 гг. Инертную холодную зону населял размножающийся *C. kolensis* и *A. priodonta*; встречались единичные особи р. *Notholca* (Ривьер, 1987).

Изучение в Онежском озере вертикального распределения и миграций позволило уточнить черты экологии и биологии холодноводного комплекса (Николаев, 1972б, в). Автор подчеркивает, что наибольшие концентрации происходят на разделе сред: вода – воздух, вода – иловые отложения, слой термоградиента. Кроме того, автор утверждает, что «стратифицированное распределение зоопланктона явление более устойчивое, чем распределение взвешенных частиц». Это связано с реакциями фито- и зоопланктона на температуру, освещенность, трофические условия. В середине 1960-х гг., когда велись исследования на Онежском озере, оно характеризовалось как олиготрофный водоем. Благодаря высокой прозрачности, но невысоким показателям по биогемам, трофический слой не превышал 10–15 м. Поэтому даже холодолюбивые зоопланктеры вынуждены были совершать подъемы из глубинных слоев. Миграции *Limnocalanus* очень сложны и зависят от стадии развития, возрастного состава популяции. Старшие копеподиты (по наблюдениям 1964–1968 гг.) держались летом в середине дня в гиполимнионе (50–80 м), а ночью поднимались в горизонт до 15–5 м, где был сосредоточен фитопланктон. *Eudiaptomus gracilis*, как менее холодолюбивый вид, в период летней стагнации держался в слое 5–10 м, а ночью поднимался к поверхности (2–5 м).

Холодноводный стенотерм *Cyclops abyssorum* населяет только глубоководные стратифицированные озера. При сильном прогреве эпилимниона и низком расположении металимниона циклопы держатся в глубоких холодных слоях. В оз. Телецком (Рылов, 1948) *C. abyssorum* держался на глубине 20–40 м, не опускаясь до 180–200 м. Половозрелые особи абиссального циклопа в оз. Онежском никогда не встречались в поверхностных слоях, а отмечались на самых больших глубинах (80–100 м). В оз. Бородаевском *C. abyssorum* круглогодично обитает только у дна (Ривьер, 2005).

Как известно, холодноводный комплекс в стратифицированных озерах имеет в своем составе рыб (перелавскую ряпушку в оз. Плещеево, корюшку в оз. Сиверском, ряпушку и корюшку в оз. Онежском). Комплекс связан прочными трофическими взаимоотношениями. Зоопланктеры, входящие в его состав, служат пищей холодолюбивым рыбам. В Онежском озере верхняя граница температурного слоя для оптимального питания ряпушки не более 16 °С, а для корюшки зона питания ограничена 12 °С.

В главе «Сравнительно-лимнологическая характеристика зоопланктона Онежского озера» И.И. Николаев использует все имеющиеся к началу 1970-х гг. сведения о зоопланктоне озер Северо-Запада России, Байкала и крупнейших озер Северной Америки. Зоопланктон Онеги, Ладоги и Байкала оказался значительно более сходным, чем состав зоопланктеров Великих озер Америки. К тому времени зоопланктон этих озер оказался менее изученным (Devis, 1961, 1966; Wills, 1960).

В своих исследованиях холодноводного комплекса крупных озер Северо-Запада И.И. Николаев рассматривает некоторые вопросы морфологии, систематики, эволюции. С конца 1940-х по конец 1970-х гг. не было установлено систематическое название наиболее распространенного вида, холодолюбивого циклопа (в том чис-

ле населяющего оз. Байкал) — *Cyclops kolensis* (Мазепова, 1978), называемым еще М.М. Кожовым (1962) — *C. k. baikalensis*. Это самый массовый вид р. *Cyclops* с самым обширным ареалом — экологическим диапазоном. До сих пор *C. abyssorum* более всего идентифицируется не столько по морфологическим признакам, сколько по экологии и жизненному циклу. Значительные затруднения вызывает разграничение *Daphnia galeata* и *D. longispina*. Без исследования биологии, структуры популяций и морфологии возрастных групп, определение видов может быть весьма сомнительным.

И.И. Николаев (1972) был согласен с Г.Э. Хатчинсоном (Hutchinson, 1967): «Трудности видовой диагностики и связанные с этим ошибки в определениях значительного числа видов пресноводного планктона, Г.Э. Хатчинсон объясняет тем, что систематики пользуются в основном малозаметными морфологическими признаками, функциональное значение которых в большинстве случаев весьма сомнительно. Но нельзя не учитывать и того, что в составе зоопланктона умеренной зоны имеется не мало весьма полиморфных видов, находящихся в фазе интенсивной эволюции (подобно р. *Cyclops* и сиговым — среди рыб), таксономическая дифференциация которых четко не определилась не только в ранге вида, но и более мелких таксономических единиц».

Список литературы

- Вецлер Н.М. Структурные особенности и динамика зоопланктонного сообщества в пелагиали оз. Дальнее (Камчатка): Канд. дисс. Борк. 2009. 175 с.
- Герд С.В. Планктонические комплексы больших озер Карелии и летние миграции ряпушки // Учен. зап. Карело-Финск. Ун-та. 1946. Т. 1. С. 305–344.
- Гордеева Л.Н. Зоопланктон Норильских озер // Учен. зап. Карельского пединститута. 1964. Т. 15. С. 104–115.
- Горлачев В.Н. Сезонные и межгодовые изменения зоопланктона оз. Иван (Забайкалье) // II-е совещание по вопросам круговорота вещества. Энергия... 1969. Ч. 2.
- Грезе В.Н. Основные черты гидробиологии оз. Таймыр // Тр. Всес. гидробиол. общ-ва. М., 1957. Т. 8. С. 183–213.
- Кожов М.М. Биология озера Байкал. М., 1962. 309 с.
- Куренков И.И. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 2005. 178 с.
- Мазепова Г.Ф. Циклопы оз. Байкал. Новосибирск, 1978. 143 с.
- Мешкова Т.М. Закономерности развития зоопланктона в оз. Севан. Ереван, 1975. 270 с.
- Николаев И.И. Основные экологические компоненты зоопланктона Онежского озера и их значение в биологии рыб-планктофагов (ряпушки и корюшки) // Тез. докл. V сессии по пробл. биол. ресурсов Белого моря и внутр. водоемов Карелии. Петрозаводск, 1965. С. 70–71.
- Николаев И.И. О популяционно-экологическом соотношении зоопланктона крупных и мелководных озер Северо-Запада Европейской части СССР // Биол. процессы в морских и континент. водоемах. Кишинев, 1970. С. 280–281.
- Николаев И.И. История изучения зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. 1972а. С. 5–24.
- Николаев И.И. Общая характеристика вертикального распределения зоопланктона // Там же. 1972б. С. 241–249.
- Николаев И.И. Зоопланктон и температура воды как факторы продуктивности и распределения основных промысловых рыб Онежского озера — ряпушки и корюшки // Там же. 1972в. С. 269–283.
- Николаев И.И. Сравнительно-лимнологическая характеристика зоопланктона Онежского озера // Там же. 1972г. С. 283–301.
- Ривьер И.К. Экология и биология полифемид Каспийского моря: Канд. дисс. М., 1967. 161 с.
- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ: Докторская дисс. М., 1987. 372 с.
- Ривьер И.К. Состав и некоторые черты экологии зоопланктона зимой в глубоких стратифицированных озерах // Экология. 2005. № 2. С. 201–214.
- Devis Ch.C. Breeding of Calanoid Copepods in lake Erie // Verh. Intern. Verein. Limnol. 1961. 14. P. 993–942.
- Devis Ch.C. Plankton studies in the largest great Lakes of the world // Great Lakes Res. Div. Univ. Mich. Publ. 14. 1966. P. 1–36.
- Hofer B. Die Verbreitung der Tierwelt in Bodensee forschung. 1896. Bd-10. S. 5–111.
- Hutchinson G.E. The nature and biology of zooplankton // A. treatise on limnology. London-Sidney. 1967. P. 490–504.
- Lotz H. Beitrage zur Hydrobiologie des oberen Allgau // Arch. Hydrobiol. 1929. Bd. 20. S. 531–635.
- Ruttner F. Ökotypen mit cerschiedener Verticalverteilung in Plankton der Alpensee // Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1937. Bd. 35. H. 1.S. 7–34.
- Ruttner F. Grundriss der Limnologie (Hydrobiologia des Süßwassers). Berlin. 1962. 332 s.
- Wills L. Seasonal abundance and vertical movements of planctonic Crustacea in lake Michigan // Fish. Bull. Wild life Serv. U.S. V. 60. 1962. P. 242–369.

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И.И. НИКОЛАЕВА — КРУПНОГО ОТЕЧЕСТВЕННОГО ГИДРОБИОЛОГА, ЛИМНОЛОГА И ОРГАНИЗАТОРА НАУКИ (1911–1992)

*И.К. Ривьер, **И.С. Трифонова, *И.Л. Пырина

*Институт биологии внутренних вод РАН, 152742 Ярославская обл., Некоузский район, пос. Борк
rivier@ibiw.yaroslavl; pyrina@ibiw.ru

**Институт озероведения РАН, 196105, г. С-Петербург, ул. Севастьянова, 9, itrifonova@mail.ru

В сентябре 2011 г. исполнилось 100 лет со дня рождения Ивана Ивановича Николаева, известного исследователя экосистемы Балтийского и Белого морей и разнотипных озер Северо-Западных регионов России.

Выходец из крестьянской семьи, репрессированной в период коллективизации и сосланной, Иван Иванович сумел окончить в 1930 г. среднюю школу в г. Череповце, а в 1935 г. — биологический факультет Ленинградского университета. Еще студентом он принимал участие в экспедициях на озера Ленинградской области и Карелии. В 1935 г. защитил дипломную работу «К познанию фитопланктона больших озер Карелии». С тех пор его интерес к северным озерам не угасал, несмотря на участие в других исследованиях, которые предлагала ему

жизнь. С 1936 по 1942 г. Иван Иванович работал ассистентом на кафедре гидробиологии вновь созданного Средне-Азиатского университета. С 1942 г. он участвовал в Великой Отечественной войне. В конце войны был тяжело ранен при взятии Кенигсберга, контужен и оказался в госпитале в г. Риге. За время войны был награжден многими орденами, из которых более всего ценил медаль «За отвагу».

После войны Иван Иванович продолжал свои исследования в Латвийском отделении ВНИРО в г. Риге. Здесь начался его успешный и продуктивный период в изучении экосистемы Балтийского моря. Работая сотрудником ВНИРО, он становится высококвалифицированным специалистом — гидробиологом широкого профиля (фитопланктологом, зоопланктонистом, ихтиологом), защищает кандидатскую диссертацию на тему «Фитопланктон Рижского залива», а затем в 1962 г. — докторскую диссертацию на тему «Планктон и рыбная продуктивность Балтийского моря».

В 1959–1969 гг. появляются публикации И.И. Николаева в центральных журналах АН СССР. Они посвящены фитопланктону и его эколого-географическим комплексам; продуктивности фито- и зоопланктона как кормовой базы рыб, многолетним колебаниям численности некоторых пелагических рыб. Исследования на Балтике включали глубокий экологический анализ: учитывались гидрометеорологические условия, колебания солености, влияние погодных условий.

В результате были обоснованы биологические сезоны Балтийского моря. Это был исторически четвертый наиболее интенсивный и многосторонний этап изучения Балтийского моря. Основные закономерности функционирования экосистемы Балтики были установлены И.И. Николаевым. Он обосновал связи между многолетними колебаниями численности промысловых рыб моря, динамикой режима параметров водной среды и кормовой обеспеченностью этих рыб, охарактеризовал планктон как фактор распределения и продуктивности планктоноядных рыб. Вместе с Х.К. Криевс он составлял ежегодные количественные оценки уловов, которые в кратком виде публиковались в ежегоднике Международного совета по изучению северных морей (*Annales biologiques conseil international pour l'exploration de la mer*). Балтийское море было охарактеризовано как экосистема, в биологической структуре которой основное положение занимает система: планктон – планктоноядные рыбы. Работы Ивана Ивановича в этой области стали классическими, результаты которых до последнего времени используются для характеристики планктона и пищевой базы рыб Балтийского моря.

Особую ценность и современный аспект имеют исследования И.И. Николаева о продвижении, расселении новых видов в фауне и флоре Балтийского и Северного морей. Основной причиной этого явления Иван Иванович считал антропогенное воздействие, нарушение, изменение водной среды, вызванное гидростроительством, судоходством, эвтрофированием и загрязнением.

В период работы в Латвийском отделении ВНИРО И.И. Николаев был экспертом нескольких международных советов по изучению Балтийского моря, участвовал в советско-финских исследованиях, был членом Комиссии АН СССР по охране вод Балтийского бассейна.

В 1962 г. И.И. Николаева пригласили в Ленинград возглавить Лимнологическую станцию при ЛГУ. Обширный опыт и эрудиция позволили ему быстро организовать там гидробиологические исследования. При его непосредственном участии в рамках программы МБП было начато комплексное изучение озерных экосистем и их продуктивности. Был начат многолетний лимнологический мониторинг оз. Красного. В 1963 г. Иван Иванович возглавил сектор гидробиологии Лаборатории озероведения, в дальнейшем Института озероведения АН СССР. Работы по мониторингу оз. Красного были продолжены, результаты их изложены в публикациях 1964–1971 гг., докладывались на конференциях.

В дальнейшем научные интересы И.И. Николаева лежали в области изучения экосистем крупных озер Северо-Запада — Онежского и Ладожского. Своим участием и руководством экспедициями, личным вкладом в исследования зоопланктона и общей лимнологии озер Онежское и Ладожское, Иван Иванович способствовал изучению экосистем этих водоемов на новом уровне. По результатам опубликована серия работ в центральных изданиях: *Гидробиологический журнал* (1968, 1975, 1977, 1982, 1990), *Verh. Inter. Ver. Limnol.* (1972), *Водные ресурсы* (1976, 1977, 1980), *Океанология* (1974), *Экология* (1977) и т.д. Вышло несколько обширных монографий, в том числе «Зоопланктон Онежского озера» (1972) под редакцией И.И. Николаева и при непосредственном участии в написании основных глав книги. Впервые на обширном материале было представлено пространственное распределение зоопланктона, его экологических группировок и отдельных видов. Была рассмотрена связь между температурой, развитием зоопланктона и распределением промысловых планктофагов — ряпушки и корюшки. В заключении дана сравнительно-лимнологическая характеристика крупнейших озер Северо-Запада, оз. Байкал и Великих озер Америки: Онтарио, Эри, Гурон, Мичиган, Верхнее, крупнейших озер Канады, позволившая обосновать существование в глубоких стратифицированных озерах умеренной зоны двух экологических комплексов: холодноводного (гипо-метатермического) и тепловодного (эпи-метатермического). В составе холодноводного комплекса большую роль играют гляциально-реликтовые виды, этот комплекс относительно однороден экологически. Система биологической структуры зоопланктона больших и глубоких водоемов умеренных широт имеет универсальный характер.

Детальное изучение И.И. Николаевым планктической подсистемы Онежского озера легло в основу записки: «О более полном и рациональном использовании водных ресурсов Карельской АССР», которая получила высокую оценку в Совете Министров Карельской АССР.

В 1970-е гг. Иван Иванович руководил коллективом по большой теме, связанной с антропогенным эвтрофированием Ладожского и Онежского озер. Непосредственно И.И. Николаевым проводился анализ водного режима озер Северо-Запада, обсуждались вопросы типизации озерных экосистем по их трофической структуре,

рассматривалось антропогенное влияние на их экосистемы и изменения, происходящие при эвтрофировании. Результаты исследований публиковались в журналах Экология, Водные ресурсы, Гидробиологический журнал, а также были доложены им на XVIII Лимнологическом конгрессе в Ленинграде.

В период возникновения народно-хозяйственной проблемы — «Перераспределение стока северных рек» Иван Иванович был одним из руководителей работ, связанных с прогнозированием качества вод в водохранилищах и озерах, расположенных на предполагаемых трассах переброски вод в бассейн р. Волги. В 1973–1974 гг. ИБВВ РАН были предприняты экспедиции по трассам переброски: от Рыбинского водохранилища, по Мариинской системе до Онежского озера и по Северо-Двинской системе, включая оз. Кубенское, в которых Иван Иванович принимал участие и своими советами, огромным опытом и эрудицией помогал правильной организации исследований. Результатами этих работ были главы по зоопланктону оз. Белого в монографии «Антропогенное влияние на озера Северо-Запада СССР», где глава по микро-зоопланктону была написана И.И. Николаевым. Ему же принадлежит глава «Зоопланктон» в монографии «Озеро Кубенское».

С 1978 г. И.И. Николаев продолжал исследования Онежского и Ладожского озер в Отделе водных проблем Карельского филиала АН СССР, где возглавлял отдел гидробиологии, а после возвращения в г. Ленинграде продолжал работать консультантом в ГосНИОРХе.

В течение нескольких лет И.И. Николаев читал курс «Биология моря» в Гидрометеорологическом институте в г. Ленинграде, был членом президиума Всесоюзного гидробиологического общества и членом Проблемного совета по гидробиологии и ихтиологии при Академии наук СССР.

На протяжении всей своей творческой жизни И.И. Николаев воспитывал, уделял внимание, делился своими знаниями со всеми, кто встречался на его жизненном пути: альгологами, протистологами и зоопланктологами. Как специалист-лимнолог широкого профиля он мог дать консультации по любым вопросам озераведения. Ему принадлежит более 150 научных статей, большинство которых не носит узко специальный характер, а содержит глубокие ответы на теоретические и практические вопросы современной гидробиологии.

Особый большой раздел океанографического наследия Ивана Ивановича Николаева — изучение Балтийского моря, специфических закономерностей функционирования его экосистемы. Такие результаты научной деятельности как лимнологические циклы озер, их экологические комплексы, зональность и миграции гидробионтов вошли в учебную литературу.

Под руководством И.И. Николаева защищено 15 кандидатских и докторских диссертаций. Он консультировал, оказывал всякую поддержку молодым специалистам в Ленинграде, Петрозаводске, Борке. Он был в курсе проводившихся в Борке исследований. В период 1975–2010 гг. здесь была выполнена серия работ по изучению биоты водоемов в подледный период. Иван Иванович, сам уделявший внимание холодолюбивому комплексу, консультировал эти работы, давал ценные советы в их проведении.

Вклад И.И. Николаева в гидробиологическую науку трудно переоценить, чему способствовала широта охватываемых им проблем планктологии, глубокое их понимание и знание. В отличие от других гидробиологов он хорошо знал видовой состав основных форм планктона — водорослей, простейших, коловраток, мезозоопланктона, разбирался в вопросах гидрометеорологии и гидрохимии, весьма важных для изучения, организмов обитающих в водной толще водоемов. Целый ряд направлений его исследований остаются востребованными до сегодняшних дней.

Уже в первых работах на Балтике (в 1950–1952 гг.) Иван Иванович уделял большое внимание вопросам вселения и распространения в планктоне новых видов флоры и фауны. Проблема эта затрагивалась им и в дальнейшем (1974) и до настоящего времени сохранила свою актуальность. Иван Иванович относился к немногим отечественным гидробиологам, придающим большое значение гидрометеорологическим факторам в формировании условий обитания планктона. Эти идеи, прослеживаемые в его публикациях и выступлениях с первых лет научной деятельности, легли в основу фундаментальной работы «Очерк структуры и формирования годового лимнологического цикла водоемов умеренной зоны», опубликованной в одной из книг серии «Озера Карельского перешейка» (1971). Тогда они не были в должной мере подхвачены учеными, но приобрели большую актуальность в последние годы в связи с обострением проблемы глобального изменения климата.

Встречи с И.И. Николаевым оставляли глубокое впечатление, сохраняющееся на всю жизнь. Но не только наука могла связывать и привлекать к нему. Общение с этим человеком, доброжелательным, доступным и добрым высокообразованным и порядочным, разделившим со своим народом горькую годину репрессий и жестокие тяготы войны, было бесценным.

ХОЛОДНОВОДНЫЙ КОМПЛЕКС РАКООБРАЗНЫХ В ОЗЁРАХ РАЗЛИЧНОГО ТИПА СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РОССИИ

И.К. Ривьер

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

Холодноводный зоопланктон в видовом отношении не богат, в нём преобладают коловратки (≈ 22 вида); ракообразных — 10 видов: 3 вида Calanoida, 4 — Cyclopoida и 3 — Daphniidae. Эти виды различаются степенью своей холодолюбивости.

К криофильным видам функционирующим в водоёмах, покрытых льдом и в период его таяния среди ракообразных можно отнести только *Cyclops kolensis*. Обитатель самого разного типа водоёмов от гигантских

озёр (Байкал, Ладожское, Онежское, озёра Камчатки и т.д.) до крупнейших водоёмов (Рыбинское, Куйбышевское и т.д.) и больших прудов *C. kolensis* имеет стойкий жизненный цикл, который ограждает его от колебаний среды в летний сезон. Кольский циклоп размножается зимой и ранней весной, а весь вегетационный период проводит в диапаузе в пелогене. В изучаемых озёрах бассейна Верхней Волги морфология и жизненный цикл *C. kolensis* не имеет отличий. В мелководных эвтрофных озёрах (Неро, Вселуг) и глубоководном, но гипертрофном оз. Выдогощ популяции этого вида испытывают неблагоприятные воздействия от заморных явлений зимой и летом. В оз. Неро (гл. 2–3 м) во вторую половину зимы кислород истощается во всей толще воды. Многочисленная популяция циклопа поднимается к нижней кромке льда и скапливается в любых участках открытой воды, образуя чистую культуру численностью до 90–300 тыс. экз./м³. Рачки в марте–апреле не имеют липидных запасов, самок с наполненными яичниками и яйцевыми мешками среди них нет. Копуляция и размножение происходит сразу после распаления льда. В мае (1987–88 гг.) в пелагиали оз. Неро плотность рассеянной популяции составляла 50–20 тыс. экз./м³.

В оз. Выдогощ (гл. 20 м) дефицит кислорода летом охватывает толщу воды от дна до эпилимниона (0–3 м); в этом озере летом оксиклин расположен выше термоклина. Зоопланктон весь год функционирует в верхних 3–4 м, лишь в период осенней гомотермии заселяет всю толщу воды. Популяция *C. kolensis* в озере малочисленна, особи встречаются не ежегодно. Это связано с интенсивными деструкционными процессами в пелогене, которые не позволяют выживать диапазирующим копеподам IV стадии *C. kolensis*.

В глубоководном оз. Байкал и озёрах Камчатки жизненный цикл *C. kolensis* отличается. В ссорах Байкала и средних по глубине озёрах Камчатки (Халактырском, гл. 12 м; Начикинском, гл. 25 м) жизненный цикл *C. kolensis* обычный (Куренков, 2005; Мазепова, 2001). В пелагиали оз. Байкал науплиальные и копеподитные стадии *C. kolensis* продолжительны, диапауза не прослежена (Мазепова, 2001).

К холодноводным стенотермам относятся *Limnocalanus macrurus* и *Cyclops abyssorum* — обитатели оз. Бородавского. Полностью цикл развития *L. macrurus* не прослежен. Взрослые особи встречены вблизи дна летом и зимой, науплии при температуре 1.5–4 °С только в подлёдный период. Можно предположить, что размножение происходит поздно осенью и в начале зимы.

Жизненный цикл, морфологические особенности, плодовитость *C. abyssorum* исследованы в летний и зимний периоды в течение 4 лет. Рачки держатся в гиполимнионе при узком диапазоне температур, в разные годы при 4–11 °С или 1.5–9.8 °С. В популяции в периоды летний и зимней стагнации всегда присутствуют копеподиты старших возрастов. В феврале 2009 г. популяция состояла из самцов (8 сегм., $l = 1.8–1.85$ мм) — 10%; самок (8 сегм., $l = 1.85–1.9$ мм) — 15%; самок (8 сегм., $l = 2.0–2.5$ мм) — 40%; зрелых самок (9 сегм., $l = 2.3–2.75$ мм) — 15% и самок с яйцевыми мешками (9 сегм., $l = 2.5–2.75$ мм) — 30%. Разновозрастная структура популяции — признак постоянного размножения *C. abyssorum* и медленного развития отдельных стадий. Самки, размножающиеся в период летней стагнации, несколько мельче, чем в зимний период, ниже их плодовитость, которая у этого вида очень велика — до 92 яиц в двух яйцевых мешках. Несмотря на большую плодовитость, *C. abyssorum* имеет низкую численность, всего до 3.5 тыс. экз./м³ (биомассу до 0.6 г/м³) в придонных слоях.

Остальные 2 вида р. *Cyclops* имеют отличия в экологии и биологии, хотя и относятся к холодолюбивым представителям рода — обитателям северных водоёмов. *C. scutifer* обнаружен только в оз. Сиверском, где живёт его многочисленная популяция (самая южная в Средней полосе). *C. scutifer* проводит зиму в виде копеподитов III стадии в пелогене. Весной в период гомотермии (при 6–6.4 °С) поднимается вплоть до верхних слоёв, но отстаёт в развитии от *C. kolensis* и летних *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. В начале лета при температуре поверхности 17–18 °С *C. scutifer* оказывается в верхних слоях гиполимниона, где появляются первые зрелые особи. Размножение происходит с конца июня до середины августа в металимнионе и на границе с гиполимнионом (на 6–8 м глубины) при содержании кислорода не менее 4–2 мг/л и температуре не выше 17 °С. В особенно жаркие летние периоды, при развитии дефицита кислорода в гиполимнионе и перегреве поверхностных слоёв в июле до 24–27 °С (1977, 2005 гг.) популяция плотно концентрировалась в горизонте 6 м, не совершая миграций. Сверху её расселение ограничено высокой температурой, со стороны дна — усилившимся в последние годы дефицитом кислорода.

В других водоёмах жизненные циклы *C. scutifer* иные, биология циклопа приспособлена к конкретной среде водоёма. Так, в северных озёрах Карелии циклопы зимуют на стадии науплиуса (Иванова, 1975), в глубоких озёрах Камчатки поднимаются размножаться в верхние слои при их прогреве до 12–17 °С отдельными частями популяций («когортами»), зимующими на разных глубинах (Куренков, 2005; Вецлер, 2009).

Четвёртый вид крупных холодолюбивых циклопов *C. vicinus* наиболее стоек к повышенным температурам, дефициту кислорода и степени эвтрофирования озёр. Обитает во всех исследованных водоёмах, но везде немногочислен. Обнаруживается в разных горизонтах толщи воды как летом, так и зимой, постоянно присутствует в виде молодых и зрелых особей, но достаточное количество особей можно получить только при взятии большого объёма проб планктонными сетями. *C. vicinus* присутствует в гиполимнионе крупных озёр (Плещеево, Сиверское, Бородавское, Белое, Кубенское). В стратифицированных (оз. Сиверское) летом совершает миграции в поверхностные слои, где увеличивается количество половозрелых особей (до 5 тыс. экз./м³). Самую заметную численность имеет в оз. Выдогощ, где второй вид — *C. kolensis* — малочислен. В октябре численность взрослых особей *C. vicinus* достигала 3.5 тыс. экз./м³, а копеподитов II–IV стадии 15 тыс. экз./м³ в горизонте 6 м (октябрь 1992 г.) и взрослых особей — 0.5 тыс. экз./м³, копеподитов — 22 тыс. экз./м³ (октябрь 1973 г.).

Существует мнение о межвидовой конкуренции видов р. *Cyclops*. Даже пелагиаль крупных озёр бывает населена одним, редко двумя видами р. *Cyclops* (Монченко, 2003). Наши результаты показывают, что макси-

мальное число представителей р. *Cyclops* — 3 вида, существуют в двух олиго-мезотрофных озёрах: Сиверском и Бородаевском. Только в оз. Сиверском популяции двух видов — *C. kolensis* и *C. scutifer* достигают численности в десятки и сотни тыс. экз./м³, а *C. vicinus* — малочислен. Однако только диапауза первых двух видов происходит одновременно и на одном биотопе. А период активности видов разобщён во времени и пространстве.

В остальных озёрах только популяция *C. kolensis* достигает значительной численности. В оз. Выдогощ — самая заметная по количеству популяция *C. vicinus*, существует короткое время в периоды гомотермии. Количество мирного зоопланктона во всех 12-ти обследованных озёрах на 2–4 порядка выше, чем численность хищных крупных циклопов. Видимо, вопрос конкуренции за пищу сложен из-за несовпадения экологических ниш популяций холодолюбивых хищных циклопов и многочисленного теплолюбивого мирного зоопланктона.

Экологические и этологические характеристики изучают представителей р. *Cyclops* в отдельных водоёмах тесно сопряжены со средой их обитания. Следует согласиться, что у циклопообразных их морфология и генотип настолько полно адаптированы к условиям среды и их обычным флюктуациям, что сдвинуть что-либо в этом хорошо отрегулированном механизме, означало бы только дестабилизировать тесно пригнанные системы (Монченко, 2003).

Потепление, сопутствующее ему эвтрофирование, развитие заморных явлений не только в летний период, но и зимой, сужает нишу холодолюбивых циклопов, как и всего холодноводного олиго-мезосапробного комплекса.

Круглогодично во всех озёрах (кроме оз. Неро) и Рыбинском водохранилище обнаружены *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides*. Оба вида нигде не встречены равновеликими популяциями, доминирует, как правило, один из видов. В каждом водоёме прослеживаются несколько различающиеся жизненные циклы. Так, в оз. Плещеево 90–97% популяции *Eudiaptomus* составляет *E. graciloides*. Рачки зимой населяют всю толщу воды, не скапливаются на склонах котловины. Численность их зимой необычайно высока. Так, в марте 1980 г. максимальная численность регистрировалась в слое 2–3 м (гл. 5 м) и 4–6 м (гл. 10 м) — 40 и 23 тыс. экз./м³; в феврале 1990 г. в горизонте 3 м (гл. 5 м) и на 7 м (гл. 10 м) — 37.6 и 22 тыс. экз./м³. Популяция состоит почти из одних взрослых рачков, но не размножается. Копуляция и появление молоди происходит после вскрытия водоёма (Столбунова, 2006).

В эвтрофном оз. Выдогощ встречены оба вида, численность каждого меняется по годам и сезонам. В июле 1990 и 1991 гг. диаптомусы отмечались единичными экземплярами. В эти годы дефицит кислорода охватил всю котловину озера, и оксиклин размещался выше термоклина. В период осеннего похолодания и ветрового перемешивания при температуре 10–9 °С и содержании O₂ — 9.7–2 мг/л от поверхности до дна (октябрь 1992 г.) популяции обоих видов состояли из взрослых особей и молоди (*E. gracilis* до 8.8 тыс. экз./м³, горизонт 6–7 м и *E. graciloides* — 10–8 тыс. экз./м³). Взрослая часть популяций была представлена самками, без сперматофоров и яйцевых мешков и самцами; размножение ещё не началось.

Наблюдения в феврале 1993 г. при температуре воды 3.8–4.4 °С и содержании O₂ — 3.6–2 мг/л показали, что наибольшая численность рачков наблюдалась в горизонте 5 м: *E. graciloides* — 9.5 тыс. экз./м³; *E. gracilis* — 0.6 тыс. экз./м³. Структура популяции *E. graciloides* выглядела так: самцов — 53%, половозрелых самок — 38.8%, самок с яйцевыми мешками — 8.2%.

Видимо, в оз. Выдогощ, как гиперэвтрофном водоёме размножение диаптомусов происходит в осенний период и начале зимнего в результате неблагоприятных условий в течение лета и середины зимы.

Среди дафний только *Daphnia longiremis* обладает выраженной холодолюбивостью. Вид никогда не встречается в эпилимнионе озёр. Только в Рыбинском водохранилище с паводковыми водами из Шекснинского *D. longiremis* выносятся в Шекснинский и Главный плёсы и встречается изредка в поверхностных слоях. Вид имеет хорошие морфологические отличия среди представителей рода и подрода *Daphnia*. *D. longiremis* имеет пятую щетинку на проксимальном членике эндоподита плавательных антенн (ант. II). Эта щетинка короче остальных и менее опушена. Конец рострума вытянут и эстетаски находятся на значительном расстоянии от его конца. Раковина *D. longiremis* (среди всех видов р. *Daphnia*) тонка и не окрашена. Даже при специальной фиксации проб гиподерма выворачивается: створки деформируются и эмбрионы утрачиваются. В оз. Сиверском численность *D. longiremis* достигала наибольших показателей — 6.2 тыс. экз./м³ (июль 1987 г.) при температуре у поверхности 14.8 °С, а в зоне обитания вида — 11–12 °С. При этом *D. longiremis* распределялась от поверхности до придонных слоёв. Было замечено проявление цикломорфоза. Так, в эпилимнионе почти все дафнии (91%) имели слабо выраженный шлём, на глубине 10–11 м при 11 °С — 67% рачков имели шлемообразную голову, а в горизонте 18–20 м при 8 °С — 60% дафний имели слабо заметное заострение шлема, а у 40% была округлая голова. В оз. Бородаевском в июле 2007 г. *D. longiremis* обнаруживалась только с глубины 12 м при температуре 9.5 °С. Облов котловины озера (6 станций, глубина 14.5–15.5 м) показал, что количество видов невелико — 0.6–6.6 тыс. экз./м³. Размеры партеногенетических самок 1.3–1.11 мм, в среднем 1.114 мм.

Daphnia galeata не всегда легко отличить от встречающейся в зимних водоёмах *D. longispina*. При наличии достаточного материала, включающего особей разного возраста, можно заметить наличие небольшого шлемообразного заострения головы у неполовозрелых особей. Этот признак замечен на популяциях из озёр Румынии (Negrea, 1983). Такие изменения — утрата заострения на голове и образование округлости головного отдела по мере линек рачков является проявлением возрастной изменчивости, а не цикломорфоза. В июле 2005 г. в оз. Сиверском и в июле 2007 г. в оз. Бородаевском в придонных слоях обнаружены скопления *D. galeata*; размеры особей от 0.65 до 1.55 мм. Неполовозрелая молодь имела треугольную или заострённую голову. Индекс головы ($I_{гол./I_T}$, мм) составлял от 0.36 до 0.43, в среднем 0.33. У половозрелых самок размером 1.025–1.55 мм

этот индекс колеблется от 0.2 до 0.36, в среднем — 0.33. У одновременно собранных на тех же станциях, но в эпилимнионе, *Daphnia cucullata* этот индекс составляет — 0.51.

Daphnia cristata — самый многочисленный и наиболее термофильный вид. Образует максимум численности в конце весны — начале лета, встречаясь во всех изученных водоёмах (кроме оз. Неро и оз. Селигер), как летом, так и зимой. В оз. Выдогощ в начале лета (1990 г.) в эпилимнионе *D. cristata* достигала численности 200 тыс. экз./м³, а в гиполимнионе отмечалась масса отмерших особей. Зимой встречена в озёрах: Плещеево, Сиверском, Бородаевском в небольших количествах в придонных слоях. В оз. Плещеево в июне — начале июля мигрирует в мета- и гиполимнион (Столбунова, 2006). В оз. Белом встречается зимой единичными экземплярами у дна при температуре 2–4 °С. *D. cristata* среди упомянутых видов имеет наибольший температурный диапазон, размножается при 23 и 1.5 °С, достигая зимой численности до 30 тыс. экз./м³. В холодные зимы с поздним замерзанием в Рыбинском водохранилище и оз. Бородаевском (зимы 2009 и 2010 гг.) у особей *D. cristata* не было зародышей, на месте яичников были заметны скопления липидных частиц. Предлестовое выхолаживание водоёмов, длительное стояние без ледового покрытия, как и летние перегревы и дефицит кислорода, оказывают угнетающее воздействие холодноводного зоопланктонного комплекса изученных озёр Средней полосы.

Список литературы

- Вейцлер Н.М. Структурные особенности и динамика зоопланктонного сообщества в пелагиали оз. Дальнего (Камчатка) // Автореф. канд. дисс. Борок, 2009. 25 с.
- Иванова М.Б. Планктонные ракообразные // Биологическая продуктивность северных озёр. Ч. 1. Озёра Кривое и Круглое. Л.: Наука, 1975. С. 76–90.
- Куренков И.И. Зоопланктон озёр Камчатки. Издат. Камчат-НИРО, 2005. 178 с.
- Мазенова Г.Ф. Циклопы (Cyclopoida) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Гл. 3. Новосибирск: Наука, 2001. С. 452–466.
- Монченко В.И. Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна. Киев: Наукова Думка, 2003. 349 с.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон оз. Плещеево. М.: Наука, 2006. 150 с.
- Negrea St. Fauna Republicii socialiste Romania // Crustacea. V. IV. Fas. 12. Cladocera. Bucuresti, 1983. 399 p.

СУТОЧНЫЕ МИГРАЦИИ ПЛАНКТОННЫХ И МЕЙОБЕНТОСНЫХ РАКООБРАЗНЫХ НА ЛИТОРАЛИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Н.В. Родионова, Д.С. Дудакова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт озероведения РАН,
г. Санкт-Петербург, e-mail: nleptodora@gmail.com, Judina-D@yandex.ru

Поскольку миграции являются важным механизмом для регулирования использования ресурсов и снижения выедания хищниками, этот вопрос является актуальным для изучения функционирования водных сообществ.

Если миграции морских гидробонтов и миграции в пелагиальной зоне озер достаточно серьезно и обстоятельно изучались, то миграциям в литоральной зоне пресных водоемов посвящено не так уж много работ. Нами найдена одна работа, разносторонне освещающая эту тему (Семенченко и др., 2009). Главными причинами суточных миграций планктонных организмов на литорали авторы считают пресс рыб и беспозвоночных хищников. На втором месте стоит распределение фитопланктона и выделение метаболитов водной растительностью. Очень мало работ по миграциям мейобентосных организмов. Тиисдел и др. исследовали суточные изменения интенсивности выхода бентосных копепод и циклопов в пелагиаль и отмечали разное влияние интенсивности света на разные половозрастные группы (Тиисдел и др., 2004). Взрослые организмы являются более активными мигрантами. Также ими был выявлен важный момент: пик выхода покидающих грунт рачков приходился на момент достижения нулевой отметки интенсивности света (Тиисдел и др., 2003). Интенсивность перехода гарпактицид из бентоса в планктон в разные сезоны неодинакова: в сентябре она выше, чем в декабре, т.к. в сентябре придонные течения обычно спокойны, а зимой более энергичны (в такой ситуации выход рачков подавляется). Гипотеза, что рачки выходят в первую очередь, чтобы найти партнера для спаривания, не подтвердилась. Вообще циркадные ритмы гидробонтов и связанная с ними активность является одним из оснований для миграционного поведения. Но ключевым фактором, как показывают многие авторы, является наличие и качество пищи. Согласно гипотезе М. Гунтли и Е. Брукс, имеется двухуровневая регуляция миграционного поведения (Гунтли и др., 1982). Основной фактор регуляции — голод (первый уровень регуляции). Он перекрывает действие абиотических факторов (напр., интенсивности света) и других эндогенных мотивов (эндогенный ритм), определяя тенденцию к поиску и нахождению слоев максимальной концентрации пищи. Когда корма становится достаточно для удовлетворения пищевых потребностей, особи становятся восприимчивы ко второму уровню регуляции, где доминируют факторы с определенной периодичностью действия, типа суточных изменений интенсивности света.

Что касается исследований в Ладожском озере, в 1990-х гг. суточные миграции в пелагиали были проведены в районе о. Коневца и о. Валаама (Раколя и др., 1999). Изучались миграции биогенов, фитопланктона, зоопланктона и рыбы в пелагиали Ладожского озера. Проверялись две гипотезы миграций: избегания выедания и демографических преимуществ.

Работ по миграциям гидробионтов в литоральной зоне Ладожского озера мы не встретили. Также для литорали не проводилось комплексного исследования миграций всех групп гидробионтов.

Цель данного исследования — изучение суточных миграций ракообразных зоопланктона и мейобентоса на мелководной литорали отдельного участка южного района Ладожского озера.

Были поставлены следующие задачи: 1). Дать количественную оценку развития зоопланктона и зообентоса; 2). Проследить изменение количественных характеристик и изменение видового состава планктона и бентоса на разных биотопах в течение суток; 3). Выявить и оценить миграции между зоопланктонными и бентосными сообществами; 4). Определить спектр питания рыбы, ее численность и возможный пресс на планктон и бентос.

Полигон, где проводились исследования, располагался у пос. Кошкино, вблизи пос. им. Морозова (бухта Петрокрепость). Исследовали три разных биотопа, расположенных на одной трансекте с постепенным нарастанием глубины: ст. 1 — заросли *Phragmites australis*; ст. 2 — заросли *Potamogeton perfoliatus*; ст. 3 — открытая песчаная литораль с глубинами 0.7, 1.5 и 3.5 м, соответственно. Материал собирали в полдень, когда интенсивность солнечной радиации максимальная; на закате, когда интенсивность света резко снижается; в полночь, когда освещенность минимальная и на рассвете, когда происходит резкое скачкообразное увеличение освещенности. Параллельно определяли содержание кислорода, pH и температуру воды. Кислород определяли методом Винклера. Пробы на зоопланктон отбирали при помощи батометра Рутнера с последующей фильтрацией через планктонную сеть (d — 122 мкм, V — 5 л) и фиксированием 40% формалином. Отбор проб на мейобентос производили дночерпателем Экмана-Берджа (S захвата — 0.04 м²) и фиксировали 4% формалином. Пойманную рыбу измеряли, желудки фиксировали 90% спиртом.

Концентрация кислорода в течение суток на всем полигоне и на всех глубинах была достаточно высокой и варьировала от 7.05 до 10.52 мг О₂/л, насыщенность кислородом изменялась от 75.1 до 108.3%. От поверхности к дну различия в концентрации и насыщенности кислородом были незначительными. За сутки происходило постепенное, но незначительное снижение содержания кислорода от полудня к восходу: в среднем от 9.47 до 9.13 О₂/л (от 95.3 до 90.6%). pH составляла 7.03 на ст. 1, 7.63 — на 2-ой, 7.47 (у поверхности) и 7.81 (у дна) — на 3-ей. Температура варьировала от 13.5 до 16.6 °С; в среднем составляла: 15.7 °С для ст. 1; 15.5 для ст. 2; 14.5 — для ст. 3. От поверхности к дну происходило уменьшение температуры на десятые доли градуса.

В зоопланктоне ракообразные были представлены 22 видами: Cladocera — 13, Calanoida — 4, Cyclopoida — 5. Доминировали: *Bosmina longispina*, *B. longirostris*, *Holopedium gibberum*, *Eudiaptomus gracilis*, *Thermocyclops oithonoides* и науплии.

Общая численность планктонных ракообразных на полигоне колебалась от 7.5 тыс. экз./м³ до 38.8 тыс. экз./м³. На открытой песчаной литорали (ст. 3) численность была максимальной и в среднем составляла 26.8 тыс. экз./м³. В зарослях *Phragmites australis* (ст. 1) она составляла 16.9 тыс. экз./м³, а в зарослях *Potamogeton perfoliatus* (ст. 2) — 12.2 тыс. экз./м³. В течение суток на ст. 3 наблюдалось нарастание обилия зоопланктона от полудня к восходу; на ст. 1 и ст. 2 количество планктона увеличивалось к полночи и уменьшалось с рассветом. Распределение всего сообщества ракообразных на ст. 2 и ст. 3 было неодинаковым. В зарослях *Potamogeton perfoliatus* в полдень и на закате зоопланктон концентрировался в срединном слое, в дальнейшем наблюдалось относительно равномерное его распределение в толще воды. На открытой литорали до полуночи ракообразные равномерно занимали всю толщу воды, а затем предпочитали поверхностный слой.

На мелководье численность планктона формировали ветвистоусые рачки и циклопы (44 и 43% соответственно), причем преобладание ветвистоусых наблюдалось в полдень (53%), а циклопов на восходе (48%).

В зарослях *Potamogeton perfoliatus* основу сообщества составляли циклопы (44%) и каляниды (40%). В течение суток циклопы занимали поверхностный и придонный слои, а каляниды срединный слой. Ветвистоусые рачки в полдень равномерно распределялись в толще воды, на закате предпочитали придонный и срединный слои, к восходу основная часть сообщества сосредотачивалась у поверхности и дна.

На открытой песчаной литорали 40% в общей численности составляли каляниды, доли ветвистоусых (29%) и циклопов (31%) были равны. В полдень и на закате распределение основных групп ракообразных в толще воды было равномерным. В последующие сроки у калянид подъем в верхний слой наблюдался на восходе; ветвистоусые рачки предпочитали поверхностные слои; распределение циклопов в толще воды оставалось равномерным. Ход суточных миграций планктонных ракообразных определяли доминанты, распределение которых показано в таблице 1.

Следует отметить предпочтение взрослыми циклопами верхних слоев ночью, а придонного слоя утром.

Таблица 1. Суточные изменения численности массовых видов планктонных ракообразных (тыс. экз./м³) на открытой песчаной литорали (h = 3.5 м) (ст. 3)

Время	полдень	закат	полночь	восход
<i>Bosmina longispina</i>				
Поверхность	3.0	5.0	15.5	23.1
Середина	6.0	3.4	5.5	6.6
Дно	4.8	2.4	2.6	3.0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>				
Поверхность	3.6	4.4	3.8	13.3
Середина	3.0	1.6	4.4	2.4
Дно	2.4	1.0	1.6	3.0
Nauplii Calanoida				
Поверхность	7.6	13.2	10.4	23.9
Середина	8.2	8.4	12.2	11.6
Дно	11.0	7.8	7.0	11.4
<i>Thermocyclops oithonoides</i>				
Поверхность	0.6	1.0	4.2	2.2
Середина	1.0	1.1	2.1	1.2
Дно	1.0	0.6	1.6	3.4
Nauplii Cyclopoida				
Поверхность	3.0	6.8	11.6	10.8
Середина	4.8	7.2	9.2	11.4
Дно	5.8	3.8	5.6	8.2

На закате, восходе и рассвете отмечен выход некоторых видов мейобентосных организмов в планктон. Среди них встречались представители таких систематических групп, как Nematoda, Oligochaeta, Chironomidae, nauplii Copepoda. Из ракообразных в планктоне отмечен единственный вид гарпактицида *Attheyella crassa*. Вертикальные перемещения рачков в толщу воды были отмечены на закате на ст. 2 из зарослей рдеста, где этот вид имел наибольшее значение численности.

Численность ракообразных мейобентоса колебалась от 0.24 до 5.72 тыс. экз./м²; на ст. 1 она составляла в среднем 1.3 тыс. экз./м²; на ст. 2 — 3.8; на ст. 3 — 1.0. Доля ракообразных в мейобентосном сообществе варьировала от 2.0 до 14.2%. В зарослях тростника на мелководье их доля была наименьшей — в среднем 3.4%, в зарослях рдеста — 9.1%, на открытой песчаной литорали (3.5 м) — 9.5%.

На трех изученных станциях суточные изменения происходили неодинаково, что и являлось отражением происходящих миграционных процессов (табл. 2)

Таблица 2. Суточное распределение основных групп ракообразных мейобентоса

Время	Ст. 1					Ст. 2					Ст. 3				
	Amp	Clad	Harp	Cycl	Ostr	Amp	Clad	Harp	Cycl	Ostr	Amp	Clad	Harp	Cycl	Ostr
Полдень	0.16	0	0.04	0.04	0	0.92	0.28	0.76	0.40	3.36	0.56	0.08	0.20	0.04	0.04
Закат	1.28	0.12	0.08	0.52	0.16	0.6	0.64	0.88	0.20	0.76	0.36	0	0.20	0.08	0.40
Полночь	2.08	0.20	0.08	0	0	0.36	0.12	0.80	0.08	2.20	0.04	0.08	0.20	0.08	0.04
Восход	0.36	0.08	0.04	0	0.04	0.88	0.04	0.60	0.12	1.08	0	0.52	0.32	0	0.6

Примечание. Amp. — Amphipoda, Clad. — Cladocera, Harp. — Harpacticoida, Cycl. — Cyclopoida.

Горизонтальные миграции. Для мейобентоса было прослежено наличие горизонтальных миграций у амфипод. Единственным представителем этой группы ракообразных был вид *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899). В табл. 3 представлены количественные данные по изменению численности гмелинойдеса размерной группы мейобентоса на исследованных станциях.

Было отмечено, что в дневное время рачки концентрировались в зарослях рдеста. А также достаточно обильно встречались на более глубокой ст. 3. Начиная с заката и в полночь происходило перераспределение плотности гмелинойдеса, смещение его к самому мелководному участку в заросли тростника. К утру он вновь концентрировался у 2-ой станции, но на 3.5 м (ст. 3) он отсутствовал. Следует сказать, что для более крупных амфипод этого вида, относящихся по размерным характеристикам к макробентосу, наблюдалась подобная схема суточных перемещений. Исключением было то, что на закате крупные особи *Gmelinoides fasciatus* перемещались на максимальную глубину, и полностью исчезали отсюда к полночи и утру.

Таблица 3. Суточные изменения численности *Gmelinoides fasciatus* (тыс. экз./м²) на исследованной трансекте

Время	Ст. 1 (тростник), h = 0.7 м	Ст. 2 (рдест), h = 1.5 м	Ст. 3 (песок), h = 3.5 м
Полдень	0.16	0.92	0.56
Закат	1.28	0.60	0.36
Полночь	2.08	0.36	0.04
Восход	0.36	0.88	0

13 см и 16.8–25.0 см. Популяция *Perca fluviatilis* представляла из себя одну размерную группу 12.0–17.2 см.

Спектр питания окуня состоял из 13 видов, среди которых на первом месте был *Gmelinoides fasciatus* (90%) и только у самого мелкого окуня желудок был заполнен зоопланктоном (9 видов) среди которого 90% составил *Cyclops lacustris*. Из 10 видов зоопланктона, встреченных в желудках плотвы, 90% приходилось на долю *Bosmina longispina*. Степень наполнения желудочно-кишечного тракта у рыб был неодинаковым и большинство особей плотвы, в отличие от окуней, была голодной (табл. 4).

Таблица 4. Питание *Perca fluviatilis* и *Rutilus rutilus* на прибрежной литорали Ладожского озера 21–22 06 2011 г.

Вид	Количество рыб, шт	% питавшихся рыб	Число групп организмов
<i>Perca fluviatilis</i>	10	80%	13
<i>Rutilus rutilus</i>	8	37.5%	10

бентосных и бентосных организмов в планктон в различное время суток, горизонтальные миграции мейобентоса. В питании плотвы и окуня наблюдалась избирательность и связанный с ней значительный пресс на массовые виды зоопланктона и мейобентоса.

Список литературы

- Семенченко, В.П., Разлуцкий В.И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер (обзор) // Journal of Siberian Federal University. Biology 2 (2009 2). С. 191–225.
- Huntley M., Brooks E.R. Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Calanus pacificus* // Mar. Biol. 1982. V. 71, N. 1. P. 23–31.
- Teasdale, M., Vopel K., Thistle D. Timing of benthic copepod emergence // Limnology and Oceanography. 49, № 3. 2004. P. 884–889.
- Thistle D. Harpacticoid copepod emergence at a shelf site in summer and winter: implications for hydrodynamic and mating hypotheses // Marine Ecology Progress Series V. 248, 2003. P. 177–185
- Rahkola M., Avinski V., Holopainen A.-L. et al. Interacting in the dark: a study of the diel vertical migrations of pelagic plankton and fish in Lake Ladoga // Boreal environment research. 1999. № 4. P. 245–255.

РАКООБРАЗНЫЕ ОЗЕРА АСЛИКУЛЬ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Р.З. Сабитова¹, А.М. Шевченко¹, О.В. Мухортова², Р.А. Михайлов²

¹Башкирский государственный университет, 450074 РБ г. Уфа, ул. 3. Валиди 32, sabrina@rambler.ru

²Институт экологии Волжского бассейна РАН, 445003 г. Тольятти, ул. Комзина 10, muhortova-o@mail.ru

Озеро Асликуль (Асылыкуль) — самое крупное озеро республики Башкортостан, одно из крупнейших озер Средней Волги. Водоем расположен в Давлекановском районе республики, в 27 км к северо-западу от г. Давлеканово. Озеро входит в состав бассейна р. Дема, северо-восточной части Белебеевской возвышенности. Площадь водного зеркала — 23.5 км², длина — 7.1 км, средняя ширина — 3.3 км, средняя глубина — 5.1 км (максимальная — 8.1 м), объем — 120 млн. м³, длина береговой линии — около 20 км. Водоем сульфатно-карстового происхождения. Вода в нем солоноватая, сульфатно-гидрокарбонатная кальций-магниевая с суммарной минерализацией 1.74 г/л. Озеро расположено на территории природного парка «Аслы-Куль». Название озера в переводе с башкирского означает — горькое озеро («асылы» — горькое, «кул» — озеро). Водоем имеет смешанное питание: снеговое, дождевое и подземное.

Во время исследования температурная стратификация в водоеме отсутствовала, и изменение температуры воды по вертикали было незначительным: 21.5 °С у поверхности и 19 °С у дна в июне и 19.5 °С у поверхности и 19 °С у дна в сентябре.

Как известно, одним из важных требований зоопланктона к условиям обитания, является низкая минерализация. Содержание большого количества солей отрицательно влияет на организмы (Руководство ..., 1977). В солоноватых водах видовое разнообразие зоопланктона некоторые авторы характеризуют как «минимум планктона» (Телеш, 2006). Однако некоторые виды прекрасно переносят даже значительное осолонение (Определитель ..., 2010).

Целью нашей работы было изучение видовой обилия зоопланктона в различных биотопах (пелагиаль и высшая водная растительность) высокоминерализованного озера Асликуль Республики Башкортостан.

Материалы и методики исследований. Отбор материала на оз. Асликуль проводились в июне и сентябре 2010 г. Пробы гидробионтов отбирались и обрабатывались по стандартным гидробиологическим методикам (Методика ..., 1975, 1982; Определитель ..., 2010). В пелагической части водоема отбор проб зоопланктона производили батометром Рутгнера (4 л). На мелководных участках озера изучали сообщества зоопланктона, формирующиеся в зарослях различных видов макрофитов, а именно — одном из видов тонколистных рдестов (*Potamogeton* sp.), рогоз узколистый (*Typha angustifolia* L.), тростник обыкновенный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.)). Здесь отбирали поверхностные пробы с использованием мерного ведра, при этом концентрировали 5 л воды через мельничный газ № 64. Материал фиксировали 4%-м формалином. Для видовой идентификации зоопланктона использовали ряд отечественных и зарубежных определителей (Боруцкий и др., 1991; Коровчинский, 2007; Кутикова, 1970; Определитель ..., 2010; Смирнов, 1976; Foissner, 2006; Smimov, 1996).

Результаты и их обсуждение. В составе зоопланктона оз. Асликуль нами было зарегистрировано 42 вида. Фауна Rotifera представлена 17 видами (40.1% от общего количества видов гидробионтов), Crustacea — 25 (59.5%), из них Cladocera — 16 (38.1%), Copepoda — 9 (21.4%) соответственно.

Видовая идентификация отдельных видов ракообразных нуждается в уточнении. Так, в водоеме нами были зарегистрированы *Hemidiaptomus ignatovi* Sars, 1903 предпочитающий солоноватоводные водоемы и *Trogliadipomus sketi* Petrovski, 1978, обитатель пещер. Безусловно, оба этих вида могут обитать в Асликуле: водоем, достаточно высоко минерализован и расположен на территории Бугульминско-Белебеевской возвышенности (Реестр ..., 2010). Водоем питают многочисленные холодноводные ручьи, стекающие с каменистых холмов, окружающих озеро.

Видовой состав беспозвоночных, зарегистрированных в различных биотопах (зоне открытой воды и сообществах различных видов макрофитов) озера Асликуль представлен в табл. 1.

В составе зоопланктона высокоминерализованного водоема встречаются типично солоноватоводные виды: (например, *A. elongata*, *H. ignatovi*). В различных экотопах озера формируются специфические сообщества зоопланктона. В пелагической части водоема развиваются организмы, предпочитающие открытую воду (*D. galeata*, *B. (E.) cf. longispina*), в высшей водной растительности — фитофильные организмы (*P. aduncus*, *E. macruroides*).

Как и в других лотических и лентических водных системах, наибольшее количество видов беспозвоночных было зарегистрировано в сообществах, формируемых высшей водной растительностью (Мухортова и др., 2010; Унковская и др., 2010). Наибольшим числом видов беспозвоночных отличались сообщества, формируемые в зарослях погруженного одного из видов тонколистных рдестов (*P. sp.*) и *T. angustifolia*, минимальное — в *Ph. australis* (табл. 1). Наибольшее видовое богатство зоопланктона в сообществах, формируемых погруженными макрофитами характерно и для других водоемов (Мухортова, 2008; Тарасова и др. 2010) и связано, как мы предполагаем, что это связано с использованием гидробионтов зарослей в качестве укрытия, с большим количеством в них органических веществ, отсутствием выноса, лучшей кормовой базой. В пелагической части 8 видов ракообразных встречены нами только на определенных глубинах (Методика ..., 1982).

Обнаруженные нами беспозвоночные имеют разную индикаторную значимость, чаще других встречаются олиго- β-мезосапробы.

Одними из наиболее простых показателей фауно-флористического сходства являются коэффициенты Жаккара (от 8 до 24%), Серенсена (от 17 до 48%), Нордхагена (от 7 до 16%), Маунтсена (от 4 до 9%) и другие подобные рассчитанные коэффициенты (Розенберг и др., 2000).

Таблица 1. Видовой состав зоопланктона в различных биотопах озера Асликуль

Виды зоопланктона	Биотопы			
	Pelagic zone	<i>Potamogeton</i> sp.	<i>T. angustifolia</i>	<i>Ph. australis</i>
R o t i f e r a				
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1832)		+		
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)		+		
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+			
<i>Lecane</i> (s. str.) <i>luna</i> (Müller, 1776)			+	
<i>L.</i> (s. str.) <i>unguata</i> (Gosse, 1898)			+	
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832		+		
<i>E. lyra</i> Hudson, 1880		+		
<i>Filinia longiseta</i> Ehrenberg, 1834	+			
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+			
<i>K. quadrata</i> (Müller, 1786)	+	+	+	+
<i>Keratella irregularis irregularis</i> Lauterborn, 1898	+			
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	+	+		
<i>T. parva</i> (Ternetz, 1892)	+	+		
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski et Zacharias, 1893)	+			
<i>Platylas quadricornis</i> Ehrenberg, 1838	+			
<i>Ploesoma triacanthum</i> (Bergendal, 1892)		+		
<i>Rotaria rotatoria</i> (Pallas, 1766)		+		+
C r u s t a c e a : Cladocera				
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	+			
<i>Bosmina</i> (E.) cf. <i>longispina</i> Leydig, 1860	+			
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)		+		
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)		+		
<i>P. aduncus</i> (Jurne, 1820)		+		
<i>Alonella nana</i> (Baird, 1850)		+		
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller, 1785)		+	+	
<i>C. ovalis</i> Kurz, 1875			+	
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1875)		+		
<i>Alonopsis elongata</i> (Sars 1862)		+		
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)		+	+	
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg, 1901		+	+	
<i>Daphnia</i> (D.) <i>galeata</i> G.O. Sars, 1864	+		+	
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)		+		
<i>S. exspinosus</i> (De Geer, 1778)			+	
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)		+	+	
Copepoda: Cyclopidae (Cyclopiformes)				
<i>Eucyclops serrlatus</i> (Fischer, 1851)		+	+	+
<i>E. macruroides</i> (Lilljborg, 1901)		+		
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)		+	+	
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	+			
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)			+	
<i>Metacyclops gracilis</i> Lilljeborg, 1853	+			
Calanoida (Calaniformes)				
<i>Hemidiaptomus ignatovi</i> Sars, 1903	+			
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	+			
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+			
ИТОГО	17	23	13	3

Все эти коэффициенты были рассчитаны нами при анализе фаунистического состава зоопланктона водоема. Они показали, что видовой состав гидробионтов оз. Асликуль (как по вертикали, так и с учетом биотопической приуроченности) отличался низкой степенью сходства. Максимальные показатели сходства были отмечены между сообществами, формирующимися в *P. sp.* и *T. angustifolia*, минимальные — между пелагической частью водоема и сообществом *Ph. australis*. Регистрируются отдельные случайные «попадания» видов в не характерный для них биотопы. Например, в летних пробах летняя форма *D. galeata*, была встречена только в пелагической части и в открытой литорали. В сентябре при отборе проб отмечался сильный ветер, и поэтому два экземпляра дафнии было зарегистрировано в сообществе *Typha sp.* Это были мертвые особи, панцири которых в значительной степени покрыты эпибионтами.

Для корректного сравнения количественных показателей развития зоопланктона в различных экотопах, использовали данные, полученные при обработке поверхностных пелагических проб и проб, отобранных в различных видах высших водных растений. Следует отметить, что в отличие от сообщества зоопланктона ранее изучаемых нами водоемов (Мухортова, 2008), в июне в пелагической части озера наблюдаются более высокие

численность и биомасса, чем в зарослях макрофитов. В сентябре напротив, высокие количественные показатели развития гидробионтов отмечаются в сообществах, формируемых высшей водной растительностью, по сравнению с пелагической частью водоема (табл. 2).

Таблица 2. Численность, биомасса и число видов зоопланктона в пелагиале и сообществах высшей водной растительности оз. Асликуль

Биотопы	Июнь			Сентябрь		
	Численность (тыс. экз./м ³)	Биомасса (г/м ³)	Число видов	Численность (тыс. экз./м ³)	Биомасса (г/м ³)	Число видов
Pelagic zone	1200	5.8	4	209	3.8	5
<i>P. sp.</i>	196	1.1	4	1456	7.9	21
<i>T. angustifolia</i>	328	1.5	5	468	23.8	13
<i>Ph. australis</i>	220	0.8	2	232	0.9	5

Основной вклад в формирование видового богатства зоопланктона во всех изучаемых биотопах водоема вносили крупные ракообразные, науплиальные (nauplii) и копепоидитные стадии (Copepodid stage I–V) циклопов и калянид (табл. 2).

В пелагической части озера в июне и в августе по численности преобладали Copepodid stage I–II и Copepodid stage III–IV. По биомассе доминировали крупные раки: в июне преобладают *H. ignatovi*, *E. graciloides*, а в августе *E. graciloides*, *E. gracilis*.

В сообществе *P. sp.* в июне доминировали по численности Copepodid stage I–II и nauplii Cyclopoida, а по биомассе доминировал *E. serrulatus*. В сентябре по численности в основной массе изучаемых биотопов доминировали *P. aduncus*, *S. mucronata*, Copepodid stage I–II и nauplii Cyclopoida, по биомассе веслоногие раки — *E. macruroides* и *E. macrurus*. В целом за весь период исследований в сообществе, формируемом тонколистным рдестом зарегистрировано наибольшее количество видов зоопланктона и были отмечены самые высокие показатели численности зоопланктона (табл.2).

В июне в зарослях *T. angustifolia* по численности выделялись Copepodid stage I – II и Copepodid stage II – III, *K. quadrata*, по биомассе среди ракообразных доминировал *E. serrulatus*. В сентябре среди доминант по численности отмечались только nauplii, по биомассе — крупные виды *S. exspinus* (длина тела достигала 2.3 мм). Именно за счет развития этого вида в данном сообществе регистрировалась самая высокая биомасса за весь период исследований.

Сообщество *Ph. australis* в целом характеризуется низким видовым богатством, невысокими численностью и биомассой зоопланктона. В июле и сентябре месяце по численности доминирующие виды выделить не удалось, а по биомассе преобладал *E. serrulatus*. Этот вид часто преобладает по количественным показателям развития среди ракообразных. Он относится к массовым видам литорали пресных и солоноватых водоемов (Определитель ..., 2010 и др.). В пелагической части водоема вид нами не был зарегистрирован. Как известно, с этим видом обычно встречаются *E. macruroides* и *E. macrurus*, встреченные и нами в оз. Асликуль. Помимо взрослых особей в водоеме достаточно высока численность и биомасса науплий и копепоидитных стадий, которые входят в число доминант по численности и биомассе.

По «шкале трофности» (Китаев, 2007), построенной с использованием биомассы, оз. Асликуль можно отнести к водоему переходного от олиготрофного к мезотрофному типу. Однако, в сообществе *T. angustifolia*, показатели биомассы достигают значений, свойственных эфтрофным водам.

Заключение. Таким образом, в оз. Асликуль Республики Башкортостан нами было зарегистрировано 42 вида, из них ракообразных — 25 видов. Наибольшее количество видов зоопланктона отмечено в зарослях *P. sp.*, минимальное в зарослях *Ph. australis*.

Видовой состав зоопланктона разнотипных биотопов оз. Асликуль отличался низкой степенью сходства.

Максимальные количественные показатели развития гидробионтов были зарегистрированы в сообществах *P. sp.* и *T. angustifolia*

Озеро Асликуль Республики Башкортостан является одним из излюбленных мест отдыха граждан, поэтому водоем испытывает огромную рекреационную нагрузку, особенно сильную в летний период. По наблюдениям, только за выходные дни его территорию в среднем посетило более 1000 отдыхающих. Благодаря высокой степени самоочищения, в которой, безусловно, участие принимают и ракообразные, водоем пока с подобной нагрузкой справляется. Однако, уже в современный период в зависимости от степени органического загрязнения, водоем можно отнести к переходному от олиго- к мезосапробному типу.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 12-04-90875-мол_рф_нр.

Список литературы

- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.
 Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, зоогеография). М: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 410 с.
 Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
 Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
 Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. Л.: Наука, 1964. 327 с.
 Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.
 Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1982. 33 с.

- Мухортова О.В. Сообщества зоопланктона пелагиали и высших водных растений разнотипных водоемов Средней и Нижней Волги: Автореферат. Тольятти, 2008. 21 с.
- Мухортова О.В., Быкова С.В., Жариков В.В., Тарасова Н.Г., Унковская Е.Н. Характеристика планктонного сообщества зарастающего озера (на примере оз. Белое, республика Татарстан). Экология водных беспозвоночных. Ин-т. биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Борок, 2010. С. 206–210.
- Унковская Е.Н., Жариков В.В., Быкова С.В., Горбунов М.Ю., Уманская М.В., Тарасова Н.Г., Мухортова О.В., Палагушкина О.В., Деревенская О.Ю. Сообщества планктонных организмов озера Раифское (Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник) I. Биоразнообразие планктонных сообществ различных биотопов озера Раифское. Изв. СНИЦ РАН, Т.12 №1 (5), 2010. С. 1435–1460.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской части. Т. 1. М: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Уфа: Гилем, 2010. 414 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: Самарский научный центр РАН, 2000. 396 с.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1977.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Т. 1. Вып. 2. Л.: Наука, 1976. 237 с.
- Справочник по гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 238 с.
- Тарасова Н.Г., Быкова С.В., Жариков В.В., Мухортова О.В., Унковская Е.Н. К оценке биологического разнообразия планктонных сообществ, формирующихся в макрофитах зарастающего озера Илантово (Волжско-Камский заповедник). Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии. Иркутск: изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2010. С. 638–641
- Телеш И.В. Видовое разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в озерах, реках и эстуариях. Автореферат, Санкт-Петербург, 2006. 403 с.
- Foissner W. Protozoological monographs. The Sphagnum Ponds: of Simmelried in Germany: a Biodiversity Hot – Spot for Microscopic Organisms. Vol. 3, 1. Shaker-Publishers, 2006. 267 с.
- Smirnov N.N. CLADOCERA: the Chidoridae and Sayciinae (Chydoridae) of the World. Bd. 11. Belgium, 1996. 204 p.

СВЯЗЬ МЕЖДУ ВИДАМИ ФИТОФИЛЬНЫХ РАКООБРАЗНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫМИ АССОЦИАЦИЯМИ

В.М. Садырин

*ФГОУ ВПО Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Коми филиал
167003, г. Сыктывкар, ул. Ручейная, д. 31, v.sadyrin@mail.ru*

Связь между беспозвоночными обитающими на растениях и самими растениями обсуждалась неоднократно в работах ряда исследователей (Бут, 1940; Марголина, 1958; Зимбалевская, 1963, 1965, 1966; Соколова, 1963; Гаевская, 1966; Мордухай-Болтовской, 1972; Коровчинский, 1983).

Ввиду сложности количественной оценки этих связей выводы делаются на качественном уровне, с выделением доминирующего комплекса видов, в ряде работ привлекаются материалы по биологии фитофильных ракообразных.

Для определения связи между беспозвоночными и макрофитами нами применен показатель вероятности (Рокицкий, 1967; Коросов, 2007), названный показателем удельного обилия $O = N_i/N \cdot 100\%$ (Вайнштейн, 1967), где N_i — численность i -го вида ракообразных на 1 кг растительности, обсушенной фильтровальной бумагой (на сырую массу макрофита), N — общая численность ракообразных на 1 кг растительности (на сырую массу макрофита).

Показатель удельного обилия дает представление о наличии связи отдельных видов Crustacea с определенными монодоминантными фитоценозами, либо об отсутствии оной. Расчеты удельного обилия видов ракообразных проведены по сборам 1974 г., период июнь–октябрь, в водоеме-охладителе ГРЭС им. Винтера (Балахнинский водоем-охладитель) на постоянных станциях в 5 растительных ассоциациях, расположенных по градиенту глубины: сусак зонтичный — роголистник темнозеленый — валлиснерия спиральная — рдест плавающий — кубышка желтая. Методика отбора проб подробно описана в одной из предыдущих работ (Садырин, 1978). Количественные пробы по фитоценозам отбирали ежемесячно зарослечерпачелем Бута (Бут, 1938) как правило, по два раза в месяц с двух горизонтов (0–50; 50–100 см) от момента формирования фитоценозов в водоеме до их разрушения, таким образом, кроме среднего за сезон изучаемого показателя, мы можем проследить сезонную динамику данного коэффициента. За вегетационный сезон собрано и обработано по ассоциациям количественных проб: сусак — 32, роголистник — 128, валлиснерия — 112, рдест — 128, кубышка — 128. Объем собранного, обработанного и проанализированного материала — 528 количественных проб фитофильной фауны. Систематика таксонов ракообразных приведена по работам Е.Ф. Мануйловой (1964), Н.Н. Смирнова (1971, 1976) и Н.М. Коровчинского (1992, 2004) а также по Определителю пресноводных беспозвоночных ..., 1995). Ввиду того, что в пробах отобранных зарослечерпачелем, улавливались, учтены и определены кроме фитофильного зоопланктона, виды макро- и мезофауны, анализировать такие громоздкие, многовидовые данные затруднительно, причем, следует предположить, что малочисленные виды микрофауны могут быть занесены в пояс макрофитов волнением, слабыми течениями из пелагиали. В связи с этим был введен порог учета видов с численностью вида превышающей 0.1% от общей численности видов на 1кг фитомассы макрофита в ассоциации. Введение порога сделало связь между беспозвоночными и фитоценозом более очевидной.

Число видов фитофильной микрофауны (фитофильные ракообразные), с учетом выбранного порога

численности, найденных в 5 фитоценозах, распределились следующим образом: *Butomus umbellatus* L. — 10; *Ceratophyllum demersum* L. — 12; *Vallisneria spiralis* L. — 16; *Potamogeton natans* L. — 10; *Nuphar luteum* (L.) Smith — 14. Всего в 5 ассоциациях найдено 28 видов фитофильных ракообразных принадлежащих к 4 отрядам: Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida Branchiura. Ряд полученных результатов (динамика численности отдельных видов по 5 фитоценозам в вегетационный период) не позволяет представить объем публикации, однако, результирующая таблица позволит нам сформулировать некоторые заключения по связи между фитофильными ракообразными и растительными ассоциациями в количественном аспекте.

Таблица 1. Средние значения показателя удельного обилия (%) видов фитофильных ракообразных по фитоценозам за сезон (Балахнинский водоем-охладитель)

Таксоны	<i>B. umbellatus</i>	<i>C. demersum</i>	<i>V. spiralis</i>	<i>P. natans</i>	<i>N. luteum</i>	Среднее по всем фитоценозам
Сем. Sididae						
<i>Sida crystallina</i> O.F. Müller	27.1	2.4	14.9	12.8	37.7	18.98
Сем. Daphnidae						
<i>Simocephalus vetulus</i> O.F. Müller	-	3.7	-	-	-	0.74
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine)	-	1.2	-	-	0.27	0.29
Сем. Moinidae						
<i>Moina macrocopa</i> (Straus)	-	-	-	-	0.04	0.008
Сем. Chydoridae						
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	19.4	3.5	5.9	7.3	17.4	10.7
<i>Ch. globosus</i> Baird.	-	-	0.16	0.3	0.4	0.17
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	2.1	5.0	2.27	0.6	14.5	4.89
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)	0.9	0.3	0.03	-	0.25	0.26
<i>A. guttata</i> Sars	0.37	-	-	-	-	0.07
<i>A. rectangula</i> Sars	0.44	0.06	0.46	0.3	0.56	0.36
<i>A. costata</i> Sars	-	0.2	-	0.1	-	0.06
<i>Alonella exisa</i> (Fischer)	-	-	-	-	0.05	0.01
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	1.4	2.3	0.46	0.1	0.97	1.1
<i>P. trigonellus</i> O.F. Müller	-	0.5	0.05	-	0.06	0.12
<i>Camptocercus lilljeborgii</i> Schoedler	-	1.1	0.16	-	0.04	0.26
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	-	-	0.05	-	0.07	0.02
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	-	-	0.8	-	-	0.16
<i>Leydigia acanthocercoides</i> (Fischer)	0.07	-	-	-	-	0.01
Сем. Bosminidae						
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	1.12	-	1.85	3.6	2.3	1.77
Сем. Argulidae						
<i>Argulus foliaceus</i> Linne	-	-	0.02	-	-	0.004
Сем. Cyclopidae						
<i>Acanthocyclops viridis</i> (Jurine)	-	-	-	1.1	1.8	0.58
<i>A. vernalis</i> (Fischer)	-	-	0.04	-	-	0.01
<i>Cyclops strenuus</i> Ficher	-	-	0.04	-	-	0.01
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisch)	0.77	0.13	-	-	-	0.18
<i>E. macrurus</i> (Sars)	0.91	0.41	-	-	-	0.26
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	0.84	-	-	0.07	-	0.18
<i>M. crassus</i> (Fischer)	0.31	-	-	-	0.77	0.22
<i>Microcyclops bicolor</i> (Sars)	6.56	3.71	-	-	-	2.1
Copepoda sp.	11.5	27.0	21.0	2.3	4.7	13.3
Отр. Harpacticoida	4.8	3.6	0.11	-	-	1.7

Данные таблицы иллюстрируют нам, что найденных нами фитофильных ракообразных по отношению к макрофитам можно разделить на 3 группы.

Первая — виды (эврибионты) обладающие широкой экологической валентностью по отношению к виду макрофита и среде, создающейся в фитоценозе, они встречаются во всех изучавшихся растительных ассоциациях. Это *S. crystalline*, *Ch. sphaericus*, *B. affinis*, *A. rectangula*, *P. aduncus*, *B. longirostris*, *A. quadrangularis*, *B. longirostris*, но их все-таки меньшинство. Вторая — антипод первой группы (стенобионты), это виды встреченные только в одной, определенной растительной ассоциации: *S. vetulus*, *M. macrocopa*, *A. guttata*, *A. exisa*, *L. acanthocercoides*, *A. foliaceus*, *C. strenuus*, *M. crassus*. С определенной вероятностью можно предположить существование жесткой биоценотической связи между видом беспозвоночных и видом макрофита. Третья — занимает промежуточное положение. Это все остальные 13 видов.

Следует отметить, что сообщества микрофауны отсутствуют резкое доминирование по численности отдельных популяций. Число обитающих в отдельных фитоценозах популяций ракообразных, на удивление, близко и колеблется от 12 до 17. Популяции *S. crystalline*, *B. affinis*, *P. aduncus*, *B. longirostris*, *M. bicolor* в изучавшихся фитоценозах находят оптимальные условия существования, доминируют, достигают большой численности (тыс. экз./кг растительной массы). Желательно, продолжить исследование в подобном ключе на других массовых фитоценозах в пресноводных водоемах.

Список литературы

- Бут В.И. Количественная драга для изучения бентоса зарослей // ДАН. 1938. Т. 21, № 3. С. 148–152.
- Бут В.И. Биоценозы бентоса зарослей // Тр. Донецкой гидробиологической станции. 1940. Т. 1. С. 101–145.
- Вайнштейн Б.А. О некоторых методах оценки сходства биоценозов // Зоологический журнал. 1967. Т. 46. № 7. С. 981–986.
- Гаевская Н.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М: Наука, 1966. 328 с.
- Зимбалева Л.Н. Фауна зарослей низовья Днепра после спорушения Каховского водохранилища // Гидрохимический и гидробиологический режим низовьев Днепра после сооружения Каховского водохранилища. № 39. Киев, 1963. С. 66–80.
- Зимбалева Л.Н. Сообщества беспозвоночных в зарослях высшей водной растительности среднего Днепра // Гидробиологический журнал. 1965. Т. 1. № 3. С. 38–47.
- Зимбалева Л.Н. Экологические группировки фауны зарослей Днепра // Гидробиологический журнал. 1966. Т. 2, № 5. С. 34–41.
- Коровчинский Н. М. О биоценологических взаимоотношениях в зарослях кубышки (*Nuphar luteum*) и цикле популяции *Sida crystallina* // Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М: Наука, 1983. С. 104–117.
- Коровчинский Н.М. Современное состояние и проблемы систематики ветвистоусых ракообразных // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб: Гидрометеиздат, 1992. С. 4–45.
- Коровчинский Н.Н. Ветвистоусые ракообразные отряда *Stenopoda* мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) М: КМК, 2004. 410 с.
- Коросов А.В. Специальные методы биометрии. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 363 с.
- Мануйлова В.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР//Определители по фауне СССР. М.-Л.: Наука, 1964. 372 с.
- Марголина Г.Л. Сравнительная характеристика животного населения зарослей высшей водной растительности Рыбинского водохранилища // Бюллетень института биологии водохранилищ. 1958. № 2. С. 20–24.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна зарослей высшей водной растительности // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 209–217.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные. Т. II, СПб.: Наука, 1995. 628 с.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа, 1967. 327 с.
- Садырин В.М. Продукция фитофильных беспозвоночных в водоеме-охладителе Горьковской ГРЭС // Экология. 1978. № 5. С. 62–69.
- Смирнов Н.Н. *Chidoridae* фауны мира // Фауна СССР. Нов. Серия. № 101. Ракообразные. Т. 1. Вып. 2. Л.: Наука, 1971. 529 с.
- Смирнов Н.Н. *Macrothricidae* и *Moinidae* фауны мира // Фауна СССР. Нов. серия. № 112. Ракообразные. Т. 1. Вып. 3. Л.: Наука, 1976. 237 с.
- Соколова Н.Ю. Фауна зарослей некоторых макрофитов Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. М., 1963. С. 108–153.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВИДОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ *CERCOPAGIS PENGOI* (OSTROUMOV, 1891) И *EVADNE ANONYX* G.O. SARS, 1897 В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

А.С. Семенова

ФГУП «АтлантНИРО», Россия, г. Калининград, ул. Дм. Донского, д.5, e-mail: a.s.semenowa@rambler.ru

Балтийское море, будучи как областью вторжения, так и областью происхождения неэндемических видов, в течение последних десятилетий стало важным узлом в глобальной сети их перемещения, таким образом, способствуя процессу гомогенизации морской флоры и фауны. В течение последних 150 лет в Балтийском море было зарегистрировано около 100 чужеродных видов, большинство из которых были вселены случайно (Lerppäkoski, Olenin, 2000; Leppäkoski et al., 2002). Однако лишь несколько из них ведут себя агрессивно. Помимо своей связи с Атлантическим океаном через Датские проливы, Балтийское море и его водосборная площадь соединены с Понто-Каспийскими солеными морями (Черное, Азовское и Каспийское моря) посредством каналов и рек, которые были открыты, начиная с 1770-х гг. Таким образом, существует несколько географических коридоров для вторжения видов-вселенцев из этого региона.

Виды *Cercopagis pengoi* и *Evadne anonyx* являются каспийскими эндемиками (River, 1998) и вселились в Финский залив в 90-е гг. XX-го века, после чего распространились по всей акватории Балтийского моря, основной вектор вселения этих видов — судоходство (Panov et al., 2007). По нашим и литературным данным *Cercopagis pengoi* был впервые зарегистрирован в юго-восточной части Балтийского моря в 1999 г., *Evadne anonyx* — в 2007 г. Сведения о состоянии популяций этих видов в данном районе в современный период практически отсутствуют.

Целью наших исследований было изучение количественного развития и пространственного распределения видов-вселенцев *Cercopagis pengoi* и *Evadne anonyx* в современный период.

Материалом для наших исследований послужили пробы зоопланктона, которые отбирали в юго-восточной части Балтийского моря, начиная с 1999 г. по настоящее время, а также пробы зоопланктона, которые были отобраны в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря, начиная с 2007 г. по настоящее время.

В юго-восточной части Балтики материал был собран по стандартной сетке станций (30–35 станций) в период сезонных съемок в марте, мае–июне, августе и октябре, часть проб была собрана при проведении сейсмо-разведочных работ. Сбор сетных проб осуществлялся из слоя 0-100 м или 0-дно. Использовалось стандартное орудие лова — сеть БСД (большая сеть Джеди) с диаметром входного отверстия 37 см из газа № 68 (76 мкм). Обработка проводилась в камере Богорова в соответствии с методикой, принятой HELCOM (1988).

Материал по зоопланктону Куршского Вислинского заливов собирался в вегетационный период с апреля по октябрь-ноябрь на 5–10 стандартных станциях АтлантНИРО с 3-х горизонтов (0,5, 1,5 и 3 м). Использовался шестилитровый батометр Ван-Дорна, с последующим процеживанием содержимого через газ № 68. Фиксация проб производилась 4% формалином, нейтрализованным сахарозой (Haneu, Hall, 1973). Для определения живой

и мертвой фракций зоопланктона пробы окрашивались с использованием анилинового голубого красителя (Crippen, Perrier, 1974; Дубовская, 2008). Обработка проб и расчет численности и биомассы зоопланктона осуществлялись по стандартной методике (Методические ..., 1984).

Согласно нашим данным, *Cercopagis pengoi* был впервые обнаружен в исследуемом районе Балтийского моря в июле-августе 1999 г. при температуре 17.3–19.2 °С. Тогда же он был найден в этом районе, а также в примыкающих к нему районах моря, а также в Вислинском, северной части Куршского и Гданьском заливах рядом других исследователей (Bielecka et al., 2000; Żmudziński, 1999; Науменко, Полунина, 2000; Jurasz et al., 2000; Litvinchuk, Telesh, 2006; Gasiunaite, Didžiulis, 2000; Карасева, 2000). В 1999 г., когда этот вид был впервые обнаружен в юго-восточной части Балтийского моря, его численность и биомасса были на высоком уровне — 224 экз./м³ и 315 мг/м³, в последующие годы они снижались, это подтверждается и данными других исследователей (Litvinchuk, Telesh, 2006). Однако, начиная с 2005–06 гг., данные других исследователей по изучаемому району практически отсутствуют. По нашим данным с 2003 по 2009 гг. численность и биомасса *Cercopagis pengoi* оставались на уровне 5–56 экз./м³ и 6–82 мг/м³ соответственно, в 2010 г. численность и биомасса *C. pengoi* увеличились в 3–5 раз, по сравнению со среднемноголетними значениями, и достигли как максимальных средних за весь период наблюдений величин, так и максимальных абсолютных величин — 2346 экз./м³ и 3345 мг/м³ соответственно. Сходная картина была отмечена нами в Вислинском заливе Балтийского моря, где численность и биомасса *C. pengoi* в 2010 г. также были на высоком уровне и достигали в июле, когда отмечалось наиболее массовое развитие этого вида 2571 экз./м³ и 2932 мг/м³ соответственно. Средние за летний период 2010 г. численность и биомасса *C. pengoi* были в 3–4 раза выше среднемноголетних величин, которые были отмечены нами, а также известны из литературы (Науменко, 2010). Тогда же в 2010 г. *C. pengoi* был впервые обнаружен нами в центральной части Куршского залива, однако стоит отметить, что все единично обнаруженные особи этого вида были мертвы. В Вислинском заливе повышенная доля мертвых особей в популяции *C. pengoi* была отмечена в наиболее опресненных и загрязняемых районах водоема.

Нами была получена положительная корреляция между температурой воды и количественным развитием *C. pengoi* ($r = 0.71$). Минимальные величины численности и биомассы *C. pengoi* в юго-восточной части Балтийского моря были отмечены в 2001 и 2003 гг., когда температура воды в летний период не достигала 18 °С, максимальные величины в 2010 г., когда в условиях экстремально теплого лета температура воды Балтийского моря превышала 21 °С. Также была получена слабая отрицательная корреляция количественных характеристик *Cercopagis pengoi* с глубиной ($r = 0.31$). В среднем численность и биомасса *C. pengoi* на глубинах до 30 м была в 1.3–1.5 раза выше, чем на более глубоководных участках. Аналогичные коррелятивные связи численности и биомассы *C. pengoi* с температурой и глубиной были получены другими авторами (Litvinchuk, Telesh, 2006). С соленостью в Вислинском заливе была получена слабо положительная корреляция, хотя при изучении популяции *C. pengoi* Финского залива была получена отрицательная корреляция, возможно развитие *C. pengoi* в опресненном устье реки Преголя влияет не только соленость, но и загрязнение воды, которое приводит к угнетению популяции рачка.

Evadne anonyx, согласно нашим данным, была впервые обнаружена в юго-восточной части Балтийского моря в августе 2007 г. при температуре 18.9–19.5 °С. До этого времени этот вид регистрировался другими исследователями в различных частях Финского залива в 1999, 2000 и 2004 гг., а также в Рижском заливе в 2000 г. (Litvinchuk, 2005; Pollupuu et al., 2008; Rodionova, Panov, 2006). Он также был отмечен в юго-восточной части Балтийского моря в летний период 2008 г. (Shchuka, Shchuka, 2009). На момент обнаружения численность и биомасса *Evadne anonyx* были невысоки — 8–11 экз./м³ и 6–8 мг/м³. В последующий год ее численность и биомасса также оставались на невысоком уровне. Максимальные величины численности и биомассы *E. anonyx* были отмечены в июле 2010 г. и в 1.5–3 раза превышали отмечавшиеся в предыдущие годы исследований. В июле 2012 г. *E. anonyx* была впервые зарегистрирована в Вислинском заливе при температуре воды 22.8 °С и солености 4.0‰, все найденные особи этого вида были живыми, некоторые имели эмбрионы в выводковой камере, что говорит о возможности натурализации этого вида в Вислинском заливе, так как, согласно ряду данных, оптимальная соленость для его «балтийской» популяции находится в пределах 1–3‰ (Panov et al., 2007), что соответствует солености, отмечающейся в Вислинском заливе. В южной и центральной частях Куршского залива этот вид до сих пор отмечен не был.

Вследствие недостаточного объема материала корреляционный анализ количественных показателей развития *Evadne anonyx* с факторами среды нами не проводился, но стоит отметить, что максимальные величины численности и биомассы этого вида были отмечены в 2010 г., когда температура также была максимальна, существенных различий в количественных показателях в прибрежной и глубоководной зонах не наблюдалось.

В годы максимального развития видов-вселенцев *Cercopagis pengoi* и *Evadne anonyx* они могут существенно сокращать кормовую базу рыб-планктофагов, потребляя значительную долю продукции зоопланктона. Так в 2010 г., когда эти виды достигали своего максимального развития в юго-восточной части Балтийского моря, ими могло потребляться до 40–90% продукции мирного зоопланктона. Особенно велико значение более крупного рачка *Cercopagis pengoi*, который потребляет основную часть продукции мирного зоопланктона. Значение *Evadne anonyx* в экосистеме юго-восточной части Балтийского моря пока не столь значительно, ее численность и биомасса пока не велики, по сравнению с нативным видом *E. nordmanni* Lovén, 1836, однако, по данным ряда авторов, плодовитость *E. nordmanni* значительно ниже, чем у *E. anonyx* (Pollupuu et al., 2008), и поэтому существует угроза для коренных видов в годы с высокой среднелетней температурой. В Вислинском заливе Балтийского моря в 2010 г. *Cercopagis pengoi* в летний период также потреблял значительную часть про-

дукции, в отдельные периоды рацион превышал продукцию мирного зоопланктона, что существенно подрывало кормовую базу рыб планктофагов и молоди рыб.

Рассматриваемые виды-вселенцы являются теплолюбивыми и потому были отмечены только в летний и осенний периоды, при этом максимального развития достигая летом в июле–августе, когда наблюдался максимальный прогрев воды Балтийского моря и заливов. *Cercopagis pengoi* был найден как в юго-восточной части Балтийского моря, так и в Куршском и Вислинском заливах, однако успешно он натурализовался только в Балтийском море и Вислинском заливе. *Evadne anonyx* была отмечена в юго-восточной части Балтийского моря и в Вислинском заливе, в котором возможна ее успешная натурализация. Одним из ключевых факторов, влияющих на количественные показатели этих видов-вселенцев является температура. Поэтому в условиях экстремально теплого лета 2010 г. они достигали своего максимального развития в исследуемом районе. При этом кормовая база рыб-планктофагов и молоди рыб как Балтийского моря, так и Вислинского залива в период их максимального развития была в значительной мере подорвана.

Список литературы

- Дубовская О.П. Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения // Журнал Сибирского Федерального университета. Сер. Биология. 2008. № 2. С. 145–161.
- Карасева Е.М. Первое обнаружение *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в открытой части юго-восточной Балтики // Виды-вселенцы в европейских морях России: научный семинар (27–28 января): материалы. Мурманск, 2000. С. 48–49.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
- Науменко Е.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря. Калининград: АтлантНИРО, 2010. 198 с.
- Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в Европейских морях России / Сб. науч. тр.: Мурманский морской биологический институт, Апатиты 2000. С. 121–129.
- Bielecka L., Żmijewska M.I., Szymborska A. A new predatory cladoceran *Cercopagis* (*Cercopagis*) *pengoi* (Ostroumov, 1891) in the Gulf of Gdańsk // *Oceanologia*. 2000. 42 (3). P. 371–374.
- Crippen R.W., Perrier J. L. The use of Neutral Red and Evans Blue for Live / Dead determination of marine plankton. // *Stain Tech.*, 1974. V. 49, №2. P. 97–104.
- Gasiunaite Z., Didžiulis V. Ponto-caspian invader *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in Lithuanian coastal waters // *Jūra ir aplinka*. 2000. Vol. 4. N. 2. P. 97–101.
- Haney J.F., Hall D.J. Sugar-coated *Daphnia*: Apreservation technique for Cladocera. // *Limnol. and Oceanog.* 1973. Vol. 18, N. 2. P. 331–333.
- HELCOM: Guidelines for the Baltic Sea Monitoring Program for the Third Stage. Part D. Biological Determinants. Baltic Sea Environ. Proc. № 27. 1988. 161 p.
- Jurasz W., Duris Z., Kublakova M., Varecha D. *Cercopagis* (*Cercopagis*) *pengoi* (Ostroumov, 1891) (Cladocera) – kolejny przykład ekspansji pontokaspijskich skorupiaków w Morzu Bałtyckim // *Prz. Zool.*, 2000. 44 (1–2), 75–78.
- Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. Invasive Aquatic Species of Europe - Distribution, Impacts and Management. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2002. 583 pp.
- Leppäkoski E., Olenin S. Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea // *Biol. Inv.* 2000. N. 2. P. 151–163.
- Litvinchuk L.F., Maximova O.B. New Ponto-Caspian invaders *Evadne anonyx* and *Cornigerius maoticus maoticus* (Polyphemoidea, Cladocera) in the Baltic Sea // *Biological Invasions in inland waters*. 2005. International workshop, Florence. P. 49–50.
- Litvinchuk L.F., Telesh I.V. Distribution, population structure and ecosystem effects of the invader *Cercopagis pengoi* (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea // *Oceanologia*. 2006. N. 48. P. 243–257.
- Panov V.E., Rodionova N.V., Bolshagin P.V., Bychek E.A. Invasion biology of Ponto-Caspian onychopod cladocerans (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) // *Hydrobiologia*. 2007. N.590. P. 3–14.
- Pöllupüü M., Simm M., Põllumäe A., Ojaveer H. Successful establishment of the Ponto-Caspian alien cladoceran *Evadne anonyx* G.O. Sars 1897 in low-salinity environment in the Baltic Sea // *Journal of Plankton Research*. 2008. Vol. 30. P. 777–782.
- Rivier I.K. The Predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae and Leptodoridae) of the world. Backhuys Publishers. Leiden, The Netherlands, 1998. 213 pp.
- Rodionova N., Panov V. Establishment of the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Evadne anonyx* in the eastern Gulf of Finland, Baltic Sea // *Aquatic Invasions*. 2006. N. 1. P. 7–12.
- Shchuka T., Shchuka S. On recent introductions *Cercopagis pengoi* and *Evadne anonyx* (Cladocera) in plankton community of the southeastern Baltic Sea in 2003–2008 // *BSSC 2009 Abstract Book*, August 17–21, 2009, Tallinn, Estonia. P. 242.
- Żmudziński L. *Cercopagis pengoi* (Cladocera) conquered the southern Baltic Sea, Baltic coastal zone, Mater. WSP, Słupsk, 2, P. 95–96.

ИЗМЕНЕНИЕ КАРДИОАКТИВНОСТИ ПРЭСНОВОДНЫХ РАКОВ В ОТВЕТ НА СДВИГИ ХИМИЗМА СРЕДЫ

С.В. Сладкова, Г.П. Удалова, В.А. Любимцев, С.В. Холодкевич

Санкт-Петербургский научно-исследовательский Центр экологической безопасности РАН
197110, Санкт-Петербург, ул. Корпусная, д. 18, E-mail: sladkova_sv1@mail.ru

Известно, что высшие раки обладают довольно высокими адаптивными способностями и толерантны к разнообразным изменениям среды их обитания (Холдич, 2002). Вместе с тем, усиление антропогенного пресса на экосистемы водоёмов может приводить к ухудшению состояния популяций раков и даже к их исчезновению. Очевидно, что для сохранения и поддержания численности раков в естественных и искусственных водоёмах целесообразно проводить биомониторинг качества среды их обитания. Представляется необходимым также осуществлять исследования, направленные на изучение механизмов адаптации раков, как нативных видов, так и вселенцев к разнообразным внешним факторам, особенно к таким важным как солёность, кислотность, наличие токсических веществ. Существенные сдвиги параметров указанных факторов среды оказывают влияния прежде всего на сенсорные системы организма, однако в той или иной степени воздействуют на деятельность многих других физиологических систем, в том числе на кардиосистему. В нашей работе, проведённой на пресноводных раках *Astacus leptodactylus*, регистрировались изменения частоты сердечных сокращений (ЧСС) в ответ на сдвиги солёности.

Раки *Astacus leptodactylus* являются аборигенными для многих водоёмов России и способны обитать как в пресных водах, так и при повышенной солёности прибрежных водах Балтийского, Чёрного и Каспийского морей адаптируясь к обитанию даже при солёности в 14‰ (Черкашина, 1975; Коксал, 1988). При изучении осморегуляторных процессов у раков разных видов (Холдич и др., 1997) было обнаружено, что у взрослых раков *Astacus leptodactylus*, находившихся в воде с солёностью 7, 14, 21 и 28‰ в течение 48 часов наблюдается увеличение осмолярности гемолимфы, тем большее, чем выше солёность. Раки могли выживать в течение 6 или 9 недель в воде с солёностью 7, 14 или 21‰. При низких солёностях (7 и 14‰) они вели себя как гиперрегуляторы, а при более высоких (21 и 28‰) как гипорегуляторы.

Нами эксперименты проводились на 33 половозрелых раках-самцах *Astacus leptodactylus* из пресноводных водоёмов Алтайского края, не имевших признаков заболеваний, с весом 50.0 ± 5.1 г и с длиной общей и карапакса соответственно 10.9 ± 0.7 и 5.7 ± 0.4 см. Об удовлетворительном функциональном состоянии животных, адаптированных к лабораторным условиям, до опыта судили по их подвижности, поеданию корма и хорошо выраженной реакции опистотонуса.

Кардиоактивность раков записывали, используя способ неинвазивной регистрации и анализа ЧСС в режиме on line (Холодкевич, 2007). Перед началом экспериментов каждого рака маркировали, на его карапакс над областью сердца приклеивали миниатюрный держатель для крепления волоконно-оптического датчика, соединённого с фотоплетизмографом. Система регистрации позволяла записывать и анализировать частоту сердечных сокращений (ЧСС) одновременно у семи раков в одинаковых условиях. Каждый рак находился в отдельном аквариуме размером $40 \times 35 \times 19.5$ см³, заполненном до уровня 8–10 см проточной, циркулирующей, дехлорированной водой. Объём воды в аквариуме полностью менялся за 10–15 мин. Температура воды равнялась 20 °С, режим освещенности 12С12Т. Длина волоконно-оптического кабеля позволяла животному свободно передвигаться по аквариуму и заходить в убежище. В этих условиях через 3–7 дней у животных устанавливался стабильный фоновый уровень ЧСС. После этого в аквариуме изменяли солёность воды, достигавшую уже через 10 мин 10, 20 или 30‰ соответственно. Каждая из пяти серий экспериментов выполнялась на группах из 7 раков. Через час или пять часов воздействия воду повышенной солёности заменяли на исходную (отмыв).

При повышении солёности до 10‰ сразу же после начала воздействия наблюдалось увеличение ЧСС, что видно на рис. 1, где представлены данные, усреднённые для первой группы животных. Через 10–15 мин её величина достигала максимума. Повышенные значения ЧСС по сравнению с фоном сохранялись в течение 20 мин, а далее они постепенно снижались до фоновых величин. При отмыве можно было наблюдать даже тенденцию к снижению ЧСС по сравнению с фоном.

В таблице 1 представлены характеристики описанной выше реакции на повышение солёности до 10‰, а также 20 и 30‰. Очевидно, что при всех трёх концентрациях характер изменения ЧСС был практически одинаковым. Можно отметить, однако, что при более сильной солёности (20 и 30‰) максимум ЧСС достигается быстрее, чем при 10‰. Были отмечены также некоторые различия в поведении животных. При солёности 10 и 20‰ раки оставались всё время в убежище. При солёности 30‰ они проявляли отчётливую реакцию избегания: через 5 мин от начала воздействия выходили из убежища, начинали перемещаться по аквариуму, но после 8–12 мин возвращались в убежище.

При увеличении длительности воздействия до 5 часов, конечная солёность воды в аквариуме равнялась 10‰ или 30‰. В таблице 2 представлены результаты, полученные в этих экспериментах.

У всех животных на обе солёности наблюдалась первичная реакция, в виде повышения ЧСС (как и при часовом воздействии), длившегося несколько дольше при солёности в 30‰, чем 10‰. При солёности 10‰ примерно на 70-й мин воздействия наблюдалась вторая «волна» повышения ЧСС на 29% по сравнению с фоном. Длина её варьировала у исследованных раков от 15 до 90 мин.

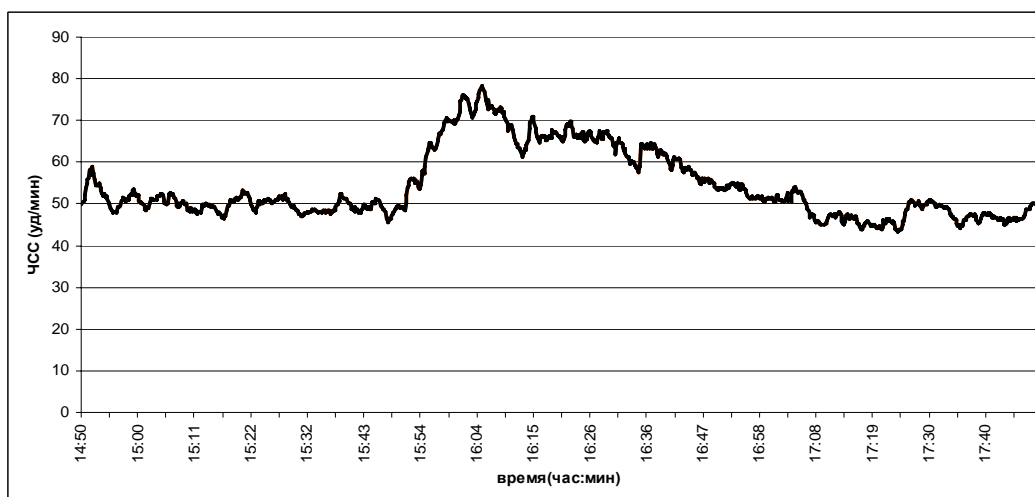


Рис. 1. Изменение ЧСС, усреднённой для 7 раков, при действии в течение часа воды с солёностью 10%. Начало воздействия 15:50, конец — 16:50.

Таблица 1. Изменение ЧСС у раков трёх групп в ответ на изменении солёности среды. 1 — концентрация соли (%), 2 — фоновая ЧСС (уд/мин), 3 — время достижения максимума ЧСС, мин, 4 — максимальная величина ЧСС (уд/мин) и отношение её к фону (%); 5 — средняя за первые 20 минут воздействия величина ЧСС и отношение её к фону (%).

1	2	3	4	5
10	50.1±2.0	15	75.7 (51%)	66.7±8.4* (32%)
20	52.1±1.2	6	80.4 (54%)	71.2±7.9* (37%)
30	52.7±1.7	5	79.8 (51%)	70.3±5.9* (35%)

* — достоверные изменения ЧСС.

Таблица 2. ЧСС раков при 5 часовом содержании в среде с солёностью 10 и 30%. 1 — концентрация соли (%); 2 — фоновая ЧСС (уд/мин); средняя величина ЧСС во время первичной реакции и отношение её (%) к фону — 3 и её длительность (мин) — 4; величина ЧСС при втором её подъёме — 5 и её длительность (мин) — 6; 7 — количество раков

1	2	3	4	5	6	7
10	56.2±1.4	68.0±1.6*(21%)	18	71.8±2.2*(29%)	30	7
30	57.1±1.1	90.3±6.1*(58%)	40	80.5±10.1*(40%)	320	3
30	58.2±2.4	78.1±8.7*(35%)	40	62.5±2.1(7%)	320	4

* — достоверные изменения ЧСС.

При солёности 30% у 4 раков проявлялась типичная первичная реакция повышения ЧСС, длившаяся 40 мин, затем ЧСС снижалась до фонового уровня, причём вторая «волна» практически отсутствовала. У 3 раков первичная реакция — повышение ЧСС на 58% в течение 40 мин. После чего ЧСС не снижалась до фонового уровня, а продолжала оставаться значительно его выше до конца воздействия.

Имеющие в настоящее время в литературе данные свидетельствуют о том, что в ответ на осмотические или химические воздействия информация от периферических рецепторов, поступающая в центральные нервные структуры, отражается в показателях деятельности кардиосистемы. Это позволяет, кстати, успешно использовать характеристики ЧСС в качестве биоиндикаторов и биотестов для определения физиологического состояния раков при изменении качества среды их обитания (Деплидж, Андерсен, 1990; Бамбер, Деплидж, 1997; Холлдевич, 2007 и др.).

Анализируя представленные нами данные, прежде всего, отметим, что при относительно коротком (1 или 5 часов) действии на раков *Astacus leptodactylus* воды с солёностью 10, 20 и 30% наблюдались три типа изменения ЧСС. При часовом действии всех трёх концентраций соли выявляется относительно кратковременное повышение ЧСС. При нахождении раков в течение пяти часов в воде с солёностью 30% можно было наблюдать практически такую же первичную реакцию повышения ЧСС. При пятичасовом действии воды с 10% вслед за этой первичной «реакцией» обнаруживается вторичная «волна» повышения ЧСС. Такой тип изменения кардиоактивности раков наблюдался нами ранее при действии ряда исследованных химических стимулов, например, гидрохинона (Кузнецова и др., 2010) или хлорамина (Куклина и др., 2012) практически в течение всего нахождения их при повышенной солёности. У некоторых раков, находившихся в течение пяти часов в воде с солёностью 30%, возникшее в первые минуты повышение ЧСС сохранялось в течение всего действия солёной воды. Такая реакция со стороны кардиосистемы была показана, в частности при низких pH (Удалова и др., 2012). Наличие индивидуальных различий при действии одинаковых стимулов указывает на то, что проявление того или иного типа ответных реакций со стороны кардиоактивности в каждом конкретном случае будет определяться не только силой действующего стимула и временем его действия на осмо- и хеморецепторы, но также особенностями текущего функционального

Список литературы

- Кузнецова Т.В., Сладкова С.В., Холодкевич С.В. Оценка функционального состояния раков в нормальной и токсической среде по их кардиоактивности и биохимическим показателям гемолимфы // Ж. эвол. биохим. и физиол. 2010. Т. 46, № 3. С. 203–210.
- Холодкевич С.В. Биоэлектронный мониторинг уровня токсичности природных и сточных вод в реальном времени // Экологическая химия. 2007. Т. 16 (4). С. 223–232.
- Черкашина Н.Я. Раопределение и запасы раков рода *Astacidae* в Туркменских водах Каспия // Тр. ВНИИ мор. рыб. х-ва и океаногр. 1975. С. 108.
- Bamber S.D., Depledge M.H. Evaluation of changes in the adaptive physiology of shore crabs (*Carcinus maenas*) as an indicator of pollution in estuarine environments // *Marine Biology*. 1997. 129. P. 667–672.
- Depledge M.H., Andersen B.B. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recording of cardiac activity in selected invertebrates // *Comp. Biochem. Physiol.* 1990. V. 96A(4). P. 473–477.
- Holdich D.M., Harlioğlu M.M., Firkins I. Salinity adaptations of crayfish in British waters with particular reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus* // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 44. 1997. P. 147–154.
- Holdich D.M. *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science, Oxford, UK. 2002a. 702 p.
- Koksal G. *Astacus leptodactylus* in Europe. In: *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation*, 1988, Chapman and Hall, London. P. 498.
- Kuklina I., Sladkova S., Kouba A., Kholodkevich S., Kozák P. Narrow-clawed crayfish as real-time bio-indicator: can it detect overdosed disinfection compounds in drinking water chloramination? IAA 19th Symposium, August 26–31, 2012, Austria. (*in press*)
- Udalova G.P., Kholodkevich S.V., Fedotov V.P., Kornienko E.L. Changes in heart rate and circadian cardiac rhythm as physiological biomarkers for estimation of functional state of crayfish *Pontastacus leptodactylus* Esch. upon acidification of the environment, *Inland Water Biology*. 2012. 5 (1). P. 119.

CALANOIDA В ЗООПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Е.А. Соколова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, sokol@ibiw.yaroslavl.ru

Подотряд Calanoida наряду с Cyclopoida и Harpacticoida относится к отряду Copepoda (веслоногие раки), классу Crustacea (ракообразные) (Определитель, 1995). Calanoida — немногочисленная группа зоопланктона. Но эти крупные рачки являются ценным кормом для рыб-планктофагов. Однако исследованию калянид уделяется незаслуженно мало внимания. Цель нашей работы — изучение многолетней и сезонной динамики численности и биомассы и структуры популяции *Eudiaptomus* в Рыбинском водохранилище.

Материалом для данной работы послужили пробы зоопланктона, собранные на шести стандартных станциях два раза в месяц с мая по октябрь 2005–2010 гг. Пробы отбирали с помощью планктобатометра Дьяченко-Кожевникова объемом 10 л по горизонтам через каждые 2 м от поверхности до дна с последующим процеживанием через газ № 76. На одной станции пробы со всех горизонтов объединяли. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975). Численность популяций Calanoida рассчитывали с учетом науплиусов и копеподитов.

Calanoida представлен видами, которые ведут исключительно планктонный образ жизни. Это самая малочисленная группа зоопланктона. В среднем за вегетационный период 2005–2010 гг. их численность варьировала от 2.0 до 5.8 тыс. экз./м³, а биомасса от 0.03 до 0.14 г/м³ (табл. 1).

Таблица 1. Средняя численность (N, тыс. экз./м³) и биомасса (B, г/м³) Calanoida в 2005–2010 гг.

Показатель	2005 (n=30)	2006 (n=42)	2007 (n=60)	2008 (n=42)	2009 (n=53)	2010 (n=53)
N <i>Eudiaptomus gracilis</i> + <i>E. graciloides</i>	5.66±1.28	2.00±0.37	2.54±0.4	1.55±0.32	1.92±0.28	5.48±0.85
N <i>Heterocope appendiculata</i>	0.13±0.05	0.18±0.06	0.06±0.02	0.05±0.02	0.08±0.03	0.03±0.01
N <i>Eurytemora velox</i>	0.003±0.002	0.001±0.0008	0.007±0.003	0.0007±0.0005	0.01±0.003	0.002±0.001
N Calanoida	5.79±1.28	2.18±0.36	2.61±0.40	1.60±0.32	2.01±0.28	5.51±0.86
B <i>Eudiaptomus gracilis</i> + <i>E. graciloides</i>	0.13±0.03	0.05±0.009	0.046±0.01	0.03±0.006	0.05±0.01	0.135±0.02
B <i>Heterocope appendiculata</i>	0.01±0.002	0.01±0.003	0.007±0.002	0.003±0.001	0.003±0.001	0.004±0.001
B <i>Eurytemora velox</i>	0.0001±0.0001	0.00005±0.00005	0.0002±0.0001	0.00002±0.00001	0.0003±0.0001	0.00009±0.00006
B Calanoida	0.14±0.03	0.06±0.01	0.053±0.01	0.03±0.006	0.053±0.01	0.14±0.02

Доля Calanoida в численности Copepoda равнялась 6.3–16.5%, а в биомассе — 17.4–41.2%. Численность Calanoida составляла 2.1–5.3% от общей численности зоопланктона, а биомасса — 5.1–12.2% (табл. 2).

Основу численности калянид в исследуемые годы составляла небольшая группа видов: *Eudiaptomus gracilis* (Sars), *E. graciloides* (Lilljeborg), *Heterocope appendiculata* Sars, *Eurytemora velox* (Lilljeborg), *E. lacustris* (Poppe). Чаще всего в пробах зоопланктона встречался *Eudiaptomus gracilis* (до 93%), реже — *Eurytemora velox* (5–14%). *E. lacustris* отмечен единично в 2007 г. В последние годы наблюдалось снижение встречаемости *Eudiaptomus graciloides* и *Heterocope appendiculata* (табл. 3).

Таблица 2. Доля Calanoida в численности (N, тыс. экз./м³) и биомассе (B, г/м³) Copepoda и общей численности и биомассе зоопланктона

Показатель	2005	2006	2007	2008	2009	2010
N Calanoida	5.79±1.28	2.18±0.36	2.61±0.40	1.60±0.32	2.01±0.28	5.51±0.86
N Copepoda	35.02±6.49	26.5±3.1	27.6±3.1	25.5±3.2	31.4±4.5	46.2±6.2
Доля Calanoida в N Copepoda, %	16.5	8.2	9.5	6.3	6.4	11.9
Общая N зоопланктона	109.63±27.67	90.1±19.6	74.2±10.5	78.3±14.2	125.4±20.0	159.0±23.5
Доля Calanoida в общей N, %	5.3	2.4	3.5	2.1	1.6	3.5
B Calanoida	0.14±0.03	0.06±0.01	0.053±0.01	0.033±0.006	0.053±0.01	0.14±0.02
B Copepoda	0.34±0.068	0.23±0.03	0.26±0.03	0.19±0.03	0.26±0.04	0.48±0.06
Доля Calanoida в B Copepoda, %	41.2	26.1	20.4	17.4	20.5	29.2
Общая B зоопланктона	1.15±0.26	1.01±0.16	0.73±0.11	0.65±0.11	0.81±0.10	1.36±0.14
Доля Calanoida в общей B, %	12.2	5.9	7.3	5.1	6.6	10.3

Таблица 3. Встречаемость (%) Calanoida на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2005–2010 гг.

Вид	2005	2006	2007	2008	2009	2010
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	90	90	76	74	76	93
<i>E. graciloides</i>	73	60	44	24	25	32
<i>Heterocope appendiculata</i>	30	55	51	26	21	25
<i>Eurytemora velox</i>	10	5	14	5	9	8

Наибольший вклад в численность и биомассу Calanoida (>90%) вносили *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, наименьший (< 1%) — *Eurytemora velox* (табл. 4).

Таблица 4. Доля (%) различных видов в численности (N) и биомассе (B) Calanoida

Показатель	2005	2006	2007	2008	2009	2010
N <i>Eudiaptomus gracilis</i> + <i>E. graciloides</i>	97.75	91.7	97.3	96.86	95.5	99.42
N <i>Heterocope appendiculata</i>	2.2	8.25	2.4	3.12	4.0	0.54
N <i>Eurytemora velox</i>	0.05	0.05	0.3	0.04	0.5	0.04
B <i>Eudiaptomus gracilis</i> + <i>E. graciloides</i>	92.9	83.3	86.5	90.85	93.8	97.1
B <i>Heterocope appendiculata</i>	7.0	16.6	13.1	9.09	5.6	2.83
B <i>Eurytemora velox</i>	0.1	0.1	0.4	0.06	0.6	0.07

Максимальная численность *E. velox*, отмеченная нами, — 114 экз./м³, *Heterocope appendiculata* — 1.8 тыс. экз./м³, *Eudiaptomus gracilis* + *E. graciloides* — 30.5 тыс. экз./м³. На стандартных станциях указанные виды распределены неравномерно. Наибольшую численность *E. gracilis* + *E. graciloides* и *Heterocope appendiculata* зарегистрировали на станциях Средний Двор и Брейтово, а *Eurytemora velox* — на ст. Коприно (табл. 5).

Таблица 5. Средняя численность (N, тыс. экз./м³) Calanoida на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2005–2010 гг.

Станция	N <i>Eudiaptomus gracilis</i> + <i>E. graciloides</i>	N <i>Heterocope appendiculata</i>	N <i>Eurytemora velox</i>	N Calanoida
Коприно	0.76±0.18	0.02±0.005	0.01±0.005	0.79±0.17
Молога	2.52±0.62	0.08±0.03	0.003±0.001	2.6±0.60
Наволоч	3.69±0.99	0.08±0.02	0	3.77±0.98
Измайлово	3.66±1.05	0.11±0.03	0	3.77±1.07
Средний Двор	4.41±1.63	0.12±0.07	0	4.53±1.62
Брейтово	4.34±1.07	0.13±0.04	0.002±0.0007	4.47±1.06

Поскольку *E. velox* встречался очень редко, и вклад его в биомассу зоопланктона незначителен, а многолетняя и сезонная динамика и структура популяции *Heterocope appendiculata* изучены В.Н. Столбуновой (2002), то мы более подробно остановимся на исследовании *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*.

Род *Eudiaptomus* относится к сем. Diaptomidae, п/отр. Calanoida, отр. Copepoda. *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* — крупные пелагические рачки-фильтраторы, встречающиеся в большинстве водохранилищ круглогодично. При питании их конечности вибрируют и создают токи воды, которые прослеживаются на значительном (до 5 мм) расстоянии от тела. Основной цедильный аппарат у калянид-фильтраторов — вторые максиллы. Их проксимальные и дистальные щетинки густо опушены волосками, увеличивающими фильтрующую способность конечности. Вместе с водой в околоротовое пространство попадают водоросли, бактерии, простейшие, частицы детрита. Процесс питания клетками водорослей диаметром от 4 до 12 мкм может быть пассивным и активным (Монаков, 1998).

Диаптомиды являются ценным пищевым объектом для синца, снетка, окуня, молоди леща, чехони, судака, ряпушки. Кроме того, они поедаются хищными циклопами и кладоцерами. Развитие диаптомид в водоеме не препятствует развитию других форм, так как в составе их пищи кроме детрита важную роль играют водоросли, мало или совсем неиспользуемые другими беспозвоночными (Маловицкая, 1962).

E. gracilis и *E. graciloides* являлись руководящими формами зоопланктона в 1946–1948 гг. (Киселева, 1954) и в 1956–1963 гг. (Луферова, Монаков, 1966). В 1971–1975 гг. и в 1981–1985 гг. в число доминантных видов входил *E. gracilis*, а в 1991–1995 гг. — *E. gracilis* и *E. graciloides* (Лазарева, 2010), в настоящее время — *E. gracilis*. Этот вид встречался в 74–93% проб. В 2005–2006 гг. встречаемость у *E. graciloides* составляла 52–

73%, а в 2007–2010 гг. снизилась до 24–44%. Численность *E. gracilis* + *E. graciloides* в 2005–2010 гг. изменялась от 1.55 ± 0.32 до 5.66 ± 1.28 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.03 ± 0.006 до 0.135 ± 0.02 г/м³. Доля *Eudiaptomus* в численности Copepoda составляла 6.1–16.2%, а в численности Crustacea во все годы, кроме 2009 г. (4.2%), — от 5 до 12%. Относительная биомасса *E. gracilis* + *E. graciloides* была минимальной в 2008 г. ($3.4 \pm 0.9\%$), а в остальные годы варьировала от $5.8 \pm 0.8\%$ до $11.9 \pm 1.7\%$. Для сравнения, средняя за май–октябрь биомасса Diaptomidae в 1952 г. равнялась 0.037 г/м³. По данным И.К. Ривьер, в период открытой воды (май–октябрь) 1977–1982 гг. численность Diaptomidae составляла 1.2–3.2 тыс. экз./м³, а биомасса — 0.03 – 0.1 г/м³. При низких температурах в зимний период развитие диаптомид происходит медленно, поэтому, чем больше рачков было летом, тем более многочисленными были зимние генерации. Количество диаптомид в марте–апреле 1978–1983 гг. варьировало от 0.2 до 3.85 тыс. экз./м³ (Ривьер, 1986). Суммарная численность обоих видов линейно нарастала с 1960-х до начала 90-х гг. (Лазарева, 2010).

E. gracilis и *E. graciloides* днем держатся в средних и придонных слоях. К полуночи происходит миграция этих рачков в поверхностные слои, где они держатся до рассвета, а затем опускаются вглубь. Вертикальные миграции более отчетливо проявляются у *E. gracilis*. Науплиусы весной концентрируются в поверхностных слоях, летом распределяются более равномерно, а осенью перемещаются в придонные слои (Маловицкая, 1962).

E. gracilis и *E. graciloides* — дициклические формы, дающие в течение года две генерации. Особи зимней генерации активно размножаются с декабря по март. К весне подо льдом численность диаптомид снижается (Ривьер и др., 1982). В начале мая при температуре воды 2.7 – 7.9 °C в планктоне из зимующих яиц появлялись науплиусы в количестве 13–200 экз./м³. Копеподитов и взрослых особей в это время на большинстве станций не было или они встречались в количестве 17–83 экз./м³. При повышении температуры рачки начинали интенсивно размножаться. В течение лета и до октября количество диаптомид оставалось высоким. Во второй половине октября их численность снижалась и составляла 11–140 экз./м³ в 2006–2009 гг. Больше она была в конце октября 2005 г. — 470 экз./м³, а особенно в аномально жарком 2010 г. — 1770 экз./м³. Ход сезонной динамики развития *Eudiaptomus* отличался год от года. Так, в 1963 г. наблюдали один максимум биомассы в конце августа–сентябре. В 1952, 1958–1961 и 1966 гг. отмечали два пика биомассы, а в 1956, 1957, 1962, 1971–1974, 1975–1978 гг. — до трех пиков численности и биомассы (Мордухай-Болтовская, 1956; Луферова, Монаков, 1966; Ривьер, 1982). В 2005 г. мы наблюдали один подъем численности и биомассы в июле. В 2006–2008 гг. регистрировали один максимум численности и два максимума биомассы в июле и августе. В 2009 г. отмечали два пика численности (август, сентябрь) и три пика биомассы (июль, август, сентябрь). В 2010 г. наблюдали два максимума численности (июнь, сентябрь) и один максимум биомассы (конец августа).

Изучение структуры популяции *Eudiaptomus* показало, что основу численности популяции составляли науплиусы — 45–54%. Копеподитов было 33–38%, а половозрелых особей — 11–20% (табл. 6). Выявлена неоднородность структуры популяции рачка на различных станциях водохранилища. Так, максимальное количество половозрелых особей (до 32%) отмечали на ст. Коприно.

Таблица 6. Содержание (%) науплиусов, копеподитов и половозрелых особей в популяции *Eudiaptomus* в среднем за вегетационный период в 2005–2010 гг.

Год	Науплиусы	Копеподиты	Самцы и самки
2005	46	35	19
2006	50	35	15
2007	54	35	11
2008	50	38	12
2009	45	35	20
2010	50	33	17

Таким образом, в зоопланктоне Рыбинского водохранилища выявлено 5 видов Calanoida. Наибольший вклад в численность и биомассу Calanoida (> 90%) вносили *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. Средняя за вегетационный период численность *E. gracilis* + *E. graciloides* в 2005–2010 гг. изменялась от 1.55 ± 0.32 до 5.66 ± 1.28 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.03 ± 0.006 до 0.135 ± 0.02 г/м³. Наибольшие величины численности рачков наблюдали в июле–августе, иногда еще и в сентябре. Основу численности популяции составляли науплиусы — 45–54%.

Список литературы

- Киселева Е.И. Планктон Рыбинского водохранилища // Тр. проблемного и тематического совещания ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 22–31.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 183 с.
- Луферова Л.А., Монаков А.В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 40–55.
- Маловицкая Л.М. Биология диаптомид *Eudiaptomus gracilis* (Sars) и *E. graciloides* (Lill) (Copepoda, Calanoida) Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Ростов-на-Дону, 1962. 18 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 320 с.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Вып. 2. С. 108–124.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Зоол. Ин-т РАН, 1995. Т. 2. 628 с.
- Ривьер И.К. Зимний зоопланктон Рыбинского водохранилища // Экологические исследования Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 191–210.

- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69–87.
- Столбунова В.Н. Динамика и структура популяции *Heteropope appendiculata* Sars (Calanoida, Temoridae) в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2002. № 4. С. 51–53.

EXPANSION OF EURYHALINE EXOTIC DECAPODES, *RHITHROPAHOPEUS HARRISII*, *ERIOCHEIR SINENSIS* AND *MACROBRACHIUM NIPPONENSE* IN UKRAINIAN RIVERS

Mikhail O. Son^{1*}, Roman A. Novitsky² and Vasiliy G. Dyadichko¹

¹Odessa Branch Institute of Biology of the Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine, Odessa, Ukraine, Pushkinskaya St. 37, 65011 Odessa, Ukraine, E-mail: michail.son@gmail.com

²Dnepropetrovsk National University, Dnepropetrovsk, Ukraine, Gagarin avenue, 72, 49050 Dnepropetrovsk, Ukraine, E-mail: zoolog@ukr.net

Abstract

Migrations through waters with salinity gradient also are used for colonization of marine waters for mainly brackishwater species. Lowers of largest Ukrainian rivers are zones of migrations for exotic euryhaline decapodes. During 2000s some case of invasions of three euryhaline exotic decapodes, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), *Eriocheir sinensis* (Milne-Edwards, 1853) and *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) were pointed in the channels of Ukrainian rivers. Chinese mitten crab *E. sinensis* spread in the Danube Delta and reservoirs of the Dnieper River; *Rh. harrisi* – in the channels of the Danube, Dnieper, Southern Bug and small river Gruzsky Yelanchik in the Azov Sea Basin; *M. nipponense*, that acclimated in the Kuchurgan Liman (cooler reservoir of the Moldavian Hydropower Plant) – in the Dniester Delta. The zone of migration of the established population can cover significant reach of river watershed that it is necessary to take into account at an estimation of biological invasions' risk. Main problem in investigation of exotic decapodes in Ukrainian waters is absence of specialized methods in the standart ecological monitoring. Among euryhaline exotic decapods, only *Rh. harrisi* sometimes it happens sampled with instruments officially used in macrozoobenthos' monitoring. A few of the known records of these species at the large extent of some supposed ways of migration is a result of gaps in studied distribution of such species in Ukrainian inland waters. Realistic attitude toward this fact is very important for the estimation of invasions in the inland waters of this region.

Key words: invasive alien species, Decapoda, *Rhithropanopeus harrisi*, *Eriocheir sinensis*, *Macrobrachium nipponense*, Ukraine.

Introduction. Numerous closely situated limans, estuaries, freshwater and brackishwater lakes, and river deltas, often connected by canals are characterly for Ukrainian marine coasts (Black Sea and Azov Sea). It form an important invasion corridor for some species, which able to spread outside riverine watershed. This vector of invasions is known as «Black Sea Coastal Corridor» (Son 2007) or “Southern Meridional Corridor” (Panov et al. 2009).

Comparation of distribution of alien species which spread through this corridor shown essential difference between expansion of species adapted to active migrations through waters with different salinity and species, which are transferred with migratory animals (mainly, birds).

Expansion of last species, such as *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) and *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) are well-studied and recent data shown very slow temp of expansion upward large rivers; invasive range of this species in the region close line of isolated localities along marine coast (Son 2007, 2008).

On the contrary, species, which can get over marine waters between estuaries spread upward rivers equally as along coast. As example, pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758), which spread from Danube to many rivers of the Black Sea and Azov Sea basins through marine waters, also spread upward channels and in the Dnieper arrive at the Dnieprovskoye (Zaporozhskoe) Reservoir; the penetration to the tributaries of the Dnieper River (Konka, Samara Dnieprovskaya, Yanchur, Mokraya Sura, and Kilchen small rivers) also was observed (Kochet et al. 2002).

Migrations through waters with salinity gradient also are used for colonization of marine waters for mainly brackishwater species. Euryhaline Tadpole-goby *Benthophiloides brauneri* Beling et Iljin, 1927 which occur mainly coastal and estuarine waters of the Northwestern Black Sea (but also reported from the Danube Delta and lower reaches of the Dnieper and Southern Bug rivers) was registered in July 2007 in the Kazantip Bay of the Azov Sea (Boltachov et al. 2009). Was indicated the possible corridor of such invasion: lower reach of the Dnieper (Kahovka Reservoir) — North Crimean Canal — Kerch Branch of the North Crimean Canal — reservoirs on the end of the canal — Kazantip Bay (Boltachov et al. 2009). Must be mentioned, that the Sivash lagoonal complex which contains water bodies with different salinity also can make corridor between freshened zones of the Black and Azov seas. In this connection are interesting records of *Benthophiloides brauneri* in the Dnieprovskoye Reservoir in 2006-2008 (Novitsky et al. 2008). As in the case of *L. gibbosus*, both spread upward rivers and along coast are recorded.

During 2000s some case of invasions of three euryhaline exotic decapodes, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), *Eriocheir sinensis* (Milne-Edwards, 1853) and *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) were pointed in the channels of Ukrainian rivers. In this paper we analyze this invasion events with especially attention on the most upward records of these species in the rivers (Annex 1).

Material and methods. Part of places there analysed materials were sampled are zones of regularly investigations of aquatic invasions and had been studied during some years before these records (Dniester Delta since 1999, Middle Dniepr since 2000, Danube River — since 2002). In localities in the Bug River, Ingul River, and Gruzsky Yelanchik River *Rh. harrisi* was found during first field investigations.

E. sinensis from the Dnieprovskoye Reservoir was found in fishnet (40 mm cell's) on 10 m depth. *Rh. harrisii* from Dnieprovskoye Reservoir was caught on stony bottom on 2 m depth with bottom fishnet (14 mm cell's). Material from Dnieper Basin was fixed in 4% formalin. It is deposited in the Dnepropetrovsk National University (Department of zoology and ecology).

Other samples of *Rh. harrisii* were sampled with handnet or by hand sample. The specimen was fixed in 70% ethanol. It is deposited in the collection of the Odessa Branch Institute of Biology of the Southern Seas (OB IBSS).

Freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* was caught with specialized crayfish's trap with bait. It was fixed in 70% ethanol and deposited in the collection of the OBIBSS.

Annex 1. Recent records of eurihaline decapods in Ukrainian rivers

Site No. (Map Ref.)	Species	Location (River, site name, river-kilometer)	Record coordinates		Record date	Number collected	Collector
			Latitude, °N	Longitude, °E			
1	<i>Eriocheir sinensis</i>	Dnieprovskoye Reservoir	48°06'51.0	35°03'01.0	20.10.2002	1	Novitsky R.A.
2	<i>Macrobrachium nipponense</i>	Dniestr Delta	46°30'06.6	29°55'51.5	05.07.2009	1	Dyadichko V.G.
3	<i>Rhithropanopeus harrisii</i>	Dnieprovskoye Reservoir	48°24'58.0	35°06'41.0	06.11.2009	1	Novitsky R.A.
4	<i>Rhithropanopeus harrisii</i>	Ingul River, Nikolayev Port	46°59'48.3	32°00'20.9	03.07.2007	5	Son M.O.
5	<i>Rhithropanopeus harrisii</i>	Southern Bug River	46°57'37.3	31°56'08.0	13.07.2008	4	Son M.O.
6	<i>Rhithropanopeus harrisii</i>	Southern Bug River	46°58'56.5	31°58'11.1	03.07.2007	3	Son M.O.
7	<i>Rhithropanopeus harrisii</i>	Gruzsky Yelanchik River	47°06'48.2	38°03'49.2	09.08.2004	1	Son M.O.
8	<i>Rhithropanopeus harrisii</i>	Danube, Izmail	40°20'19.8	28°48'35.6	08.06.2009	2	Son M.O.

Results and discussions. Chinese mitten crab *E. sinensis* was registered in two Ukrainian estuaries in 1998. In June 1998 it was sampled in the Grigorjevskiy Liman, Northwestern Black Sea Region (aquatory of Yuzhny Port) (Zaitsev, 1998) and 08.05.1998 in the Molochnyj Liman near place of connection with Azov Sea (Murina, Antonovsky, 2001). Next years rapid spread of this species in the Northern Black Sea Region was registered. It was pointed along Black Sea coast between Bolshoj Fontan Cape (Odessa City) and Ilichovsk City in February 2000, in the Zhebriyan Bay near Danube Delta (Danube Biosphere Reserve) in November 2003 (Lukarzhetskaya, 2004), and 31.03.2005 near Sevastopol City (according communications from local fishermen it appeared in this region some years before and were met in some marine bays and near estuary of the Chornaya River) (Lozovskij, 2005).

Shortly after first registrations of *E. sinensis* in the estuarine and coastal waters it was reported from the reservoirs of the Dnieper River. It was found in the Dnieprovskoye Reservoir (20.10.2002) and according data from Zaporozhje Regional Fishery Inspection in the Kakhovka Reservoir near Kakhovka City (15.01.2003).

In the Black sea waters, Harris mud crab *Rh. harrisii* for the first time has been marked in the estuarine Dnieper-Bug Liman in 1939, later has widespread in other freshened areas, and in 1948 has penetrated to Azov Sea (Makarov, 2004). Before our researches this species has been also marked in the Black Sea coastal lagoons and estuaries: Sasyk Lake, Alibej, Shagany, Sukhoj Liman, Khadzhibey Liman, and Tliligulskij Liman (Makarov, 2004). Among coastal reservoirs we also found it in estuarine Berezan Liman. Among large river systems its presence was reported only for branches of the Danube Delta, its inundated lakes and adjoining reservoirs (Lyashenko et al., 2005, Dzhurtubaev, 2010). We are indicating the Izmail City as the most upward point of its present in Ukrainian Danube Basin.

In the Dnieper Basin this species is widespread in the Dnieper-Bug Liman (Makarov, 2004) and occurs waters of the Kherson Commercial Seaport in the Dnieper Delta (Yury Kvach, pers. comm.). The most upward records of this species in the Dnieper Basin — middle part of the Dnieprovskoye Reservoir near the Pridneprovskaya Thermal Power Station. In the Southern Bug Basin we found this species in the channels of the Southern Bug, and its tributary — Ingul River. Except for records in the large rivers, the species also has been found in the small river, Gruzsky Yelanchik (Azov Sea Basin).

Giant prawns of *Macrobrachium* genus is a key element of modern freshwater aquaculture. In the former USSR experimental cultivation of *M. nipponense* and *M. rosenbergii* (De Man, 1879) was organized in the some natural and warmwater reservoirs till 1970s (Suprunovitch, Makarov, 1990). In 1986, *M. nipponense* was acclimated in the Kuchurgan Liman (cooler reservoir of the Moldavian Hydropower Plant) — waterbody on Transnistrian stretch of border between Ukraine and Moldova Republic (Makarov, 2004) and *M. rosenbergii* is cultivated in the closed reservoirs on the Crimean Peninsula. *M. nipponense* is widespread Indo-Pacific species occurred estuarine and fresh waters (New et al., 2010). Before 2000th it had not been reported from Dniestr Basin, except warm-water zone of the Kuchurgan Liman. Since 2000th communications from local fishermen about giant prawn in the Dniester Delta were appeared. Adult specimen of *M. nipponense* was indicating in the Dniester River in result of sampling by specialized crayfish's trap with bait.

So, is obviously, that a lowers of largest Ukrainian rivers are zones of migrations for exotic euryhaline decapodes. Probably, related pathways are shipping, local thermal pollution, and also man-made high mineralization. The zone of migration of the established population can cover significant reach of river watershed that it is necessary to take into account at an estimation of biological invasions' risk. For example, for a migrating species which breeding occurs in an estuary, the findings upstream should mean automatically necessity to take into account this species in a risk estimations for all intermediate sites. All three species exotic of euryhaline decapodes recorded in Ukrainian rivers heve different modes of migratory behavior.

The Chinese mitten crab which is breeding in estuaries requires saltish water on larval stages, but it is capable to movement of the large distances upwards on the rivers. In Europe the length of such migrations makes up to 700 kms that is provided with speed of migration upstream with a speed 1–1.5 kms per day (Makarov, 2004). Thus, significant part of Ukrainian inland waterways is a zone of its potential moving.

Migrations on significant distances during life cycle are not marked for purpose euryhaline *Rh. harrisii*. That connected with a larval retention mechanism within estuaries which it is achieved due to zoean vertical migrations between the layers of water moving in the different sides (Cronin, Forward, 1986). This mechanism is retaining the larvae within vicinity of the parental population. Probably, it provides success of adaptation to local conditions, in particular, by a choice of the most successful habitats. So, is reported that Portuguese population since in a period of 10 years has moved around 6 km upward in Mondego River, disappearing completely from the previous sampling site (Projecto-Garcia, 2010). Earlier affirmed, that larvae of this species is less tolerant of low salinities than adults (as low as 4.0), but recent discovery of breeding populations of *Rh. harrisii* in Texas freshwater reservoirs was shown the presence of gravid females, abundant juveniles, zoeae, and egg production at salinities as low as 0.5 (Boyle et al., 2010). The fact of modern colonization of fresh-water reservoirs close to the native range is very interesting and shows, that salinity as limiting factor in moving of this species, probably, is exaggerated, at least, for high-mineralised rivers. Laboratory experiments have shown that vertical migration rhythms of the larvae are formed on embrionic stages and connected with tidal rhythms of an estuary so in the microtidal Black and Azov seas use of such migrations for movement during time of wind-effected surge phenomena is improbable.

In the Black Sea Basin some regulator canals connecting between them closed estuaries and sea or estuaries with different salinity are artificial analogues of tidal estuaries. *Rh. harrisii* now — one from common species in such canals with permanent changes of salinity, were can form community with dominance of exotic species. The most prime example — the canals, connecting the desalinated Dniester Liman and salt Budakskij Liman, where co-occurred exotic *Rh. harrisii*, *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831), *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), *Amphibalanus eburneus* (Gould, 1841), *Amphibalanus amphitrite* (Darwin, 1854), and *Potamopyrgus antipodarum* (J. E. Gray, 1843).

Thus, taking into account weak mobility of these crabs in comparison with large migrating species, such as the Chinese mitten crab *E. sinensis* or blue crab *C. sapidus*, larval drift is a main factor constraining upstream moving of *Rh. harrisii* in the Ponto-Caspian rivers. In this connection, the further development of expansion can be similar to expansion of *Dreissena* spp. — casual penetration into reservoirs can result to that the current that earlier interfering settling in a river channel, on the contrary, begins to promote such colonization, taking out a part of larva from upstream reservoir to the lower sites of a channel (Son, 2007).

Evolution of the prawn genus *Macrobrachium* in the process of freshwaterization has resulted in occurrence of several life cycle types and related larval developmental patterns; the type, that include *M. nipponense* represented by species which undertake migration to estuaries during the breeding season since their larvae essentially require higher salinity for successful metamorphosis (Jalihal et al., 1993). However, in comparison with the close relative species, *M. nipponense* very quickly adapts to fresh water (New et al., 2010) so migrations of *M. nipponense* in conditions of the Dnestr Basin are caused not by salinity, but a temperature (optimal temperature of water for this species is 25–28 °C (Suprunovich, Makarov, 1990)). The estuarine Kuchurgan Liman as cooler pond carries out a role of temperature refugium for this species in the Dnestr Basin and the potential zone of migrations of this species, probably, is limited to those distances which the species can overcome in a warm season. Such zone of migration for *M. nipponense* are known in the Volga River (Yakovleva, Yakovlev, 2010). Now is not clear, are these prawns return in the Kuchurgan Liman or they are lost for reproduction of a population.

Main problem in investigation of exotic decapodes in Ukrainian waters is absence of specialized methods in the standart ecological monitoring. Among euryhaline exotic decapods, only *Rh. harrisii* sometimes it happens sampled with instruments officially used in macrozoobenthos' monitoring. All publications denoted both *E. sinensis* and *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896), where indicated the source of the matherials, are based on samples received from fishermen and amator divers (including scientists, which catch these specimens as hobbists, but no during oficial monitoring expeditions of their organisations) or samples catched during ichthiological studies (Bulgurkov 1968, Zaitsev 1998, Murina and Antonovsky 2001, Novitsky 2003, Lozovskij 2005, Diripasko et al. 2009). All Black Sea specimens of potentially invaders to estuaries and lower reaches of Ukrainian rivers: palaemonide prawns, *Palaemon longirostris* H. Milne-Edwards, 1837 and *P. macrodactylus* Rathbun, 1902 and Says mud crab *Dyspanopeus sayi* (S.I. Smith, 1869) also were captured by SCUBA divers or diver-operated pushnet (Sezgin et al. 2007, Micu and Niță 2009, Micu et al. 2010).

A few of the known records of these species at the large extent of some supposed ways of migration is a result of gaps in studied distribution of such species in Ukrainian inland waters. Realistic attitude toward this fact is very important for the estimation of invasions in the inland waters of this region.

References

- Boltachov AR, Karpova EP, Danilyuk ON (2009) Pervaja nahodka pugolovki Braunera *Benthophiloides brauneri* (Perciformes, Gobiidae) v Azovskom more [The first find of Brauner's Tadpole-goby *Benthophiloides brauneri* (Perciformes, Gobiidae) in the Sea of Azov]. *Marine Ecological Journal* 8(3): 14.
- Boyle T, Keith D and Pfau R (2010) Occurrence, reproduction, and population genetics of the estuarine mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) (Decapoda, Panopidae) in Texas freshwater reservoirs. *Crustaceana* 83 (4): 493–505.
- Bulgurkov KI (1968) *Callinectes sapidus* Rathbun (Crustacea – Decapoda) v Chernom more [Callinectes sapidus Rathbun (Crustacea – Decapoda) in the Black Sea]. *Izvestiya NII Rybno Stopanstvo i Oceanografiya* 9: 97–99.
- Cronin TW, Forward RB (1983) Vertical migration rhythms of newly hatched larvae of the estuarine crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Biol. Bull.* 165 (1): 139–153.
- Cronin TW, Forward RB Jr (1986) Vertical migration cycles of crab larvae and their role in larval dispersal. *Bull Mar Sci* 39: 192–201.
- Diripasko OA, Izergin LV, Koshkalda AI (2009) Pervye nahodki golubogo kraba, *Callinectes sapidus* (Portunidae, Decapoda), v Azovskom more [The first finds of blue crab, *Callinectes sapidus* (Portunidae, Decapoda), in the Sea of Azov]. *Vestnik Zoologii* 43(6): 529–532.
- Dzhurtubaev MM, Dzhurtubaev YuM Zamorova MA (2010) Zoobentos pridunajskih ozer [Zoobentos in Danubian Lakes]. *Naukovi zapiski Ternopil'skogo natsionalnogo pedagogichnogo universitetu. Ser. Biologiya* 2: 163–166.
- Jalihal DR, Sankolli KN and Shenoy Sh (1993) Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 65(3): 365–376.
- Kochet VN, Novitsky RA, Hristov OA, Uschapovsky IP (2002) Ekzoticheskie ryby na vodoemah Dnepropetrovskoj oblasti [Exotic fishes in reservoirs of the Dnepropetrovsk Region]. *Rybnoye khozjajstvo Ukrainy* 3–4: 16.
- Lozovsky VL (2005) Pervaja nahodka u beregov Sevastopolja kitajskogo kraba *Eriocheir sinensis* – jekzoticheskogo vselencja v bassejne Chernogo morja [First record of the Chinese crab *Eriocheir sinensis*, exotic alien in the Black sea Basin, at a coast of Sevastopol]. *Morskij Ecologichnyj Zhurnal* 4(2) 58.
- Lukarzhvskaya SV (2004) Proniknovenie kitajskogo mohnatopalogo kraba (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1854) v ust'evye zony rek Dnestr i Dunaj [Penetration of Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1854) in the estuarine areas of the rivers Dniester and Danube]. *International Conference „Integrated Management of Natural Resources in the Transboundary Dniester River Basin”*, Moldova, September 2004. pp. 197–199.
- Lyashenko AV, Sinitsina OO, Voloshkevich YV (2005) Bottom invertebrates as alien newcomers in water bodies of the lower reaches of the Danube. *Hydrobiological Journal* 41(6): 56–65.
- Micu D and Niță V (2009) First record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Caridea: Palaemonoidea: Palaemonidae) from the Black Sea. *Aquatic Invasions* 4 (4): 597–602.
- Micu D, Niță V and Todorova V (2010) First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) from the Black Sea // *Marine Biodiversity Records*. – 3, e36. P. 1–6.
- New MB, Valenti WC, Tidwell JH, D'Abramo LR, Kutty MN (eds). (2010) *Freshwater prawns: biology and farming*. Wiley-Blackwell, Oxford, 544 pp.
- Novitsky RO, Khristov OO, Bondarev DL (2008) Bychok pugolovka Braunera *Benthophiloides brauneri* Beling et Iljin, 1927 (Gobiidae, Perciformes) – novyj vid ikhtiofauny Dniprov'skogo (Zaporiz'kogo) vodoshovischa [Tadpole-goby *Benthophiloides brauneri* Beling et Iljin, 1927 (Gobiidae, Perciformes) – a new species of the ichthyofauna of Dniprov's'ke (Zaporizke) Reservoir]. *Vestnik Zoologii* 42 (6): 524.
- Panov VE, Alexandrov B, Arbačiauskas K, Binimelis R, Copp GH, Grabowski M, Lucy F, Leuven RSEW, Nehring S, Paunović M, Semenchenko V, Son MO (2009) Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integrated Environmental Assessment and Management* 5: 110–126.
- Projecto-Garcia J, Cabral H, Schubart ChD (2010) High regional differentiation in a North American crab species throughout its native range and invaded European waters: a phylogeographic analysis // *Biol Invasions* 12 (1): 253–263.
- Son MO (2007) Mollyuski-vselentsy v presnykh i solonovatykh vodakh Severnogo Prichernomor'ya [Invasive molluscs in fresh and brackish waters of the Northern Black Sea Region]. *Druk Press, Odessa*, 132 pp.
- Son MO (2007) North American freshwater limpet *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) (Gastropoda: Planorbidae) – a cryptic invader in the Northern Black Sea Region. *Aquatic Invasions* 2(1): 55–58.
- Son MO (2007c) Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasions within the Ponto-Caspian Region. *Aquatic Invasions* 2(3): 174–184.
- Son MO (2008) Rapid expansion of the New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) in the Azov-Black Sea Region. *Aquatic Invasions* 3 (3): 335–340.
- Suprunovich AV, Makarov YuN (1990) Kul'tiviruemye bespozvonochnye. Pischevye bespozvonochnye: midii, ustricy, grebeshki, raki, krevetki [Cultivated invertebrates. Food invertebrates: mussels, oysters, scallops, cryfishes, shrimps]. *Naukova dumka, Kiev*, 264 pp.
- Yakovleva AV, Yakovlev VA (2010) Sovremennaja fauna i kolichestvennye pokazateli invazionnyh bespozvonochnyh v zoobentose verhnih plesov Kujbyshevskogo vodohranilischa [Recent fauna and quantitative parameters of invasive invertebrates in zoobenthos of the upper reaches of Kuybyshev reservoir]. *Rossiiskij Zhurnal Biologicheskikh Invasij* 2: 97–111.
- Zaitsev Yu (1998) Morskiye gidrobiologicheskiye issledovaniya Natsionalnoj akademii nauk Ukrainy v techenie 90 godov XX stolietya [Marine hydrobiological investigations of National Academy of Sciences of Ukraine in 1990s of XX century]. *Hydrobiologicheskij Zhurnal* 34(6): 3–21.
- Novitsky RA (2003) O nahodkah kitajskogo mohnatorukogo kraba *Eriocheir sinensis* (Decapoda) v Dneprovskih vodohranilishchah [About the finds of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda) in the Dnepr Reservoirs]. *Vestnik zoologii* 37(3): 30.
- Makarov YuN (2004) Fauna Ukrainy, Vol. 26. Decapoda [Fauna of Ukraine, Vol. 26. Decapoda]. *Naukova Dumka, Kiev*, 429 pp.
- Sezgin M, Aydemir E, Ateş AS, Katağan T and Özcan T (2007) On the presence of the non-native estuarine shrimp, *Palaemon longirostris* H.Milne-Edwards, 1837 (Decapoda, Caridea), in the Black Sea. *Aquatic Invasions* 2(4): 464–465.
- Murina VV, Antonovsky AG (2001) Kitajskij krab *Eriocheir sinensis* – jekzoticheskij vselencet v bassejn Azovskogo morja [Chinese crab, *Eriocheir sinensis* is an invader into the Azov Sea Basin]. *Ekologiya Moria* 55: 37–39.

РАКООБРАЗНЫЕ В ЗООПЕРИФИТОНЕ МАКРОФИТОВ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Е.Э. Сони́на

Саратовское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», г. Саратов, ул. Чернышевского, 152, eesonina@rambler.ru

В зарослях водных растений формируются разнообразные как в видовом, так и в количественном отношении сообщества беспозвоночных (Сони́на, 2003, 2008, 2010; Сони́на, Малинина, 2011). Зооперифитон макрофитов включает не только прикрепляющиеся организмы и виды, характерные для донных сообществ, но и подвижных гидробионтов толщи воды (ветвистоусые и веслоногие рачки, коловратки), а также облигатных фитофилов (гусеницы бабочек). Водные растения предоставляют обитающим на них беспозвоночным кормовые ресурсы, убежища (например, для минеров), организуют сложное пространство (Распопов, Доценко, 1998; Семенченко, Сушня, 2006).

Материалом для настоящей работы послужил анализ более 300 проб зооперифитона макрофитов, отобранных автором на различных мелководных участках Волгоградского водохранилища в течение вегетационных сезонов 2002–2011 гг. Методика отбора проб описана в предыдущих работах (Сони́на, 2011). Пробы зооперифитона регулярно отбирались с 9 видов водных растений: рогоза узколистного, ежеголовника прямостоячего, камыша озерного, тростника южного, рдестов курчавого, пронзеннолистного, урути колосистой, роголистника темно-зеленого, элодеи канадской.

Всего за период исследования в зооперифитоне высшей водной растительности (ВВР) было обнаружено более 230 таксонов различного ранга, из них 33 вида и 13 таксонов рангом выше вида представлены ракообразными, относящимися к Cladocera, отр. Copepoda, Ostracoda и Amphipoda (видовой состав ракушковых и веслоногих рачков не определялся). Кроме того, в единичных пробах погруженных (придонных) растений обнаружены представители отр. Cumacea и Mysidacea.

Проведенные гидробиологические исследования позволили пересчитать полученные показатели количественного развития обрастателей не только на килограмм фитомассы, но и на единицу площади дна (Сони́на, 2012).

Согласно полученным результатам, ракообразные составляют более четверти общей численности зооперифитонных организмов и около 10% их общей биомассы (табл. 1).

Прибрежные растения (гелофиты) на Волгоградском водохранилище, как правило, начинают развиваться раньше погруженных (гидрофитов). Поэтому уже в мае здесь встречается значительное количество ракообразных, особенно ветвистоусых и веслоногих (7.3 тыс. экз./м² и 3.1 тыс. экз./м²). Весенняя численность их превышает таковую в конце лета – начале осени. Пик количественного развития в зарослях гелофитов этих групп ракообразных, а также остракод, приходится на июль, тогда как гаммариды достигают максимальной численности в июне (228.7 экз./м²), а биомассы — в августе (1.7 г/м²).

Таблица 1. Ракообразные зарослей ВВР Волгоградского водохранилища

Таксоны	Число видов	Средняя численность		% от общей численности зооперифитона	Средняя биомасса		% от общей биомассы зооперифитона
		тыс. экз./кг	тыс. экз./м ²		мг/кг	мг/м ²	
Прибрежная растительность							
Cladocera	21	3.0	7.7	16.0	114.6	293.9	2.3
Copepoda	-	1.6	4.2	8.6	24.1	61.7	0.5
Ostracoda	-	0.3	0.8	1.6	14.76	37.8	0.3
Amphipoda	6	0.03	0.07	0.1	245.3	629.0	5.0
Всего	27	4.93	12.77	26.3	398.76	1022.4	8.1
Погруженная растительность							
Cladocera	22	265.9	38.6	24.7	4965.3	720.1	6.2
Copepoda	-	43.6	6.3	4.1	737.1	106.9	0.9
Ostracoda	-	10.1	1.5	0.9	505.5	73.3	0.6
Amphipoda	10	1.7	0.2	0.2	3110.9	451.2	3.9
Всего	32	321.3	46.6	29.9	9318.8	1351.5	11.6

В зарослях погруженной растительности в течение всего вегетационного сезона численность ракообразных на 1–2 порядка больше, чем на прибрежной. Максимального развития кладоцеры и копеподы здесь также, как и на гелофитной растительности, достигают в июле (119.4 тыс. экз./м², 1.65 г/м² и 13.7 тыс. экз./м², 0.25 г/м² соответственно). Количественные показатели развития гаммарид и ракушковых рачков возрастают в течение лета, достигая пика в августе (бокоплавы — 437 экз./м² и 0.81 г/м²) и сентябре (остракоды — 7.9 тыс. экз./м², 0.4 г/м²).

Водные растения произрастают на разной глубине, различаются по морфологии побегов и плотности зарослей, поэтому на разных видах макрофитов формируются различные по видовому разнообразию и количественным показателям развития сообщества зооперифитона (табл. 2, 3). Среди ракообразных зооперифитона по численности доминировали ветвистоусые рачки, по биомассе — бокоплавы (на прибрежной растительности) и ветвистоусые (на погруженной растительности).

Видовое разнообразие ветвистоусых рачков на гидрофитной растительности выше, чем в зарослях гелофитов. Среди прибрежноводных растений наибольшее видовое разнообразие Cladocera было обнаружено в зарослях рогоза (табл. 2), что вероятно связано с невысокой густотой стояния побегов, здесь встречены не только

фитофильные, но и виды, характерные для чистоводья: *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785), *B. longispina* Leidig, 1860, *B. coregoni* Baird, 1857, *Daphnia cucullata* G.O. Sars, 1862. На побегях рдеста пронзеннолистного были найдены прикрепляющиеся к гидрам рачки *Anchistropus emarginatus* Sars, 1862.

Таблица 2. Количественные показатели развития Cladocera на некоторых видах водных растений

Виды водных растений	Число таксонов	Численность		Биомасса	
		тыс. экз./кг	тыс. экз./м ²	мг/кг	мг/м ²
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	10	1.0	1.8	19.7	36.5
<i>Typha angustifolia</i> L.	18	1.97	6.4	92.4	300.0
<i>Sparganium erectum</i> L.	9	11.7	26.0	385.0	853.6
<i>Schoenoplectus lacustris</i> L.	12	0.86	0.65	31.7	24.2
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	18	110.8	29.8	3267.4	878.1
<i>P. crispus</i> L.	15	172.6	22.0	3864.2	492.4
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	16	212.6	17.6	5761.6	477.6
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	15	145.7	39.4	2879.5	496.7
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	12	47.4	8.6	1506.0	273.7

Таблица 3. Количественные показатели развития Amphipoda на некоторых видах водных растений

Виды водных растений	Число таксонов	Численность		Биомасса	
		экз./кг	экз./м ²	г/кг	г/м ²
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	1	10	19.5	0.005	0.01
<i>Typha angustifolia</i> L.	5	16	51	0.19	0.62
<i>Sparganium erectum</i> L.	2	164	365	1.17	2.59
<i>Schoenoplectus lacustris</i> L.	1	8	6	0.03	0.02
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	9	613	165	2.06	0.55
<i>P. crispus</i> L.	2	747	95	1.13	0.14
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	4	3092	256	8.08	0.67
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	5	3486	105	3.66	0.11
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	4	6819	1239	7.41	1.35

И на прибрежной и на погруженной растительности по численности доминировали *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851) и *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785), в сумме они достигали около 65% (на прибрежной) и 76% (на погруженной растительности) от всех встреченных кладоцер. Значительная доля биомассы ветвистоусых рачков была образована *Ch. sphaericus*, *G. testudinaria*, *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller, 1785) и *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776), в сумме они составляли 82% всей биомассы кладоцер в зарослях гелофитов и 86% — на гидрофитах. От 2 до 5% количественных показателей Cladocera приходилось на *Acroperus harpae* (Baird, 1835), *Alona* sp., *B. longirostris*, *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820), *Polyphemus pediculus* (Linnaeus) и *Sca-pholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776).

Наибольших количественных показателей развития на единицу фитомассы растений ветвистоусые рачки достигали на роголистнике, пересчет этих значений на площадь дна показывает, что максимальная численность Cladocera зафиксирована в зарослях урути, а биомасса — на рдесте пронзеннолистном и ежеголовнике.

Среди бокоплавов (табл. 3) на прибрежной растительности доминировал *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) (43% по численности и 70% по биомассе), значительную долю составляли *Dikerogammarus caspius* (Pallas, 1771) и *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (47% численности и 27% биомассы всех амфипод). На погруженной растительности доминирующим видом оказался *D. caspius* (39% общей численности и 62% биомассы гаммарид). Наши предыдущие исследования (Сонина, Филинова, 2011) показали, что бокоплав *D. caspius* предпочитает побеги роголистника в смешанных зарослях и при наличии других водных растений. Значительного развития достигали *P. robustoides* и *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars, 1894) (24 и 27% соответственно).

Анализируя количественное развитие бокоплавов в зарослях разных видов водных растений, можно отметить безусловное предпочтение ими придонных «подушек» элодеи и плотных, с густым стоянием побегов ежеголовника (табл. 3). Причем, среди стеблей элодеи более четверти всех обнаруженных амфипод — ювенильные стадии ракообразных, практически не встреченные на прибрежноводных растениях.

Ракушковые рачки среди изученных нами водных растений предпочитали придонные заросли элодеи (2.8 тыс. экз./м², 0.14 г/м²) и побеги роголистника с сильноорассеченными листьями (2.9 тыс. экз./м², 0.14 г/м²). Наименьшие показатели количественного развития остракод зарегистрированы среди стеблей тростника (19.5 экз./м², 0.98 мг/м²) и камыша (10 экз./м², 0.52 мг/м²).

Среди представителей отр. Copepoda идентифицировали 3 п/отр: Calanoida, Cyclopoida и Harpacticoida. Каланойды встречались в зарослях водных растений, удаленных от уреза воды и не были обнаружены на тростнике, ежеголовнике и камыше. Их численность в зарослях водных растений на 2–3 порядка величин, а биомасса — на 1–2 порядка ниже, чем двух других групп веслоногих рачков. Представители Cyclopoida и Harpacticoida встречались на всех исследованных макрофитах. Максимальной численности циклопоиды достигали на рдесте пронзеннолистном и ежеголовнике (по 4.3 тыс. экз./м²), а биомассы — на ежеголовнике (101.3 мг/м²). Гарпактициды предпочитали заросли ежеголовника и элодеи (10.3 тыс. экз./м², 112.5 мг/м² и 4.3 тыс. экз./м², 47.8 мг/м²).

Таким образом, проведенные исследования показали, что ракообразные — важный компонент зооперифитона макрофитов. В зарослях водных растений они достигают значительного видового разнообразия и количественного развития, которые зависят от вида макрофита, его морфологии и биотопической приуроченности.

Список литературы

- Распопов И.М., Доценко О.Н. Высшие водные растения как средообразующий фактор в прибрежно-водных экотонах // Вопросы биоценологии: Сб. науч.тр. Саратов: изд-во Саратов. гос. ун-та, 1998. С. 86–92.
- Семенченко В.П., Сушеня Л.М. Структурирующая роль макрофитов в литоральной зоне озер // IX Съезд Гидробиологического об-ва РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.) Тез. докл. Т.П. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 152.
- Сонина Е.Э. Зооперифитон макрофитов двух пойм Волгоградского водохранилища // Актуальные проблемы биологии и экологии. Мат. докл. десятой молодежной научн. конф. 15–17 апреля 2003 г. Сыктывкар, 2003. С. 204–205
- Сонина Е.Э. Зооперифитон рдеста пронзеннолистного устьевых участков р.Еруслан и Балыклейка (Волгоградское водохранилище) // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и мат докл Всерос школы-конф. ИБВВ, 18–21 ноября 2008 г. Ярославль: ООО «Принтхаус», 2008. С. 277–279.
- Сонина Е.Э. Особенности формирования зооперифитонных сообществ на естественных и искусственных субстратах // Экология водных беспозвоночных. Сб. матер. Междунар. конф., посв. 100-летию со дня рожд. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. ИБВВ РАН, Борок, 30 октября – 2 ноября 2010 г. Ярославль: Принтхаус, 2010. С. 296–297.
- Сонина Е.Э., Малинина Ю.А. Зоопланктон и зооперифитон зарослей высшей водной растительности крупного равнинного водохранилища // Экологические проблемы пресноводных водоемов России. Всерос. научн. конф. с междунар. участием, посв. 80-летию Татарского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ». СПб, 2011. С. 339–343.
- Сонина Е.Э., Филинова Е.И. *Dikerogammarus caspius* (Pallas) в Волгоградском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 91–104.

ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (MALACOSTRACA) ЭСТУАРИЯ РЕКИ ОБИ

В.Б. Степанова

ФГУП ГОСРЫБЦЕНТР, г. Тюмень, ул. Одесская, 33, g-r-c@mail.ru

Река Обь — одна из крупнейших рек нашей страны при впадении в Карское море образует обширную Обско-Тазовскую устьевую область. Она включает в себя хорошо выраженную дельту с архипелагом тундровых островов и с многочисленными отмелями — салмами и барами, и собственно Обскую губу — эстуарий Карского моря. Протяжённость Обской губы в меридиональном направлении составляет почти 800 км, ширина — от 30 до 90 км. С востока в неё впадает Тазовская губа, длина которой 314 км, ширина — от 7 до 42 км (Большая Тюменская Энциклопедия, 2004).

Почти весь эстуарий Оби расположен за Полярным кругом. Это водоём со своеобразными гидрологическими и гидрохимическими условиями. Речной сток Оби, несущий тепло, детрит, биогены, вступает во взаимодействие с холодными солёными водами Карского моря, что налагает свой отпечаток на состав, распределение, количественные показатели развития и условия жизни обитающих в эстуарии донных организмов. Смешение пресной и солёной воды следует считать определяющим процессом в эстуарии. Южная часть Обской губы и вся Тазовская губа пресноводны. В средней части эстуария вода также пресная, но в зимний период придонные слои осолоняются вследствие подтока солёных вод из северной части губы. В северной части Обской губы опреснённый сток подстилается солёной морской водой. Степень солёности воды в эстуарии, а также дальность проникновения вод Карского моря зависят от величины стока воды, сгонно-нагонных явлений и приливно-отливных течений. По нашим наблюдениям солёность воды может изменяться от 0.26‰ (70°52' с. ш.) до 28‰ (72°51' с. ш.), следы солёности отмечены в зимний период в районе посёлка Яптик-Сале (69°30').

В 1981–1996 гг. в эстуарии Оби проводились комплексные гидробиологические исследования, которые были продолжены в 2000–2009 гг. Была изучена донная фауна и дана оценка изменений, происходящих в бентосных сообществах в течение последних тридцати лет (Кузикова, 1989; Степанова, 2000; Степанова, 2003; Степанова и др., 2010).

В составе макрозообентоса Обской и Тазовской губ были обнаружены высшие раки, относящиеся к пяти отрядам (Amphipoda, Isopoda, Anisopoda, Cumacea, Mysidacea) и десяти семействам (Corophiidae, Oedicerotidae, Lysianassidae, Gammaridae, Haustoriidae, Ampeliscidae, Idoteidae, Tanaidae, Diastylidae, Mysidae).

В дельте Оби, Надымском баре и южной части Обской губы (до 67° с. ш.) в пробах зообентоса ракообразные отмечены не были. Севернее, на разрезе посёлок Новый Порт – посёлок Ямбург, а также в бухте Новый Порт встречались три вида амфипод. Это реликтовый вид *Pontoporeia (Monoporeia) affinis* Lindström, морской вид *Pseudalibrotus birulai* Guzjanova и представитель семейства Gammaridae, оставшийся неопределённым (предположительно, *Micruropus*). Наибольшая численность отмечена у *P. affinis* — до 1860 экз./м² и гаммарид — до 580 экз./м², численность *Pseudalibrotus birulai* составляла 20–113 экз./м², причём последний вид был обнаружен в этой части эстуария лишь в подлёдный период 2011 г. В мае 2012 г. также в подлёдный период в одной пробе зообентоса была найдена реликтовая мизида *Mysis relicta* Loven. Ранее этот вид на широте Нового Порта не отмечался.

В районе мыса Каменного (68°25' с. ш.) обнаружено три вида бокоплавов (те же самые виды, что в бухте Новый Порт), реликтовая мизида *Mysis relicta* и реликтовый вид изопод *Mesidotea entomon* L. Численность двух последних видов составляла 20 экз./м², средняя численность *P. affinis* достигала 5440 экз./м² (максимальная — 9408 экз./м²), *Pseudalibrotus birulai* — до 2026 экз./м² (максимальная — 4032 экз./м²).

Далее к северу в районе мыса Трёхбугорного (69°05' с. ш.) обитают выше указанные виды амфипод, мизиды и морские тараканы двух видов: реликтовый *Mesidotea entomon* и исходная морская форма *M. sibirica* (Birula). Плотность ракообразных на 1 м² дна очень высока: средняя численность *P. affinis* достигает 5733 экз./м² (максимальная — 13440 экз./м²), гаммарид — до 1320 экз./м² (максимальная — 2035 экз./м²), мизид — до 82 экз./м², морских тараканов — до 40 экз./м². Последние два вида плохо улавливаются дночерпателем.

В средней части Обской губы (до 71° с. ш.) были обнаружены все четыре вида ледниковых реликтов, обитающих в эстуарии Оби (Степанова, 2003). Это два вида амфипод (*Pontoporeia affinis* и *Gammaracanthus lacustris* Sars), реликтовая мизида и представитель равноногих *Mesidotea entomon*. В составе зообентоса также отмечена морская исходная форма *M. sibirica* и бокоплав *Pseudalibrotus birulai*. Средняя численность *Pontoporeia affinis* изменялась по годам от 120 до 5733 экз./м², на отдельных станциях достигала до 3840–10200 экз./м². Плотность морских тараканов составляла 45 экз./м², мизид — до 60 экз./м². В этом районе эстуария Оби обитает редкий и малочисленный вид амфипода *G. lacustris*, относящийся к гляциально-морским реликтам. Он обнаружен всего на двух станциях в количестве 13–20 экз./м².

В северной части Обской губы происходит увеличение видового разнообразия ракообразных в 2–3 раза в связи с осолонением воды до 9–28‰. Здесь обнаружены реликтовые ракообразные и их морские исходные формы: мизиды, морские тараканы и амфиподы (*Pontoporeia affinis* и *P. femorata* Kröyer). Отмечены представители пяти семейств из отряда Amphipoda (Gammaridae, Haustoriidae, Ampeliscidae, Lysianassidae, Oedicerotidae) и одного семейства из отряда Cumacea (Diastylidae). Плотность ракообразных на 1 м² значительно ниже, чем в средней части Обской губы. Так численность *Pontoporeia affinis* составляла 26–480 экз./м², *P. femorata* — 26–460 экз./м², *Pseudalibrotus birulai* — 49–582 экз./м², а численность других видов ракообразных находилась в пределах от 13 до 142 экз./м².

Участки эстуария Оби, граничащие с Карским морем (севернее 72° с.ш.) особенно богаты зообентосом, который приобретает морской облик. Здесь обнаружено около 20 видов и родов высших раков, в том числе представитель ещё одного отряда — Anisopoda, рачок *Leptognathia sarsi* Hansen. Его численность достигала 360 экз./м². Наиболее разнообразно представлены амфиподы — 13 видов и родов. Реликтовых ракообразных обнаружено три вида (*Pontoporeia affinis*, *Mesidotea entomon*, *Mysis relicta*). Наибольшая численность отмечена у гаммарид — до 1040 экз./м², численность *Pontoporeia affinis* достигала 638 экз./м², численность остальных видов высших раков составляла от 13 до 400 экз./м².

В Тазовской губе в районе её впадения в Обскую губу встречается три вида амфипод (*Pontoporeia affinis*, *Pseudalibrotus birulai*, Gammaridae n. det.), представители равноногих *Mesidotea entomon* и реликтовая мизида. Средняя численность понтопореи составляет 93–770 экз./м² (максимальная — 2620 экз./м²), других видов — от 20 до 180 экз./м². Далее к востоку и к югу от устья Тазовской губы видовое разнообразие ракообразных снижается, встречаются лишь представители амфипод, мизиды и морские тараканы в пробах зообентоса отсутствуют. Средняя плотность *Pontoporeia affinis* и *Pseudalibrotus birulai* достигает соответственно 1420 экз./м² (максимальная — 2440 экз./м²) и 1000 экз./м² (максимальная — 1940 экз./м²), гаммарид — до 133 экз./м².

На разрезе у пос. Анти-Паюта обнаружены два представителя бокоплавов, ещё южнее (68°50' с. ш.) — только один вид. Средняя численность ракообразных была невысокой — от 20 до 190 экз./м², максимальная — 440 экз./м². В южной части Тазовской губы до устьевых участков рек Пур и Таз высших раков в пробах зообентоса не обнаружено.

В эстуарии р. Оби в направлении с юга на север происходит увеличение видового разнообразия высших раков и постепенная смена солоноватоводных видов и родов морскими арктическими формами. В Тазовской губе фауна ракообразных сходна с таковой в южной части Обской губы. Наибольшее таксономическое разнообразие высших раков отмечено в районе слияния вод эстуария с водами Карского моря. Все отмеченные особенности распространения ракообразных связаны с изменением солёности воды. Максимальные значения численности высших раков отмечены в средней части эстуария Оби, где доминируют два вида амфипод — *Pontoporeia affinis* и *Pseudalibrotus birulai*.

В связи с изучением Malacostraca Обской губы интересным остаётся вопрос о состоянии реликтовой фауны ракообразных. В эстуарии Оби обитают все виды ракообразных, кроме *Pallasea quadrispinosa* Sars, отнесённые С. Ловеном к реликтовому комплексу (цит. по: Сушня и др., 1986). В Обско-Тазовской устьевой области в настоящее время отмечены как сами реликты, так и их предки. Вероятнее всего, в устьях рек Оби и Енисея лежит центр формирования реликтовой фауны (Сушня и др., 1986).

Самым массовым и широко распространённым ледниковым реликтом в эстуарии Оби является *Pontoporeia affinis*, обитающий от бухты Новый Порт до острова Шокальского в Карском море, в Тазовской губе — от места её впадения в Обскую губу до мыса Поворотный. Встречается понтопорея как в прибрежных частях водоёма, так и на глубине до 17 м, причём доминирует на глубине от 1 до 7 м. Севернее 71° с. ш., в связи с осолонением воды в придонных горизонтах в составе донной фауны появляется морской исходный вид — *Pontoporeia femorata*. Это высокоарктический вид, широко распространённый во всех северных морях России.

Ранее автором были описаны некоторые биологические характеристики *Pontoporeia affinis* из разных частей эстуария (Степанова, 2003). Оказалось, что самые крупные рачки встречаются в осенне-зимний период в средней части Обской губы, когда преобладают взрослые особи и много яйценосных самок. Осенью средняя масса рачков составляла 10.12 мг, встречались особи с массой тела до 30.5 мг, в подлёдный период масса яйценосных самок достигала 12–16 мг. Таким образом, средняя часть эстуария Оби имеет самые благоприятные

условия для обитания понтопореи: плотность рачков максимальна, особи самые крупные, преобладают яйценозные самки.

Pontoporeia affinis играет важнейшую роль в питании сиговых рыб, особенно в подледный период (Степанова, Степанов, 2005). В средней части Обской губы зимой муксун и ряпушка активно питались крупными особями *P. affinis*, количество которых в желудках рыб достигало 600 экз. (у ряпушки) и 4300 экз. (у муксуна). Практически все рыбы (99–100%), взятые на анализ, питались понтопореей, её доля по массе в пищевом комке достигала 100%.

Второй представитель реликтовых бокоплавов — *Gammaracanthus lacustris* встречается в средней части эстуария на глубине от 4.5 до 13 м. Вид редкий и малочисленный, за все годы исследований был обнаружен всего в 7 пробах зообентоса в 1982, 1989–1991, 1995 годах. Численность его составляла 13–40 экз./м².

Представитель равноногих ракообразных — реликтовый морской таракан (*Mesidotea entomon*) встречается от мыса Каменного до острова Шокальского, обнаружен также в устье Тазовской губы. Вид обитает на глубине от 4 до 26.5 м, наибольшая его плотность — 240 экз./м², отмечена на глубине 18 м (70° с.ш.). Как и понтопорея, морской таракан наиболее обилен в средней части эстуария Оби.

В подледный период *M. entomon* входит в состав пищи муксуна (частота встречаемости — 15%), но доля его по массе в пищевом комке незначительна — в среднем 5 %, количество рачков в одном желудке — от 2 до 30 экз. В пищу употреблялись особи небольших размеров со средней массой около 10 мг.

Реликтовая мизида (*Mysis relicta*) в эстуарии встречается от мыса Каменного до Карского моря, а также в устье Тазовской губы. Севернее 71° с.ш. вместе с реликтивными мизидами обитают её морские предки — *Mysis oculata* (Fabricius). Мизиды были обнаружены на глубине от 3 до 15.5 м. Наибольшая плотность реликтовой мизиды на 1 м² дна отмечена в районе мыса Трёхбугорного — до 82 экз., основной район обитания реликтовой мизиды, как и понтопореи и морского таракана — средняя часть эстуария.

В питании муксуна и ряпушки мизиды встречались довольно редко (1–5%), по 1–2 экземпляра в желудке. Известно, что мизиды являются излюбленным объектом питания омуля, они составляют до 96% от массы пищевого комка (Москаленко, 1958).

В результате наших исследований было установлено, что в эстуарии р. Оби обитают сразу четыре вида гляциально-морских реликтов, относящихся к высшим ракам. Наиболее благоприятные экологические условия для их обитания сложились в средней части Обской губы, где численность реликтовых ракообразных очень высока. Сравнение данных по численности *P. affinis* в Обской губе в 1958–1960 гг. (Лещинская, 1962) и в настоящее время показало, что их количество не уменьшилось (Степанова, 2003).

Список литературы

- Большая Тюменская энциклопедия. Тюмень: НИИ региональных энциклопедий ТюмГУ, 2004. Т. 2. С. 371.
Кузикова В.Б. Донные зооценозы Обской губы // Сборник научных трудов ГосНИОРХ, 1989. Вып. 305. С. 66–73.
Лещинская А.С. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база рыб // Труды Салехардского стационара УФ АН СССР, 1962. Вып. 2. С. 27–76.
Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Труды Обь-Тазовского отделения ВНИОРХ. Новая серия, 1958. Т. 1. С. 60–83.
Степанова В.Б. Донная фауна Обской губы // Природная среда Ямала. Т. 3.: Биоценозы Ямала в условиях промышленного освоения. Тюмень: Изд. ИПОС СО РАН, 2000. С. 61–72.
Степанова В.Б. Фауна реликтовых ракообразных (Malacostraca) Обской губы // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения, 2003. Вып. 4. С. 97–105.
Степанова В.Б., Степанов С.И. Значение реликтовых ракообразных в питании сиговых рыб в подледный период // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения, 2005. Вып. 6. С. 142–145.
Степанова В.Б., Степанов С.И., Вылежинский А.В. Многолетние исследования макрозообентоса Обской губы // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения, 2010. Вып. 11. С. 110–117.
Сушеня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника, 1986. 160 с.

РАКООБРАЗНЫЕ ВЕРХОВЬЕВ РЕКИ ВОЛГИ В ЛЕТНЮЮ МЕЖЕНЬ

В.Н. Столбунова

ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, stolbunova@ibiw.yaroslavl.ru

Пресноводные ракообразные обитают в водоемах самого различного типа и являются существенной составной частью в трофической цепи и жизнедеятельности водных экосистем в целом. Несомненный интерес представляют Crustacea верховьев р. Волги. Своё начало великая река берет в западном районе Тверской области вблизи д. Волговерховье среди множества болот. Исток Волги маленьким ручейком вытекает из родника (здесь в старину стояла часовенка). В настоящее время у выхода родника сделан небольшой цементный бассейн, над которым построен деревянный павильон, окруженный помостом с перилами. Через 2 км ручей впадает в небольшое проточное оз. Малые Верхиты, из которого он вытекает уже как маленькая речка, впадающая в оз. Большие Верхиты, а далее в систему проточных озер, образующих Верхневолжское водохранилище (Стерж, Вселуг, Пено, Верхнее и Нижнее Волго). Верхневолжский бейшлот, открытый в 1843 г. и в дальнейшем перестроенный в 1943 г., поддерживает по р. Волге в период летней навигации судоходный горизонт. Облик реки Волга приобретает лишь после выхода из Верхневолжского бейшлота, ниже которого она течет в крутых глинистых берегах по каменистому ложу, образуя целый ряд порогов. Самый крупный — Бенский, длиной более

1 км. До г. Ржева в Волгу впадают: справа — р. Песочня, слева — р. Селижаровка, вытекающая из оз. Селигер, реки Большая и Малая Коша, р. Итомля. В черте г. Зубцова р. Волга принимает справа р. Вазузу, ниже города — р. Держу. Участок р. Волги на протяжении 200 км по своим гидрологическим и гидрооптическим характеристикам похож больше на малую реку. После впадения р. Вазузы Волга становится относительно многоводной рекой.

Чрезвычайно скудные данные о видовом составе и численности зоопланктона относятся к 1914–1915 гг., когда проводили обследование р. Волги, связанное с выбором источника водоснабжения г. Москвы (Комиссия по изысканию ..., 1927). В результате исследований из ракообразных в Волговерховье отмечены представители родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Chydorus*, *Ceriodaphnia*, *Alona*, *Acroperus*, *Cyclops*. В дальнейшем изучали зоопланктонные сообщества водоемов, оказывающих влияние на формирование планктона реки: оз. Селигер (Брюхатова, 1936; Ефимова, 1963) и Вазузского водохранилища (Соколова, Сахарова, 1986; Кудинов, 1989). В 1982–1983 гг. обследовался зимний зоопланктон в озерах Вселуг и Пено Верхневолжского водохранилища (Ривьер, 1986). Как указывает автор, основная зимняя биомасса создается в оз. Вселуг диаптомусом, дафниями и босминами, в оз. Пено — кольским циклопом.

Исследования зоопланктона, в том числе ракообразных, проводили во время комплексных гидробиологических работ в летнюю межень (конец июня) 1986 и 1998 гг. у истока р. Волги, в озерах Волговерховья и на незарегулированном участке реки от Верхневолжского бейшлота до устья р. Держа. Количественные пробы на глубине до 1 м отбирали мерным ведром с последующим процеживанием 100 л воды через планктонную сеть (размер ячеек 64 мкм) и фиксации 4% формалином; на глубинах более 1.5 м — планктоботометром объемом 5 л по два подъема. Материал обрабатывали по общепринятым методикам (Методика изучения ..., 1975).

В период наблюдений температура воды у истока и в ручье была ниже (17.5–18.0 °С), чем на остальных станциях (20.0–22.8 °С); скорость течения — от 0.1–0.8 до 1.2–1.5 м/с.

Ракообразных оценивали по видовому составу, доминантам, численности, биомассе, относительному обилию в комплексе планктонных беспозвоночных.

За период исследований Crustacea были представлены 40 видами, из которых преобладали ветвистоусые (30), веслоногих было меньше (10) (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав ракообразных Волговерховья за исследованный период

CRUSTACEA	Исток р. Волги	Озера Волговерховья	У бейшлота	Устья притоков	Порожистый участок
COPEPODA					
<i>Macrocyclus fuscus</i> (Jurine)	+				
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin		+			
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	+	+			
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	+	+			
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)		+	+	+	
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)		+	+		
<i>T. oithonoides</i> (Sars)		+	+		
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)		+	+		
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars		+	+		
<i>Harpacticoida</i> sp.	+	+			
CLADOCERA					
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)		+			
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin)		+	+	+	
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach		+	+		
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller)		+	+		
<i>D. galeata</i> Sars		+			
<i>D. hyalina</i> (Leydig)			+		
<i>D. cucullata</i> Sars		+	+	+	
<i>D. cristata</i> Sars	+	+	+	+	
<i>D. pulex</i> (De Geer)	+	+			
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	+	+			
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	+	+	+		
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)				+	
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)				+	
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg)				+	
<i>Alona rectangula</i> Sars		+	+	+	
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller)		+		+	
<i>Acroperus elongatus</i> (Sars)		+		+	
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)				+	
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars)		+			
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedler		+		+	
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)		+		+	
<i>Bosmina coregoni</i> Baird		+	+	+	
<i>B. c. gibbera</i> (Schoedler)		+	+	+	
<i>B. longirostris</i> (O.F. Müller)		+	+	+	+
<i>B. longispina</i> Leydig		+	+	+	

CRUSTACEA	Исток р. Волги	Озера Волговерховья	У бейшлота	Устья притоков	Порожистый участок
<i>B. crassicornis</i> (P.E. Müller)		+	+		
<i>B. obtusirostris</i> Sars		+			
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)		+	+	+	+
<i>C. gibbus</i> Sars				+	
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)		+	+		

В истоке реки, в сильно гумифицированном лимнокрене, где не наблюдалось течения, из ракообразных (8 видов) преобладала *Daphnia pulex*, которая достигала 54 и 90% от численности и биомассы Crustacea. Максимальное количество видов (33) регистрировалось в озерах Верхневолжского водохранилища. Значительное их число (20) отмечено вблизи бейшлота — района непосредственного воздействия вод водохранилища. Устья рек Селижаровка и Песочня характеризовались большим видовым разнообразием ракообразных (до 14 видов), чем притоки Б. Коша и Итомля (до 5 видов). На всех участках по числу видов преобладали ветвистоусые ракообразные. Вниз по реке с увеличением скорости течения воды до 1.2–1.5 м/с число ракообразных резко снижалось, на порожилом участке наблюдалась массовая гибель кладоцер (табл. 1).

Количественные величины ракообразных на исследованных участках Волговерховья распределялись неравномерно. В оз. Малые и Большие Верхиты присутствовала в небольшом числе (0.4 тыс. экз./м³) *D. pulex*, встреченная в значительном количестве непосредственно у истоков р. Волги (13.0 тыс. экз./м³ и 0.52 г/м³), ниже оз. Верхиты рачок не развивался. Из ракообразных преобладали Сорепода, в основном младшие возрастные стадии циклопов, встречались единичные экземпляры *Acanthocyclops vernalis*, *A. viridis* и *Eudiaptomus gracilis*.

Наибольшая численность и биомасса Crustacea отмечались в озерах Верхневолжского водохранилища, особенно в оз. Пено, Вселуг и Стерж (табл. 2).

Таблица 2. Изменение количественных показателей ракообразных верховьев р. Волги в летнюю межень (конец июня) 1998 г.

Станция	Численность, тыс. экз./м ³			Биомасса, г/м ³		
	Сорепода	Cladocera	Общая	Сорепода	Cladocera	Общая
Исток р. Волги (у д. Волговерховье)	<u>11.4</u> (42.6)	<u>13.5</u> (50.2)	<u>224.9</u> (92.8)	<u>0.05</u> (8.9)	<u>0.52</u> (91.0)	<u>0.57</u> (99.9)
р. Волга ниже озер Верхиты	<u>2.2</u> (69.9)	<u>0.7</u> (23.3)	<u>2.9</u> (93.2)	<u>0.01</u> (43.8)	<u>0.01</u> (55.6)	<u>0.02</u> (99.4)
оз. Стерж (у д. Виноградово)	<u>200.1</u> (65.1)	<u>50.3</u> (16.4)	<u>250.4</u> (81.5)	<u>3.12</u> (78.1)	<u>0.86</u> (21.4)	<u>3.98</u> (99.5)
оз. Вселуг в 3 км выше дамбы	<u>393.2</u> (84.5)	<u>24.7</u> (5.3)	<u>417.9</u> (89.8)	<u>4.05</u> (94.1)	<u>0.22</u> (5.0)	<u>4.27</u> (99.1)
оз. Пено в 3 км ниже дамбы	<u>290.6</u> (48.7)	<u>135.4</u> (22.7)	<u>426.0</u> (71.4)	<u>4.66</u> (61.4)	<u>2.85</u> (37.5)	<u>7.51</u> (98.9)
оз. Волга ниже д. Завелье	<u>74.3</u> (29.2)	<u>22.9</u> (9.0)	<u>97.2</u> (38.2)	<u>0.52</u> (37.2)	<u>0.80</u> (56.7)	<u>1.32</u> (93.9)
оз. Волга в 200 м выше бейшлота	<u>144.8</u> (44.6)	<u>46.9</u> (14.4)	<u>191.6</u> (59)	<u>0.62</u> (54.6)	<u>0.46</u> (40.4)	<u>1.08</u> (95)
р. Волга в 150 м ниже бейшлота	<u>52.1</u> (54.7)	<u>22.8</u> (23.8)	<u>74.9</u> (78.5)	<u>1.34</u> (77.5)	<u>0.29</u> (16.8)	<u>1.63</u> (94.3)
р. Селижаровка у городского моста	<u>0.23</u> (2.2)	<u>0.78</u> (7.5)	<u>1.0</u> (9.7)	<u>0.0007</u> (15.2)	<u>0.0013</u> (28.3)	<u>0.0020</u> (43.5)
р. Волга в 500 м ниже устья р. Селижаровки	<u>0.06</u> (0.4)	<u>0.32</u> (1.9)	<u>0.38</u> (2.3)	0.0005 (7.9)	0.0012 (19.0)	0.0015 (26.9)
р. Б. Коша у автомоста	<u>0.02</u> (1.5)	<u>0.44</u> (41.8)	<u>0.46</u> (43.3)	0.0	<u>0.0006</u> (50.0)	<u>0.0006</u> (50.0)
р. Волга в 1.5 км ниже устья р. Б. Коша (у д. Пог)	<u>0.02</u> (0.9)	<u>0.05</u> (2.6)	<u>0.07</u> (3.5)	<u>0.0004</u> (17.4)	<u>0.0005</u> (21.7)	<u>0.0009</u> (39.1)
р. Итомля в 200 м выше устья	<u>0.03</u> (1.0)	<u>0.02</u> (0.5)	<u>0.05</u> (1.5)	<u>0.0002</u> (3.3)	<u>0.0002</u> (3.3)	<u>0.0004</u> (6.6)
р. Волга в 200 м ниже устья р. Итомля	0.0	<u>0.20</u> (12.5)	<u>0.20</u> (12.5)	0.0	<u>0.0004</u> (17.4)	<u>0.0004</u> (17.4)
р. Волга на въезде в г. Ржев	<u>0.23</u> (27.4)	<u>0.02</u> (1.9)	<u>0.25</u> (29.3)	<u>0.0013</u> (68.4)	<u>0.0001</u> (5.3)	<u>0.0014</u> (73.7)
р. Волга ниже очистных сооружений г. Ржева (у д. Гольшикино)	<u>0.02</u> (1.0)	<u>0.08</u> (4.8)	<u>0.10</u> (5.8)	<u>0.0003</u> (7.0)	<u>0.0016</u> (37.2)	<u>0.0019</u> (44.2)

Примечание. Здесь и в табл. 3: в скобках % от общей численности и биомассы зоопланктона.

В озерах из веслоногих ракообразных преобладали *Mesocyclops leuckarti* (до 34.4 тыс. экз./м³), *Eudiaptomus gracilis* (до 25.0 тыс. экз./м³), *Thermocyclops oithonoides* (до 18.8 тыс. экз./м³), *T. crassus* (до 7.8 тыс. экз./м³) и их многочисленные науплиальные (до 122.0 тыс. экз./м³) и копепоидные стадии (до 356.3 тыс. экз./м³). Среди ветвистоусых доминировали *Daphnia cucullata* (до 52.0 тыс. экз./м³), *D. cristata* (до 14.0 тыс. экз./м³), *Bosmina coregoni* (до 48.5 тыс. экз./м³), *B. c. gibbera* (до 20.3 тыс. экз./м³), *B. longirostris* (до 10.6 тыс. экз./м³), *Chydorus sphaericus* (до 23.5 тыс. экз./м³).

Таблица 3. Количественные величины ракообразных незарегулированного участка р. Волги в летнюю межень (конец июня) 1986 г.

Станция	Численность, тыс. экз./м ³			Биомасса, г/м ³		
	Copepoda	Cladocera	Общая	Copepoda	Cladocera	Общая
р. Волга у бейшлота	<u>31.32</u> (61.3)	<u>4.21</u> (8.2)	<u>35.53</u> (69.5)	<u>0.228</u> (68.6)	<u>0.094</u> (28.2)	<u>0.322</u> (96.8)
Устье р. Песочня	<u>0.11</u> (6.1)	<u>0.93</u> (53.6)	<u>1.04</u> (59.7)	<u>0.001</u> (2.7)	<u>0.039</u> (96.8)	<u>0.040</u> (99.5)
устье р. Селижаровка	<u>0.84</u> (10.4)	<u>1.62</u> (20.1)	<u>2.46</u> (30.5)	<u>0.006</u> (16.0)	<u>0.030</u> (76.4)	<u>0.036</u> (92.4)
р. Волга у д. Будаево	<u>0.07</u> (3.4)	<u>0.41</u> (19.7)	<u>0.48</u> (23.1)	<u>0.004</u> (49.3)	<u>0.003</u> (40.0)	<u>0.007</u> (89.3)
р. Волга выше впадения р. Б. Коша	<u>0.13</u> (2.8)	<u>0.63</u> (13.5)	<u>0.76</u> (16.3)	<u>0.002</u> (38.5)	<u>0.001</u> (28.2)	<u>0.003</u> (66.7)
р. Волга у д. Ельцы	<u>0.01</u> (0.3)	<u>0.30</u> (10.3)	<u>0.31</u> (10.6)	<u>0.0001</u> (5.0)	<u>0.0011</u> (55.0)	<u>0.0012</u> (60.0)
р. Волга у д. Климово	<u>0.40</u> (43.5)	<u>0.02</u> (2.2)	<u>0.42</u> (45.7)	<u>0.0032</u> (80.0)	<u>0.0007</u> (17.5)	<u>0.0039</u> (97.5)
у д. Минские Дворы	<u>0.20</u> (19.4)	<u>0.03</u> 2.9	<u>0.23</u> (22.3)	<u>0.0020</u> (69.0)	<u>0.0005</u> (17.2)	<u>0.0025</u> (86.2)
у д. Завольжье	<u>0.03</u> (20.0)	<u>0.05</u> (33.3)	<u>0.08</u> (53.3)	<u>0.0002</u> (25.0)	<u>0.0005</u> (62.5)	<u>0.0007</u> (87.5)
р. Волга в 2 км ниже впадения р. Вазузы	<u>1.51</u> (3.4)	<u>4.45</u> (10.0)	<u>5.96</u> (13.4)	<u>0.0063</u> (6.1)	<u>0.0237</u> (22.8)	<u>0.0300</u> (28.9)
р. Волга у д. Мозгово	<u>0.06</u> (2.6)	<u>0.06</u> (2.6)	<u>0.12</u> (5.2)	<u>0.0002</u> (4.9)	<u>0.0002</u> (4.9)	<u>0.0004</u> (9.8)
устье р. Держа	<u>0.20</u> (13.2)	<u>0.22</u> (14.5)	<u>0.42</u> (27.7)	<u>0.0012</u> (35.3)	<u>0.0008</u> (23.5)	<u>0.0020</u> (58.8)

Эти ракообразные были многочисленны и в оз. Нижнее и Верхнее Волго. В озерах Верхневолжского водохранилища, помимо большого видового разнообразия дафний, босмин и хидорид, встречались северные *Heterocope appendiculata* (до 10 экз./м³) и *Holopedium gibberum* (до 80 экз./м³). Высокие биомассы ракообразных создавались за счет *Mesocyclops leuckarti* (до 1.20 г/м³) и его копепоидных стадий (до 3.56 г/м³) и *Eudiaptomus gracilis* (до 1.63 г/м³), а также пелагических Cladocera *Bosmina coregoni* (до 0.63 г/м³), *Bosmina c. gibbera* (до 1.54 г/м³) и *Daphnia cucullata* (до 0.69 г/м³). Ракообразные озер Волговерховья составляли основную биомассу зоопланктона (93.9–99.5%). Отношение биомассы Crustacea к таковой Rotifera было велико (89–227), в то время как в притоках оно колебалось в пределах 0.07–1.00.

У бейшлота количественные величины ракообразных несколько снижались. По численности и биомассе, как и в озерах, преобладали Copepoda (табл. 2 и 3). Среди них доминировал *Eudiaptomus gracilis* (16.5 тыс. экз./м³ и 1.10 г/м³), а также младшие возрастные стадии веслоногих *Thermocyclops oithonoides* и *T. crassus*.

В устьях рек численность Crustacea была невелика, наибольшая плотность (до 6.0 тыс. экз./м³) регистрировалась ниже впадения р. Вазузы за счет стока из Вазузского водохранилища. Здесь доминировали Cladocera, главным образом, *Bosmina longirostris* (4.5 тыс. экз./м³ и 0.02 г/м³).

Участки порогов чрезвычайно бедны (0.05–0.08 тыс. экз./м³). Ниже Бенского порога встречались лишь единичные хидориды и малочисленные мелкие коловратки, биомасса ракообразных колебалась от 0.0007 до 0.001 г/м³.

Таким образом, за исследованный период в верховьях р. Волги богатый видовой состав и максимальные количественные показатели Crustacea были в озерах Верхневолжского водохранилища и у бейшлота, что указывает на хорошие условия существования ракообразных. Вниз по реке наблюдалась гибель озерного планктона, увлеченного потоком. Особенно губительны для ракообразных были порожистые участки. Ракообразный комплекс не восстанавливался на всем протяжении исследованной реки.

Список литературы

- Брюхатова А.Л. Система оз. Селигер. Планктон // Уч. зап. МГУ. Биология. 1936. Вып. 8. С. 50–64.
 Ефимова Т.А. Зоопланктон озера Селигер // Озеро Селигер и его рыбные ресурсы. Калинин: ГосНИОРХ, 1963. Т. 1. С. 37–57.
 Комиссия по изысканию новых источников водоснабжения Г. Москвы. М., 1927. Вып. 3. 206 с.
 Кудинов М.Ю. Планктонная фауна Вазузского водохранилища // Биологические и рыбохозяйственные исследования водоемов Верхней Волги. Л.: Гос.НИОРХ, 1989. Вып. 294. С. 28–35.
 Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
 Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.
 Соколова Н.Ю., Сахарова М.И. Зообентос и зоопланктон Вазузского и Яузского водохранилищ в первые годы после зарегулирования стока // Эколого-физиологические и эколого-фаунистические аспекты адаптации животных. Иваново, 1986. С. 117–134.

ПРОБЛЕМЫ МАКРОСИСТЕМАТИКИ АМФИПОД ОЗЕРА БАЙКАЛ

В.В. Тахтеев

Иркутский государственный университет, 664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1, Amphipoda@yandex.ru

Как известно, амфиподы — одна из таксономически наиболее богатых групп эндемичной фауны оз. Байкал, включает около 350 таксонов видового и подвидового ранга. На протяжении ряда десятилетий все они, несмотря на крайне разнообразную морфологию, относились к единственному семейству Gammaridae (Базикалова, 1945). Лишь крайне своеобразную, истинно пелагическую форму *Macrohectopus branickii* предлагалось рассматривать как представителя монотипического семейства Macrohectopodidae (Совинский, 1901).

Процесс закономерного разделения байкальских амфипод на несколько семейств начался в 1970-х гг. (Bousfield, 1977). Не останавливаясь на всех деталях этого процесса (его описание дано в нашей монографии: Тахтеев, 2000), охарактеризуем современную ситуацию. А она весьма драматична: на протяжении уже более десятилетия существует два практически взаимоисключающих варианта деления байкальских амфипод на семейства и подсемейства: вариант В.В. Тахтеева (2000) и вариант Р.М. Камалтынова; последний получал дальнейшее «развитие» в несколько этапов (Kamaltynov, 1999; Камалтынов, 2001, 2009).

Р.М. Камалтынов, несколько раз меняя вариант своей системы, постоянно увеличивал число семейств, подсемейств и родов, 65 подвидов поднял в ранге до вида, при этом не представив практически никакого обоснования (кроме случаев даже формальной симпатрии) для подвидов, даже если они лишь однократно встретились совместно в какой-то пробе). При этом он подчеркивал, что его взгляды «претерпевают эволюцию». В результате этой «эволюции» система Р.М. Камалтынова на данный момент содержит уже 10 семейств и 13 подсемейств байкальских амфипод (не считая номинативных). Несомненно, это слишком много даже для такого уникального в биологическом отношении водоема, как озеро Байкал.

В то же время многие коллеги — специалисты по ракообразным и по фауне Байкала в целом — оказались в очень затруднительном положении, совершенно не успевая за этой «эволюцией» и вообще не ориентируясь, какой из имеющихся вариантов системы (Тахтеева или Камалтынова) лучше использовать.

В этой связи хотим подчеркнуть, что необходимо, во-первых, *исходить из целей максимальной стабильности существующей системы*, и производить в ней изменения лишь при достаточном обосновании их необходимости. Именно поэтому в свое время автор не стал пересматривать роды, которые нуждались в дополнительном тщательном исследовании, например, *Eulimnogammarus* (Тахтеев, 2000). Недаром у ботаников существует система массовой консервации существующих названий без права их последующего изменения — именно в интересах стабильности номенклатуры.

Во-вторых, по крайней мере для полиморфных таксонов (какими являются многие байкальские роды, причем не только амфипод) настоятельно ощущается *необходимость разработки более-менее универсальных критериев систематизации* на уровне семейств.

В природе объективно существуют таксоны — экстенсионалы и интенсионалы; термины использованы из монографии А.И. Шаталкина (1988). Байкальская фауна это хорошо демонстрирует. Для установления таксона интенционала необходимо выявить группу признаков (или даже иной раз один признак), свойственных только членам данной группы и не присутствующий вне ее. В сознании многих биологов живет стереотип о том, что все таксоны выше видового ранга могут быть выделены интенциональным путем.

Однако при классификации полиморфных и активно эволюционирующих групп нередко невозможно выделить хотя бы один общий признак, объединяющий всех членов группы. Однако группа объективно существует. Она представляет собой таксон экстенсионал. Однако попытки искать «только общие признаки» в подобных случаях приводят к необоснованному дроблению таксонов, созданию большого обилия олиго- или даже монотипических групп. Данное явление можно назвать *инфляцией* таксонов, которая, как и инфляция экономическая, сопровождается обесцениванием таксономических рангов. Верный признак таксономической инфляции — *дисбаланс* в числе вновь описываемых видов (и подвидов) и новых таксонов более высокого ранга. По нашему убеждению, именно такая ситуация возникла в таксономии амфипод оз. Байкал благодаря публикациям Р.М. Камалтынова. Заметим, кстати, что им не было описано ни одного нового вида, если не считать замещающих названий и нескольких ссылок на рисунки отдельных частей тела в работах предшественников, которые он назвал голотипами и дал новые названия (такие «виды», полагаю, вряд ли сможет определить даже их автор). В норме, по моему убеждению, в работе систематика должна соблюдаться «таксономическая пирамида», и число новых родов и семейств никак не должно превышать число новых для науки видов.

Каким же способом могут быть экстенционально установлены таксоны, внутренний полиморфизм которых на деле обнаруживает единство? Подобно членам одной семьи, такие таксоны характеризуются совокупностью признаков, создающих собирательный образ — *архетип*. От архетипа имеются отклонения, которым не следует придавать высокий таксономический ранг. Эти отклонения являются *стилем*. Стилистические признаки могут перекрываться друг с другом, сильно варьировать и создавать впечатление наличия значительного количества обособленных «родов»; но это не основание для искусственного повышения в ранге обладающих ими таксонов. Данная терминология использована Г.Ю. Любарским (1996) и уже нашла отражение в популярных руководствах по биологической систематике (Шипунов, 1999).

Для архетипа и отклонений (или стиля) существует другая пара совершенно аналогичных терминов, неоднократно пропагандировавшихся Ю.В. Чайковским (2010, и др.) и восходящих к известному палеонтологу и эволюционисту С.В. Мейену. Архетипу соответствует «*ядро*» таксона, а стилю — «*периферия*». Указанные

авторы приводили ряд примеров, когда придание периферийным, уклоняющимся таксонам ранга, равного с «ядром», приводило к чрезмерному дроблению многих групп (таксономической «инфляции»).

В ходе ревизии рода *Poekilogammarus* нами впервые предпринята попытка обосновать семейство, основанное на архетипе. Это было семейство Pallaseidae, в своей основе объединявшее рачков с несколько удлинённым телом, довольно толстой кутикулой и достаточно крупными глазами (Tachteew, 1995; окончательно валидный статус получило в монографии: Тахтеев, 2000). Отклонения от ядра были весьма многочисленными, что иллюстрировано многочисленными рисунками. Однако множество частных отклонений тут же дало основание моему оппоненту создать множество олиго- или даже монотипических родов (Камалтынов, 2001). То же самое произошло и после ревизии рода *Plesiogammarus* (Tachteev, 1997), который ярко демонстрирует экоморфологическую дифференциацию, но является таксономически единым.

В дальнейшем мы попытались более обоснованно использовать архетипический подход при подразделении байкальских амфипод на семейства (Тахтеев, 2000; Tachteev, 2001). Используя его, удалось установить 6 семейств: Gammaridae Leach 1814, Acanthogammaridae Garjajew 1901 (с подсемейством Garjajewiinae Tachteew 2000), Pallaseidae Tachteew 2000 (1995 — nomen nudum), Carinogammaridae Tachteew 2000, Macrohectopodidae Sowinsky 1915 и Pachyschesidae Tachteew, 1998 (в первоначальном неправильном написании — Pachyschesiidae).

При характеристике диагноза таких семейств отдельно были приведены собственно диагноз архетипа (наиболее характерных, «центральных» признаков таксона) и характеристика наблюдающихся отклонений. Полностью диагнозы для выше перечисленных семейств содержатся в монографии (Тахтеев, 2000, см. с. 28–33), и здесь повторим лишь сокращённые характеристики ряда архетипов с целью иллюстрации предложенного подхода к систематизации групп-экстенсиналов, за исключением монотипических семейств Macrohectopodidae (1 пелагический вид — *Macrohectopus branickii* (Dybowski, 1874)) и Pachyschesidae (16 паразитических видов, типовой род *Pachyschesis* Bazikalova, 1945).

В то же время из серии предложенных Р.М. Камалтыновым (1999–2009) семейств и подсемейств, которые, как уже подчеркнуто, в основном искусственны, некоторые могут все же быть признаны с позиции указанного архетипического подхода. Это сем. Micruropodidae (однако в ином составе, нежели у самого автора), подсем. Parapallaseinae и Hyalellopsinae. Ниже мы также приводим несколько упрощённые диагнозы архетипов и некоторых наших таксонов (для краткости без указания отклонений). Состав родов указан только для вновь принимаемых таксонов Р.М. Камалтынова.

Familia **Gammaridae** Leach, 1914. Типовой род *Gammarus* Fabricius, 1775. **Диагноз архетипа.** Тело гладкое, стройное, без кутикулярных зубцов. Не менее трех сегментов уросомы несут шипы по заднему краю. Голова слабо выпуклая, гладкая. Рострум недлинный, межантеннальные лопасти спереди прямо или резко срезаны. Глаза темные, плоские, овальные или почковидные. Наружная пластинка максилл 1 с 11 иглами. Кокса 1 немного или существенно короче, чем 2. Базиподиты переоподов 5–7 с более-менее развитым, суживающимся книзу задним краем. Уроподы 1 и 2 только с шипами. В уроподах 3 наружная ветвь двучленистая, заметно длиннее внутренней. Тельсон глубоко расщеплен, ветви дистально сужены и несут на вершинах шипы и щетинки (или только щетинки).

Familia **Micruropodidae** Kamaltynov, 1999. Типовой род *Micruropus* Stebbing, 1899. **Диагноз архетипа.** Мелкие животные, чаще всего не длиннее 10 мм. Тело компактное, лишено рядов возвышений (в том числе срединного). Поверхность головы гладкая. Антенны короткие, существенно короче тела. Антенны 1 обычно незначительно длиннее антенн 2. Придаточный жгутик одночленистый (редко с коротким вторым члеником). Ладони гнатоподов слабые. Большинство придатков тела снабжено обильными щетинками (виды ведут преимущественно зарывающийся образ жизни). Базиподиты переоподов 5–7 обычно короткие, более-менее расширены. Уроподы 3 укороченные (но не редуцированные). **Состав семейства:** *Micruropus* Stebbing, 1899, *Crypturopus* Sowinsky, 1915, *Homocerisca* Bazikalova, 1945.

Примечание: Состав семейства понимается в том смысле, в котором Т.Р.П. Стеббинг (Stebbing, 1899) принимал изначально род *Micruropus* (включая в него как нынешних представителей *Micruropus*, так и *Crypturopus*), Позднее была добавлена вновь описанная *Homocerisca*, близкая к *Crypturopus*. Все бугристые гаммариды, имеющие срединный ряд возвышений, но включенные Р.М. Камалтыновым в Micruropodidae, на деле должны относиться к Carinogammaridae (в частности, роды *Echiuropus*, *Pseudomicruropus* и *Gmelinoides*).

Familia **Acanthogammaridae** Garjajew, 1901. Типовой род *Acanthogammarus* Stebbing, 1899. **Диагноз архетипа.** Крупные и средних размеров животные с плотными покровами. Имеется кутикулярное вооружение (зубцы, кили, обширные вздутия). Тело обычно расширено. Боковые ряды возвышений обычно слабее срединного или отсутствуют. Глаза мелкие или средних размеров, выпуклые, темные, почковидные. Антенны длинные или средней длины, 1 пара длиннее 2; кальцеолы отсутствуют. Гнатоподы с крупными миндалевидными ладонями. Переоподы 5–7 длинные, со стройными базиподитами, их задние края которых без щетинок. Эпимеральные пластинки с тупыми или закругленными ниже-задними углами.

Subfamilia **Garjajewiinae** Tachteew, 2000. Типовой род *Garjajewia* Sowinsky, 1915. **Диагноз архетипа.** Крупные животные. Тело удлиненное, слегка расширенное в передней части. Срединный ряд возвышений в виде килей с вторичными шипами. Краевые ряды в виде неясных вздутий, боковые ряды отсутствуют. Голова без выростов на боковой поверхности, чаще с развитыми межантеннальными лопастями. Глаза белые или розовые у живых особей, обесцвеченные у фиксированных. Антенны 1 не короче половины длины тела (часто очень длинные), базальный членик их стебля длинный, суженный дистально, 3-й членик короче 2-го. Коксы 1–4 не-

большие, короткие, 4 пара без вооружения на наружной стороне. Базиподиты переоподов 5–7 узкие (стержневидные), «крыловидный» задний край не выражен или развит очень слабо; когти слабые. В уроподах 3 ветви с густыми щетинками, наружная лишь немного длиннее внутренней или равна ей по длине. Тельсон недлинный.

Subfamilia **Hyalellopsinae** Kamaltynov, 1999. **Диагноз архетипа.** Мелкие (*Hyalellopsis*) или средних размеров (*Boeckaxelia*, *Dorogammarus*) ракообразные. Тело плотное, широкое, чаще со слабым вооружением разного характера (реже гладкое), с очень плотной кутикулой. Глаза всегда имеются, выпуклые. Антенны короткие, существенно короче тела. В придаточном жгутике антенны 1 от 1 до 4 члеников. Переоподы короткие, их базиподиты сзади значительно расширены. Уроподы 1 и 2 развиты довольно слабо, в подавляющем большинстве случаев лишены щетинок и несут только шипы. Уроподы 3 сильно укорочены, а во многих случаях рудиментарны: ветви остаются лишь в виде бугорков, либо одна из них или обе исчезают. **Состав семейства:** *Hyalellopsis* Stebbing, 1899, *Boeckaxelia* (subgenus), *Dorogammarus* Bazikalova, 1945 (subgenus), *Gammarosphaera* Bazikalova, 1945 (subgenus? – статус требует уточнения), *Cheirogammarus* Sowinsky, 1915. **Примечание.** Статус последнего монотипического рода неясен. *Cheirogammarus inflatus* Sowinsky был описан по 1 экз., который хранится в Зоологическом институте НАН Украины и находится в очень плохом состоянии, точно определить его место в системе затруднительно. Еще 1 экз. указывал В.Ч. Дорогостайский (1936) из Баргузинского залива, однако этот материал, судя по всему, утрачен.

Familia **Pallaseidae** Tachteew, 2000 (1995 – nomen nudum). **Диагноз архетипа.** Рачки средних размеров или несколько крупнее их. Срединный ряд возвышений отсутствует или развит слабо, всегда значительно слабее боковых и (или) краевых рядов (если имеются). Боковые и краевые ряды в виде зубцов или хорошо заметных килей, направлены назад либо назад и в стороны. Глаза темные, округлые или яйцевидные, значительно выпуклые. Антенны 1 составляют около или более 1/2 длины тела и примерно вдвое длиннее антенн 2. Кальцеолы всегда отсутствуют. Коксы довольно высокие, с плавно округленными углами. Ладони гнатоподов у самца обычно крупнее, чем у самки. Базиподиты переоподов 5–7 умеренно широкие, задний край снизу не расширен. Эпимеральные пластинки широкие, часто с тонкими шипиками вдоль нижнего края. Уроподы 2 значительно короче 1. Уроподы 3 развиты хорошо, уплощенные дорсовентрально, их ветви длинные, равной длины, или наружная не более чем в 2 раза длиннее внутренней, с более-менее развитыми перистыми щетинками.

Subfamilia **Parapallaseinae** Kamaltynov, 1999. **Диагноз архетипа.** Ракообразные крупные. Тело плотное, сдавленное с боков, с прочной кутикулой. В состоянии покоя животные обычно лежат на боку. Сегменты мезосомы или их часть с незначительными краевыми (латеральными) возвышениями. Голова сверху гладкая. Глаза неширокие, косо поставленные. Базиподиты 5–7 сверху довольно широкие, книзу суживаются, без длинных щетинок по заднему краю. Уроподы 1 и 2 только или преимущественно с шипами. Уроподы 3 хорошо развиты, всегда в большей или меньшей мере снабжены перистыми щетинками. **Состав семейства:** *Parapallasea* Stebbing, 1899, *Ceratogammarus* Sowinsky, 1915.

Familia **Carinogammaridae** Tachteew, 2000. **Диагноз архетипа.** Животные мелких и средних размеров. Тело слегка расширено в передней части. Имеется срединный ряд возвышений в виде слабых продольных килей или бугорков на всех или части сегментов, боковые ряды отсутствуют, краевые в виде слабых вздутых или отсутствуют. Голова гладкая, с широкими, плавно округленными межантеннальными лопастями. Глаза всегда более или менее пигментированные. Коксальные пластинки крупные, высокие, с плавно округленными углами. Базиподиты переоподов 5–7 всегда с более-менее развитым задним «крыловидным» краем. Эпимеральные пластинки широкие, с хорошо выраженным или лишь слегка округленным нижне-задним углом. Уроподы 1 и 2 только с шипами.

Список литературы

- Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкал // Тр. Байкал. лимнолог. ст. 1945. Т. 11. С. 1–440.
- Дорогостайский В.Ч. Гаммариды Баргузинского залива // Изв. Биол.-геогр. Науч.-исслед. ин-та при Восточносиб. гос. ун-те. 1936. Т. 7, вып. 1–2. С. 42–51.
- Камалтынов Р.М. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. I. Кн. 1 / Ред. Тимошкин О.А. Новосибирск: Наука, 2001 (2002). С. 572–831.
- Камалтынов Р.М. Высшие ракообразные (Amphipoda: Gammaroidea) Ангары и Енисея // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. II, Кн. 1 / Ред. Тимошкин О.А. Новосибирск: Наука, 2009 (2010). С. 297–329.
- Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК Scientific Press, 1996. 434 с.
- Совинский В.К. Amphipoda оз. Байкал // Зоол. исследов. Байкала. Т. 9, вып. 1. Киев, 1915. 381 с., 37 табл. рис.
- Тachteew В.В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. 355 с.
- Тachteew В.В. Архетипический подход к систематизации богатых таксономических групп (на примере эндемичных амфипод озера Байкал) // Проблемы экологии: чтения памяти проф. М.М. Кожова: тез. докл. междунар. науч. конф. и междунар. шк. для мол. ученых (Иркутск, 20–25 сентября 2010 г.). Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2010. С. 262.
- Чайковский Ю.В. Диагностика, эволюция и систематика: К юбилею Мейена. М.: Тов-во науч. Изд. КМК, 2010. 407 с.
- Шаталкин А.И. Биологическая систематика. М.: Изд-во МГУ, 1988. 184 с.
- Шипунов А.Б. Основы теории систематики. – М.: Диалог МГУ, 1999. 55 с.
- Vousfield E.L. A new look at the systematics of gammaroidean amphipods of the world // Crustaceana. 1977. Suppl. 4. P. 282–316.
- Kamaltynov R.M. On the higher classification of Lake Baikal amphipods // Crustaceana. 1999. Vol. 72, No. 8. P. 933–944.
- Stebbing T.R.R. Amphipoda from the Copenhagen Museum and other sources. Part II. // Transactions Linn. Soc. London. 2nd Ser. Zoology. 1899. Vol. 7, Part 8. P. 395–432, Plates 30–35.
- Tachteew V.V. The gammarid genus *Poekilogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaroidea) // Arthropoda Selecta. 1995. Vol. 4, No. 1. P. 7–64.

- Takhteev V.V. The gammarid genus *Plesiogammarus* Stebbing, 1899, in Lake Baikal, Siberia (Crustacea Amphipoda Gammaridea) // *Arthropoda Selecta*. 1997. Vol. 6, No. 1/2. P. 31–54.
- Takhteev V.V. Taxonomical system of Lake Baikal amphipods: a methodology and criterion for allocation of families // Fifth Internat. Crustac. Congress, Melbourne, Australia 9–13 July 2001. Melbourne: Univ. of Melbourne, 2001. P. 138.

ВЛИЯНИЕ НЕФТИ НА ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКИ КАРДИОАКТИВНОСТИ РАКА *PONTASTACUS LEPTODACTYLUS* ESCH.

В.П. Федотов, Т.В. Кузнецова

Санкт-Петербургский научно-исследовательский Центр экологической безопасности РАН,
Санкт-Петербург, ул. Корпусная, д.18, kuznetsova_tv@bk.ru

Среди ракообразных десятиногие раки являются признанными индикаторами качества среды, так как их исчезновение из естественных водоемов совпадает во времени с ухудшением качества среды, как правило, из-за антропогенного воздействия (Reynolds, Souty-Grosset, 2012). Их естественная гибель вследствие вспышек эпизоотий большей частью обусловлена состоянием стресса представителей популяции и потери иммунитета защищающего животных от грибковых инфекций в нормальных условиях обитания. Пресноводные и миксогаulinные раки наиболее крупные, долгоживущие беспозвоночные животные и водная система является их естественной средой в течение всей их жизни. Они также характеризуются доступностью, возможностью длительного содержания и разведения в искусственных условиях, терпимостью в обращении во время экспериментов и из-за этих качеств широко используются в качестве объектов в нейрофизиологических и токсикологических исследованиях. Будучи съедобными, многие виды раков имеют важную культурную и экономическую ценность.

Исследования показывают, что большинство физических или химических изменений водотока ассоциируются с уменьшением или отсутствием раков. Например, Lyons, Kelly-Quinn (2003) документировал уменьшение популяции раков параллельно с ухудшением химического качества воды. В последнее время раки и крабы становятся важными объектами для индикации временных параметров моментов сброса ЗВ в контролируемые водные акватории благодаря разработанным системам контроля за функциональным состоянием выбранных биоиндикаторов. Такие биоэлектронные системы созданы учеными Норвегии, Дании, Англии и в России (Depledge et al., 1995; Холодкевич и др., 2005). В отличие от зарубежных аналогов, российский метод контроля за функциональным состоянием животного предусматривает предварительный отбор животных по специально разработанным тестам, запись и обработку кардиограмм по выбранным показателям в реальном масштабе времени, на основании расчета не только ЧСС, но и специального стресс-индекса, адаптированного из работ Баевского и др. (1997) и других биомаркеров (Kholodkevich et al., 2008; Кузнецова и др., 2010).

Для создания групп здоровых животных со схожим функциональным состоянием в российском методе применяются тесты на проявление циркадианности кардиоритма, выраженности реакции на стрессовое воздействие с учетом временных параметров достижения покоя после воздействия и некоторые другие тесты (Федотов и др., 2000; Кузнецова и др., 2010).

Изучая реакции сердца рака в свободном поведении, мы пришли к выводу о том, что эти животные легко входят в состояние стресса при даже слабом воздействии на окружающую среду и долго выходят из этого состояния после механической или химической стимуляции. Причем по внешним проявлениям поведенческих реакций у раков это бывает трудно понять, а вот реакции сердца рака в реальном времени дают возможность оценить как состояние покоя, так и состояние степени возбуждения животного, состояние стресса. В качестве типового стрессового воздействия рак после достижения кардиоритма покоя, порядка 23–30 уд/мин, раку поднимался над субстратом (дном аквариума) за прикрепленное к его карапаксу стекловолокно, оставаясь в толще воды без контакта конечностей с субстратом в течение 1 часа. В ответ на эти манипуляции рак демонстрировал реакцию возбуждения переходящего в состояние стресса. Об этом свидетельствовало возрастание значений ЧСС с момента поднятия животного над дном и увеличение значений стресс-индекса. Опыты показали, что здоровые животные способны поддерживать увеличенный ритм сокращений сердца в результате такого воздействия до 60 и более минут. Причем, как правило, достигнутая животным после подвешивания средняя ЧСС поддерживается на довольно высоком уровне от 80–90 до 120 уд/мин продолжительный период времени. Стресс-индекс (SI) увеличивался от значений 50–80 в покое до 10000–20000 усл.ед. После опускания животного на дно аквариума, когда происходит контакт тарзусов конечностей рака с субстратом, наблюдается восстановление кардиоритма к уровню покоя в пределах одного часа.

Внезапность воздействия приводила к первичной стрессовой реакции — выпадение 2–3-х импульсов на кардиоплетизограмме, что не отражалось на расчетной средней ЧСС по выборке из 100 кардиоинтервалов. Повышение ЧСС при подвешивании является проявлением рефлекторного ответа при возбуждении моторных центров в ответ на отрыв тарзусов конечностей членистоногой от субстрата (Fraenkel, 1932). У раков, которые, как выяснено на основе морфо-функциональных работ, считаются ближайшими родственниками насекомых, эти пути не отличаются от «саранчовых». И запускают такой же кардио-моторный рефлекс через растормаживание моторных центров брюшной нервной цепочки и возбуждения кардиорегулирующих нейронов.

О реализации именно этих рефлекторных реакций свидетельствовали попытки демонстрации раком в этом состоянии подвешивания моторных реакций «спасания», проявляющихся в хлопках хвоста при уплывании на-

зад. Как известно, эти реакции запускаются гигантскими моторными нейронами, волокна которых проходят по всей брюшной нервной цепочке рака.

Раки, как правило, долго переживают стрессовые воздействия. Зная количественные значения ЧСС и SI животных в состоянии покоя и в состоянии стресса, а также время восстановления после снятия стрессового тест-воздействия можно формировать релевантные группы животных – биоиндикаторов для контроля за состоянием среды их обитания (Кузнецова и др., 2010).

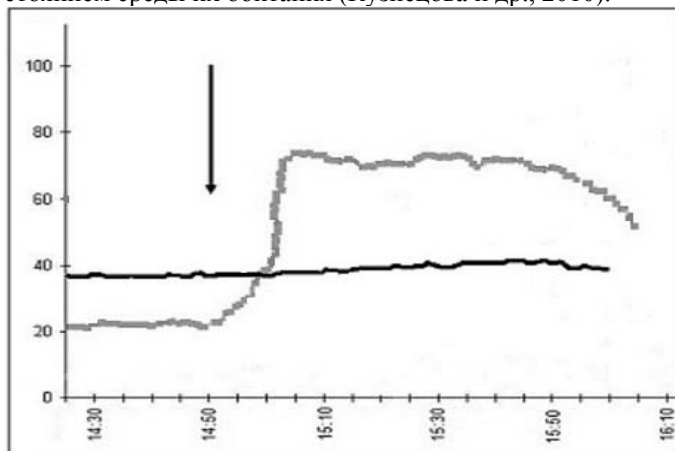


Рис. 1. Изменение ЧСС во время теста-подвешивания рака до воздействия (серая линия) и после суточного пребывания в воде, загрязненной нефтяной эмульсией в концентрации 0.033% (черная линия). Оси: ординат — ЧСС уд/мин, абсцисс — время проведения эксперимента в ч:мин. Стрелка указывает время начала тестового воздействия.

При появлении в воде неочищенной нефтяной эмульсии концентрацией 0.033% (33 мг/л), введенной осторожно через шприц, вставленный в шланг воздухопровода аэратора, в аквариум, у рака наблюдалась реакция сердца в виде тахикардии, которая через 10–12 мин достигла максимального значения 95 уд/мин, а SI — 7000 усл. ед. Сама реакция имела волнообразный характер, что, по-видимому, объясняется расстройством контуров регулирующих активность сердца. Однако все выбранные с помощью данного теста раки отчетливо реагировали на появление в воде эмульсии неочищенной нефти подобным образом, и, следовательно, такую реакцию можно признать сигнальной. Таким образом, с помощью раков этого вида можно объективно определять начальный период произошедшего чрезвычайного события в среде — появления загрязняющего фактора в виде, имеющего для животного биологическую значимость, например, неочищенной нефти.

Следует напомнить, что там, где в настоящее время проводится добыча и транспортировка нефти, например в Каспийском море, обитают другие виды раков *Caspiastacus pachypus*, Rathke 1937 и *Pontastacus eichwaldi* Bott, 1950, которые также могут быть использованы в качестве животных-биоиндикаторов качества среды обитания. Можно полагать, что при более высоких концентрациях в воде неочищенной нефти, реакция животных была бы сходной. Однако нам представляло интерес выяснить влияние нефти при продолжительном воздействии ее на рака. Для этого мы записали кардиоактивность 7 раков во время подвешивания и провели на тех же животных тот же тест после суточного пребывания этих раков в аквариумах, в воду которых вводилась неочищенная нефтяная эмульсия концентрацией 0.033%. На рис. 1 приведены примеры реакций раков до и после суточного пребывания в воде с неочищенной нефтяной эмульсией указанной концентрации. Видно, что после суточного воздействия на рака сырой нефтью в концентрации 0.033% раки имели стабильно повышенные значения средних ЧСС и не реагировали изменениями ЧСС на предъявляемое тест-воздействие. Их функциональное состояние, оцениваемое по способности отвечать на тест-нагрузку, существенно ухудшилось. Более того, даже после активного отмывания животных чистой контрольной водой большинство особей погибло.

Взрослые раки как донные животные при воздействии таким веществом как нефть даже при небольшой ее концентрации подвергаются существенной опасности, причем необратимой для их физиологических возможностей и обречены на гибель.

Фактически эти эксперименты лишь еще раз убеждают нас в том, что Decapoda не выносят попадание нефти в состав их среды обитания и они являются к этому воздействию очень чувствительными животными, что по сути подтверждается и в работе (Черкашин, 2005). Вторым выводом из опытов является то, что предложенный способ введения животного в стресс в виде подвешивания над дном является довольно показательным и приемлемым для оценки функционального состояния раков и возможно других Decapoda, таких как крабы. Для введения крабов в состояние стресса в работе (Bamber, Depledge, 1997) использовали прием механической тряски крабов, помещенных в специальное устройство, в течение 1 часа. Эта нагрузка вызывала устойчивое состояние стресса у крабов и повышение ЧСС. Однако неизвестно как после этой операции происходило восстановление первоначального состояния крабов. Известно, что раки плохо переносят тряску во время транспортировки. Мы использовали более щадящий и удобный прием введения рака в стресс путем антиортостатического подвешивания животного над дном аквариума в воде в течение 1 часа. Этот тест позволяет выявить возможность поддержания со стороны центральных регуляторных систем сократительной активности сердца во время нагрузки. Подобный прием используется и для изучения реакций мотонейронов на позвоночных животных (Фокина и др. 2008) в отсутствие ортостатической нагрузки на конечности животного.

Таким образом, в настоящем исследовании еще раз показано, что характеристики кардиоактивности животных могут успешно использоваться как биомаркеры состояния окружающей среды.

Авторы выражают признательность Ю.Н. Смирновой за техническое содействие при проведении экспериментального исследования.

Список литературы

- Баевский Р.М., Берсенева А.П. Оценка адаптационных возможностей организма и риск развития заболеваний. М.: Медицина, 1997. 235 с.
- Фокина Н.М., Тавитова М.Г., Шенкман Б.С. Характеристики мотонейронов и иннервируемых ими мышц-антагонистов крысы в условиях трехсуточного антиортостатического вывешивания // Сб. мат. Всерос. конф. Научное наследие академика Л.А.Орбели. Структурные и функциональные основы эволюции функций, физиология экстремальных состояний. Санкт-Петербург, 2008. С. 171–172.
- Черкашин С.А. Отдельные аспекты влияния углеводородов нефти на рыб и ракообразных // Вестник ДВО РАН. 2005. № 3. С. 83–91.
- Bamber S.D., Depledge M.H. Evaluation of changes in the adaptive physiology of shore crabs (*Carcinus maenas*) as an indicator of pollution in estuarine environments // Mar. Biol. 1997. V. 129(3). P. 667–672.
- Depledge M.H., Aagaard A., Gyorkos P. Assessment of trace metal toxicity using molecular, physiological and behavioural biomarkers // Mar. Pol. Bull. 1995, V. 31(1–3). P. 19–27.
- Fedotov V.P., Kholodkevich S.V., Stochilo A.G. Study of contractile activity of the crayfish heart with the aid of a new non-invasive technique // J. Evol. Biochem. Physiol. 2000. V. 36. P. 219–222.
- Fraenkel G. Untersuchungen über die Koordination von Reflexen und automatisch-nervösen Rhythmen bei Insekten – I. Die Flugreflexe der Insekten und ihre Koordination. Z. vergl. Physiol. 1932. V. 16. P. 371–393.
- Kholodkevich S.V., Ivanov A.V., Kurakin A.S., Kornienko E.L., Fedotov V.P. Real time biomonitoring of surface water toxicity level at water supply station // Environmental Bioindicators. 2008. V. 3. P. 23–34.
- Kuznetsova T.V., Sladkova S.V., Kholodkevich S.V. Evaluation of functional state of crayfish *Pontastacus leptodactylus* in normal and toxic environment by characteristics of their cardiac activity and hemolymph biochemical parameters // J. Evol. Biochem. Physiol. 2010. V. 46, № 3. P. 241–250
- Reynolds J., Souty-Grosset C. Management of Freshwater Biodiversity. Crayfish as Bioindicators. Cambridge University Press. 2012. 374 p.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ (БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКАЯ ТУНДРА, ОТРОГИ ПЛАТО ПУТОРАНА)

Е.Б. Фефилова¹, О.П. Дубовская², О.Н. Кононова¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, 167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, e-mail: fefilova@ib.komisc.ru;

²Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук, 660036 Красноярск, Академгородок 50, стр.50, e-mail: dubovskaya@ibp.krasn.ru

Материалом для настоящей работы послужили пробы зоопланктона, собранные в июле–августе 2009–2010 гг. в восточной части Большеземельской тундры в озерах Харбейской системы — Большой Харбей и Головка (67°33' с.ш., 62°53' в.д., EL) и прилегающих малых и временных водоемах (EWB); и в 2001–2004 гг. в глубоких тектонических озерах (Лама, Капчук, Глубокое, Кутарамакан, SLL) и небольших мелководных озерах (SSL), расположенных в западных отрогах плато Путорана на территории между 67°30' и 69°30' с.ш., 87°00' и 92°00' в.д., зона северной тайги. Т.е. обследованы водоемы двух заполярных регионов центральной Палеарктики, находящийся соответственно на северо-востоке Европы и севере Азии — севере Восточной Сибири, точнее — Центральной Сибири. Подробные описания районов и методов исследования можно найти в работах (Фефилова и др., 2012; Дубовская и др., 2010).

Для арктических и субарктических водоемов характерно доминирование копепод, а среди них калянид, особенно в водоемах с низкой биомассой фитопланктона (Дубовская и др., 2010; O'Brien et al., 2004). По нашим данным, биомасса копепод превышала биомассу кладоцер в 45% водоемов Европейской северо-восточной тундры (EL и EWB) и в 67% Сибирских озер (SLL и SSL). Сибирские озера были богаче калянидами, чем Европейские — 11 видов против 5 (табл. 1).

Это может быть связано с большим количеством обследованных озер и их более низкой продуктивностью в Сибирском регионе по сравнению с Европейским. Присутствие реликта четвертичной бореальной морской трансгрессии *L. macrurus* в Сибирских глубоких тектонических озерах Лама, Капчук, Глубокое соответствует геологической истории этих озер (Сущеня и др., 1986); в оз. Кутарамакан, не подвергавшемся трансгрессии моря, этот вид отсутствует. Аналогично, в некоторых озерах Западной Европы этот вид обитает (Ilias, 1978), а в северо-восточной части Европы он не найден ни нами, ни ранее (Барановская, 1978). Виды *L. angustilobus* and *N. (M.) pachypoditus* специфичны для Сибирской фауны, так как не найдены ни в Большеземельской тундре (Барановская, 1978; наши данные, табл. 1), ни в других районах Европы (Степанова, 2010; Ilias, 1978). Напротив, *A. acutilobatus* отмечался только в Европейской части и Западной Сибири (Степанова, 2010), однако он найден нами в центрально-сибирском оз. Лама (табл. 1) и Э.А. Стрелецкой (2010) — в озерах басс. р. Анадырь; т.е. ареал этого вида шире.

Виды рода *Acanthodiptomus* и *M. theeli*, отсутствующие в нашем списке для Европейской тундры (табл. 1), находили на севере Европы другие исследователи (см. Дубовская и др., 2010). В обоих регионах наиболее часто встречается *H. appendiculata*, высокая встречаемость характерна и для *E. gracilis*, *E. graciloides* (табл. 1).

Из видов циклопид интереса заслуживает нахождение *D. abyssicolla* в бентосных пробах из Большого Харбея (глубина до 16 м) и в пелагических пробах из глубокого сибирского оз. Капчук (табл. 1). Этот вид из-

вестен для Европейских больших и глубоких озер (Алексеев, 2010) и отмечался в Большеземельской тундре ранее (Барановская, 1978). Находки этого вида в северо-восточной тундре и в Сибири расширяют его ареал. Что касается гарпактицид, то в нашем списке имеется эндемичный вид *B. (R.) zschokkei komi*, доминирующий в бентосе озер Большеземельской тундры (Фефилова, Алексеев, 2010). В целом сходство копеподных фаун двух регионов умеренное — 40.0% (20 общих видов из 50, табл. 1).

Таблица 1. Частота встречаемости видов копепод в исследуемых водоемах: в озерах (EL) и малых водоемах (EWB) Европейской северо-восточной тундры, в Сибирских больших (SLL) и малых озерах (SSL); 1 — отношение числа водоемов, где данный вид обнаружен, к общему числу водоемов (в скобках), %; 2 — отношение числа планктонных проб, где вид обнаружен, к общему числу этих проб (в скобках), %; прочерк — не учитывали, (б) — вид учитывали или обнаружен только в бентосных пробах

Виды	EL		EWB 1=2(41)	SLL		SSL	
	1(2)	2(59)		1(4)	2(17)	1(35)	2(81)
Calaniformes							
<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars	0	0	0	75	58.8	0	0
<i>Heterocope appendiculata</i> (Sars)	100	96.3	0	0	0	60.0	60.5
<i>H. borealis</i> (Fischer)	0	0	2.4	25	23.5	17.1	11.1
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	100	77.7	0	25	35.3	2.9	4.9
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg)	50	1.9	0	0	0	8.6	16.0
<i>Acanthodiptomus denticornis</i> (Wierzejski)	0	0	0	0	0	14.3	11.1
<i>A. tibetanus</i> (Daday)	0	0	0	0	0	5.7	7.4
<i>Arctodiptomus (Rhabdodiptomus) acutilobatus</i> (Sars)	0	0	0	25	11.8	0	0
<i>Arctodiptomus</i> sp.	50	1.9	0	0	0	0	0
<i>Mixodiptomus theeli</i> (Lilljeborg in Guerne et Richard)	0	0	0	0	0	11.4	14.8
<i>Leptodiptomus angustilobus</i> (Sars)	0	0	0	0	0	8.6	7.4
<i>Neurodiptomus (Mariaediptomus) pachypoditus</i> (Rylov)	0	0	0	0	0	11.4	6.2
Cyclopiformes							
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	0	0	4.8	0	0	17.1	8.6
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	0	(б)	2.4	0	0	0	0
<i>Eucyclops denticulatus</i> (Graeter)	0	0	0	0	0	11.4	6.2
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg)	0	0	0	0	0	8.6	4.9
<i>E. macrurus</i> (Sars)	50	1.9	0	0	0	0	0
<i>E. serrulatus</i> (Fischer)	0	(б)	29.3	0	0	17.1	8.6
<i>Cyclops abyssorum</i> Sars (s.lat.)	50	1.9	0	50	41.2	0	0
<i>C. insignis</i> Claus	0	0	0	0	0	5.7	4.9
<i>C. scutifer</i> Sars	100	87.0	2.4	25	29.4	17.1	14.8
<i>C. strenuus</i> Fischer	0	0	9.7	0	0	0	0
<i>Cyclops</i> sp.	100	100	12.2	25	23.5	2.9	6.2
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus)	100	5.6	12.2	0	0	0	0
<i>M. viridis</i> (Jurine)	50	1.9	0	0	0	8.6	3.7
<i>Megacyclops</i> sp.	100	46.3	19.5	0	0	0	0
<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars)	0	0	0	0	0	2.9	1.2
<i>A. venustus</i> (Norman et Scott)	0	0	22.0	0	0	5.7	3.7
<i>A. vernalis</i> (Fischer)	0	0	61.0	0	0	2.9	2.5
<i>Acanthocyclops</i> sp.	50	(б)	12.2	0	0	17.1	8.6
<i>Diacyclops abyssi</i> (Claus)	50	(б)	0	25	5.9	0	0
<i>D. bicuspidatus</i> (Claus)	50	(б)	0	0	0	0	0
<i>D. crassicaudis</i> (Sars)	0	0	2.4	0	0	0	0
<i>D. languoides</i> (Sars)	0	0	31.7	0	0	0	0
<i>D. nanus</i> (Sars)	100	0	0	0	0	5.7	3.7
<i>Cryptocyclops bicolor bicolor</i> (Sars)	0	0	0	0	0	11.4	6.2
<i>Microcyclops varicans</i> (Sars)	0	0	2.4	0	0	0	0
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	0	0	0	0	0	11.4	7.4
Harpactiformes							
<i>Canthocamptus staphylinus staphylinus</i> (Jurine)	0	0	2.4	—	—	0	—
<i>Paracamptus schmeili</i> (Mrazek)	100	(б)	2.4	—	—	2.6	—
<i>Bryocamptus vej dovskyi</i> (Mrazek)	50	(б)	2.4	—	—	0	—
<i>B. (Rheocamptus) zschokkei komi</i> Borutzky	50	(б)	2.4	—	—	0	—
<i>B. (Arcticocamptus) arcticus</i> (Lilljeborg)	0	0	9.8	—	—	0	—
<i>B. (A.) krochini</i> Borutzky	100	(б)	0	—	—	2.6	—
<i>Maraenobiotus insignipes</i> (Lilljeborg)	0	0	4.9	—	—	7.7	—
<i>Neomrazekiella nordenskjoeldi nordenskjoeldi</i> (Lilljeborg)	0	0	7.3	—	—	0	—
<i>N. northumbrica trisetosa</i> Schmeil	50	(б)	2.4	—	—	0	—
<i>Moraria duthiei</i> (Scott)	100	(б)	9.8	—	—	0	—
<i>Moraria schmeili</i> VanDouwe	100	(б)	2.4	—	—	5.1	—
<i>Epactophanes richardi</i> Mrazek	0	0	2.4	—	—	2.6	—

Сходство фаун кладоцер между двумя регионами оказалось таким же — 40.4% (21 общий вид из 52, без учета подвидов, табл. 2).

Таблица 2. Частота встречаемости видов клadoцер в исследуемых водоемах: обозначения как в табл. 1.

Виды	EL		EWB	SLL		SSL	
	1(2)	2(59)	1=2(41)	1(4)	2(17)	1(35)	2(81)
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	100	86.5	0	75	23.5	22.9	18.5
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	50	5.8	0	0	0	25.7	14.8
<i>Sida crystallina orvita</i> Korovchinsky	-	-	-	0	0	5.7	2.5
<i>Limnosedia frontosa</i> Sars	100	84.6	0	0	0	5.7	3.7
<i>Latona setifera</i> (O.F. Müller)	0	0	0	0	0	2.9	1.2
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	0	0	0	0	0	5.7	3.7
<i>Diaphanosoma pseudodubium</i> Korovchinsky	0	0	0	0	0	2.9	2.5
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	0	0	43.9	0	0	22.9	12.3
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	0	0	14.6	0	0	20.0	11.1
<i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch)	0	0	0	0	0	2.9	1.2
<i>Simocephalus expinosus</i> (De Geer)	0	0	0	0	0	2.9	1.2
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	50	(b)	2.4	0	0	14.3	8.6
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller)	0	0	0	0	0	8.6	3.7
<i>Daphnia pulex</i> Leydig	50	1.9	56.1	0	0	0	0
<i>Daphnia pulicaria</i> Forbes	0	0	2.4	0	0	0	0
<i>Daphnia cristata</i> Sars	100	48.1	0	0	0	17.1	16.0
<i>Daphnia longiremis</i> Sars	100	90.3	0	0	0	0	0
<i>Daphnia</i> cf. <i>longispina</i> O.F. Müller	100	48.1	0	0	0	22.9	12.3
<i>Daphnia galeata</i> Sars	100	59.6	0	25	23.5	14.3	11.1
<i>Daphnia cucullata</i> Sars	50	7.7	0	0	0	0	0
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	50	13.5	4.9	0	0	22.9	13.6
<i>Picripleuroxus striatus</i> (Schoedler)	0	0	0	0	0	2.9	2.5
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller)	0	0	0	0	0	2.9	1.2
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller)	0	0	0	0	0	17.1	9.9
<i>Alonella excisa</i> (Fischer)	0	0	2.4	0	0	37.1	27.2
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg)	0	0	0	0	0	20.0	8.6
<i>Alonella nana</i> (Baird)	0	0	2.4	0	0	17.1	8.6
<i>Chydorus</i> cf. <i>sphaericus</i> (O.F. Müller)	100	100	80.5	50	17.6	85.7	54.3
<i>Chydorus ovalis</i> Kurz	0	0	2.4	0	0	0	0
<i>Chydorus</i> cf. <i>biovatus</i> Frey	0	0	0	0	0	5.7	2.5
<i>Anchistropus emarginatus</i> Sars	0	0	0	0	0	2.9	1.2
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	50	15.3	4.9	0	0	40.0	24.7
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)	50	3.8	0	0	0	0	0
<i>Alona rectangularis</i> Sars	50	(b)	0	0	0	34.3	18.5
<i>Alona costata</i> Sars	0	0	0	0	0	8.6	3.7
<i>Alona guttata</i> Sars	0	0	22.0	0	0	2.9	1.2
<i>Alona</i> sp.	0	0	7.3	0	0	0	0
<i>Alona intermedia</i> Sars	50	(b)	0	0	0	0	0
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	50	1.9	0	25	5.9	28.6	13.6
<i>Acroperus angustatus</i> Sars	0	0	0	0	0	8.6	9.9
<i>Alonopsis elongata</i> (Sars)	100	21.2	0	0	0	2.9	1.2
<i>Camptocercus fennicus</i> Stenroos	0	0	0	0	0	5.7	2.5
<i>Camptocercus rectirostris</i> Sars	0	0	0	0	0	2.9	2.5
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	0	0	0	0	0	14.3	7.4
<i>Leydigia leydigi</i> (Schoedler)	50	(b)	0	0	0	0	0
<i>Ilyocryptus acutifrons</i> Sars	50	(b)	0	0	0	0	0
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars	0	0	0	0	0	31.4	17.3
<i>Ophryoxus gracilis kolymensis</i> Smirnov	-	-	-	0	0	14.3	9.9
<i>Streblocerus serricaudatus</i> (Fischer)	0	0	0	0	0	14.3	7.4
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	100	3.8	0	0	0	17.1	7.4
<i>Bosmina</i> (<i>Eubosmina</i>) cf. <i>longispina</i> Leydig	100	98.1	9.8	75	58.8	45.7	48.1
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linne)	50	3.8	26.8	0	0	37.1	21.0
<i>Bythotrephes crassicaudus</i> Lilljeborg	0	0	0	0	0	2.9	1.2
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	100	40.4	0	0	0	0	0

Заполярная клadoцерная фауна в центральной Сибири оказывается, согласно подсчетам О.П. Дубовской с соавторами (2010), богаче по числу видов, чем в Европейской части России. Это может быть связано с тем, что исследуемый Сибирский регион находится на границе между Западно- и Восточно-Палеарктической фаунистическими провинциями (Коровчинский, 2004), где может быть смешение и перекрытие ареалов таксонов, типичных для этих провинций. (Это следует иметь в виду и при сравнении фаун копепод.) Так, в Сибирском регионе мы нашли (табл. 2) *S. crystallina orvita*, *D. pseudodubium*, *O. gracilis kolymensis*, *C.* cf. *biovatus* из Восточной Сибири и Дальнего Востока (Коровчинский, 2004; Смирнов и др., 2007) и *Camptocercus fennicus*, населяющий северо-восток Европы (Смирнов и др., 2007).

Этот вид Э.А. Стрелецкая (2010) находила еще восточнее — в бассейне р. Анадырь. Там же ею был найден "Европейский" *Anchistropus emarginatus*, поэтому его находка в более западном Сибирском регионе (табл. 2) вполне ожидаема. Тем не менее, некоторые наши находки расширяют ареал некоторых видов и подвидов.

Благодарим Л.А. Степанову, В.Р. Алексеева, А.А. Котова, Н.М. Коровчинского, Н.Н. Смирнова и А.Ю. Синева за помощь в определении некоторых видов и ценные комментарии. Работа частично поддержана грантом РФФИ 11-05-00246 и проектами СО РАН № 8, УрО РАН №№ 12-С-4-1011 и 12-4-7-004-АРКТИКА.

Список литературы

- Алексеев В.Р. Циклопиды (Cycloporiformes) / Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.-СПб.: Тов. науч. изд-ий КМК, 2010. С. 328–376.
- Барановская В.К. Crustacea // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л.: Наука, 1978. С. 174–177.
- Дубовская О.П., Котов А.А., Коровчинский Н.М., Смирнов Н.Н., Синева А.Ю. Зоопланктон озер отрогов плато Путорана и прилегающих территорий (север Красноярского края) // Сибирский экол. журн. 2010. № 4. С. 571–608.
- Коровчинский Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Тов. науч. изд-ий КМК, 2004. 410 с.
- Смирнов Н. Н., Коровчинский Н. М., Котов А. А., Синева А. Ю. Систематика Cladocera: современное состояние и перспективы развития / Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология: матер. всеросс. школы-конференции, ИББВ им. И.Д. Папанина. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 5–73.
- Степанова Л.А. Каляниды (Calaniformes) / Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.-СПб.: Тов. науч. изд-ий КМК, 2010. С. 284–327.
- Стрелецкая Э.А. Обзор фауны коловраток (Rotatoria), ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих ракообразных (Copepoda) бассейна р. Анадырь // Сибирский экол. журн. 2010. № 4. С. 649–662.
- Сушеня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника, 1986. 160 с.
- Фефилова Е.Б., Алексеев В.Р. Гарпактициды (Harpacticiformes) / Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.-СПб.: Тов. науч. изд-ий КМК, 2010. С. 377–422.
- Фефилова Е.Б., Кононова О.Н., Дубовская О.П., Хохлова Л.Г. Современное состояние зоопланктона системы озер Большеземельской тундры // Биология внутренних вод. 2012. № 4.
- Illies J. Limnofauna Europaea. Stuttgart; N. Y.; Amsterdam: Gustav Fischer Verlag, 1978. 532 p.
- O'Brien, W.J., M. Barfield, N. D. Bettez, G. M. Gettel, A. E. Hershey et al. Physical, Chemical, and Biotic Effects on Arctic Zooplankton Communities and Diversity // Limnol. Oceanogr. 2004. 49 (4, part 2). P. 1250–1261.

БАЙКАЛЬСКИЕ ГАММАРИДЫ В ИРИКЛИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Е.И. Филинова

Саратовское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», г. Саратов, ул. Чернышевского, 152, e.filinowa@yandex.ru

Ириклинское водохранилище — горно-равнинное, создано в 1960 г. в верхнем течении р. Урал. В соответствии с принятым районированием в нем выделяют 7 плесов. В затопленных устьях притоков образовались заливы, наиболее крупные из них — Таналькский и Суундукский. Годовая сработка уровня относительно большая — от 3 до 6 м. Гидрохимический режим весьма неустойчив и в значительной мере зависит от питания водоема водами различного генезиса в разные сезоны. Водообмен происходит один раз в год, как в озере слабой проточности. (Соловых и др., 2003; Килякова, Лысенко, 2007).

Гаммариды в Ириклинском водохранилище в начальный период его существования были представлены двумя видами известными для данного региона: редко встречаемым *Iphigenella acanthopoda* Sars, 1896, и вселенными в 1961–1964 гг. из озер Омской области *Gammarus lacustris* Sars, 1863 (Грандилевская-Дексбах, 1968, Грандилевская-Дексбах, Шилкова, 1971). В 1973–1976 гг. из Посольского сора оз. Байкал в Ириклинское водохранилище были интродуцированы чужеродные виды гаммарид *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Micruropus possolskii* Sowinsky, 1915. В глубоководную часть Соленого плеса, граничащего с Танальк — Суундукским и Приплотинным плесами, было выпущено 6.3 млн. экз. байкальских эндемиков. Сообщалось об обнаружении в 1975 г. взрослых особей *G. fasciatus* и молоди в 40 км от места посадки, в 1978 значительное количество рачков было обнаружено в Соленом плесе, видовая принадлежность не указывалась (Грандилевская-Дексбах и др., 1978).

В результате исследований, проведенных нами на Ириклинском водохранилище в 2009–2010 гг., байкальские гаммариды *G. fasciatus* были зарегистрированы в Суундукском заливе и в Приплотинном плесе, расположенных в нижней зоне водохранилища, встречаемость составляла 3%, численность и биомасса — менее 1% от соответствующих показателей всего зообентоса. На тех же участках были идентифицированы единичные особи и других интродуцированных в водохранилище высших ракообразных: *M. possolskii* и *G. lacustris*. Гаммариды чаще встречались в дночерпательных пробах, отобранных на участках с глубиной до 3 м, заросших прибрежноводной и погруженной высшей водной растительностью (ВВР) (Филинова, 2011а, б).

Мониторинговый отбор проб донной фауны продолжен нами на Ириклинском водохранилище в 2011 г. на станциях, расположенных в литорали и профундали по поперечным трансектам в 4-х плесах и 2-х заливах. Исследуемые участки расположены вниз по течению по продольному профилю водохранилища в последовательности: Чапаевский, Софинский, Танальк — Суундукский плесы, Таналькский и Суундукский заливы, Приплотинный плес.

Байкальские гаммариды *G. fasciatus* и *M. possolskii*. были зарегистрированы в Софинском и Приплотинном плесах, в Таналькском и Суундукском заливах. Плеса и заливы, в которых обнаружены акклиматизанты, уда-

лены от верховьев водохранилища, подверженных влиянию сточных вод из расположенного выше по течению резервуара-отстойника Магнитогорского металлургического комбината.

G. fasciatus в плесах встречался в 2% проб, в заливах — в 58%. В заливах на глубине до 2.5 м на биотопах песчанистого ила, заиленного мелкого песка и мелкого песка с наилком, заросших тростником, роголистником, рдестами и повойничком, встречаемость *G. fasciatus* равнялась 100%. Максимальные скопления рачков *G. fasciatus* имели место в Суундукском заливе у правого берега. На данном участке в июле на глубине 1.5–2 м среди придонных подушек нитчатых водорослей, численность в отдельных пробах достигала 1860 экз./м², биомасса — 6.82 г/м². В этот период зарегистрированы половозрелые самки и большое количество молоди. В пробах на незаросших участках этот вид встречался случайно (менее 3%).

M. possolskii на плесах регистрировали с частотой встречаемости около 10%, в заливах — около 32% в равной степени на заросших и свободных от растительности донных грунтах на глубине до 6 м.

В весенне-летний период в дночерпательных пробах, отобранных в профундали плесов на глубине 15–26 м, гаммариды не встречались. В осенних пробах взрослые особи байкальских гаммарид были обнаружены в профундали заливов, на глубине 9–13 м на илистом грунте с фрагментами разлагающихся макрофитов.

Проведенные исследования показали, что количественное развитие байкальских вселенцев в заливах значительно выше по сравнению с плесами (табл. 1). На плесах численность байкальских гаммарид составляла около 1% от всего зообентоса, биомасса — менее 1%. В заливах рассматриваемые количественные показатели составляли около 20% от всего зообентоса, преимущественно за счет развития *G. fasciatus*.

Таблица 1. Средние показатели численности (экз/м²) / биомассы (мг/м²) гаммарид в плесах и заливах Ириклинского водохранилища в 2011 г.

Виды	Софинский плес	Приплотинный плес	Суундукский залив	Таналыкский залив
<i>G. fasciatus</i>	ед	ед	730/2.33	620/1.48
<i>M. possolskii</i>	100/0.09	10/0.05	180/1.02	10/0.02

Анализ пространственного распределения в Ириклинском водохранилище *G. fasciatus* и *M. possolskii* позволяет сделать вывод о предпочтительном заселении байкальскими гаммаридами мелководных биотопов (табл. 2), что соответствует занимаемой ими экологической нише в историческом ареале (Грезе, 1951; Бекман, 1962). Распространение в водохранилище наиболее массового из натурализовавшихся видов — *G. fasciatus* локально и ограничивается участками заросшими ВВР.

Таблица 2. Средние показатели численности (экз/м²) / биомассы (мг/м²) гаммарид на мелководных и глубоководных участках заливов в Ириклинском водохранилище в 2011 г.

Виды	Суундукский залив			Таналыкский залив		
	Левый берег	Русло	Правый берег	Левый берег	Русло	Правый берег
<i>G. fasciatus</i>	680/1.94	400/0.6	940/4.12	920/2.52	160/0.18	860/1.46
<i>M. possolskii</i>	400/2.12	0	140/0.94	20/0.06	0	0

Следует отметить, что площадь мелководий в исследуемом водоеме по сравнению с равнинными озерами и водохранилищами, в которые успешно интродуцировали байкальских гаммарид (Щербина, 2002; Березина, 2004; Матафонов и др., 2005 и др.) невелика. Преимущественно отвесный характер берегов плесов (за исключением двух верхних) определяет преобладание глубоководных участков, глубиной 20–30 м. Мелководные биотопы большей частью тянутся прерывистой узкой полосой вдоль береговой линии. Именно поэтому распространение в плесах Ириклинского водохранилища двух видов байкальских бокоплавов довольно ограничено.

В заливах более пологие берега, по сравнению с плесами, обеспечивают наличие мелководных массивов, освоенных байкальскими интродуцентами. Известно, что в результате зимней сработки урвня в Ириклинском водохранилище мелководья осушаются и промерзают, это ограничивает их зарастание ВВР. Следовательно, формирование предпочтительных для *G. fasciatus* заросших биотопов в значительной степени зависит от режима эксплуатации этого водоема — накопителя.

Одним из лимитирующих факторов распространения байкальских гаммарид в верхнем, менее глубоком, из исследованных плесов может являться высокий уровень загрязнения токсическими веществами верховьев водохранилища (Килякова, Лысенко, 2007).

Очевиден факт натурализации в Ириклинском водохранилище байкальских гаммарид *G. fasciatus* и *M. possolskii*. Пространственное распределение байкальских вселенцев в донных биотопах в значительной степени ограничено морфометрическими особенностями ложа и нестабильным водным режимом водоема-реципиента.

Список литературы

- Бекман М.Ю. Экология и продукция *Micrurus possolskii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Труды Лимнологического института (Сибирское отделение Академии наук СССР) 1962. Т. 2, ч. 1. С. 141–155.
- Березина Н.А. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы / Биологические инвазии в водных инвазивных экосистемах: 2004. Т-во науч. Изд. КМК. С. 254–268.
- Грандильевская-Дексбах М.Л. Вселение и акклиматизация кормовых беспозвоночных в водоемах Урала. / Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Изд – во «Наука». 1968. С. 195–197.
- Грандильевская-Дексбах М.Л., Шилкова Е.В. Донная фауна и питание рыб Ириклинского водохранилища // Труды Уральского отделения Сибирского научно – исследовательского института рыбного хозяйства. Т. 8. 1971. С. 55–70.

- Грандилевская-Дексбах М. Л., Еременко А.Р., Шилкова Е.В. Акклиматизация мизид и других кормовых для рыб беспозвоночных в Ириклинском водохранилище // Гидробиологический журнал. 1978. Т. XIV, № 6. С. 28–33.
- Грезе В.Н. Байкальские элементы фауны как акклиматизационный фонд // Труды Всесоюзного гидробиологического общества. 1951. Т. 3. С. 221–226.
- Килякова Ю.В., Лысенко А.А. Экологическое состояние Ириклинского водохранилища // Научный журнал КубГАУ. 2007. № 33 (9). С. 1–11.
- Матафонов Д.В., Итигилова М.Ц., Камалтынов Р.М., Фалейчик Л.М. Байкальский эндемик *Gmelinoides fasciatus* (Micropodida, Gammaroidea, Amphipoda) в озере Арахлей // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, №3. С. 321–329.
- Соловых Г.Н., Раимова Е.К., Осадчая Н.Д., Фабарисова Л.Г., Никитина Л.П. / Гидробиологическая характеристика Ириклинского водохранилища. Екатеринбург. 2003. 180 с.
- Филинова Е.И. О распространении байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в крупных водохранилищах нижней Волги и Урала // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии - Материалы II международной научной конференции Улан-Уде (Россия), 20–25 июня 2011 г. Улан-Уде. 2011. Т. 2. С. 246–247.
- Филинова Е.И. Закономерности распределения зообентоса в Ириклинском водохранилище // Материалы III Международной научно-практической конференции «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов» памяти Ю.М. Матарзина, 17–20 мая 2011 г. Пермь. 2011. С. 125–129.
- Щербина Г.Х. Роль массовых видов – вселенцев в повышении продуктивности верхневолжских водохранилищ // Актуальные проблемы водохранилищ. Всероссийская конференция 2002г., Борок, Россия: Тез. докл. Ярославль. 2002. С. 305–306.

ГАММАРИДЫ ПОЙМЕННЫХ УЧАСТКОВ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Е.И. Филинова, Е.Э. Сони́на

Саратовское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», г.Саратов, ул.Чернышевского, 152,
e.filinowa@yandex.ru eesonina@rambler.ru

До зарегулирования стока р. Волги на мелководных участках затонов в районе г. Саратова А.Л. Бенингом (1924) в бентосе были зарегистрированы единичные находки гаммарид *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) и *Pontogammarus abbreviatus* (Sars, 1894). В мелководных протоках и поймах средней зоны Волгоградского водохранилища фауна высших ракообразных впервые довольно подробно исследовалась на 10 году его существования Н.С. Гудковой и Е.Р. Панфиловой (1973). Из десяти известных к тому времени для Волгоградского водохранилища видов гаммарид (Белявская, 1969; Вьюшкова, Белявская, 1971) в донной фауне пойменных участков были зарегистрированы пять: *D. haemobaphes*, *Pontogammarus obesus* (Sars, 1896), *P. sarsi* (Sowinsky, 1898), *P. abbreviatus*, *Pandorites platychaetis* (Sars, 1896). Наибольшая частота встречаемости была характерна для трех первых из указанных видов (соответственно 10,5, 7 и 5%). Исследователи регистрировали отсутствие гаммарид в дночерпательных пробах на глубине менее 0,5 м и отмечали значительное скопление беспозвоночных данной группы на той же глубине среди зарослей высшей водной растительности (ВВР) и коряг (Гудкова и др., 1970; Гудкова, Панфилова, 1973).

К началу 1980 гг. по нашим данным (Нечваленко, Филинова, 1983) в зообентосе пойменных участков наиболее встречаемыми оставались три вида гаммарид: *D. haemobaphes*, *P. obesus*, *P. sarsi* (частота встречаемости каждого из них — около 5%). Рачки вида *P. abbreviatus* зарегистрированы единично. Среди зарослей ВВР были впервые обнаружены несколько экземпляров *D. caspius* (Pallas, 1771) и *P. robustoides* (Sars, 1894). Численность гаммарид на разных типах грунтов изменялась от 7 до 400 экз./м², биомасса — от 0,01 до 1,91 г/м² и составляла от 1 до 4% этого показателя мягкого зообентоса, а с учетом моллюсков менее 1%. В прирусловой пойме численность гаммарид в среднем равнялась 300 экз./м², в заостровном мелководье — 80 экз./м², в удаленных от русла участках поймы — 25 экз./м², биомасса соответственно — 1,2 г/м²; 0,79 г/м² и 0,15 г/м². На основании анализа материалов дночерпательных проб традиционно считалось, что фауна гаммарид пойменных мелководий Волгоградского водохранилища обеднена по сравнению с русловой частью, а показатели видового обилия и количественного развития этой группы донных беспозвоночных уменьшаются по мере продвижения вглубь поймы (Константинов, 1970, 1975; Нечваленко, 1974; Филинова, 1986, 1989).

Специальных исследований гаммарид в зарослях водных растений р. Волги не проводилось. Изучая Волгу до зарегулирования, А.Л. Бенинг отмечал, что «... характерной чертой реки Волги является полное отсутствие на всем ее нижнем течении и отчасти в среднем... какой-либо ... водной растительности»¹ (Бенинг, 1924, стр.122). Характеризуя биоценоз зарослей русла Верхней и Средней Волги, он отмечал «чрезвычайно большое разнообразие его обитателей», однако бокоплавов в списках обнаруженных здесь гидробионтов нет. В дельте Волги, в биоценозе «илистого грунта с ракушей и водной растительностью» были найдены *D. haemobaphes* и *Gammarus obesus*, средняя численность их составила по 1 экземпляру на 0,1 м² (Бенинг, 1924).

После зарегулирования р. Волги, долгое время мелководья Волгоградского водохранилища не зарастали ВВР, к началу 1970 гг. площадь зарослей достигала всего 0,9% от общей площади водного зеркала водохранилища (Экзерцев, 1978). В конце 1960 гг. в обрастаниях макрофитов был зарегистрирован один вид гаммарид — *D. haemobaphes*, обитающий на роголистнике. На рдестах курчавом и блестящем, рогозе узколистом и стрелолисте бокоплавов в этот период не были обнаружены (Константинов, 1971). В начале 1970 гг. этот вид уже

¹ — курсив автора.

встречался на рогозе, тростнике, роголистнике, сусаке зонтичном и рдестах. Средняя численность *D. haemobaphes* составляла более 60 экз./м², а биомасса — около 0.4 г/м² (Кондратьев, 1979).

В течение последующего десятилетия зарастание мелководий происходило достаточно быстро: пойменные участки верхней зоны зарастали на 15–40%, средней — 11–38% (Закора, Синицина, 1983). К концу 1970 гг. в качестве доминирующих видов гаммарид в зооперифитоне макрофитов отмечены *D. haemobaphes* (средняя численность на участке в районе г. Саратова — 473 экз./м² поверхности растения), *P. obesus* (172 экз./м²) и *Ch. ischnus* (Stebbing, 1898) (16 экз./м²). Гаммариды составляли более 25% от общей численности и 10% от общей биомассы зооперифитонных организмов (Волгоградское водохранилище ..., 1977).

Фауну гаммарид пойменных участков Волгоградского водохранилища исследовали в 1999–2011 гг. Анализировали материалы 240 дночерпательных и 145 скребковых проб зообентоса, отобранных по общепринятой в гидробиологии методике. Материалом для исследования гаммарид в зарослях ВВР послужил анализ около 250 проб зооперифитона, методика отбора проб описана в предыдущих работах (Сонина, Малинина, 2011). Проведенные гидрботанические исследования позволили пересчитать полученные показатели количественного развития гаммарид не только на килограмм фитомассы, но и на единицу площади дна (Сонина, Филинова, 2011).

В период исследований на пойменных участках наиболее распространенные прежде в зообентосе виды гаммарид — *D. haemobaphes*, *P. obesus*, *P. sarsi* встречены единично. Так же единично за весь период исследования зарегистрированы *Pandorites platychaeir*, а *Ch. ischnus* в пробах отсутствовали. Фитофильные рачки *D. caspius* и *P. robustoides* встречались более, чем в 20% дночерпательных проб. Впервые обнаруженные в Волгоградском водохранилище в 1999 г. *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars, 1894) широко распространились в мелководных участках пойм (Филинова, Малинина, Шляхтин, 2006). На разных типах грунтов этот вид встречался в 10–36% проб. *Stenogammarus dzjubani* Mordukhay Boltovskoy et Ljakhov, 1972, регистрировавшийся только в открытом водохранилище (Филинова, 2003), был обнаружен и на пойменных участках. Начиная с 2006 г. регистрировали виды, не встречавшиеся ранее — *P. crassus* (Sars, 1894), *D. villosus* (Sowinsky, 1894), *D. bispinosus* Martynov, 1925, *Turcogammarus aralensis* (Uljanin, 1874).

На пойменных участках гаммариды составляли в среднем по численности около 40% всех высших ракообразных, около 7% мягкого зообентоса и 1% всего зообентоса с учетом моллюсков, по биомассе соответственно 50, 10 и 1%. Максимальные количественные показатели развития гаммарид зарегистрированы среди разреженных зарослей погруженных макрофитов за счет фитофильных видов *D. caspius*, *P. robustoides* и *Ch. warpachowskyi*, минимальные — на заросших биотопах (табл. 1).

Таблица 1. Распределение гаммарид в донных биоценозах пойменных участков Волгоградского водохранилища (данные 2004 г.)

Участки	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²
Шумейский затон		
Открытые	150	0.51
Слабозаросшие	270	0.95
Заросшие	30	0.06
Анисовская пойма		
Открытые	20	0.07
Слабозаросшие	60	0.23
Заросшие	5	0.01
Прирусловая пойма		
Открытые	140	0.15
Слабозаросшие	300	0.34

В настоящее время мелководья Волгоградского водохранилища сильно зарастают ВВР: прибрежно-водная высшая водная растительность занимает около 24 тыс. га, а погруженная — 61 тыс. га (Шашуловский, Мосияш, 2010, Сонина, 2012), что сильно изменяет гидрологический, гидрохимический режим, трофность литорали.

В зооперифитоне зарослей ВВР *D. haemobaphes* и *P. obesus* нами были встречены за весь период только дважды — в зарослях рдеста пронзеннолистного на мелководьях выше Саратова и в заливе Мочаги, рачки *Ch. ischnus* в пробах зооперифитона не были обнаружены. Всего в зарослях водных растений было идентифицировано 10 видов гаммарид. Чаще других встречался *D. caspius* — в 39% проб, реже — *P. robustoides* — в 25% проб. По количественным показателям развития на прибрежной растительности доминировал *P. robustoides* (43% по численности и 70% по биомассе), значительную долю составляли *D. caspius* (Pallas, 1771) и *D. villosus* (47% численности и 27% биомассы всех амфипод). На погруженной растительности доминирующим видом оказался *D. caspius* (39% общей численности и 62% биомассы гаммарид). Значительного развития достигали *P. robustoides* и *Ch. warpachowskyi* (24% и 27% соответственно).

Анализируя количественное развитие бокоплавов в зарослях разных видов водных растений, можно отметить безусловное предпочтение ими придонных «подушек» элодеи и побегов роголистника с сильно рассеченными листьями (табл. 2, 3). Причем, среди стеблей элодеи более четверти всех обнаруженных амфипод — ювенильные стадии ракообразных, практически не встреченные на прибрежно-водных растениях. Наши предыдущие исследования (Сонина, Филинова, 2011) показали, что бокоплав *D. caspius* предпочитает побеги роголистника в смешанных зарослях и при наличии других водных растений. Значительные количественные показатели

развития гаммарид зарегистрированы в зарослях ежеголовника. Для этого растения характерно густое стояние мягких, с рыхлой паренхимой стеблей, на которых оседает значительное количество взвесей. Кроме того, заросли ежеголовника, как правило, произрастают на больших глубинах (более 1 м) и их обитатели менее подвержены колебаниям уровня воды, чем гидробионты зарослей других прибрежно-водных растений.

Таблица 2. Количественные показатели гаммарид в зарослях водных растений в Волгоградском водохранилище

Виды водных растений	Количество видов	Численность		Биомасса	
		экз./кг	экз./м ²	г/кг	г/м ²
<i>Typha angustifolia</i> L.	5	16±4	51±14	0.2±0.05	0.6±0.2
<i>Sparganium erectum</i> L.	2	164±93	365±207	1.2±1.1	2.6±2.3
<i>Schoenoplectus lacustris</i> L.	1	8±5	6±4	0.03±0.02	0.02±0.01
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	9	613±127	165±34	2.06±0.41	0.55±0.11
<i>P. crispus</i> L.	2	747±162	95±21	1.13±0.29	0.14±0.04
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	4	3092±879	256±73	8.1±2.9	0.7±0.2
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	5	3486±1601	105±48	3.7±1.7	0.11±0.05
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	4	6819±2304	1239±419	7.4±2.3	1.3±0.4

Таблица 3. Средняя численность (экз./м²) / биомасса (мг/м²) видов гаммарид в зарослях водной растительности

Виды	<i>T. angustifolia</i>	<i>P. perfoliatus</i>	<i>M. spicatum</i>	<i>C. demersum</i>	<i>E. canadensis</i>
<i>P. robustoides</i>	24.0 / 338.7	36.3 / 208.6	1.3 / 6.9	23.2 / 53.1	109 / 210.3
<i>P. obesus</i>	-	2.7 / 15.6	-	-	-
<i>P. crassus</i>	1.6 / 11.33	-	-	-	-
<i>D. caspius</i>	14.2 / 49.8	44.4 / 218.1	33.4 / 81.8	199 / 600.3	305 / 654.6
<i>D. villosus</i>	4.3 / 2.72	7.6 / 21.9	1.7 / 6.1	-	21 / 66.1
<i>D. haemobaphes</i>	-	1.8 / 16.2	-	-	-
<i>D. bispinosus</i>	-	0.6 / 11.3	-	-	-
<i>Ch. warpachowskyi</i>	-	15.1 / 26.1	0.3 / 0.06	1.8 / 5.7	479 / 336.6
<i>Turcogammarus aralensis</i>	0.9 / 33.04	1.2 / 5.08	1.9 / 9.9	0.8 / 2.1	-
<i>Stenogammarus dzjubani</i>	-	1.3 / 5.6	-	-	-
<i>Gammaridae</i> juv.	6.0 / 1.12	54.9 / 25.5	66.6 / 5.7	31.4 / 8.1	326 / 78.4

В настоящее время в зооперифитоне макрофитов гаммариды составляют около 0.1–0.2% от общей численности и 4–5% от общей биомассы. В среднем количественные показатели развития гаммарид за исследуемый период: в прибрежной растительности — 68 экз./м², 0.63 г/м², в погруженной растительности — 241 экз./м², 0.45 г/м².

Таким образом, в настоящее время, в результате проникновения Понто-Каспийских вселенцев, список видов фауны гаммарид пойменных участков Волгоградского водохранилища расширился до 11. Произошла смена доминирующих видов: широко распространенные прежде на всей площади водохранилища и доминировавшие на пойменных мелководьях *D. haemobaphes*, *P. obesus* и *P. sarsi* вытеснены фитофильными — *D. caspius*, *P. robustoides* и *Ch. warpachowskyi*, что может быть связано с увеличением зарастания мелководий водной растительностью. Заросшие ВВР участки поймы характеризуются минимальными количественными показателями развития гаммарид в зообентосе и высокими количественными показателями развития в зооперифитоне.

Список литературы

- Белявская Л.И. Количественная характеристика основных групп зообентоса Волгоградского водохранилища в 1964–1966 гг. // Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1969. С. 26–31.
- Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратов отд. ГосНИОРХ. Т. 10. Саратов, 1971. С. 93–106.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги / Монографии Волж. Биол. Станции Саратов. Общ. Естествоисп. № 1. Саратов, 1924. 398 с.
- Волгоградское водохранилище (население, биологическое продуцирование и самоочищение) / Под ред. проф. Константинова А.С. Изд-во Саратов. ун-та, 1977. 222 с.
- Гудкова Н.С. Фауна и экология высших ракообразных Волгоградского водохранилища // Фауна Волгоградского водохранилища и влияние на нее загрязнения. Изд-во Саратовского ун-та. 1967. С. 36–40.
- Гудкова Н.С., Седаева А.И., Мельникова Н.Г. Фауна высших ракообразных в Волге выше и ниже Саратова / Труды комплексной экспедиции Саратовского университета по изучению Саратовского и Волгоградского водохранилищ. 1970. вып. 1. С. 96–100.
- Гудкова Н.С., Панфилова Е.Р. Фауна высших ракообразных мелководий Волгоградского водохранилища // Труды комплексной экспедиции Саратовского университета по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Изд – во Саратов. ун-та. Саратов. Вып. 6, 1973. С. 110–113.
- Загора Л.П., Сеницына Е.М. Морфологическая характеристика и зарастаемость мелководной зоны Волгоградского водохранилища // Характеристика мелководной зоны Волгоградского водохранилища и перспективы её использования в рыболовных целях: Сб. науч. тр. Л.: Промрыбвод, 1983. Вып. 199. С. 4–15.
- Константинов А.С. Видовой состав и количественная характеристика макрозообентоса придаточных водоемов Волги у Саратова в 1966–1968 гг. // Труды комплексной экспедиции Саратовского университета по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Изд-во Саратов. ун-та. Саратов. Вып. 1, 1970. С. 40–50.

- Константинов А.С. Зооперифитон Волгоградского водохранилища в районе Саратова // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. Т.10. Саратов, 1971. С. 79–92.
- Константинов А.С. Зообентос Волги выше и ниже Саратова в 1968 году // Труды комплексной экспедиции Саратовского университета по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Изд. – во Саратов. ун – та. Саратов. Вып. 4, 1975. С. 64 – 71.
- Кондратьев Г.П. К фауне обрастаний Волгоградского водохранилища в 1974-1975 гг. // Тр. компл. эксп. Саратов. ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Саратов: изд-во СГУ, 1979. Вып. 8. С. 51–55.
- Нечваленко С.П. Донная фауна мелководий Волгоградского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ, 1974, Л., т. 89. С. 188–194.
- Нечваленко С.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ, 1976, т. 14. С. 83–93.
- Нечваленко С.П. Донная фауна // Рыбохозяйственное освоение и биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1980. С. 93–105.
- Нечваленко С.П., Филинова Е.И. Зообентос мелководной зоны Волгоградского водохранилища // Характеристика мелководной зоны Волгоградского водохранилища и ее использование в рыболовных целях. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, Л., 1983, вып. 199. С. 59–75.
- Сонина Е.Э., Малинина Ю.А. Зоопланктон и зооперифитон зарослей высшей водной растительности крупного равнинного водохранилища // Экологические проблемы пресноводных водоемов России. Всерос. научн. конф. с междунар. участием, посв. 80-летию Татарского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ». СПб, 2011. С. 339–343.
- Сонина Е.Э., Филинова Е.И. *Dikerogammarus caspius* (Pallas) в Волгоградском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2011, № 1. С. 91–104.
- Филинова Е.И. Зообентос мелководий Волгоградского водохранилища в условиях эвтрофирования // Влияние загрязнений на биопродуктивность некоторых волжских водохранилищ. Сб. научных трудов ГосНИОРХ, вып.257, 1986. С. 21–27.
- Филинова Е.И. Зообентос мелководий как один из факторов, определяющих уровень рыбопродуктивности волжских водохранилищ // Пути рационального использования волжских водохранилищ. Сб. научных трудов ГосНИОРХ, вып. 303, 1989. С. 108–118.
- Филинова Е.И. Структурно-фаунистическая характеристика и динамика зообентоса Волгоградского водохранилища. Дисс. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. 2003. 192 с.
- Филинова Е. И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. № 3. 2008. С. 206–210. 25.
- Шашуловский В.А., Мосияш С.С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 250 с.
- Экзерцев В.А. Формирование растительности водохранилищ // Волга и ее жизнь. Л.: Наука. 1978. С. 204–221.

ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ КАК БИОИНДИКАТОРЫ В ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ И ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Л.А. Фролова

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Larissa.Frolova@mail.ru

В качестве индикаторных групп в палеоэкологических исследованиях на протяжении длительного времени используются диатомовые водоросли, пыльца растений, остатки высшей растительности. С недавнего времени становится все более востребованным использование в палеолимнологии и палеоэкологии в качестве зоологических индикаторов отдельных групп планктонных и бентосных организмов (Ostracoda, Cladocera, Chironomidae).

Цель данной работы — оценить возможности, преимущества, проблемы и перспективы использования группы Cladocera в составе зоотанатоценозов донных архивов озер как одного из биоиндикаторов в палеоэкологических исследованиях и палеореконструкциях абиотических условий прошлого.

Определяющим фактором сохранности фоссилизированных остатков Cladocera в глубоководных осадках является химический состав частей тела. Формирующий скелет Cladocera хитин представляет собой химически весьма инертный материал, но хитиновый покров с одной стороны различен по составу и включениям у разных видов и имеет различную толщину в разных местах тела, в результате степень сохранности отдельных видов и частей тела неодинакова. Внешне целостные хитиновые покровы планктонных ракообразных распадаются после смерти (или после процесса линьки) на разнообразные экзоскелетные части, такие как карапаксы, постабдомены, концевые коготки постабдомена, мандибулы, сегменты антенн (только Soropoda) и головные щиты (только Cladocera), определение по которым возможно провести до различных таксономических рангов (Rautio, 2001). Для палеолимнологических исследований наибольшую ценность представляют семейства Chydoridae (богатая видами группа бентосных Cladocera, преимущественно обитающих на дне или на макрофитах) и Bosminidae (планктонная группа), у которых хорошо сохраняются все скелетные компоненты (Hofmann, 1987). Остатки их обычно сохраняются в большом количестве и, как правило, отражают количественные соотношения и продукцию отдельных видов в реальном зоопланктонном сообществе с некоторыми оговорками. Представители не всех семейств сохраняются одинаково хорошо. К примеру, планктонные Daphniidae — ключевой компонент водной экосистемы, сохраняются не в полной мере, так как их экзоскелет слишком хрупкий, чтобы противостоять процессу разложения под воздействием микроорганизмов и грибов. В донных отложениях фоссилизированные остатки Cladocera представлены частями панциря, хвостовыми иглами, постабдоменальными коготками, мандибулами и эфиппиями.

Отбор проб для палеолимнологического или палеоэкологического анализа кладоцерных сообществ поверхностных донных отложений или коротких и длинных колонок грунта рекомендуется проводить в срединной (или наиболее глубокой) части озера. Эмпирическим путем на основе многочисленных исследований было

установлено, что остатки Cladocera с различных литоральных субстратов пассивно транспортируются от берега (например, благодаря наличию берегового уклона, ветровому волнению) и перемешиваются с остатками пелагических Cladocera (Frey, 1988). Таким образом, отложения, формирующиеся в центральной части озера, дополняются фоссилизированными остатками кладоцер, обитающих в различных частях озера на всевозможных субстратах. Более того, часто анализ кладоцерных сообществ с использованием палеолимнологических методик дает более полное представление о видовом составе ветвистоусых ракообразных в водоеме, чем регулярные многочисленные отборы проб в течение вегетационного сезона с использованием стандартных гидробиологических методик, т.к. в составе донных отложений представлены виды, обитающие в различные периоды вегетационного сезона. Такой метод составления представления о кладоцерных сообществах может быть рекомендован для удаленных, труднодоступных, слабоизученных водоемов, или водоемов имеющих очень короткий безледный период, как например для малоизученных арктических и субарктических водоемов, как, например, для малоизученных арктических и субарктических водоемов Восточной Сибири и Чукотки.

С другой стороны, часто анализ кладоцерных сообществ с использованием палеолимнологических методик дает более полное представление о видовом составе ветвистоусых ракообразных в водоеме, чем регулярные многочисленные отборы проб в течение вегетационного сезона с использованием стандартных гидробиологических методик, т.к. в составе донных отложений представлены виды, обитающие в различные периоды вегетационного сезона. Так, Д.Г. Фрей провел анализ состава кладоцерных сообществ на основе их фоссилизированных остатков в поверхностных донных отложениях пяти озер штата Висконсин, США, где традиционные мониторинговые исследования зоопланктонного сообщества интенсивно проводились на протяжении около 30. Он обнаружил, что все виды, кроме одного, выявленные с применением стандартной гидробиологической методики изучения зоопланктона, были отмечены также в поверхностных донных отложениях. Кроме того, в донных отложениях было отмечено еще 6 видов Cladocera, не обнаруженных в ходе интенсивной стандартной программы мониторинга. Такой метод составления представления о составе кладоцерного сообщества может быть рекомендован для удаленных, труднодоступных, слабоизученных водоемов, или водоемов имеющих очень короткий безледный период,

Количество видов, сохраняющихся в донных отложениях озер относительно невелико. Например, в наших исследованиях, при проведении комплексных гидрологических и палеолимнологических исследований 35 озер, расположенных в водосборном бассейне р. Анабар (между 71°50' и 73°39' с.ш. и 110°82' и 115°75' в.д.) в исследованных озерах было обнаружено 28 таксонов ветвистоусых ракообразных, преимущественно представителей семейства Chydoridae (Фролова, 2011). Не все таксоны могут быть легко идентифицированы до необходимого в исследованиях таксономического ранга. Систематика данной группы на сегодняшний день разработана не полностью, особенно на уровне видов, подвидов, форм (Смирнов, 2007). Таким образом, экологическим интерпретациям палеоэкологических данных по Cladocera препятствует таксономическая неоднозначность некоторых таксономических единиц (Frey, 1987).

Сложность использования Cladocera в качестве палеоиндикаторов на сегодняшний день состоит еще и в том, что нет единого, полного и общепризнанного «стандартного» руководства для определения этой группы, который мог бы использоваться как отправная точка для идентификации фоссилизированных остатков ветвистоусых ракообразных. Вместо этого каждый исследователь собирает по крупицам информацию по фоссилизированным остаткам Cladocera из различных литературных источников, таких как научные статьи, отчеты о научно-исследовательской работе, фаунистические резюме и иллюстрированные определительные ключи. Наиболее признанными и широко используемыми из них являются работы Н.Н. Смирнова (1971, 2007), Е.Ф. Мануйловой (1964), Д.Г. Фрейя (Frey, 1958, 1959, 1986), Д. Флесснера (Flössner, 2000).

Классические подходы устанавливают взаимосвязь между ископаемыми сообществами животных и условиями окружающей среды на основе наличия отдельных видов индикаторов. Однако существует общепризнанное заключение, сделанное исходя из многочисленных исследований фоссилизированных остатков Cladocera, что экологическая индикаторная ценность отдельных видов Cladocera вероятно невысока (Korhola, Rautio, 2001). С использованием идентификации отдельных видов, мы составляем представление об общей структуре и составе сообществ Cladocera. При интерпретации состава кладоцерных сообществ в озерных отложениях важно знать региональные взаимосвязи между составом сообществ Cladocera и среды их обитания в зависимости от окружающих экологических факторов, которые ответственны за современное распространение, изобилие и частоту встречаемости различных таксонов. Создание калибровочных баз данных, содержащих информацию о современных таксонах Cladocera из поверхностных отложений большого количества озер, распределенных вдоль экологического градиента интересующего нас параметра (e.g., pH, трофность) — это один из лучших и быстрых способов сбора информации о факторах окружающей среды, определяющих состав кладоцерных сообществ в озерах. С каждым образцом из поверхностных донных отложений, накапливается детальная информация касающаяся озера и его водосборного бассейна. Затем с использованием мультивариативного статистического анализа и специализированного пакета программ выделяются экологические параметры, наиболее значимо влияющие на состав кладоцерных сообществ.

Cladocera могут использоваться в палеоэкологических исследованиях для реконструкции различных условий прошлого (климатических параметров, трофности, глубины водоема и т.д).

Например, кладоцеры населяют различные биотопы в озерах, преимущественно встречаясь на границе между пелагической и прибрежной зонами, среди камней, песка, растительности и на мягких грунтах в литоральной зоне. Изменение пропорций между фоссилизированными остатками планктонных и литоральных ви-

дов можно использовать как индикатор изменений соотношений между мелководной и пелагической зонами водоема. Увеличение площади литоральной зоны по отношению к пелагической будет отражаться в увеличении представленности литоральных Cladocera, вслед за увеличением площади предпочитаемых ими биотопов (Korhola, Rautio, 2001). Но нужно осторожно интерпретировать соотношение представленности планктонных и литоральных видов кладоцера в донных отложениях, так как на это соотношение может влиять не только изменение площади водоема и его отдельных зон, но еще целый ряд дополнительных абиотических и биотических факторов.

Отдельные виды Cladocera проявляют предпочтения к определенному виду субстрата, на котором они обитают. Ветвистоусые ракообразные встречаются как в литоральной, так и в пелагической зонах водоема, в последней доминирующее положение занимают представители сем. Daphniidae и Bosminidae, тогда как на литорали доминируют представители сем. Chydoridae (Hann, 1989). По предпочитаемым биотопам можно выделить фитофильные виды, такие как *Pleuroxus truncates*, *Syda crystallina*, пелагофильные, как *Bosmina*, бентофильные, как *Rhynchotalona*, *Monospilus*, *Chydorus gibbus* и др. (Мануйлова, 1964). Большинство видов хидорид населяют заросли, где их биомасса во много раз больше биомассы на незаросших прибрежных участках, но есть отдельные виды, предпочитающие незаросшие участки побережья (*Chydorus gibbus*, *Pleuroxus uncinatus*, *Disparalona rostrata*) (Смирнов, 1971).

Кладоцеры весьма чувствительны к изменениям трофических условий в водоеме, поэтому они используются, чтобы изучить историю эвтрофикации озера, причинами которой могут быть как естественные, так и антропогенные факторы (Whiteside, 1970). Индикаторами олиго- и мезотрофных вод являются *Daphnia cristata*, *D. longiremus*, *Alonopsis*, *Limnospila*, *Holopedium*, *Bythotrephes* (Szeroczyńska, 2002). С повышением уровня трофности в водоеме отмечены не только снижение видового разнообразия, но и значительные изменения в соотношении видов ветвистоусых рачков. Уменьшение видового разнообразия касается, прежде всего, фитофильных видов семейства Chydoridae. С другой стороны с эвтрофикацией в биоценозах появляются или значительно увеличивают свою численность такие виды, как *Daphnia galeata*, *D. cuculata*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Leptodora*, *Chydorus gibbus*, *Leydigia* (Мануйлова, 1964).

В ряде палеолиминалогических исследований отмечались изменения в составе сообществ кладоцера вслед за изменениями величины рН в водоеме. Изменение кислотно-щелочной реакции воды в сторону повышения кислотности в водоеме сопровождается изменениями структурно-функциональных взаимодействий в планктонном сообществе, выпадением из состава зоопланктона кислотолюбивых видов, снижением видового богатства, изменениями общих показателей биомассы и численности кладоцера. Снижение видового богатства прослежено в норвежских озерах, подверженных закислению, в которых исчезли кислотолюбивые планктонные организмы, такие как *Daphnia longispina*, *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* и *Bosmina longirostris* (Korhola, Rautio, 2001; Nilssen, Sandoy, 1990).

Климатические переменные, в первую очередь температурные параметры, называется в числе наиболее значимых факторов, воздействующих на количественные показатели — численность и биомассу зоопланктонных организмов (Rautio, 2001), так и на состав и структуру кладоцерных сообществ зоотанатоценозов по результатам исследований в различных частях мира, включая Россию (Фролова, 2009), финскую Лапландию (Sarmaja-Korjonen et al., 2006), Канаду (Sweetman et al., 2010).

Несколько предыдущих исследований, так же как и наши данные подтверждают, что глубина водоема — это один из наиболее значимых абиотических факторов, влияющих на состав кладоцерных сообществ (Фролова, 2009, 2011; Frey, 1988). В частности, субфоссильные остатки кладоцер используются палеолиминалогами для реконструкции изменений глубины озера (Korhola, 2005). Мелкие озера, как правило, меньше по размерам, однообразны по представленным биотопам и имеют более выраженную литоральную часть, по сравнению с пелагическими и профундальными частями (Frey, 1988). В целом, по результатам наших исследований ряда термокарстовых озер Якутии было выявлено закономерное увеличение относительной численности литоральных видов в мелководных озерах, в то время как относительная численность пелагических возрастала с глубиной водоемов (Фролова, 2009).

Приведенные выше примеры демонстрируют ценность сообществ Cladocera зоотанатоценозов как индикаторов воздействия различных абиотических и биотических факторов окружающей среды, влияющих на состояние озера, таких как климатические вариации, изменения трофического статуса, уровенного режима, ионного состава воды и др. В течение последнего десятилетия Cladocera успешно используются для создания трансферных моделей по целому ряду параметров (температура, глубина, трофность и др.). Исследования сообществ ракообразных на основе фоссилизированных остатков донных отложений озер позволяют расширить область применения этой группы организмов в качестве биоиндикаторов, в частности для палеолиминалогических и палеоэкологических реконструкций, для сравнения региональной лимнологии, с целью более полного освещения теоретических аспектов экологии сообществ и в биогеографии (Wetterich et al., 2008; Фролова, 2011).

Список литературы

- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л.: Изд-во Наука, 1964. 328 с.
Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Л.: Наука, 1971. Т. 1., Вып. 2. 531 с.
Смирнов Н.Н., Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. Систематика Cladocera: современное состояние и перспективы развития // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология: матер. Всеросс. школы-конф., ИББВ им. И.Д. Папанина. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 5–73
Фролова Л.А. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera LATREILLE, 1829, Branchiopoda, Crustacea) в палеоэкологических

- исследованиях // Методические подходы к использованию биологических индикаторов в палеоэкологии. — Казань: Казан. ун-т, 2011. С. 52–87.
- Фролова Л.А. Сообщества ветвистоусых ракообразных как биоиндикаторы в палеоклиматических исследованиях арктических озер // Современные проблемы эволюции. Ульяновск: УлГПУ, 2009. С. 416–426.
- Фролова Л.А., Назарова Л.Б., Пестрякова Л.А., Херцшух У. Зоопланктонные сообщества арктических озер и основные абиотические факторы, обуславливающие их формирование. // Ученые записки Казанского государственного университета. Естественные науки. 2011. Вып. 153. С. 190–201.
- Flössner D. Die Naplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas – Leiden: Backhuys Publishers, 2000. 428 p.
- Frey D.G. Cladocera analysis / Hand book of Holocene palaeoecology and palaeohydrology. Great Britain: Wiley & sons, 1986. P. 667–701.
- Frey D.G. Littoral and offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larvae, and their interpretation in paleolimnology // J. Paleolimnol. 1988. Vol. 1. P. 179–191.
- Frey D.G. The late-glacial cladoceran fauna of a small lake // Arch. Hydrobiol. 1958. Vol. 54. P. 209–275.
- Frey D.G. The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the Chydoridae (Cladocera) // Inter. Rev. ges. Hydrobiol. 1959. Vol. 44. P. 27–60.
- Hann B.J. Cladocera. Methods in Quaternary Ecology // Geosci. Canada. 1989. Vol. 16. P. 17–26.
- Hofmann W. Cladocera in space and time: analysis of lake sediments // Hydrobiologia. 1987. Vol. 145. P. 315–321.
- 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.
- Korhola A., Tikkanen M., Weckström J. Quantification of Holocene lake-level changes in Finnish Lapland using a cladocera-lake depth transfer function // J. Paleolimnol. 2005. Vol. 34. P. 175–190.
- Nilssen J.P., Sandoy S. Recent lake acidification and cladoceran dynamics: surface sediment and core analyses from lakes in Norway, Scotland and Sweden / Palaeolimnology and lake acidification. London: The Royal Society, 1990. — P. 73–83.
- Rautio M. Zooplankton assemblages related to environmental characteristics in treeline ponds in Finnish Lapland // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 2001. Vol. 33. P. 289–298.
- Sarmaja-Korjonen K., Nyman M., Kultti S., Valiranta M. Palaeolimnological development of Lake Njargajavri, northern Finnish Lapland, in a changing Holocene climate and environment // J. Paleolimnol. 2006. Vol. 35. P. 65–81.
- Sweetman J. N., Rühland K. M., Smol J.P. Environmental and spatial factors influencing the distribution of cladocerans in lakes across the central Canadian Arctic treeline region // J. Limnol. 2010. Vol. 69. P. 1–12.
- Szeroczyńska K. Human impact on lakes recorded in the remains of Cladocera (Crustacea) // Quaternary International. 2002. Vol. 95/96. P. 165–174.
- Wetterich S., Schirmer L., Meyer H., Viehberg F. A., Mackensen A. Arctic freshwater ostracods from modern periglacial environment in the Lena River Delta (Siberian Arctic, Russia): geochemical applications for palaeoenvironmental reconstructions // J. Paleolimnol. 2008. Vol. 39. P. 427–449.
- Whiteside M. C. Danish chydorid Cladocera: modern ecology and core studies // Ecological Monographs. 1970. Vol. 40. P. 79–118.

РЕАКЦИЯ *CERIODAPHNIA DUBIA* RICHARD НА ПРОДУКТЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ВИДОВ-СРЕДООБРАЗОВАТЕЛЕЙ

И.В. Чалова, Н.С. Шевченко, О.Л. Цельмович, А.В. Крылов

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

В большинстве исследований основное внимание уделяется влиянию на сообщества и популяции гидробионтов изменений гидрологического и гидрохимического режима, климата, ландшафта, в том числе и в результате хозяйственной деятельности человека. Однако без изучения роли водных и околотоводных позвоночных видов-средообразователей, являющихся неотъемлемым компонентом водных экосистем, мы не сможем составить полного представления обо всем многообразии факторов, определяющих структуру и функционирование экосистем, сообществ и популяций организмов (Завьялов, 2008; Завьялов и др., 2005; Крылов и др., 2011; Jones et al., 1994; Pain, 1969; Power et al., 1996 и др.). Среди позвоночных-средообразователей по масштабам и глубине преобразований пресноводных экосистем особое место занимают бобры (*Castor fiber* L., *C. canadensis* Kuhl.) и гидрофильные (водоплавающие и околотоводные) птицы (Завьялов и др., 2005; Naiman et al., 1986, 1994; Чуйков, 1981; Крылов и др., 2011; Andrikovics et al., 2006; Gardarsson, 2006). Последствия их жизнедеятельности, способствующие изменению трофности водных объектов или их локальных участков, мы выделяем в отдельную категорию эвтрофирования — зоогенное эвтрофирование (Крылов, 2005). При наличии специфических изменений под влиянием тех или иных видов или групп животных возможно выделение отдельных типов зоогенного эвтрофирования. Так, результаты изучения динамики биогенных элементов, изменения прозрачности, хлорофилла *a*, фитопланктона и макрофитов под влиянием гидрофильных птиц позволили зарубежным исследователям ввести термин "гуанотрофикация" ("guanotrophication") (Leentvaar, 1967; Brandvold et al., 1976; Moss, Leah, 1982; Bales et al., 1993; Don, Donovan, 2002; Chaichana et al., 2010).

Ветвистоусые ракообразные занимают важнейшее положение в структуре и функционировании сообществ толщи воды разнотипных пресноводных экосистем, а также выступают в роли чутких индикаторов, отражающих изменения их экологического состояния. Культуры Cladocera успешно используются в биотестировании. Применение методов биотестирования не должно ограничиваться лишь прикладным определением токсичности воды. С их помощью могут успешно решаться вопросы, связанные с особенностями развития рачкового планктона в условиях влияния разнотипных факторов среды, в том числе и средообразующей деятельности водных и околотоводных позвоночных (Крылов и др., 2007).

Исследования бобровых прудов малых рек бассейна Верхней Волги показали, что по мере увеличения сроков их существования наблюдается повышение численности и биомассы зоопланктона благодаря значительному развитию крупных видов Cladocera (Крылов, 2005; Крылов и др., 2007). Полевые и экспериментальные данные указывают на то, что важную роль в этом играет не только зарегулирование стока, но и поступление продуктов жизнедеятельности *Castor fiber* (Крылов и др., 2007).

Повышение численности и биомассы зоопланктона наблюдается и на участках, испытывающих влияние продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц. Здесь доля Cladocera возрастает по мере увеличения степени зарастания мелководий, хотя ведущая роль принадлежит веслоногим ракообразным (Крылов и др., 2011).

Следовательно, продукты жизнедеятельности водных и околоводных животных средообразователей изменяют количественную представленность планктонных ракообразных. Однако остаются открытыми важные вопросы о роли концентрации экскрементов в воде и особенностях их влияния при разной степени зарастания макрофитами, которые в настоящей работе решались в лабораторных условиях при проведении хронических опытов на *Ceriodaphnia dubia* Richard (Методика ..., 2007).

Эксперименты по изучению влияния птиц на количество потомства *C. dubia* показали, что стимулирующий эффект наблюдается при концентрации их экскрементов 1.0 г/л (табл. 1). Аналогичный эффект под влиянием продуктов жизнедеятельности бобров зарегистрирован при концентрации 10 г/л.

Таблица 1. Среднее количество ($M \pm m$) потомства от одной самки *Ceriodaphnia dubia* за 7 суток в воде с разной концентрацией продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц и бобров

Продукты жизнедеятельности птиц			Продукты жизнедеятельности бобров		
Концентрация, г/л	M	m	Концентрация, г/л	M	m
0	5.1	0.6	0	8.3	0.6
0.5	6.9	0.8	10	15.3	0.8
1	9.2	1.1	25	5.8	0.9
1.5	4.2	0.9	50	1.7	0.3

В ходе дальнейшей работы в аквариумы с водой добавляли экскременты птиц в концентрации 0.5, 1.0 и 1.5 г/л и бобров в концентрации 10, 25 и 50 и 75 г/л. В одной серии опытов в микрокосмах макрофиты (ряска) отсутствовали, в другой — покрывали 90% поверхности.

Без ряски максимальное количество потомства от одной самки *C. dubia* в течение 7 суток получено при концентрации экскрементов птиц 1.0 г/л, а концентрация 1.5 г/л вызывала достоверное снижение количества отрожденной молодежи по сравнению с контролем (табл. 2). В присутствии растений наибольшее количество молодежи зарегистрировано при влиянии экскрементов птиц в концентрации 1.5 г/л, причем, хотя и не достоверно, оно превышало максимальное количество молодежи в воде из микрокосмов без ряски.

В воде из опытных аквариумов без ряски, отобранной через сутки после добавления продуктов жизнедеятельности бобров в концентрации 10 г/л, количество потомства *C. dubia* не возрастало, а при концентрации 25–75 г/л — значимо уменьшалось по сравнению с контролем (табл. 3).

В присутствии ряски наблюдалась аналогичная картина. При этом достоверно сокращалось количество молодежи в контроле и в воде с концентрацией экскрементов 10 г/л. по сравнению с данными, полученными в воде из аквариумов без ряски.

Через 7 суток после добавления экскрементов бобров, в воде из аквариумов без ряски с концентрацией экскрементов 10–50 г/л, среднее количество молодежи от одной самки *C. dubia* достоверно увеличивалось по сравнению с началом эксперимента (табл. 3). В контроле количество молодежи значимо снижалось. В присутствии ряски плодовитость рачков в воде из опытных аквариумов независимо от концентрации экскрементов достоверно возрастала, а в контроле — сокращалась.

Через 7 суток после добавления продуктов жизнедеятельности бобров, по сравнению с контролем, в воде из опытных аквариумов без ряски, в которых концентрация экскрементов составляла 10 и 25 г/л, достоверно увеличивалось количество молодежи цериодафии, а в воде из опытных аквариумов с ряской — при концентрации 10, 25 и 50 г/л.

Таблица 2. Соотношение азота и фосфора (N/P) и количество ($M \pm m$) молоди от одной самки *Ceriodaphnia dubia* при разной концентрации экскрементов птиц и степени зарастания микрокосмов

Период	Концентрация экскрементов, г/л (№ аквариума)	N/P	Среднее количество молодежи	
			M	m
Степень зарастания 0%				
До внесения	0.0 (1)	5.46	—	—
	0.0 (2)	5.45	—	—
	0.0 (3)	4.80	—	—
	0.0 (4)	5.67	—	—
Через неделю после внесения	0.0 (1)	7.75	8.9	1.0
	0.5 (2)	16.62	9.0	1.2
	1.0 (3)	16.07	11.6	1.1
	1.5 (4)	13.72	5.9	0.7
Степень зарастания 90%				
До внесения	0.0 (5)	2.59	—	—
	0.0 (6)	3.59	—	—
	0.0 (7)	1.59	—	—
	0.0 (8)	2.60	—	—
Через неделю после внесения	0.0 (5)	2.27	6.8	0.6
	0.5 (6)	4.92	6.9	0.5
	1.0 (7)	11.50	7.3	0.7
	1.5 (8)	14.40	13.1	1.0

Таблица 3. Соотношение азота и фосфора (N/P) и количество ($M \pm m$) молоди от одной самки *Ceriodaphnia dubia* при разной концентрации продуктов жизнедеятельности бобров и степени зарастания микрокосмов

Концентрация экскрементов, г/л	N/P		Среднее количество молоди в воде, отобранной:			
	Через сутки после внесения	Через 7 суток	через сутки после внесения экскрементов		через 7 суток после внесения экскрементов	
			<i>M</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	<i>m</i>
Степень зарастания 0%						
0	18.7	12.7	20.7	2.4	11	2.3
10		0.8	23.5	1.6	28	1.6
25	2.0	0.7	8.4	1.7	15	1.7
50	1.7	0.8	6.1	0.9	11	0.9
75	1.1	0.9	1.2	0.9	1	0.9
Степень зарастания 90%						
0	4.8	3.4	15.5	1.4	14	1.4
10	1.8	0.2	15.8	1.7	24	1.7
25	0.9	0.7	5.3	0.8	19	0.8
50	1.9	1.0	8.0	1.5	16	1.4
75	1.8	1.5	0.3	0.2	1	0.2

Через 7 суток после добавления продуктов жизнедеятельности бобров, в воде из опытных аквариумов без ряски, количество молоди цериодафнии достоверно увеличивалось по сравнению с контролем при концентрации экскрементов 10 и 25 г/л, а в воде из опытных аквариумов с ряской — при концентрации 10, 25 и 50 г/л.

Следовательно, продукты жизнедеятельности гидрофильных птиц и бобров оказывают влияние на количество потомства ветвистоусых рачков. Концентрация экскрементов животных средообразователей, при которой наблюдается проявление стимулирующего эффекта, зависит от зарастания водных объектов макрофитами. Высокая степень зарастания способствует увеличению количества отрожденной *C. dubia* молоди при больших, чем в отсутствие растений, концентрациях экскрементов бобров и гидрофильных птиц.

Результаты проведенных экспериментов указывают и на то, что одним из ключевых моментов стимуляции развития той или иной таксономической группы планктонных ракообразных в условиях влияния гидрофильных птиц и бобров является изменение соотношения азота и фосфора в воде. Известно (Толмеев, 2006), что большое содержание азота в воде приводит к увеличению стехиометрического соотношения азота и фосфора в кормовых объектах ракообразных до значений, благоприятных для развития *Sopropoda* и хищных *Cladocera*. Именно это, вероятно, приводит к увеличению количества веслоногих ракообразных в условиях влияния птиц, повышение концентрации экскрементов которых способствует увеличению отношения азот / фосфор в воде (табл. 2). Количество ветвистоусых при влиянии птиц зависит от степени зарастания макрофитами. Они резервируют биогенные элементы (Лукина, Смирнова; Wiese et al., 1985) при этом азот по сравнению с фосфором накапливается в большей степени. Его содержание в тканях растений напрямую зависит от биогенной нагрузки, а количество фосфора в меньшей степени связано с внешним поступлением (Клоченко и др., 2006). Следовательно, при большей степени зарастания избыток азота может изыматься растениями и ведущую роль в питании кормовых объектов планктонных животных играют соединения фосфора, что стимулирует развитие мирных *Cladocera* (Толмеев, 2006; Andersen, Hessen, 1991; Sterner, Schulz, 1998). Влияние продуктов жизнедеятельности бобров приводит к снижению отношения азот / фосфор в воде (табл. 3), что, по всей видимости, сказывается и на их стехиометрическом соотношении в кормовых объектах рачков и стимулирует развитие мирных *Cladocera*.

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам Ярославского зоопарка, а также к.б.н., в.н.с. Воронежского государственного природного биосферного заповедника В.Л. Лаврову за помощь при подготовке экспериментов.

Список литературы

- Завьялов Н.А. Бобры — ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и мат. докл. I-ой Всерос. школы-конф. ИБВВ РАН. 18–21 ноября 2008 г. Ярославль: ООО «Принтхаус», 2008. С. 4–24.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Клоченко П.Д., Горбунова З.Н., Пасичная Е.А., Харченко Г.В. Некоторые особенности содержания биогенных элементов в водных макрофитах урбанизированных территорий // Гидробиотаника 2005. Мат. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам. Борок, 11–16 октября 2005 г. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. С. 280–282.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005 а. 263 с.
- Крылов А.В., Чалова И.В., Цельмович О.Л. Ветвистоусые ракообразные в условиях зарегулирования малых рек человеком и бобрами // Экология. 2007. № 1. С. 37–44.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Папченков В.Г. Влияние поселений гидрофильных птиц на зоопланктон литоральной зоны разных типов водоемов // Экология. 2011. № 6. С. 467–473.
- Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 186 с.
- Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодovitости цериодафний. ФР.1 39.2007.03221. М.: АКВАРОС, 2007. 56 с.
- Толмеев А.П. Концепция «экологической стехиометрии» в водных экосистемах: литературный обзор // Сибирский экол. журн. 2006. № 1. С. 13–19.

- Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3. С. 71–77.
- Andersen T., Hessen D.O. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // Limnol. Oceanogr. 1991. Vol. 36. P. 807–814.
- Andrikovics S., Forro L., Gere G., Lakatos G., Sasva L. Water bird guilds and their feeding connections in the Bodrozug, Hungary / Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas. Internationalis Limnologiae (SIL), Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003 // Hydrobiologia. 2006. Vol. 567. P. 31–42.
- Bales M., Moss B., Phillips G., Irvine K., Stansfield J. The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, UK. II Long-term trends in water chemistry and ecology and their implications for restoration of the lake // Freshwater Biology. 1993. Vol. 29. P. 141–165.
- Brandvold D.K., Popp C.J., Brierley J.A. Waterfowl refuge effect on water quality: chemical and physical parameters // Journal of Water Pollution Control Federation. 1976. Vol. 48. P. 685–687.
- Chaichana R., Leah R., Moss B. Birds as eutrophicating agents: a nutrient budget for a small lake in a protected area // Hydrobiologia. 2010. Vol. 646. P. 111–121.
- Don G.L., Donovan W.F. First Order Estimation of the Nutrient and Bacterial Input from Aquatic Birds to Twelve Rotorua Lakes. Bioresearches, Auckland, 2002. 58 p.
- Gardarsson A. Temporal processes and duck populations: examples from Mævratn / Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas. Internationalis Limnologiae (SIL), Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003 // Hydrobiologia. 2006. Vol. 567. P. 89–100.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. V. 69. P. 373–386.
- Leentvaar P. Observations in guanotrophic environments // Hydrobiologia. 1967. Vol. 29. P. 441–489.
- Moss B., Leah R.T. Changes in the ecosystem of a guanotrophic and brackish shallow lake in eastern England: potential problems in its restoration // International Review Gesamten Hydrobiologie. 1982. Vol. 67. P. 625–659.
- Naiman R.J., Melillo J.M., Hobbie J.E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. 1986. V. 67. № 5. P. 1254–1269.
- Naiman R.J., Pinay G., Johnston C., Pastor J. Beaver influence on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // Ecology. 1994. Vol. 74 (4). P. 905–921.
- Pain R.T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 91–93.
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Scott Mills L., Dayly G., Castilla J.C., Lubcenko J., Paine R. Challenges in quest for keystones // Bioscience. 1996. V. 45(8). P. 609–620.
- Sterner R.W., Schulz K.L. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // Aquatic Ecol. 1998. Vol. 32. P. 261–279.
- Wiece G., Mayer H.-G., Jorda W., Bahr I. Phosphoraufnahme durche Potamogeton natans und submerse Makrophyten in einem Fließgewässers Laboratoriumsmodell // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1985. Vol. 13, № 3. S. 307–317.

РАКООБРАЗНЫЕ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ МАЛОЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

А.В. Черевичко

Псковское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ»,
180007, Россия, г. Псков, ул. Горького, д. 13. E-mail: acherevichko@mail.ru

Малоземельская тундра расположена на северо-востоке Русской равнины вдоль побережья Баренцева моря между нижними течениями рек Печоры и Индиги (Ненецкий АО). Территория представляет собой слабохолмистую моренную равнину, сложенную морскими и континентальными осадками, постепенно понижающуюся к морю. Здесь распространены многолетнемерзлые породы, преобладает моховая, лишайниковая и кустарничковая тундровая растительность (География ..., 2006).

Материалом для работы послужили результаты исследований, проведенных в 2008–2011 гг. на территории Государственного природного заповедника «Ненецкий». Исследованиями охвачена территория в пределах 68°12' – 68°55' с.ш., 053°43' – 053°59' в.д.

Изучение видового состава ракообразных проводилось в рамках инвентаризации фауны водоемов и водотоков заповедника. Значительную часть территории ГПЗ «Ненецкий» занимает устьевая часть р. Печора с её многочисленными озёрами и протоками. Внутренние водоемы тундры представлены мелкими термокарстовыми озерами и осоково-моховыми болотами. На севере Малоземельской тундры вдоль морского побережья распространены приморские марши, представляющие особый тип ландшафта. Это низменные полосы, затопляемые только во время наиболее высоких приливов или нагонов морской воды. Пробы зоопланктона и зообентоса были собраны в различных биотопах исследованной территории. Названия видов приведены согласно современной номенклатуре (Определитель ... 1996, 2010).

Имеющиеся в литературе сведения о зоопланктоне дельты р. Печора были получены в 60-е гг. прошлого века в рамках рыбохозяйственных исследований региона (Мяеменс, Велдре, 1964; Корнилова, 1968; Чурсина, 1970). В работе А.Х. Мяеменс, И.Р. Велдре (1964) представлены довольно подробные сведения о фауне планктонных ракообразных эстуария р. Печоры. Из 34 пресноводных видов обнаруженных авторами, в наших исследованиях отмечено 32. В ряде работ содержатся отрывочные сведения о фауне отдельных групп ракообразных внутренних водоемов Малоземельской тундры (Вехов, 1992; Фефилова, 2005). Отмечено, что в низовьях р. Печоры и Печорском заливе, встречаются виды, отсутствующие в водоемах окрестной тундры, свойственные в основном лесной зоне и южной подзоне тундр. Это определяется тем, что в низовья и заливы крупных северных рек яйца и взрослые рачки выносятся течением (Вехов, 1992).

В наших исследованиях было встречено 77 видов ракообразных из них: 3 — высшие раки, 3 — листоногие, 37 — ветвистоусые, 34 — веслоногие (табл. 1).

Таблица 1. Список видов ракообразных обнаруженных в водоемах и водотоках Малоземельской тундры

Таксоны	Протоки и пойменные озера	Термокарстовые озера	Болота	Приморские марши
AMPHIPODA				
Сем. Haustoridae <i>Pontoporeia affinis</i> Lingstrom	+			
Сем. Gammaridae <i>Gammarus lacustris</i> Sars		+		
MYSIDACEA				
Сем. Mesidae <i>Mysis relicta</i> Loven	+			
ANOSTRACA				
Сем. Polyartremidae <i>Polyartemia forcipata</i> Fisher		+		
CONCHOSTRACA				
Сем. Lynceidae <i>Lynceus brachiurus</i> Mullir		+		
Сем. Baicalolchoniidae <i>Baicalolchonia tatananae</i> Naganawa		+		
CLADOCERA				
Сем. Daphniidae <i>Daphnia cristata</i> Sars	+			
<i>Daphnia</i> группы <i>longispina</i>	+			
<i>Daphnia pulex</i> Leydig			+	+
<i>D. middendorffiana</i> Fisher		+		
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller)	+			
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	+			
<i>Simnocephalus serrulatus</i> Korh	+			
<i>Simnocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	+			
<i>Scapholiberis mucronata</i> (O.F. Mullir)			+	
Сем. Holopedidae <i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	+	+		
Сем. Sididae <i>Limnoscia frontosa</i> Sars	+			
<i>Sida crystalina</i> (O.F. Müller)	+			
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lieven)	+			
Сем. Bosminidae <i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	+			
<i>Bosmina coregoni</i> Baird	+			
<i>Bosmina obtusirostris</i> Sars		+		
Сем. Euricercidae <i>Euricercus lammelatus</i> (O.F. Müller)	+		+	
<i>E. glacialis</i> Frey		+		
Сем. Chydoridae <i>Alona affinis</i> (Leydig)	+			
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)	+			
<i>Alona rectangula</i> Sars	+			
<i>Alona</i> sp.	+	+	+	
<i>Alonopsis elongata</i> Sars	+	+	+	
<i>Acroperus harpae</i> Baird			+	
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird	+			
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	+			
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller)	+			
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller)			+	
<i>Rhynchotalona falcata</i> Sars	+	+		+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	+			
Сем. Macrothricidae <i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine)	+			
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norm. Et Brady				+
Сем. Polyphemidae <i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	+		+	
Сем. Podonidae <i>Podon intermedius</i> Lilljeborg				+
Сем. Cercopagidae <i>Bythotrephes crassicaudus</i> Lilljeborg	+			
Сем. Leptodoridae <i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	+			

Таксоны	Протоки и пойменные озера	Термокарстовые озера	Болота	Приморские марши
COPEPODA				
Сем. Diaptomidae				
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lilljeborg	+			
<i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars	+			
<i>Arctodiaptomus acutilobatus</i> Sars		+		+
<i>A. werzevski</i> Richard		+		
<i>Mixodiaptomus thelli</i> Lilljeborg in Guerne et Richard		+		
Сем. Temoridae				
<i>Eurytemora lacustris</i> Poppe	+			
<i>E. raboti</i> Richard				+
<i>E. canadensis</i> Marsh				+
<i>E. affinis</i> Poppe				+
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars	+			
<i>H. borealis</i> Fisher		+		
Сем. Cyclopidae				
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin	+			
<i>C. scutifer</i> Sars	+			
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg	+			
<i>C. strenuus</i> (s. lat)	+	+	+	
<i>Cyclops lacustris</i> Sars	+			
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	+	+	+	
<i>M. gigas</i> Claus		+		
<i>Acanthocyclops venustris</i> Norman et Scot		+	+	+
<i>A. vernalis</i> Fisher		+	+	+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (s.l.)	+			
<i>D. languidoides</i> (s.l.)			+	
<i>D. crassicaudis</i> (s.l.)				+
<i>D. bisetosus</i> Richard				+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus	+			
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	+			
<i>M. fuscus</i> Jurine		+		
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)		+	+	
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg)		+		
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (s.l.)	+			
Сем. Tachidiidae				
<i>Tachidius disciper</i> Giesbrecht				+
Сем. Leaphontidae				
<i>Laeophonte mohammed</i> Blanchard et Richard				+
Сем. Canthocamptidae				
<i>Neomrazkielia nortumbrica nordenskjoldi</i> Lilljeborg		+	+	
<i>Harpacticoida</i> fam. gen. sp.	+			
Всего	45	25	16	15

Примечание. Высшие раки определены А.А. Прокиным и Н.Н. Жгаревой, листоногие — Т.И. Добрыниной (ИБВВ РАН).

Сообщество пелагических беспозвоночных различных участков проток р. Печора формируется под влиянием течения реки и приливно-отливных течений. В зоопланктоне проток часто встречались донные виды ветвистоусых ракообразных (pp. *Alona*, *Pleuroxus*, *Rhynchotalona rostrata*, *Graptoleberis testudinaria* и др.). В значительном количестве представлены виды обитатели прибрежья и зарослей макрофитов (ракообразные *Sida crystallina*, *Megacyclops viridis*, *Euricercus lamellatus* и др.), вымываемыми течением из прибрежных зарослей. Наряду с ними, отмечены типичные обитатели озерной пелагиали (pp. *Bosmina*, *Daphnia*, *Cyclops*, *Mesocyclops*).

Зоопланктон связанных с протоками пойменных озер представлен типичными обитателями озёрной пелагиали (pp. *Bosmina*, *Daphnia*, *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus graciloides*). Здесь же встречены облигатные планктонные хищники *Bythotrephes crassicaudus* и *Leptodora kindtii*.

Среди донных организмов в протоках в массе отмечен единственный вид амфипод — *Pontoporeia affinis*, характерный для эстуариев рек бассейна Северного Ледовитого океана, единично встречен представитель мизид — *Mysis relicta*.

В термокарстовых озерах наиболее широко распространенными были *Heterocope borealis* и *Arctodiaptomus* sp., *Chydorus sphaericus* и *Acanthocyclops venustris*. К обычным по встречаемости, относились веслоногие *Megacyclops viridis*, *Cyclops strenuus*, *Acanthocyclops vernalis*, которые преобладали в литорали наиболее заторфованных водоемах. Для этих озер характерно массовое присутствие крупных ракообразных *Polyartemia forcipata* и *Gammarus lacustris*, единично встречены конхостраки *Lynceus brachiurus* и *Baicalolchonia tatianae*.

В планктоне осоково-моховых болот преобладали клadoцеры: *Daphnia pulex*, *Polyphemus pediculus* и представители Chydoridae. К широко распространенным, но не входящим в состав доминантов, относилась гарпак-

тицида *Neomrazkielia nortumbrica nordenskjoldi* — вид, характерный для различных водоемов Арктики, весьма обычными для болот были виды литерально-зарослевого комплекса — *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Eucyclops serrulatus*.

Фауна озерков приморских маршей отличалась присутствием солоноватоводных видов в массе отмечены гарпактициды *Laeophonte mohammed* и *Tachidius disciper* — виды с широким ареалом распространения, а так же темориды *Eurytemora raboti* и *E. canadensis*, характерные исключительно для побережья Арктики.

Таким образом, видовой состав и разнообразие ракообразных в водоемах и водотоках Малоземельской тундры определяется, прежде всего, разнообразием биотопов исследованной территории.

Список литературы

- Вехов Н.В. Фауна и особенности жизненных циклов веслоногих ракообразных Cyclopoida и Calanoida арктических и субарктических водоемов Европы // Гидробиологический журнал. 1982. Т. XVIII, № 2. С. 18–24.
- География. Современная иллюстрированная энциклопедия / под ред. А.П. Горкина. М.: Росмэн, 2006.
- Корнилова В.П. Результаты изучения сиговых рыб в Голодной губе дельты Печоры // Труды карельского отделения ГосНИОРХ. Т. V, вып. 2. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1968. С. 102–112.
- Мязметс А.Х. Валдре И.Р. О качественном составе фауны планктических ракообразных Печорского залива // Новые исследования планктона и бентоса Баринцева моря. Тр. Мурман. биол. ин-та АН СССР, 1964, Т 6 (10). М.-Л.: Наука. С. 3–10.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / под ред. Алексеева В.Р. Цалолихина С.Я. Т. 1. Зоопланктон. М.-СПб.: Тов. науч. изд. ММК, 2010. 495 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России / Под ред. Цалолихина С.Я. Т. 2. Ракообразные. СПб. ЗИН РАН, 1996. 350 с.
- Фефилова Е.Б. Разнообразие фауны: веслоногие раки – Соперода // Вестник института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2005. № 5.
- Чурсина Н.А. Видовой состав и биомасса зоопланктона Коровинской губы и протоков в дельте р. Печоры // Мат. рыбохоз. исслед. Сев. Бассейна. 1970. Вып. 13. С. 59–68.

МЕТАМОРФОЗЫ РАКООБРАЗНЫХ: АДАПТАЦИИ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ

В.К. Чугунов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок Ярославской обл., Vlad.Tchougounov@gmail.com

Общепризнанно, ракообразные — группа животных с самой разнообразной морфологией особей. Сильно различаются не только представители различных отрядов/семейств/родов, но и различные стадии life-history у одного вида. Вероятной причиной такой дифференциации (помимо древности происхождения) служит переключение действия отбора (*K* и *r*). Различные группы ракообразных в разное время и по разным причинам подвергались преимущественно *K*- или *r*-отбору. Так полная утрата первичной личинки (трохофоры) предками Ecdysozoa, несомненно, результат *K*-отбора, а последующее усложнение жизненной стратегии десятиногими результат *r*-отбора, как адаптация к обитанию в древних морях. Переход же некоторых групп десятиногих в пресные воды и к наземному обитанию привёл к редукции числа личиночных стадий — *K*-отбор (Vogt, 2012).

K-отбор, следствие стабильной среды, приводит к «упрощению» онтогенеза и жизненной стратеги (олигомеризации), а *r*-отбор (влияние астаичности параметров среды), соответственно, к «усложнению» онтогенеза (полимеризации). При смене *r*-отбора на *K*-отбор эволюция «получает шанс» использования уже имеющихся генетических регуляторных сетей и физиологической пластичности, которые не востребованы в стабильных условиях, в целях создания адаптивного полифенизма, столь распространённого среди Ecdysozoa.

Недавно обнаруженный нами адаптивный дискретный ресурсный полифенизм ветвистоусых является частным случаем и морфологическим проявлением защитной нейроэндокринной реакции представителей Ecdysozoa на уменьшение пищевой обеспеченности. Известно, что при голодании у Ecdysozoa увеличивается титр ювенильного гормона (JH), что приводит к уменьшению синтеза инсулиноподобного фактора роста (IGF) и замедлению метаболизма (RNA/DNA). У ветвистоусых ракообразных, которые питаются, отфильтровывая фитопланктон и бактериопланктон из воды, густота фильтрующих щетинок и сетул на торакальных конечностях напрямую связана с пищевой обеспеченностью. При голодании и иных сигнальных взаимодействиях у кладоцер увеличивается число фильтрующих элементов, а также уменьшается размер и увеличивается число сетул/зубчиков на видоспецифичных диагностически важных щетинках и коготках постабдомена. Особи, выросшие при различных трофических условиях (ресурсный полифенизм), столетия могли относиться к разным видам. Мы предполагаем, что этот морфологический эффект голодания у ракообразных может быть связан с вторичной ролью гомеостатического гена *Sex combs reduced* (*Scr*). Современной науке не известна функциональная физиологическая связь JH + IGF и *Scr*. Результатом изменения данной регуляции морфогенеза может стать быстрая эволюция таксонов с радикальным изменением экологической ниши и последующим изменением направления отбора.

Возможно, анцестральные генетические регуляторные сети, доставшиеся кладоцерам от предков с более ярко выраженной *r*-стратегией, случайно позволили проявиться морфологическим адаптациям, приводящим к увеличению пищевой обеспеченности особей при голодании.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 11-04-01252а).

РАКООБРАЗНЫЕ В ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОДОЕМАХ: СПЕЦИФИКА СУЩЕСТВОВАНИЯ И АДАПТАЦИИ

Н.В. Шадрин

Институт биологии южных морей НАН Украины
99011 Севастополь, пр. Нахимова, 2, Украина, e-mail: snickolai@yandex.ru

Ракообразные чрезвычайно разнообразная группа животных, которая смогла заселить почти все типы местообитаний, имеющиеся на нашей планете. Гиперсоленые водоемы относятся к наиболее экстремальным местообитаниям на Земле. Некоторые виды ракообразных, относящихся к различным отрядам, смогли приспособиться к существованию и в таких жестких условиях. Цели данного сообщения: рассмотреть особенности гиперсоленых водоемов, как среды обитания; дать краткий обзор ракообразных, обитающих в гиперсоленых водоемах; рассмотреть иерархическую систему адаптаций, которая позволяет им существовать в экстремальных местообитаниях; оценить роль биотических и абиотических факторов в ограничении распределения ракообразных-галотолерантов.

Особенности гиперсоленых водоемов: многофакторная экстремальность. Соленость — один из важнейших абиотических факторов, определяющих структуру и функционирование биоты в водоемах на всех уровнях организации (Хлебович, Аладин, 2010). Общий диапазон солености в естественных водоемах — от 0 до более 500 г/л. В талассогалинных водоемах, где соотношение ионов близко к таковому в морской воде, максимальная концентрация солей может достигать 350–370 г/л, а в аталассогалинных (с иным ионным составом) — более 500 г/л. Далее нас будут интересовать только гиперсоленые водоемы, которые являются интегральной частью гидросферы планеты и имеются на всех континентах. Общая концентрация солей, как и их состав, влияют на многие физико-химические характеристики растворов, переводя их нередко в область экстремальных (для организмов) значений. В частности, с ростом солености уменьшаются теплоемкость раствора и температура его замерзания, но увеличивается температура его закипания. Следствием зависимости теплоемкости раствора от солености является более быстрое нагревание и охлаждение воды в гиперсоленых водоемах по сравнению с пресными и морем. Это обуславливает более высокие дневные и более низкие ночные температуры, что ведет к увеличению суточной амплитуды колебаний температуры. В природе это отмечено автором в гиперсоленых водоемах Крыма и юга Индии (Шадрин и др., 2005). Дневные температуры в гиперсоленых прибойных лужах, гиперсоленых озерах и лагунах, например в Крыму, могут превышать 50 °С, при суточном размахе в 25–27 °С. Раствор может оставаться жидким при высочайших соленостях при температурах ниже минус 50 °С. Все это ведет и к наличию больших вертикальных градиентов температуры в гиперсоленых водоемах.

Увеличение солености ведет к падению растворимости кислорода. Конечно, концентрация кислорода в водоеме определяется не только его растворимостью, но его выделением и потреблением, прежде всего, биотой. Поэтому в высокопродуктивных гиперсоленых водоемах концентрация кислорода может превышать днем 200% насыщения, а ночью падать до нуля. Это, в частности, наблюдается в ряде гиперсоленых озер Крыма (Шадрин, 2008). На интенсивность обмена между водоемом и атмосферой и вертикальным распределением кислорода в водоеме влияют коэффициенты молекулярной и турбулентной диффузии, которые также зависят от солености. С увеличением солености увеличивается плотность и вязкость раствора, влияющие на турбулентное перемешивание, что ведет к увеличению вертикального градиента концентрации кислорода и, временами, его отсутствию уже на глубинах 0.2–0.5 м. В гиперсоленых водоемах/биотопах животные нередко вынуждены существовать в гипоксических условиях. Увеличение плотности раствора и его вязкости вносит свой вклад и в увеличение энергетических затрат на движение. Увеличение плотности с ростом солености ведет к тому, что бентосные животные переходят к планктонному образу жизни. Многие гиперсоленые биотопы (прибойные ванны, озера, лагуны), в дополнение ко всему, являются пересыхающими водоемами. Более подробно специфика гиперсоленых озер (на примере крымских) описана ранее (Шадрин, 2008; Belmonte et al., 2012).

Ракообразные-экстремогалотолеранты. В таблице 1 представлены некоторые из наиболее галотолерантных видов различных таксонов ракообразных. Цель таблицы — не дать исчерпывающий список таких видов (объем статьи не позволяет это сделать), а лишь продемонстрировать, что такие виды есть в различных крупных таксонах и в различных регионах. Самая высокая галотолерантность характерна для представителей *Anostraca* (*Artemia* spp., *Parartemia* spp.). Довольно высокие значения солеустойчивости — у некоторых представителей отряда *Naupastocoida* (*Copepoda*), среди которых широко распространенный вид *Cletocamptus retrogressus*, вероятно, — чемпион. В небольшом количестве галотолерантные виды, как видно из таблицы, имеются в большинстве таксонов ракообразных. Следует отметить, что среди ракообразных нет настоящих галофильных форм, тех которые могут существовать лишь при высоких соленостях. Галотолерантные виды могут нормально существовать, как правило, и при низких соленостях, начиная с 1–5 г/л.

Сложная система адаптаций, позволяющая существовать в крайне дискомфортной среде. Для существования в гиперсоленых условиях необходимы специализированные адаптации на различных уровнях и в различных системах ракообразных. В животном мире существуют различные пути/механизмы, позволяющие решать проблемы осморегуляции и осуществления метаболизма при разных соленостях (Хлебович, Аладин, 2010). Среди ракообразных, существующих в гиперсоленых условиях, есть виды, реализующие различные механизмы и стратегии адаптации.

Не будем рассматривать все это разнообразие механизмов и стратегий, а кратко рассмотрим комплекс приспособлений артемии — наиболее галотолерантного ракообразного. К настоящему времени эти механизмы

достаточно хорошо изучены (Gajardo, Beardmore, 2012). Следует отметить, что комплекс адаптационных механизмов, имеющийся у артемий, позволяет им существовать в широком диапазоне различных факторов среды (соленость от 4 до 360 г/л; температура — от 5 до 40 °С; в озерах с различным составом солей – содовые, сульфатные, хлоридные и др.; высоких значениях УФ — высокогорные озера; др.), что показано во многих работах (Литвиненко и др., 2009; Shadrin, Anufriieva, 2012).

Таблица 1. Некоторые наиболее галотолерантные виды ракообразных

Вид	Макс. соленость, г/л	Регион	Источник данных
Класс Branchiopoda			
Отряд Anostraca			
<i>Artemia</i> spp.	360	Все континенты, кроме Антарктиды	Shadrin, Anufriieva, 2012
<i>Parartemia</i> spp.	200-260	Австралия	Geddes, 1975
<i>Branchinella spinosa</i> (H. Milne-Edwards, 1840)	85	Евразия, Африка	Литвиненко и др., 2009; Шадрин и др., 2009
Отряд Cladocera			
<i>Moina salina (mongolica)</i> Daday, 1888	150-160	Евразия, Сев. Африка	Литвиненко и др., 2009; наши данные
<i>Daphniopsis truncata</i> Hebert & Wilson, 2000	84	Австралия	Pinder et al., 2002; Timms, 2009
Класс Maxillopoda			
Отряд Calanoida			
<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday, 1885)	80 - (100?)	Евразия, Сев. Африка	Наши данные
<i>Calamoecia</i> spp.	120-240	Австралия	Pinder et al., 2002; Timms, 2009
<i>Boeckella poopoensis</i> Marsh, 1906	90	Анды, Ю. Америка	De Los Rios, Crespo, 2004
Отряд Cyclopoida			
<i>Apocyclops dengizicus</i> (Lepeshkin, 1900)	130	Ю.Африка, Австралия, Азия	Carrasco, Perissinotto, 2012; Pinder et al., 2002
<i>Metacyclops arnaudi</i> (G.O. Sars, 1908)	240	Австралия	Pinder et al., 2002; Timms, 2009
<i>Metacyclops laurentiisae</i> Karanovic, 2004	123	Австралия	Pinder et al., 2002; Timms, 2009
Отряд Harpacticoida			
<i>Cletocamptus confluens</i> (Schmeil, 1894)	130	Евразия, Ю.Африка	Carrasco, Perissinotto, 2011
<i>Schizopera</i> sp.	110	Австралия	Pinder et al., 2002
<i>Mesochra</i> sp.	130	Австралия	Pinder et al., 2002
<i>Cletocamptus retrogressus</i> Shmankevich, 1875	>200	Евразия, Африка	Литвиненко и др., 2009; наши данные
Класс Ostracoda			
<i>Cyprideis torosa</i> (Jones, 1850)	120	Средиземноморье	Bodergat et al., 1991
<i>Eucypris inflata</i> (G.O. Sars, 1903)	290	Бассейн Черного моря	Наши данные
<i>Australocypris</i> spp.	160-240	Австралия	Timms, 2009
<i>Diacypris</i> spp.	164	Австралия	Timms, 2009
<i>Reticocypris</i> sp.	240	Австралия	Timms, 2009
Класс Malacostraca			
Отряд Isopoda			
<i>Haloniscus searlei</i> Chilton, 1920	127	Австралия	Pinder et al., 2002
<i>Idotea balthica basteri</i> (Pallas, 1772)	90	Европа	Наши данные
Отряд Amphipoda			
<i>Orchestia gammarellus</i> (Pallas, 1766)	80	Крым	Наши данные
<i>Orchestia mediterranea</i> (Costa, 1853)	80	Крым	Наши данные
Отряд Mysida			
<i>Mesopodopsis africana</i> O. Tattersall, 1952	60	Африка	Carrasco, Perissinotto, 2012
<i>Indomysis annandalei</i> W. Tattersall, 1914	130	Пакистан	Sultana et al., 2011

Артемии имеют самые эффективные среди животных механизмы осморегуляции (Gajardo, Beardmore, 2012). Однако, этого мало для существования в столь экстремальной многострессорной среде. Жизнь в таких условиях — штука сложная, потребовавшая комплексных решений — механизмы адаптаций артемий распределены по всем уровням организации от молекулярного до популяционного. Столь сложный комплекс адаптаций обеспечивает большое количество белок-кодирующих и регуляторных генов (Gajardo, Beardmore, 2012), позво-

ляет рачкам “выбирать” оптимальные решения из набора возможных альтернативных. Галотолерантность взрослых стадий выше, чем ранних ювенильных. Кроме наличия механизмов, обеспечивающих активное существование особей в очень некомфортной среде, артемии способны переключаться с продуцирования активных науплиев на продуцирование цист/покоящихся яиц, которые в мире животных являются самыми устойчивыми ко всему покоящимся стадиями. Первые 5 часов реактивации цист обеспечиваются 324 белок-кодирующими генами (Chen et al., 2009), что показывает комплексность задачи перехода от покоящегося состояния к активной жизнедеятельности. Способность продуцировать покоящиеся стадии характерна для большинства ракообразных, массово развивающихся в гиперсоленых водоемах. Наличие в донных отложениях банка покоящихся стадий ракообразных, способных сохраняться десятилетия (столетия?), является памятью популяций и таксоцена ракообразных в целом о прошлых изменениях среды. Это еще один из механизмов, обеспечивающих существование ракообразных в экстремальной меняющейся среде. Можно выдвинуть гипотезу о возможности избирательной активации цист — наличии альтернативных вариантов экспрессии метагенама таксоцена/популяции ракообразных в биотопе. Однако экспериментальных данных, показывающих это, пока нет. Существование в гиперсоленых водоемах, особенно если это сопровождается высокими температурами и уровнем УФ, приводит к увеличению частоты спонтанных мутаций, и организмы, обитающие в таких условиях, имеют более совершенные механизмы репарации ДНК и большие скорости молекулярной эволюции (Hebert et al., 2002).

Что ограничивает распространение галотолерантных видов: биотические vs абиотические факторы.

Физический диапазон галотолерантности многих видов намного шире, чем диапазон солености, при которой они обычно встречаются в водоемах. Соленость ограничивает наличие вида в водоемах только на границах диапазона. При этом часто сопутствующие факторы (например, низкая концентрация кислорода) могут играть главную лимитирующую роль. Основную роль в ограничении реализованного ареала при средних соленостях экстремогалотолерантных ракообразных играют биотические факторы — наличие хищников и конкурентов, в случаях отсутствия оных они обитают и при очень низких соленостях 4–10 г/л (Литвиненко и др., 2009; Sultana et al., 2011; Shadrin, Anufrieva, 2012).

Список литературы

- Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Бойко Е.Г. Артемия в озерах Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2009. 304 с.
- Хлебович В.В., Аладин Н.В. Фактор солености в жизни животных // Вестник РАН. 2010. Т. 80, № 5–6. С. 527–532.
- Шадрин Н.В. Гиперсоленые озера Крыма: общие особенности В кн.: Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. Севастополь: Экокси-гидрофизика, 2008. С. 85–93.
- Шадрин Н.В., Герасименко Л.М., Миходюк О.С., Мариан М.П. Донные цианобактерии гиперсоленых водоемов юга Индии // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. биология. Спец. вип.: Гідроекологія. 2005. № 4(27). С. 268–271.
- Belmonte G., Moscatello S., Batogova E., Pavlovskaya T., Shadrin N.V., Litvinchuk L.F. Fauna of hypersaline lakes of the Crimea (Ukraine) // *Thalassia Salentina*. 2012. V. 34. P. 11–24.
- Bodergat A.-M., Rio M., Andreani A.M. Chemical composition and ornamentation of *Cyprideis torosa* (Crustacea, Ostracoda) in the paralic environment // *Oceanologica acta*. 1991. V. 14, № 5. P. 505–514.
- Carrasco N.K., Perissinotto R. Development of a Halotolerant Community in the St. Lucia Estuary (South Africa) during a hypersaline Phase // *PloS ONE*. 2012. V. 7(1): e29927. doi:10.1371/journal.pone.0029927
- Chen W.-H., Ge X., Wang W., Yu J., Hu S. A gene catalogue for post-diapause development of an anhydrobiotic arthropod *Artemia franciscana* // *BMC Genomics*. 2009. . 10(52); doi:10.1186/1471-2164-10-52 <http://www.biomedcentral.com/1471-2164/10/52>
- De los Ríos Escalante P., Crespo, J.E. Salinity effects on the abundance of *Boeckella poopoensis* (Copepoda, Calanoida) in saline ponds in the Atacama desert, northern Chile // *Crustaceana*. 2004. V. 77, № 4. P. 417–423.
- Gajardo G. M., Beardmore J. A. The Brine Shrimp *Artemia*: Adapted to Critical Life Conditions // *Frontiers in Physiol.* 2012. V. 3: 185; doi: 10.3389/fphys.2012.00185
- Geddes M.C. Studies on an Australian brine shrimp, *Parartemia zietzian sayce* (Crustacea : Anostraca)—I. Salinity tolerance // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1975. V. 51, № 3. P. 553–559.
- Hebert P.D.N., Remigio E. A., Colbourne J. K., Taylor D. J., Wilson C.C. Accelerated molecular evolution in halophilic crustaceans // *Evolution*. 2002. V. 56, № 5. P. 909–926.
- Pinder A.M., Halse S.A., Shiel R. J., Cale D. J., McRae J. M. Halophile aquatic invertebrates in the wheatbelt region of south-western Australia // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 2002. V. 28. P. 1–8.
- Shadrin N.V., Anufrieva E.V. Review of the biogeography of *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca) in Russia // *Int. J. Artemia biology*. 2012. V. 2, № 1. P. 51–61. [http://journal-artemiabiology.com/Vol.2-No1/Shadrin%20and%20Anufrieva%20\(2012\)_1.pdf](http://journal-artemiabiology.com/Vol.2-No1/Shadrin%20and%20Anufrieva%20(2012)_1.pdf)
- Shadrin N.V., Zagorodnya Yu.A., Nagorskaya L.L., Samchyshyna L. Finds of *Branchinella spinosa* (Anostraca, Thamocephalidae) in the salt lakes of the Crimean peninsula (Ukraine) // *Vestnik zoologii*. 2009. V. 43, № 3. P. 208.
- Sultana R., Kazmi Q.B., Nasir M., Amir F., Ali W., Shadrin N.V. *Indomysis annandalei* W. Tattersall, 1914 (MYSIDACEA: MYSIDAE) from Pakistan Coastal Waters - Eurythermal and Euryhaline Opossum Shrimp // *Мор. экол. журн.* 2011. Т. 10, № 3. P. 57–66.
- Timms B.V. Study of the saline lakes of the Esperance Hinterland, Western Australia, with special reference to the roles of acidity and episodicity // *Natural Resources and Environmental Issues*. 2009. V. 15, Article 44. <http://digitalcommons.usu.edu/nrei/vol15/iss1/44>

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ ЦИКЛОПОВ В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

*Н.Г. Шевелева, **И.М. Мирабдуллаев, ***Е.А. Иванкина, *С.В. Кирильчик

*Лимнологический институт СО РАН, shavn@lin.irk.ru

**Институт зоологии АН РУз,

***Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН

Для данного сообщения использованы материалы, собранные по всей акватории Байкала глубоководными аппаратами «Пайсис» в 1992 г. и «Мир» в 2009–2010 гг. Также использованы данные наблюдений из конкретных точек Байкала, собранные сетью Джели с диаметром входного отверстия 37.5 см с конусом из полиамидного сита 70 мкм и дночерпателем Петерсена: многолетние ежегодные пробы из открытой части пролива М. Море и залива Мухор (1997–2010 гг.); открытой части Чивыркуйского залива и его бухт (2010–2011 гг.). Сборы аквалангистов (в подледный период и период открытой воды) в литорали (2–20 м) в бухте Б. Коты (2006–2011 гг.) и на Б. Ушканьих островах (июнь 2002 г.). Псаммофильных циклопов собирали с лодки сачком, прикрепленным на длинный шест с глубин 2.5–3 м в бухте Б. Коты (2006–2010 гг.). На пляже в падах Черная, Жилище и Сенная в интерстициали заплесковой зоны ежегодно с мая по ноябрь 2010 г. на грунте песок и дресва были собраны циклопы. Большую часть проб аквалангисты собирали металлической рамкой площадью 10×25 см, к которой пришит длинный конус из планктонного сита размер ячеек 70 мкм. Аквалангист с поверхности грунта или губки (корковой или ветвистой) рамкой собирал циклопов, при поднятии вверх планктонный конус у рамки затягивался тесьмой. Что бы подтвердить обитание циклопов на ветвистой губке аквалангист подводой надевал на одну из ветвей губки пластиковую пробирку диаметром 3 см, наполненную водой, ножницами отрезал кусок губки и закрывал пробирку крышкой. На палубе содержимое из трала, рамки или пробирки выливали в емкость и разбирали пробу. При рассмотрении частей и более тонкой структуры морфологии циклопа использовали микроскоп OLYMPUS CX 41 и сканирующий электронный микроскоп Philips 525.

Фауна циклопов Байкала представлена 46 видами и подвидами, относящимся к 11 родам (табл.). Более половины списка (64%) видов составляют эндемики, палеарктических видов и подвидов — 19 (Мазепова, 1978; 2001; Sheveleva et al., 2010).

Первые сведения о циклопах озера Байкал известны из работ В.А. Яшнова (1922) и В.Н. Яснитского (1923), где указаны несколько видов циклопов из бухт Чивыркуйского залива. Видовая принадлежность *Cyclops kolensis* долгое время не была установлена, Г.Л. Васильева описала как новый вид *Cyclops baicalensis* Was. с двумя формами. Для окончательного решения о статусе вида Г.Ф. Мазеповой проведены биометрические измерения по методу Козминского показали, что это *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901. Правильность определения подтверждено К. Линдбергом, с которым Г.Ф. Мазепова обменивалась коллекцией.

Большая часть публикаций по циклопам Байкала посвящена описанию новых видов. В основном это работы известного ученого, исследователя Байкальской фауны беспозвоночных ракообразных д.б.н. Г.Ф. Мазеповой. Итогом работ было описание Г.Ф. Мазеповой новых для науки 21 вид и подвид циклопов (Мазепова, 1950а, б, 1952а, б, 1955, 1962, 1970, 1978; Mазепова, 1998).

Два новых вида циклопа (*Acanthocyclops similis*, *Diacyclops neglectus*) из Селенгинского мелководья описаны немецким исследователем D. Flossner (1984). Два вида донных циклопов (*Paracyclops fimbriatus orientalis* и *Eucyclops arcanus*) из подсемейства Eucyclopiinae из южного Байкала района Посольский сор и из зоны заплеска (псаммали) *Diacyclops eulitoralis* Alekseev, Arov, 1986 описаны (Алексеев, 1990, 1998, Алексеев, Аров, 1986; Lake Baikal, 1998). Из этого биотопа описан еще один вид *Diacyclops bisiri* (Boxshall et al., 1993). Последняя находка псаммофильного циклопа (*Diacyclops zhimulevi*) из литорали южного Байкала указана в работе (Sheveleva et al., 2010).

Из списка эндемиков в настоящее время исключен *Orthocyclops bergianus* Maz., 1952. Более детальное изучение морфологии этого вида показало, что, по-видимому, это *O. modestus* Herrick, 1883.

Также были проведены специальные исследования морфологии и экологии байкальских циклопов.

Так статья авторов (Lajus, Alekseev, 2000), опубликованная в журнале *Hydrobiologia*, посвящена морфологическим вариациям байкальских эндемичных циклопов, на примере сборного вида *A. signifer*. В работе авторов (Шевелева и др., 2012) изложены особенности морфологии вооружения первой плавательной ноги (P1) и антенны (A2) трех видов циклопов (*D. arenosus*, *D. incolotenia*, *D. jasnitskii*), обитающих на губках. Также обитания некоторых циклопов на губках рассматривается в публикации авторов (Weinberg et al., 2002, 2003).

Ряд статей (Могилев, 1955; Мазепова, 1957; Кожов, 1959; Шнягина, 1965) посвящен суточным вертикальным миграциям *C. kolensis*.

Другая часть работ по циклопам Байкала посвящена динамике численности и биомассы в основном планктонного циклопа *C. kolensis* (Мазепова, 1963; Мазепова, 1978; Мазепова, Афанасьева, 1971; Афанасьева, 1977; Шимараев, Афанасьева, 1977; Афанасьева, Шимараев, 2006; Кожов, Помазкова, 1973; Помазкова, 1971; Пислегина, 2005; Кипрушина, Измestьева, 2009; Шевелева и др., 2009; Hampton et al., 2008). Многолетняя динамика численности *C. kolensis* в Южной Байкале за период 1961–1993 гг. уменьшилась, однако на фазе потепления с 1972–1995 гг. численность циклопа и его биомасса стали возрастать (Афанасьева, Шимараев, 2006). Как указывалось ранее (Мазепова, 1978; Пислегина, 2005; Кипрушина, Измestьева, 2009) влияние повышения температуры сказывается положительно на развитие циклопа, пики численности совпадают с наиболее «теплыми» годами. Так 12 летний ряд исследований (1997–2008 гг.) в открытой части Малого Моря также показал увеличение численности *C. kolensis* с 1999 г. по 2005 г., потом отмечен небольшой спад плотности, но с 2007г. численность

циклопа опять стала расти. Зависимость численности циклопа от температуры достаточно высокая ($R^2 = 0.34$) (Шевелева и др., 2009).

Последние работы раскрывают частные вопросы, касающиеся молекулярно-филогенетического (Майор и др., 2010) и цитологического (Семешин и др., 2011) анализа циклопов оз. Байкал.

Таблица. Видовой состав циклопов озера Байкал

Вид	Глубина обитания (м)	Экология
<i>Macrocyclops baicalensis</i> Maz., 1962	20-1460	Бентосный, эврибатный
<i>M. albidus</i> (Jurine, 1820)	1-24	Бентосный, литоральный
<i>Paracyclops baicalensis</i> Maz., 1962	14-900	Бентосный, эврибатный
<i>P. fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	2-1010	Бентосный, эврибатный
<i>P. fimbriatus orientalis</i> Alekseev, 1995		Бентосный
<i>Eucyclops serrulatus baicalocorrepus</i> Maz., 1955	5-900	Бентосный, эврибатный
<i>E. arkanus</i> Alekseev, 1990	3-17	Бентосный, литоральный
<i>E. serrulatus serrulatus</i> (Fischer, 1851)	3-750	Бентосный, эврибатный
<i>E. serrulatus proximus</i> Lilljeborg, 1901	50	Бентосный, литоральный
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)	50	Бентосный, литоральный
<i>E. speratus</i> (Lilljeborg, 1901)		Бентосный
<i>E. macruroides macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	16-460	Бентосный, эврибатный
<i>E. macruroides f. baicalensis</i> Maz., 1978	10-20	Бентосный, литоральный
<i>Ectocyclops phaleratus</i> (Koch, 1838)	13	Бентосный, литоральный
<i>Orthocyclops bergianus</i> Maz., 1952 ?	5-610	Бентосный, эврибатный
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901	0-250	Планктонный, трофогенный слой
<i>C. vicinus</i> Uljanin, 1875	0-25	Планктонный, трофогенный слой
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	7-50	Бентосный, литоральный
<i>M. gigas</i> (Claus, 1857)	30	Бентосный, литоральный
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	3-20	Бентосный, литоральный
<i>A. rupestris rupestris</i> Maz., 1950	14-1700	Бентосный, эврибатный
<i>A. notabilis</i> Maz., 1950	5-50	Бентосный, литоральный
<i>A. profundus profundus</i> Maz., 1950	14-1700	Бентосный, эврибатный
<i>A. profundus tomilovi</i> Maz., 1950	0-16	Бентосный, литоральный
<i>A. rupestris signififer</i> Maz., 1952	10-610	Бентосный, эврибатный
<i>A. rupestris signififer</i> Maz., 1952	5-50	Бентосный, литоральный
<i>A. galbinus</i> Maz., 1962	5-800	Бентосный, эврибатный
<i>A. similis</i> Flossner, 1984	20	Бентосный, литоральный
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	1.5-15	Бентосный, литоральный
<i>D. bisetosus</i> (Rehbeerg, 1880)	20-50	Бентосный, литоральный
<i>D. improcerus</i> Maz., 1950	3-20	Бентосный, литоральный
<i>D. jasnitski</i> Maz., 1950	3-20	Симбиотический, литоральный
<i>D. incolotenia</i> Maz., 1950	3-20	Симбиотический, литоральный
<i>D. arenosus</i> Maz., 1950	6-30	Симбиотический, литоральный
<i>D. intermedius</i> Maz., 1952	3-20	Симбиотический, литоральный
<i>D. konstantini</i> Maz., 1962	500-1600	Бентосный, супраабиссальный
<i>D. elegans</i> Maz., 1962	10-1100	Бентосный, эврибатный
<i>D. verzutus</i> Maz., 1962	6-340	Бентосный, эврибатный
<i>D. spongicola</i> Maz., 1962	3-20	Симбиотический, литоральный
<i>D. talievi</i> Maz., 1970	600-1400	Бентосный, супраабиссальный
<i>D. negletus</i> Flossner, 1984	100	Бентосный, сублиторальный
<i>D. eulitoral</i> Alekseev, Arov, 1986	Зона заплеска	Бентосный, литоральный
<i>D. bisiri</i> Boxshall, Evstigneeva, Clark, 1993	Зона заплеска	Бентосный, литоральный
<i>D. zhimulevi</i> , Sheveleva, Timoshkin, 2010	1,5-3	Бентосный, литоральный
<i>Cryptocyclops bicolor</i> (Sars, 1863)	1,5-5	Планктонный, трофогенный слой
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	0-50	Планктонный, трофогенный слой

Примечание. Эндемики выделены жирным шрифтом.

Эндемичные циклопы Байкала обитают в абиссальной и супраабиссальной (свыше 500 м), в литоральной (0–20 м) и сублиторальной зоне (20–70 м), также и в зоне выше уреза воды (табл.). Исследуя морфологию байкальских эндемичных циклопов, мы обратили внимание, что у пяти видов имеется особое вооружение дистального членика антенны (A2) и у четырех видов дистального членика эндоподита первой плавательной ноги (P1). Г.Ф. Мазепова (1978) при описании циклопов из Байкала также выделяла эти морфологические признаки. По данным этого автора, только один вид *D. spongicola* обитает на корковой губке, он имеет гарпактикоидную форму, дистальный членик A1 и P1 вооружены крючком. Специальные сборы циклопов с помощью аквалангистов и исследование тонкой морфологии подтвердили наше предположение об обитании пяти видов (*D. spongicola*, *D. arenosus*, *D. incolotenia*, *D. jasnitskii*, *D. intermedius*) на губках. Специализация обитания циклопов на губках связана также и с изменением некоторых морфологических признаков ротовых придатков. У всех пяти видов мандибулы имеют сходное строение по наличию многочисленных тонких одноворшинных острых зубов.

Авторы выражают искреннюю благодарность д.б.н. Ситниковой Т.Я. за предоставленный материал собранный глубоководными аппаратами «Мир» во время кругобайкальской экспедиции 2009–2010 гг. и д.б.н. Тимошкину О.А. за переданный материал, собранный водолазами с Ушканьих островов. Огромную благодарность выражаю водолазу с.н.с. Ханасеву И.В. за подледные сборы циклопов; также благодарна за помощь в сборе псаммофильных циклопов с глубины 2.5–3 м научному сотруднику лаборатории биологии водных беспозвоночных Лухневу А. Работа выполнена при частичной поддержке интеграционного проекта СО РАН № 37, № 51 и РФФИ 12-05-98011.

Список литературы

- Алексеев В.Р. *Eucyclops arcanus* sp.n. (Copepoda, Cyclopida) из водоемов Прибайкалья и Большеземельской тундры // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 1. С. 135–138.
- Алексеев В.Р. *Paracyclops fimbriatus orientalis* ssp.n. (Crustacea, Copepoda) из водоемов Прибайкалья // Зоол. журн. 1995. Т. 74, вып. 7. С. 133–138.
- Алексеев В.Р., Аров И.В. Новый циклоп рода *Diacyclops* (Crustacea, Copepoda) из эулиторали озера Байкал // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 7. С. 1084–1088.
- Афанасьева Э.Л. Состав, численность и продукция зоопланктона (1961–1974) // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск, 1977. С. 39–61.
- Афанасьева Э.Л., Шимараев М.Н. Многолетние изменения зоопланктона пелагиали озера Байкал в период глобального потепления // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. С. 235–264.
- Кипрушина К.Н., Измestьева Л.Р. Многолетняя и сезонная динамика зоопланктона открытой части Южного Байкала // Вестник Томского государственного университета. 2009. № 328. С. 191–195.
- Кожов М.М. О вертикальных миграциях массовых видов планктона в оз. Байкал // Труды Всесоюз. Гидробиол. Общ-ва. М., 1959. Т. 9.
- Мазепова Г.Ф. К познанию фауны Cyclopoidea оз. Байкал // Докл. АН СССР. 1950а. Т. 72, № 4. С. 809–812.
- Мазепова Г.Ф. Новые виды циклопов из озера Байкал // Докл. АН СССР. 1950 б. Т. 75, № 6. С. 865–868.
- Мазепова Г.Ф. Новые данные по фауне Cyclopoidea оз. Байкал // Докл. АН СССР. 1952а. Т. 82, № 5. С. 805–807.
- Мазепова Г.Ф. *Orthocyclops bergianus* sp.n. – новый интересный представитель фауны оз. Байкал // Докл. АН СССР. 1952б. Т. 86, № 2. С. 433–435.
- Мазепова Г.Ф. Новая форма *Eucyclops serrulatus* (Fisch.) (Copepoda, Cyclopoidea) из озера Байкал // Тр. ЗИН АН СССР. 1955. Т. 18. С. 106–111.
- Мазепова Г.Ф. Донные циклопы Южного Байкала // Систематика и экология ракообразных Байкала. 1962. С. 172–195 (Тр. ЛИНа СО РАН; Т. 2 (22), ч. 1.)
- Мазепова Г.Ф. Новый вид циклопа (Crustacea, Copepoda) из глубинной зоны Байкала // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 3. С. 354–361.
- Мазепова Г.Ф. Циклопы озера Байкал. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1978. 144 с.
- Мазепова Г.Ф. Отряд Copepoda – веслоногие, подотряд Cyclopoidea // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала. Новосибирск: Наука, Сиб. Изд. Фирма РАН, 1995. С. 406–430.
- Майор Т.Ю., Шевелева Н.Г., Суханова Л.В., Тимошкин О.А., Кирильчик С.В. Молекулярно-филогенетический анализ циклопов (Copepoda: Cyclopida) из озера Байкал и его водосборного бассейна // Генетика. 2010. Т. 46, № 11. Р. 1–9.
- Могилев Л.Н. О суточных вертикальных миграциях массовых форм байкальского зоопланктона: Автореф. канд. дисс. Иркутск, 1955. 24 с.
- Пислегина Е.В. Зависимость пелагического зоопланктона от температуры воды в Южном Байкале // Фундаментальные проблемы изучения и использования воды и водных ресурсов. Иркутск, 2005. С. 426–428.
- Помазкова Г.И. Сезонная и годовая динамика численности и биомассы зоопланктона в озере Байкал (район Больших Котов, 1956–1966гг.) // Исследования гидробиологического режима водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1971. С. 17–26.
- Смешина В.Ф., Омельчук Л.В., Алексеева А.Л., Иванкина Е.А., Шевелева Н.Г., Жимулев И.Ф. Содержание ДНК в ядрах *Cyclops kolensis* и *C. insignis* (Crustacea, Copepoda) // Цитология. 2011. № 3. С. 285–289.
- Шевелева Н.Г., Пенькова О.Г., Кипрушина К.Н. Многолетняя динамика численности зоопланктона открытой части пролива Малое море (оз. Байкал) // Экология. Природные ресурсы. Рациональное природопользование. Охрана окружающей среды. Москва, 2009. Т. 114, вып. 3. С. 505–510.
- Шимараев М.Н., Афанасьева Э.Л. Влияние температурных условий на межгодовые изменения летнего зоопланктона пелагиали // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука, 1977. С. 61–76.
- Шнягина Г.И. О суточных вертикальных миграциях пелагических копепоид в оз. Байкал // Труды Лимнологического ин-та СО РАН. 1965. Т. 6 (26). С. 145–151
- Шевелева Н.Г., Шипнякова И.В., Зарубина К.В. Особенности морфологии и экологии некоторых эндемичных Байкальских циклопов // Биологическое разнообразие и продуктивность водных экосистем севера. Мат. Всерос. научно-практич. конф., посвященной 100-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РС (Я), д.б.н. Федора Николаевича Кириллова (Якутск, 15–17 ноября 2011 г.). Якутск, 2012. С. 333–337.
- Яснитский В.Н. Материалы к познанию планктона оз. Байкал // Тр. Иркутск. Об-ва естествоиспыт. 1923. Т. 1. С. 31–74.
- Яшинов В.А. Планктон озера Байкал по материалам байкальской экспедиции Зоол. Музея Моск. Ун-та в 1917 г. // Русский гидробиологический журнал. 1922. Т. 1, № 8. С. 225–241.
- Alekseev V.R. Fig. *Paracyclops fimbriatus orientalis* s. sp.nov. // Lake Baikal: Evolution and Biodiversity / Eds. O.M. Kozhova, L.R. Izmesteva. Liden: backhuys Publishers, 1998. P. 128, fig. 3, 27, 1.
- Boxshall G.A., Evstigneeva T.D., Clark P.F. A new interstitial cyclopid copepod from a sandy beach on the western shore of Lake Baikal. Siberia // Hydrobiologia. 1993. Vol. 1. P. 99–107.
- Flossner D. Two new species of the genera *Acanthocyclops* and *Diacyclops* (crustacean, Copepoda) from Lake Baikal // Limnologia. 1984. Vol. 1. P. 149–156.
- Lake Baikal evolution and Biodiversity / Edited by Kozhova and Izmesteva. 1998. 447 p.
- Lajus D., Alekseev V. Components of morphological variation in Baikalian endemial cyclopid *Acanthocyclops signifier* complex from different localities // Hydrobiologia. 2000. 417. P. 25–35.

- Mazepova G.F. List of Copepoda species // Lake Baikal: Evolution and Biodiversity / Eds. O.M. Kozhova, L.R. Izmesteva. Liden: backhuys Publishers, 1998. P. 378–379.
- Sheveleva N.G., Timoshkin O.A., Aleksandrov V.N., Tereza E.P. A new psammophilic species of the genus Diacyclops (Crustacea; Cyclopoida) from the littoral zone of lake Baikal (East Siberia) // Invertebrate Zoology. 2010. 7 (1). P. 47–54.
- Weinberg I., Glyzina O., Weinberg E., Kravtsova L., Sheveleva N., Iatyshev N., Bonse D., Janussen D. Interaction between the baikalian sponges and their inhabitants // Boll. Mus.Ist. boil. Univ. Genova. 2000–2001 (2002). V. 66–67. P. 215–216.
- Weinberg I., Glyzina O., Weinberg E., Kravtsova L., Rozhkova N., Sheveleva N., Natyganova A. Bonse D., Janussen D. Types of Interaction in consortia of Baikalian sponges // Boll. Mus.Ist. boil. Univ. Genova. 2003 (2004), V. 68. P. 655–663.

ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ НИЗОВЬЕВ ДЕЛЬТЫ Р. ВОЛГИ

Л.А. Штепина

ФГБУ «Астраханский ордена Трудового Красного знамени государственный природный биосферный заповедник», 414021, г. Астрахань, ул. Набережная реки Царев, 119. Российская Федерация. abnr@bk.ru

В фауне Волги встречаются компоненты генетически разнородных комплексов: широко распространенного пресноводного планктонного комплекса и комплекса каспийской фауны. Волга несет в дельту фауну своего огромного бассейна, не свойственную пустынным ландшафтам, которая находит здесь благоприятные условия для развития в связи с разнообразием экологических условий. Кроме того, она обогащается вторично за счет проникновения в дельту некоторых видов из прибрежной зоны Каспийского моря. Фауна ракообразных низовьев р. Волги имеет разное происхождение. В озерах, прудах и прочих водоемах дельты Волги формируется разнообразная фауна, состоящая из эврибионтных палеарктических и голарктических видов, свойственных Волге (Пидгайко, 1984). По данным А.А. Косовой в низовьях Волги зарегистрированы 142 вида ветвистоусых ракообразных, и 70 видов веслоногих, и представителей других групп животных — 77 (Астраханский заповедник, 1991).

Сбор материала и камеральная обработка велись по стандартной методике (Жадин, 1960). Отбор проб зоопланктона проводился на многолетних стационарах Астраханского заповедника в его основных зонах: Проточная (пр. Быстрая, пр. Обжорова, ер. Лотосный), култушной зоне (к-к Прямой-Лотосный) и в зоне Авандельты (о. Блинов и о. Южный Зюдев), двух основных участков Обжоровского и Дамчикского. А также со станций полюев расположенных на кордонах этих участков в период весеннего половодья.

Ракообразные в составе зоопланктона занимают второстепенное положение по показателям численности, нередко и по биомассе. Среди основных групп ракообразных первостепенное положение в среднем по численности и биомассе занимают отр. *Sopropoda* далее следуют отр. *Cladocera*. Однако высокие количественные показатели отряда веслоногих раков связаны с преобладанием науплиальных и копепоидитных стадий. В пробах зоопланктона также встречаются представители ракушковых раков, нередко и бокоплав (что связано с малыми глубинами водоемов и близостью фитофильной фауны).

По обработке проб весеннего периода копепоиды и кладоцеры занимают примерно одинаковое положение по численности (от 1.2 тыс. экз./м³ в проточной зоне до 1.8 тыс. экз./м³ в авандельте). Однако по показателям биомассы ветвистоусые раки занимают лидирующее положение. Так несколько выше их значение в проточной (1.17 мг/м³ — *Sopropoda* и 3.28 мг/м³ — *Cladocera*) и гораздо большая разница по биомассе в зоне Авандельты, где кладоцеры явно преобладают достигая 16.95 мг/м³. Однако, и показатели биомассы веслоногих рачков выросли по сравнению с проточной зоной до 5.52 мг/м³ (рис. 1, 2). В апреле кладоцеры встречались редко, копепоиды представлены науплиальными и реже копепоидитными стадиями. В мае в протоках среди *Cladocera* характерны виды *Bosmina longirostris*, *Alona rectangula*, *Chydorus sphaericus*.

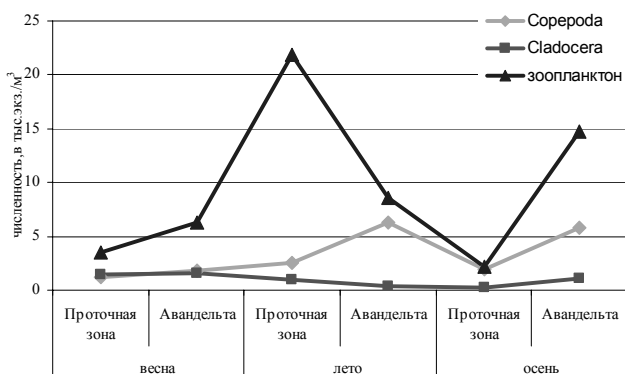


Рис. 1. Показатели численности планктонных ракообразных в составе зоопланктона в 2011 г.

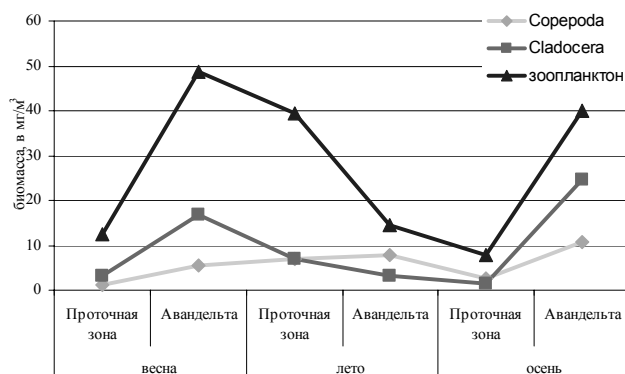


Рис. 2. Показатели биомассы планктонных ракообразных в составе зоопланктона в 2011 г.

Среди имаго копепоид сем. Cyclopoida отмечены *Microcyclops varicans*, *Thermocyclops*, а также из Harpacticoida — *Ectinosoma concinuum*. В Авандельте из кладоцер преобладал *Chydorus sphaericus*, *Alona rectangula*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Pleuroxus aduncus*. В Авандельте практически весь период отмечается *Acropercus harpae*. Cyclopoida были достаточно разнообразны в этой зоне, здесь наиболее массовыми были — *Microcyclops varicans*, *Acanthocyclops biscupidatus*.

Наиболее высокие показатели численности и биомассы зоопланктона приходятся на весенне-летний период 2011 г. Однако, эти показатели по ракообразным не дают столь высоких значений, что связано с массовым развитием коловраток. Т.о. в летний период исследования значения численности и биомассы ветвистоусых рачков несколько снизились по сравнению с весенним периодом до 0.4 тыс. экз./м³ и 3.13 мг/м³ соответственно. Представители веслоногих, наоборот, развивались с некоторым увеличением численности и биомассы в летний период, особенно в зоне Авандельты до 6.27 тыс. экз./м³ и 7.69 мг/м³ (рис. 1, 2).

В проточной зоне среди Cladocera наиболее массовыми были *Alona rectangula*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni* отмечены *Ceriodaphnia quadrangula*, *Pleuroxus aduncus*, *Scapholeberis mucronata*, *Alonella nana*, *Diaphanosoma*, *Daphnia cucullata* и др. Из Соперода массовыми были *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops crassus*, *Diacyclops limnobiis*. В зоне авандельты Cladocera представлены видами: *Chydorus sphaericus*, *Disparalona rostrata*, *Acroperus harpae*, *Grabtoleberis testudinaria* и пр., из Calanoida — *Eurytemora affinis*, среди Cyclopoida встречены — *Microcyclops varicans*, *Thermocyclops crassus*, *T. oithonoides*, *Diacyclops limnobiis*, *Mesocyclops leuckarti* и пр.

В осенний период в Авандельте наблюдается некоторый пик численности и биомассы ракообразных в составе зоопланктона, что и дало достаточно высокие показатели осенью планктона в целом. Численность и биомасса кладоцер остается примерно на том же уровне в проточной зоне (0.3 тыс. экз./м³ и 1.43 мг/м³), однако в Авандельте эти показатели резко возрастают (до 24 мг/м³ по биомассе). Сходное развитие в этот период было у Соперода. Максимальные показатели отмечены также в Авандельте достигая 5.83 тыс. экз./м³ — по численности и 10.7 мг/м³ — по биомассе соответственно. В проточной зоне отмечены *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Pleuroxus aduncus*, *Alona rectangula*, *Ceriodaphnia quadrangula* из ветвистоусых и среди веслоногих рачков — *Microcyclops minutus*, *Eucyclops serrulatus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops bicuspidatus*, а также *Nitocra spinipes* — Нагпacticoida. В зоне Авандельты развиваются *Pleuroxus aduncus*, *Macrothrix*, *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*, *Acroperus alonoides*, *Chydorus sphaericus* из Cladocera, а также *Microcyclops varicans*, *Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops bicuspidatus* — Соперода.

Таблица 1. Представители ракообразных встреченные в пробах зоопланктона полов Дамчикского и Обжоровского участков

Встреченные организмы	полои 1 кордона Дамчикский участок	полои 2 кордона Дамчикский участок	полои центрального кордона Дамчикский участок	полои Обжоровский участок
CLADOCERA				
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (Jurine, 1820)	+			
<i>Chydorus sphaericus</i> (Muller, 1785)	+		+	
<i>Iliocryptus agilis</i> (Kurs, 1874)	+			
<i>Alona rectangula</i> (Sars, 1862)	+			
<i>Bosmina longirostris</i> (Muller, 1785)	+	+	+	+
<i>Bosmina longispina</i> (Leydig, 1860)	+			
<i>Bosmina coregoni</i> (Braid, 1857)	+		+	
<i>Moina macropora</i> (Straus, 1820)	+			
<i>Moina micrura</i> (Hellich, 1877)	+		+	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	+		+	+
<i>Daphnia cucullata</i> (Leydig, 1860)	+			
СОПЕРОДА				
<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)	+	+		
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	+			
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1893)	+		+	
<i>Acanthocyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	+			
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1953)	+			+
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	+			
<i>Microcyclops varicans</i> (Sars, 1863)		+		+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisher, 1851)			+	
<i>Metacyclops minutus</i> (Claus, 1863)		+		+
<i>Mesocyclops leuckartii</i> (Claus, 1857)	+			
<i>Cyclops scutifer</i> (Sars, 1863)	+			
<i>Cyclops kolensis</i> (Lilljeborg, 1901)			+	
<i>Cyclops vicinus</i> (Sars, 1863)			+	
PHYLLIPODA				
<i>Lepthesteria dahalacensis</i> (Ruppel, 1837)	+	+	+	+

Особое место среди водоемов дельты Волги занимают полои. В их состав входят как представители фауны астатических водоемов, так и эвритопные виды, поступающие на полои с речной водой (Астраханский заповедник, 1991). Благодаря совпадению сроков появления полов с периодом весеннего усиления солнечной радиации и с повышением температуры воздуха, а также благодаря их мелководности, полойная вода всегда оказывается более прогретой, чем речная. Одновременно с этим наличие обильных запасов неиспользованного органического вещества растений дает трофическую основу для вспышки развития жизни (Горбунов, 1961). В первые же дни появляются веслоногие ракообразные, коловратки, простейшие. Иногда массового развития

достигают раковинные листоногие ракообразные и щитни. Важное значение имеет последовательность вспышек развития массовых видов коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных представляющих основной корм молоди размножающихся на полоях рыб. В июне–июле в зоопланктоне полоев происходит смена видового состава, наступает массовое развитие ветвистоусых ракообразных (Астраханский заповедник, 1991).

Однако такое последовательное развитие групп зоопланктеров в последние года вовсе не наблюдалось, т.к. период существования полоев крайне сократился почти в 2.5 раза — 29 дней полои Обжоровского и 40 дней полои Дамчикского участков в 2011 г. (так показатели существования в конце 1950-х гг. составляли до 90 дней) (Горбунов, 1960). Такой короткий срок особо остро сказался на развитии молоди в 2011 г., а также вовсе не наблюдалось массового развития копепоид и кладоцер. Высокие показатели численности и биомассы на этих водоемах связаны с развитием коловраток в первые дни существования полоев. Так развитие количественных показателей кладоцер было достаточно низким в первой и второй декаде мая достигая всего 2–5% как по численности, так и по биомассе, к концу существования полоев показатели достигли 12–13% от всего зоопланктона. В основном отмечался вид *Bosmina longirostris*, а также *Chydorus sphaericus* (табл. 1).

Soropoda были представлены в основном науплиальными и копепоидными стадиями. По показателям численности и биомассы они на протяжении первой и второй декады мая составляли 20–28% от значений всего зоопланктона полоев. В конце развития веслоногие рачки составляли 60% от общего числа зоопланктеров. Здесь отмечены такие виды как *Microcyclops varicans*, *Thermocyclops oithonoides*, *Acanthocyclops bicuspidatus*, *Cyclops kolensis*, *Metacyclops minutus*, а также *Eurytemora affinis* из Calanoida. В пробах зоопланктона полоев также встречались представители Phyllozoa (*Lepidocyclops dahalacensis*) биомасса которых достигала в ряде случаев 25% от всего зоопланктона.

Такое непродолжительное существование полоев в первую очередь связано с понижением уровня Каспийского моря (Море уходит, 2011), а также с таким фактором как поступления воды в период половодья, имеющего однозначно антропогенный характер.

Список литературы

- Астраханский заповедник / Рушаков Г.В., Конечный А.Г., Косова А.А. и др. М.: Агропромиздат, 1991. 191 с.
Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 190 с.
Горбунов К.В., Косова А.А. Пищевые отношения молоди рыб на полое низовьев дельты Волги // Тр. Астраханского государственного заповедника. Вып. V. Астрахань: Изд-во газеты «Волга», 1960. 394 с.
Море уходит. Снижение уровня Каспия грозит проблемами экономике региона [Электронный ресурс] / сост. Вероника Иошко, 2011. Режим доступа: <http://ast-news.ru/node/4751>
Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 208 с.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ РАКА УЗКОПАЛОГО (*ASTACUS LEPTODACTYLUS*: *MALACOSTRACA*) В КУЙБЫШЕВСКОМ И НИЖНЕКАМСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

В.А. Яковлев, А.Ф. Аверьянов, Г.С. Кашеваров

Казанский (Приволжский) федеральный университет,
420008 Казань, ул. Кремлевская 18, E-mail: Valery.Yakovlev@ksu.ru

Рак узкопалый (*Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) — обычный широко распространенный вид в пресноводных бассейнах на территории Белоруссии, Украины, Югославии, Турции, Прибалтики, Псковской и Ленинградской обл., южной Карелии, Владимирской обл. Имеются сведения об обнаружении рака в ряде рек Южного Урала, Западной Сибири, Алтайском крае, Иркутской обл. (Иоганзен, Петкевич, 1951; по: Бродский, 1981; Камалтынов, Камалтынов, 2000; Balik et. al., 2005; Нилова, Нилов, 2006), в р. Обь и ее притоках (Новосибирская обл.; Красная книга, 2008). В последнее десятилетие наблюдается устойчивое увеличение численности и частоты встречаемости раков в Куйбышевском водохранилище (Яковлев, Яковлева, 2005; Кашеваров, Яковлев, 2007). Он является полиморфным видом. В связи с чем, его даже выделяют в отдельный подрод — Понтийские раки — *Pontastacus*. Наряду с *P. leptodactylus* подрод включает еще 5 подвидов: толстопалый рак — *P. pachipus*, кубанский рак — *P. cubanicus*, кавказский рак — *P. pylzowi*, туркестанский рак — *P. Kessleri* и каспийский рак — *P. eichwaldi*. (Бродский, 1981). Как охраняемый вид он включен в Красную книгу РТ (1996, 2006). Наряду с Красной книгой Республики Татарстан (2006) рак узкопалый включен в Красные книги Владимирской и Московской обл., Республики Мордовия. В Республике Беларусь в соответствии с Указом Президента от 8 декабря 2005 г. «О некоторых мерах по повышению эффективности ведения охотничьего хозяйства и рыбохозяйственной деятельности, совершенствованию государственного управления ими» рак узкопалый указан как промысловый вид, в связи с чем разрешен его любительский и промысловый лов с ограничением орудий лова не более 3 штук на одного ловца, диаметром входного отверстия раколовки не более 70 см, ячеей не менее 22 мм и промысловой мерой — более 9 см.

Рак узкопалый — индикатор олигосапробных вод ($S = 1.05$, по: Унифицированные ..., 1997). Однако его обитание в Куйбышевском водохранилище, относительно неблагоприятном по качеству воды, подтверждает большую устойчивость этого вида к загрязнению. По-видимому, ближе к истине Р. Вегль (1983), который придал узкопалому раку индикаторное значение сапробности ($S = 2.0$ (β-мезосапробная зона). Раки — объект промыслового лова в Белоруссии, Украине и ряде других стран (Нефедов, Наумова, 1978; Бродский, 1981). Работы по интродукции и акклиматизации, а также промышленному выращиванию раков в прудах ведутся во

многих государствах, особенно интенсивно в странах Прибалтики и Скандинавии. В Республике Беларусь любительский и промысловый лов узкопалого рака разрешен с 16 июля по 14 октября (Правила ..., 2003).

Материалом для данной работы послужили раки, попавшие в ставные рамочные сети стандартной конструкции длиной 60–75 м с размером ячеи 24–65 см, выставленных для промысловых уловов рыбаками в рыбозаповодов в акваториях Волжского, Волжско-Камского и Камского плесов Куйбышевского водохранилища, Бельского залива Нижнекамского водохранилища (2006–2009 гг.). Для сбора материала в последнем водоеме также использовали раколовку. Всего было обследовано 608 раков (из них 197 самок и 411 самцов). Выбранных раков помещали в сосуд с речной водой; определяли пол, измеряли длину тела (от кончика рострума до конца тельсона) и длину правой клешни. Для уменьшения погрешности взвешивания раков предварительно выдерживали несколько минут в сухой кювете что, однако, не влияло на их активность. Раки без клешней или с небольшими клешнями не взвешивались. Длину измеряли металлической линейкой и штангенциркулем с точностью до 1 мм, массу тела — электронными весами с точностью до 0.1 г. После проведения измерений раков выпускали обратно в водоем.

Улов раков в 2006–2007 гг. в Волжском плесе составил в среднем 2.0 экз. на 1 сетепостановку в сутки (сеть/сутки). В Волжско-Камском плесе в октябре 2009 г. данный показатель колебался от 1.5 до 10.0 экз./сеть/сутки (в среднем 4.6 ± 1.6 экз.). В Камском плесе — 20.3 экз./сеть/сутки. Более высокие показатели численности рака в Камском плесе по сравнению с соседним Волжско-Камским, вероятнее всего, могут быть объяснены более плотными грунтами, большей изрезанностью берегов, наличием большего количества островных систем, где раки находят лучшие условия для рытья нор, укрытия и кормежки.

Половая структура. Доля самцов в обоих водохранилищах рака узкопалого превышали таковую у самок в 2.6 раза. Наибольшие различия отмечены для Камского плеса (4.1 раза), наименьшие Волжско-Камского плеса (1.5 раза) (табл. 1).

Таблица 1. Соотношение (%) самок и самцов рака узкопалого на различных участках Куйбышевского водохранилища и в Нижнекамском водохранилище

Район/водохранилище	Самки	Самцы
Волжский плес, осень 2006 г.	35.0	65.0
Волжский плес, лето 2007 г.	34.8	65.2
Волжский плес, осень 2007 г.	37.0	63.0
Волжско-Камский плес	40.2	59.8
Камский плес, лето-осень 2007 г.	19.8	80.2
Нижнекамское водохранилище, осень 2007 г.	28.1	71.9
Всего	32.4	67.6

Размерно-весовые показатели. Как видно в табл. 2, наиболее крупные раки обнаружены в Камском и Волжско-Камском плесах. В Камском плесе максимальная длина самок достигала 158 мм, самцов — 169 мм. Минимальная длина раков была отмечена осенью 2006 г. в Волжском плесе, что, по-видимому, можно объяснить использованием сетей с более мелкой ячеей. Самцы в Волжско-Камском плесе отличались сравнительно высокой вариабельностью длины тела, в Камском плесе характеризовались максимальными массами тела (табл. 3).

Таблица 2. Длина тела (L , мм) тела самок и самцов рака узкопалого в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах

Район/водохранилище	Мин–Макс	Медиана	$M \pm m$	CV , %
Самки				
Волжский плес, осень 2006 г.	57–102	83.0	80.8 ± 3.5	16.3
Волжский плес, лето 2007 г.	77–145	105.0	108.0 ± 2.5	14.4
Волжский плес, осень 2007 г.	57–147	112.0	108.9 ± 2.2	15.3
Волжско-Камский плес	97–158	120.0	120.4 ± 1.7	10.0
Камский плес	114–152	139.0	134.7 ± 2.1	6.2
Нижнекамское водохранилище	87–130	108.0	108.5 ± 1.6	9.9
Самцы				
Волжский плес, осень 2006 г.	55–122	89.5	89.2 ± 3.5	19.8
Волжский плес, лето 2007 г.	75–159	124.0	122.3 ± 2.1	14.8
Волжский плес, осень 2007 г.	76–148	123.0	121.3 ± 2.5	14.5
Волжско-Камский плес	90–169	120.7	120.7 ± 1.9	23.5
Камский плес	123–156	139.0	139.2 ± 0.9	5.4
Нижнекамское водохранилище	90–144	115.0	113.8 ± 1.6	9.8

Статистический анализ с использованием программы MANOVA (Tukey HSD-test) показал, что существуют достоверные различия в длине тела между самцами из Камского и Волжско-Камского плесов ($p < 0.00001$) и, соответственно, между самками ($p = 0.0003$). Однако достоверные различия в массе тела выявлены лишь между самцами двух участков ($p < 0.00001$). Таким образом, можно заключить о более благополучном состоянии популяции из Камского плеса, по сравнению с Волжско-Камским плесом.

Раки из Камского плеса также выделялись относительно длинными клешнями и величинами соотношения длин клешней и длины всего тела (табл. 4). Этот факт может косвенно свидетельствовать об относительно лучшей вооруженности самцов, что важно при турнирах в период размножения.

Таблица 3. Масса тела (W , г) самок и самцов рака узкопалого в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах

Район/водохранилище	Мин–Макс	Медиана	$M\pm m$	CV , %
Самки				
Волжский плес, осень 2006 г.	5.8–39.5	21.5	22.2±2.7	45.1
Волжский плес, лето 2007 г.	14.8–82.1	29.8	35.1±2.4	43.4
Волжский плес, осень 2007 г.	17.7–86.5	35.0	35.0±1.2	40.9
Волжско-Камский плес	36.4–151.7	65.8	70.0±3.5	31.7
Камский плес	22.6–135.7	92.2	91.5±6.1	18.7
Нижнекамское водохранилище	24.6–83.2	69.4	50.7±2.3	29.2
Самцы				
Волжский плес, осень 2006 г.	5.8–86.8	31.0	36.0±4.1	58.2
Волжский плес, лето 2007 г.	12.8–146.7	60.4	59.2±3.1	44.9
Волжский плес, осень 2007 г.	12.4–117.5	54.5	57.8±3.4	42.2
Волжско-Камский плес	33.8–178.5	87.8	87.8±4.6	43.1
Камский плес	80.9–198.8	129.9	131.8±6.3	6.1
Нижнекамское водохранилище	30.1–141.9	69.4	72.0±2.3	33.8

Таблица 4. Средняя ($M\pm m$) длина клешни (L_k , мм), отношение к длине тела (L_k/L , %) самок и самцов рака узкопалого в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах

Район/водохранилище	Самки		Самцы	
	L_k , мм	L_k/L , %	L_k , мм	L_k/L , %
Волжский плес, осень 2006 г.	59.4±3.0	73.8±1.8	83.6±4.6	92.5±1.8
Волжский плес, лето 2007 г.	69.2±1.8	64.1±2.4	103.6±2.6	84.0±0.9
Волжский плес, осень 2007 г.	71.6±1.2	65.9±1.9	103.3±3.3	84.5±1.3
Волжско-Камский плес	88.8±1.9	88.8±1.9	120.1±3.3	99.5±1.6
Камский плес	105.6±2.5	78.3±0.9	139.2±0.9	111.4±1.3
Нижнекамское водохранилище	78.9±2.3	74.4±0.7	112.1±1.8	97.9±0.9

Зависимость массы от длины тела самцов и самок хорошо описывается уравнением степенной функции. Для самок, собранных осенью 2009 г. это уравнение имеет вид: W (г) = $8E-05 L^{2.85}$ (мм); для самцов — W (г) = $1E-05 L^{3.24}$ (мм). Коэффициенты аппроксимации (R^2) составляют 0.94 и 0.95 соответственно. На более поздних стадиях индивидуального развития темп роста самцов рака значительно превышает таковой у самок. Таким образом, половой диморфизм у рака проявляется не только в особенностях морфологии придатков первых брюшных сегментов, но и в морфометрических показателях и в интенсивности прироста массы тела.

По результатам настоящего исследования можно заключить, что имеет место восстановление популяции рака узкопалого в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах. Еще в 1997–2000 гг. раки часто попадались в ставные рыболовные сети вблизи с. Макаровка (Стационар Института экологии природных систем АН РТ), в Свияжском заливе (Зоологическая станция КГУ), встречались в других участках водохранилищ, а также в реках и озерах Чистопольского района РТ (Красная книга ..., 2006). К настоящему времени частота встречаемости и численность раков увеличились еще заметнее. Обращает на себя внимание и сравнительно высокие размерно-весовые показатели исследованных особей. Большинство раков (как самцов, так и самок) попавших в орудия лова, начиная с 2007 г., имели размеры выше 10 см и вес более 30 г, т.е. выше, чем средние принятые промысловые параметры данного вида (10 см, 30 г). В связи с тем, что на большей части ареала рака узкопалого имеет место аналогичная ситуация, то в ряде стран и субъектов РФ разрешен его лов.

В настоящее время охранный статус рака узкопалого в Республике Татарстан — III категория — редкий, местами обычный вид (Красная ..., 2006). Статус охраняемого вида не позволяет организовать его промысловый лов и наладить промышленное выращивание. Однако в товарной сети Республики Татарстан продаются раки, привезенные из других регионов. Выращивание рака в искусственных условиях экономически рентабельно. Работы по интродукции и акклиматизации, а также промышленное выращивание раков ведутся во Франции, Швеции, Финляндии и других странах. Экспериментально выращивают рака на Украине, а Республике Молдавия, Ростовской обл., в озерах Волго-Ахтубинской поймы (Супрунович, 1988). Товарных размеров (10 см, масса 30 г) раки в южных регионах достигают за 2–3 года, в северных регионах — 3–4 года.

Список литературы

- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов, 1924. 398 с.
 Бродский С.Я. Фауна Украины. Т. 26, вып. 3. Київ: Наук. Думка, 1981. 212 с.
 Жизнь животных. Т. 2. М.: Просвещение. 1968. 564 с.
 Иванов А.В., Мончадский А.С., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. 2. М.: Высш. шк., 1983. 543 с.
 Камалтынов Р.М., Камалтынов П.Р. О вселении речного рака в водоемы города Иркутска // Тез. докл. III Верещагинской байкальской конф. Иркутск, Лимнол. ин-т Сиб. отд. РАН, 2000. С. 103.
 Кашеваров Г.С., Яковлев В.А. Размерно-весовые показатели и особенности роста рака узкопалого (*Astacus leptodactylus*, Eschscholz, 1823) в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан: Мат. VII Республ. научн. конф. Казань, 2007. С. 89–90.
 Красная книга Республики Мордовия. Т. 2: Животные. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 2005. 336 с.
 Красная книга Новосибирской области. Департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Новосибирской области. 2-е изд. Новосибирск: Арта, 2008. 528 с.

- Красная книга Республики Татарстан. Казань: Изд-во Природа», 1995. 454 с.
- Красная книга Республики Татарстан. Казань: Изд-во «Идель-Пресс», 2006. 832 с.
- Лаврентьева Г.М., Мицкевич О.И. Современные подходы к проблеме целенаправленных акклиматизаций водных беспозвоночных // Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского). СПб., М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С 83–146.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Б.и., 1998. 320 с.
- Нефедов В.Н., Наумова Г.В. К изучению питания длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* в водоемах Волго-Ахтубинской поймы // Тр. Волгоград. отд. НИИОРХ. 1974. № 8. С. 79–82.
- Нефедов В.Н., Наумова Г.В. Опыт получения жизнестойкой молоди длиннопалого рака и выращивания его в прудах // Рыбн. хоз-во. 1978. № 5. С. 28–32.
- Нилова Е.С., Нилов Г.В. Биоразнообразие класса ракообразных (Crustacea) в зависимости от сезонов года и химизма воды // Вестник Оренбургского государственного университета. 2006. № 12. С. 58–64.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные / Под ред. С.Я. Цалюхиной. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1995. 628 с.
- Правила любительского рыболовства в водах Латвийской Республики № 31 от 01.04.2009 г.
- Правила любительского рыболовства Республики Беларусь. Изменения и дополнения: Постановление Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды от 31 марта 2003 г. № 13.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Часть III. Методы биологического анализа вод. Приложение 2. Атлас сапробных организмов. М.: Секретариат СЭВ, 1997. 227 с.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. Виды-вселенцы в донных сообществах Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Современные аспекты экологии и экологического образования: Мат. Всерос. науч. конф., 19–23 сент. 2005 г. Казань, 2005. С. 320–322.
- Соснина М.Ф. К биологии паразита длиннопалого рака *Astacotrema tuberculatum* Zaw // Тр. Общ-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те. Т. LYII, вып. 3–4. 1947. С. 165–171.
- Супрунович А.В. Аквакультура беспозвоночных. Киев: Наук. думка, 1988. 156 с.
- Balik I., Uysal R., Uysal R. Some Biological Characteristics of Crayfish (*Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) in Lake Eirdğir // Turk. F. Zool. 2005. Vol. 29. P. 295–300.
- Keller M. Amerikanische Flußkrebse – eine tädliche Gefart für unsere heimischen Arten // Fischer und Teichwirt. Bd. 1997. 48, № 2. S. 58–62.
- Olsson K. The importance of predation, cannibalism and resources for production and abundance of crayfish: Introductory paper No. 164. Dept. of Ecology, Institute of Limnology of Lund University. Lund, 2005. 46 p.
- Yakovlev V.A., Yakovleva A.V. Benthic invaders and their role in communities of the Kuybyshev and Nijnekamsk reservoirs // Alien species in Holarctic: Abstracts of International symp. Rybinsk-Borok: IBIW RAS, 2005. P. 39–40.

ФАУНА, РАЗМЕРНЫЕ И ВЕСОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ (MALACOSTRACA: CRUSTACEA) ВЕРХНИХ ПЛЕСОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В.А. Яковлев, А.В. Яковлева

*Казанский (Приволжский) федеральный университет,
420008 Казань, ул. Кремлевская 18, E-mail: d.bugensis@mail.ru*

По материалам исследований в 1998–2011 гг. в зообентосе верховой Куйбышевского водохранилища (Волжский, Камский, Волжско-Камский и Тетюшинский плесы) выявлен 21 вид высших ракообразных (гаммариды — 10, корофиумы — 2, кумовые и мизиды — по 3, водяной ослик *Asellus aquaticus*, креветка *Macrobrachium nipponense* (De Naan, 1849) и узкопалый рак *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823)). На прибрежных мелководьях (глубина < 1.5 м) по вкладу в общую численность и биомассу зообентоса среди ракообразных выделялись гаммариды (по 14.5%), а на долю остальных групп ракообразных приходилось лишь 2.5%. В сообществах глубоких частей водоема ракообразные значительно уступали другим группам беспозвоночных. Так, их численность составляла в среднем 211 экз./м² (8.1% всего зообентоса), биомасса — 1.8 г/м² (< 0.3%).

Из трех видов мизид лишь один вид встречался в глубоких частях водохранилища. Кумовые рачки также были представлены преимущественно в последних биотопах. Бокоплавы распространены повсеместно. Однако выявились различия в их распределении в водохранилище. Индекс доминирования, основанный на учете встречаемости и биомассы, позволяет относительно точно оценивать распространение и роль отдельных видов в биоценозах (табл. 1).

На мелководьях наиболее обычными из ракообразных были бокоплавы *O. crassus* и *N. macrurus*, а в более глубоких частях водоема — *D. haemobaphes*, *Ch. curvispinum*, *O. crassus* и *O. obesus*. Ряд прибрежных видов гаммарид входит в фитофильный комплекс фауны, образуя значительные скопления среди нитчатых водорослей и в зарослях высших водных растений. Мизиды часто обнаруживались на прибойных песчаных мелководьях.

В консорциях дрейссенид обнаружены *P. cercarioides*, *Ch. curvispinum*, *Ch. sowinskyi*, *D. haemobaphes*, *P. abbreviatus*, *P. crassus*, *P. obesus*, *P. sarsi*, *N. macrurus*. Однако чаще других там встречались амфиподы *Ch. sowinskyi*, *D. haemobaphes* и *Ch. curvispinum* (Яковлева, Яковлев, 2011).

Хронология вселения и современная динамика численности ракообразных. Водяной ослик и бокоплав *G. pulex* — широко распространенные в Европе виды, встречающиеся преимущественно в небольших водоемах с обильными зарослями макрофитов. За исключением указанных двух видов, все остальные относятся к чужеродным видам, стихийно проникшим или целенаправленно акклиматизированным в различные годы в разные участки Волги и позднее в водохранилища. Бокоплав *G. fasciatus* — байкальский вид, а креветка —

дальневосточный вид. Остальные чужеродные виды ракообразных — элементы Понто-Каспийского фаунистического комплекса (Дедю, 1980; Invasive ..., 2002; Биологические ..., 2004 и др.).

Таблица 1. Состав фауны высших ракообразных и индексы доминирования отдельных видов в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища

Вид	1	2
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	< 0.1	—
<i>Paramysis lacustris</i> Cherniavky, 1882	1.3	—
<i>Paramysis ullskyi</i> (Czerniavsky, 1882)	2.7	0.1
<i>Stenocuma cercaroides</i> Sars, 1984	0.2	1.8
<i>Pterocuma pectinata</i> (Swinsky, 1893)	—	< 0.1
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (Sars, 1894)	—	2.0
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (Sars, 1895)	—	8.6
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> (Martynov, 1924)	0.4	1.8
<i>Dikergammarus haemobaphes</i> (Eichw., 1841)	2.0	9.9
<i>Dikergammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	—	< 0.1
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	< 0.1	—
<i>Niphargoides macrurus</i> (Sars, 1894)	13.6	0.4
<i>Obesogammarus crassus</i> (Sars, 1894)	32.0	4.2
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	0.6	3.7
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> (Sars, 1894)	2.0	0.5
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	0.6	—
<i>Pontogammarus sarsi</i> (Sowinsky, 1898)	0.4	0.9
<i>Gammarus pulex</i> (Linnaeus, 1758)	< 0.1	—
<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	0.3	< 0.1

1 — прибрежные мелководья (качественные пробы),

2 — мелководья и глубокие части (количественные пробы).

процессов в популяциях ракообразных. Первая, скорее всего, связана с уменьшением численности инвазионных видов обычно после первоначального их массового развития (Invasive ..., 2002; Биологические ..., 2004 и др.). Второй причиной, ускорившей этот процесс, видимо, стали аномальные погодные условия лета 2010 г. и чрезвычайно низкий уровень воды в водохранилище. Обширные площади водохранилища остались вне воды, и глубокие части, сложенные чаще всего тонким илом, оказались в прибрежной зоне. Вместо комплекса фитофильных и литофильных биоценозов там сформировался пелофильный биоценоз.

Таблица 2. Средняя численность групп ракообразных в качественных (1) и количественных (2) пробах, отобранных в верхних плесах Куйбышевского водохранилища (2000–2011 гг.)

Группа	1 (%)				2 (экз./м ²)			
	2000–2001	2003–2004	2007–2008	2010–2011	2000–2001	2003–2004	2007–2008	2010–2011
Mysidacea	4.8	1.4	1.0	0	4.7	0	0	0
Cumacea	0	1.1	0	0	6.9	3.3	2.9	0
Corophiidae	49.8	< 0.1	< 0.1	0	199.9	20.0	6.1	0
Gammaridae	5.5	12.1	1.0	0	120.4	63.3	47.2	0.7

Осенью и зимой обнажившиеся мелководья промерзли. Первые беспозвоночные (личинки и имаго насекомых) появились во вновь затопленной прибрежной зоне на следующий год лишь в начале июля. Крайне редко и единично гаммариды встречались в пробах, отобранных на глубоководных участках водохранилища. Летом 2012 г. на мелководьях был обнаружен лишь один вид — бокоплав *O. crassus*. Восстановление популяций других видов ракообразных возможно или нет, покажут дальнейшие наблюдения.

Размерно-весовые показатели. Длину тела ракообразных измеряли от основания антенн (межантеннальной лопасти) до основания уropода III. Размерные и весовые показатели отдельных видов представлены в табл. 3.

Большая часть особей кумового рачка *P. sowinskyi* в водохранилище имели длину тела 5–6 мм. Единичные экземпляры были обнаружены с длиной 2–3 и 8 мм. Максимальные величины были отмечены в марте, минимальные в сентябре (2.1 мг). Уравнение зависимости массы тела от его длины имеет вид (измерено 37 экз.): $W = 0.26 L^{1.42}$ ($R^2 = 0.42$).

Максимальная длина тела у измеренных экземпляров *Ch. curvispinum* в Куйбышевском водохранилище составляла 5 мм, а у *Ch. sowinskyi* — 6 мм. Масса тела обоих видов корофиумов колебалась в пределах от 0.5 до 6 мг. Для *Ch. curvispinum* было характерно примерно равномерное распределение особей по длине тела. Однако наблюдалось все же незначительное преобладание особей с длиной 4 мм. Единичные экземпляры имели длину 1 и 6 мм. У *Ch. sowinskyi* наоборот, наблюдалось неравномерное распределение по размерному составу. Наибольшее число измеренных особей имели длину тела 3 и 4 мм (61.6% всех измеренных особей). Для *Ch. curvispinum* отмечено два пика роста массы тела — в мае и июле. Максимальное значение средней массы тела у них наблюдалось в июле, минимальное — в марте и октябре. Скорее всего, он в Куйбышевском водохранилище дает два потомства. У *Ch. sowinskyi* средняя масса тела также увеличивалась с марта по июль, а затем снижалась по октябрь. Уравнение

Такие виды, как *Ch. curvispinum*, *Ch. sowinskyi*, *D. haemobaphes*, *P. abbreviatus* и *P. sarsi* были указаны для Волги, начиная с 1900-х гг. (Державин и др., 1921; Бенинг, 1924). Они встречались в Волге и позже (Курбангалиева, 1938). Фауна ракообразных существенно обогатилась в 1960–1970 гг. в результате интродукции мизид и бокоплавов в Куйбышевское и другие водохранилища для улучшения кормовой базы рыб (Лукин и др., 1968; Егерев, 1970, 1975; Миргородченко и др., 1970; Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1974; Миловидов, 1975; Мордухай-Болтовской, 1978; Миловидов, Егерев, 1985). Кумовый рачок *S. cercaroides*, бокоплавы *D. villosus* и *P. robustoides* обнаруживаются в водохранилище с начала этого столетия (Яковлев, Яковлева, 2004; Яковлева, 2010). Упоминания об находках узкопалого рака *A. leptodactylus* содержатся в работах М.Ф. Сосниной (1947) и Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1978). Креветки *M. nipponense* были выпущены в Заинское водохранилище в 1986 г. (Пирогов и др., 1990). Они в летний период проникают по р. Зай в Камский плес водохранилища.

Выявлена устойчивая динамика уменьшения численности всех групп ракообразных в период исследования (табл. 2).

Возможно, две основные причины подобных

зависимости массы тела от его длины имеет вид для *Ch. curvispinum* (29 экз.): $W = 1.07 L^{0.59}$ ($R^2 = 0.27$) и *Ch. sowinskyi* (151 экз.): $W = 0.83 L^{0.62}$ ($R^2 = 0.12$).

Таблица 3. Средняя ($M \pm m$), минимальная и максимальная длина (L) и масса тела (W) видов ракообразных в верховье Куйбышевского водохранилища

Вид	$L_{\text{ср.}}$ (min-max) мм	$W_{\text{ср.}}$ (min-max) мг
<i>P. lacustris</i>	6.8±0.8 (5-11)	5.7±2.7 (1-20)
<i>P. pectinata</i>	6.0±0.4 (5-7)	3.3±0.2 (3-4)
<i>P. sowinskyi</i>	5.3±0.3 (2-8)	3.1±0.4 (1-8)
<i>Ch. curvispinum</i>	2.9±0.3 (0.5-5)	2.3±0.3 (0.5-6)
<i>Ch. sowinskyi</i>	3.3±0.1 (1-6)	2.0±0.1 (0.5-6)
<i>D. haemobaphes</i>	7.3±0.2 (2-17)	16.5±0.9 (0.5-62)
<i>D. villosus</i>	10.7±1.1 (8-12)	18.3±4.7 (7-33)
<i>O. crassus</i>	7.6±0.6 (2-15)	21.2±3.3 (0.5-98)
<i>O. obesus</i>	4.5±0.2 (1-7)	5.9±0.6 (0.5-14)
<i>N. macrurus</i>	5.8±0.2 (1-12)	9.4±0.8 (0.5-49)

Наибольшее количество особей бокоплава *D. haemobaphes* имели длину тела 5–7 и 9 мм. Особи длиной 15–17 мм были единичными. Наблюдалось увеличение массы тела с марта (1.8 мг) по июль (30.9 мг). В августе средняя масса тела уменьшалась до 12.5 мг (в 2 раза), а затем снова наблюдался рост (21.6 мг в октябре). Зависимости массы тела от длины описывается степенной функцией (232 экз.): $W = 0.29 L^{1.92}$ ($R^2 = 0.79$).

Наибольшее количество особей бокоплавов *O. obesus* и *O. crassus* имели длину тела 4 и 5 мм. Это позволяет заключить, что в их популяциях преобладают особи с небольшими размерами тела. Минимальные массы тела у *O. crassus* наблюдались в

мае, а у *O. obesus* — в июле. Максимальные значения *O. crassus* достигались в ноябре, а у *O. obesus* — в мае. Кривая зависимости массы тела от длины у обоих видов описывается уравнением степенной функции для *O. crassus* (46 экз.): $W = 0.13 L^{2.3}$ ($R^2 = 0.81$), *O. obesus* (37 экз.): $W = 0.51 L^{1.55}$ ($R^2 = 0.83$).

Максимальные значения длины тела для бокоплавов *N. macrurus* в Куйбышевском водохранилище достигали 12 мм, а массы — 49 мг. Средние значения этих величин составляли 5.8±0.2 мм и 9.4±0.8 мг соответственно. Наибольшее количество особей *N. macrurus* имели длину тела 5 и 7 мм, а особи с длиной тела 1, 11 и 12 мм были единичными. Практически все время года встречались особи размерной группы 4–6 мм. Мелкие особи (< 3 мм) обнаруживались в июле, августе и сентябре, а крупные (9–12 мм) — в начале и конце лета и осенью. В августе и сентябре были представлены все размерные группы бокоплава *N. macrurus*. С апреля по июнь наблюдался увеличение средней массы бокоплава (с 1.0 до 12.5 мг). Затем в июле она снижалась до 4.4 мг, а в августе снова повышалась до 14.6 мг. С августа по ноябрь наблюдалась обратная тенденция (2.0 мг). Таким образом, максимальные средние значения массы тела для бокоплава *N. macrurus* наблюдаются в августе, а минимальные в апреле. Зависимость массы тела от длины лучше всего описывается кривой степенной функции (123 экз.): $W = 0.46 L^{1.59}$ ($R^2 = 0.64$).

Таким образом, фауна ракообразных верхних плесов Куйбышевского водохранилища включает 21 вид; большая часть видов относится к гаммаридам. За исключением водяного ослика *A. aquaticus* и бокоплава *Gammarus pulex* все виды являются чужеродными, вселившимися ранее в Волгу или в водохранилище в результате преднамеренной интродукции или стихийно. Ракообразные освоили фактически все типы биотопов: от прибрежных мелководий до максимальных глубин. В последнее десятилетие наблюдалось устойчивое и интенсивное уменьшение численности ракообразных, возможно, по причине закономерного сокращения роли инвазионных видов после их вселения, ускорившегося после аномальных погодных условий и гидрологического режима в 2010 г.

Список литературы

- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов: Труды Волжской биол. станции, 1924. С. 1–398.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богущкой. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- Бородич Н.Д. Распространение и некоторые черты биологии мизид в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. 1979. 44. С. 42–46.
- Горелов В.П. Рост и продукция мизид *Paramysis lacustris* в условиях Цимлянского водохранилища // Сб. научных трудов ГосНИОРХ. 1985. Вып. 232. С. 56–61.
- Дедю И.Н. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца, 1980. 224 с.
- Державин А.Н., Дексбах Н.К., Лепнева С.Г. Каспийские элементы в фауне бассейна верхней Волги // Труды Ярославского естественноисторического о-ва. 1921. Т. III, вып. 1. С. 26–38.
- Егерев И.В. Краткие итоги работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных // Закономерности формирования кормовой базы и ихтиофауны Куйбышевского водохранилища: Тр. Татарского отделения. ГосНИОРХ. 1970. Вып. 11. С. 48–50.
- Егерев И.В. Акклиматизация мизид в Куйбышевском водохранилище и их роль в питании окуневых рыб // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 105. С. 232–237.
- Курбангалиева Х.М. Бентос Арачинского затона // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Казань: Татполиграф, 1938. Т. 98, кн. 8. С. 1–94.
- Лукин Е.И., Иоффе Ц.И., Егерев И.В. Современное состояние работ по акклиматизации рыб и кормовых животных в Куйбышевском водохранилище // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука, 1968. С. 145–148.
- Ляхов С.М. Многолетние изменения биомассы зообентоса Куйбышевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 4. С. 21–23.
- Миловидов В.П. Зообентос заливов Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1975. 22 с.
- Миловидов В.П., Егерев И.В. Итоги акклиматизации кормовых беспозвоночных в Куйбышевском водохранилище // Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозвоночных в рыбохозяйственных водоемах. Спб.: ГосНИОРХ, 1985. Вып. 232. С. 22–29.

- Миргородченко Н.Н., Чернышева Э.Р., Аристовская Г.В. 3. Кормовые ресурсы водохранилища // Закономерности формирования кормовой базы и ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарского отд. ГосНИОРХ, 1970. Вып. 11. С. 17–47.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распространение каспийской фауны по современным данным // Элементы водных экосистем. М.: Наука, 1978. С. 100–139.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ляхов С.М. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 21–27.
- Пирогов В.В., Фильчаков В.А., Зинченко Т.Д. и др. Новые элементы в составе бентофауны Волго-Камского каскада водохранилищ // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 9. С. 138–142.
- Соснина М.Ф. К биологии паразита длиннопалого рака *Astacotrema tuberculatum* Zaw // Труды Общ-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те. 1947. Т. LVIII, вып. 3–4. С. 165–171.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. Бентосные вселенцы и их роль в формировании биоразнообразия и в функционировании экосистем Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Актуальные экологические проблемы РТ: материалы V Республ. научн. конф. Казань: Отечество, 2004. С. 245–246.
- Яковлева А.В. Фауна и экология инвазионных видов в донных сообществах верхних плесов Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань: КГУ, 2010. 24 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский журн. биол. инвазий 2011. № 3. С. 105–117.
- Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 608 p.

АМФИПОДЫ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА И РЕК ЕГО БАССЕЙНА

Л.В. Яныгина

Институт водных и экологических проблем СО РАН,
656038 г. Барнаул, ул. Молодежная, 1, e-mail: zoo@iwep.asu.ru

Первые сведения по фауне амфипод Телецкого озера были опубликованы А.В. Мартыновым (1930) по материалам сборов А.А. Емельянова 1912 г. и С.Г. Лепневой 1925–1929 гг. В эту работу вошли результаты исследований литорали и сублиторали озера от истока р. Бия до мыса Караташ, южного мелководья, а также р. Кыга и р. Кокши. В результате проведенных исследований А.В. Мартыновым было описано четыре новых вида и одна форма амфипод, обитающих в Телецком озере и реках его бассейна: *Gammarus corbuensis* (Mart.), *Gammarus corbuensis* forma *reducta* Mart., *Gammarus telezkensis* (Mart.), *Gammarus ocellatus* subsp. *angulatus* (Mart.) и *Stygobromus pusillus* (Mart.). В 1928–1934 гг. Телецкой экспедицией под руководством С.Г. Лепневой были проведены исследования литорали, сублиторали и профундали наиболее характерных участков озера, а также его притоков и р. Бии С.Г. Лепневой (1949), приведен зоогеографический анализ фауны амфипод, описаны условия обитания отдельных видов амфипод в Телецком озере и реках его бассейна, дана общая характеристика обилия обнаруженных видов амфипод на различных участках водоема. При проведении этих обширных работ *Gammarus angulatus* в Телецком озере не был обнаружен (Лепнева, 1949).

В 1992–2006 гг. были продолжены гидробиологические исследования Телецкого озера, позволившие уточнить особенности распределения и экологии амфипод озера и рек его бассейна.

Материалы и методы. Телецкое озеро — водоем тектонического происхождения, расположенный на высоте 434 м над уровнем моря. Длина озера — 77.8 км, средняя ширина — 2.9 км, максимальная глубина — 323.3 м; озеро характеризуется низкими температурой и минерализацией воды (Физико-географическая ..., 2001). Озеро занимает 39 место среди самых глубоких озер мира и включено ЮНЕСКО в список объектов мирового наследия. Площадь литорали озера невелика, участки с глубинами до 10 м составляют около 7.8% площади дна (Яныгина и др., 2007).

Сборы амфипод в притоках Телецкого озера проводили в 1992 г.; в открытой литорали, сублиторали и профундали озера — в 1996–1998 гг.; на заросших участках литорали — в 2004–2006 гг. Методы отбора проб зависели от типа преобладающего субстрата. На каменистых субстратах грунт (преимущественно валуны и гальку) отбирали гидробиологическим сачком (с последующим определением площади камней по их проекциям на плоскость). На мягких грунтах прибрежных участков пробы отбирали дночерпателем Гр-91 с площадью захвата 0.007 м², в глубоководных зонах — дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.04 м². Макробеспозвоночных, обитающих в зарослях макрофитов, собирали модифицированным зарослечерпателем Бута (площадь захвата 0.096 м²). При высоте растений более 1.5 м пробы отбирали с поверхностного и придонного горизонтов. В 2006 г. дополнительно проводили эксперименты по исследованию колонизации макробеспозвоночными предварительно высушенных растительных остатков (хвоща, рдеста и листового опада), экспонировавшихся в литорали Камгинского залива Телецкого озера от 7 до 100 суток.

Для сбора сносимых течением организмов каждый час в речной поток (р. Тевенек) устанавливали дрефтовую сеть с диаметром 0.25 м на входе и размером ячеей 350×350 мкм. Дрифтовая сеть устанавливалась таким образом, чтобы ее верхний край находился у поверхности воды, при этом низ сети располагался на глубине 40–45 см. Через 3–6 минут (в зависимости от количества сносимого вещества) сеть промывали.

Пробы промывали через капроновый газ с размером ячеей 350×350 мкм, выбирали животных и фиксировали их 70% этиловым спиртом. После установления постоянного веса определяли таксономическую принадлежность животных, считали их и взвешивали на торсионных весах ВТ-500. Всего было проанализировано 214 проб зообентоса, 32 пробы зооперифитона зарослей и 98 дрефтовых проб.

Результаты и обсуждение. Амфиподы в Телецком озере и реках его бассейна в период исследований были представлены четырьмя видами: *Gammarus corbuensis* (Mart.), *Gammarus teletzkensis* (Mart.), *Gammarus* sp. и *Stygobromus pusillus* (Mart.). Как и в исследованиях 1928–1934 гг. *Gammarus angulatus* в Телецком озере нами не был обнаружен.

Самым массовым видом амфипод водоемов бассейна Телецкого озера является *Gammarus corbuensis*. *G. corbuensis* распространен преимущественно в притоках Телецкого озера. Это обычный вид фауны притоков, встречался в период исследований в 78% речных проб. В период исследований в большинстве водотоков численность *G. corbuensis* составляла 25–300 экз./м², биомасса — 25–450 мг/м², что не превышало 20% численности и 25% биомассы зообентоса водотока. Максимальных значений численности (1506–2177 экз./м²) и биомассы (3271–8111 мг/м²) *G. corbuensis* достигал в р. Тевенек. В р. Тевенек *G. corbuensis* входил в состав комплекса доминирующих видов, составляя 32.5–46.1% численности и 39.1–63.7% биомассы макробеспозвоночных.

Размеры тела *Gammarus corbuensis* в р. Тевенек составляли от 1.6 до 15.0 мм. Особи младших возрастных стадий (с длиной тела 1.6–2.0 мм) встречались в реке с начала июня до середины июля и составляли в этот период значительную часть численности гаммарид (до 51%). В конце июля в популяции *G. corbuensis* не встретилось особей, длина тела которых была менее 2.1 мм, что, возможно, свидетельствует о прекращении размножения гаммарид в р. Тевенек в этот период.

В течение всего периода исследований (май–июль 1992 г.) *G. corbuensis* обладали периодическим типом дрефта с повышением миграционной активности после наступления темноты и до рассвета, что характерно и для других видов гаммарид (Elliott, 2002) (рис.). Время суток, в которое отмечали максимальную численность дрефтующих гаммарид, зависело от продолжительности дня и смещалось с 22 часов в начале мая до 2 часов в конце июня.

Средняя за сутки численность дрефтующих гаммарид увеличилась в течение периода наблюдений в три раза: с 0.5 экз./м³ в мае до 1.5 экз./м³ в июле. Размерно-возрастная структура гаммарид бентоса и дрефта были схожи: основу численности *G. corbuensis* в дрефте, также как и в бентосе составляли особи младших возрастных стадий. Более высокая миграционная активность особей младших возрастных стадий, возможно, является характерной особенностью всех гаммарид: схожие тенденции было отмечены для различных видов гаммарид в различных регионах мира (*Gammarus lacustris* Sars. на Дальнем Востоке, *Gammarus fossarum* Koch в Европе, *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield в Америке) (Meijering, 1980; Newman, Waters, 1984; Богатов, 1989). В течение всего периода наблюдений *G. corbuensis* входил в состав комплекса доминирующих в дрефте видов, образуя от 28 до 46% численности снесенных в течение суток организмов.

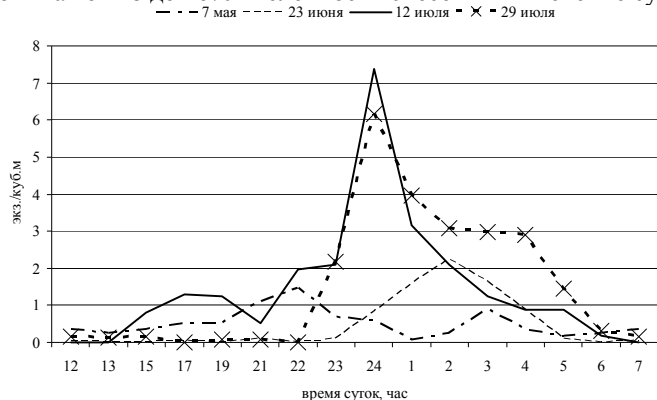


Рис. Суточная динамика дрефта *G. corbuensis* в р. Тевенек в 1992 г.

Интересно отметить, что несмотря на обитание *G. corbuensis* преимущественно в текущих водах, этот вид единственный из амфипод заселял экспериментальные субстраты, экспонированные в литорали озера. Особи младших возрастных стадий заселяли субстраты в июле–августе, на начальных стадиях разложения (30–54 дня), взрослые гаммариды отмечены в экспериментах только в октябре, что, возможно, связано с особенностями жизненного цикла гаммарид. Среди различных видов растительных субстратов *G. corbuensis* предпочитал рдесты.

Средняя за сутки численность дрефтующих гаммарид увеличилась в течение периода наблюдений в три раза: с 0.5 экз./м³ в мае до 1.5 экз./м³ в июле. Размерно-возрастная структура гаммарид бентоса и дрефта были схожи: основу численности *G. corbuensis* в дрефте, также как и в бентосе составляли особи младших возрастных стадий. Более высокая миграционная активность особей младших возрастных стадий, возможно, является характерной особенностью всех гаммарид: схожие тенденции было отмечены для различных видов гаммарид в различных регионах мира (*Gammarus lacustris* Sars. на Дальнем Востоке, *Gammarus fossarum* Koch в Европе, *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield в Америке) (Meijering, 1980; Newman, Waters, 1984; Богатов, 1989). В течение всего периода наблюдений *G. corbuensis* входил в состав комплекса доминирующих в дрефте видов, образуя от 28 до 46% численности снесенных в течение суток организмов.

Stygobromus pusillus встречался только в нижней сублиторали и профундали меридиональной части озера на глубине от 75 до 320 м. Это обычный компонент фауны глубоководного участка озера, в отдельные периоды (июнь 1998 г.) частота его встречаемости достигала 80%. При незначительной численности (до 140 экз./м²) и биомассе (до 10 мг/м²) на максимальных глубинах *S. pusillus* входил в состав комплекса доминирующих по численности видов, что обусловлено низким уровнем развития зообентоса этого участка.

Gammarus teletzkensis встречался преимущественно в литорали меридиональной части озера, где частота его встречаемости составила около 20%. В период исследований этот вид был малочислен как на заросших участках водоема (до 73 экз./м²) (табл. 1), так и в его открытой части (71 экз./м²). *G. teletzkensis* не входил в состав комплекса доминирующих видов, составляя на различных участках озера до 10% численности и до 5% биомассы макробеспозвоночных. На заросших участках озера *G. teletzkensis* встречался преимущественно в зарослях рдеста, единичные экземпляры отмечены также в зарослях калузницы.

Gammarus sp. встречался преимущественно в литорали северо-западной (широтной) мелководной части озера и вытекающей из него р. Бия. На каменистых субстратах р. Бия *Gammarus* sp. — единственный вид амфипод, частота его встречаемости — около 30%, при этом численность и биомасса гаммарид были невелики: до 185 экз./м² и 881 мг/м², соответственно. На мягких грунтах северо-западной части озера *Gammarus* sp. также был отмечен единично: 214 экз./м² и 71 мг/м², соответственно. Максимальные значения численности и биомассы *Gammarus* sp. отмечены на заросших рдестом участках озера, при этом в верхнем ярусе зарослей рдеста численность и биомасса *Gammarus* sp. была обычно ниже, чем в нижнем ярусе (табл. 1). *Gammarus* sp. аналогичен описанному А.В. Мартыновым (1930) *G. corbuensis* forma *reducta*. А.В. Мартынов рассматривал *G. corbuensis*

forma *reducta* как форму речного вида *G. corbuensis*, обитающую в литорали озера. Однако, обнаружение вида в текучих водах (р. Бия), а также нахождение *G. corbuensis* на экспериментальных субстратах в литорали озера свидетельствуют о необходимости проведения дополнительных морфологических и генетических исследований для уточнения систематической принадлежности *Gammarus* sp.

Таблица 1. Численность (экз./м²) и биомасса (мг/м²) амфипод на заросших участках литорали Телецкого озера (в числителе — в верхнем ярусе зарослей, в знаменателе — в нижнем ярусе)

Дата	Место отбора	Вид	Численность	Биомасса
11.08.2004	напротив п. Артыбаш (край зарослей рдеста)	<i>Gammarus</i> sp.	10/114	490/270
12.08.2004	напротив п. Артыбаш (центр зарослей рдеста)	<i>Gammarus</i> sp.	73/167	2500/4438
12.08.2004	напротив устья р. Тевенек, рдест	<i>Gammarus</i> sp.	750	7156
06.08.2004	напротив устья р. Ойер, рдест	<i>Gammarus</i> sp.	21	125
18.08.2004	напротив устья р. Колдор, рдест	<i>Gammarus teletzkensis</i>	73	52
18.08.2004	напротив устья р. Колдор, калужница	<i>Gammarus teletzkensis</i>	10	5
14.08.2004	Камгинский залив, рдест	<i>Gammarus teletzkensis</i>	10	146
09.08.2004	Кыгинский залив, рдест	<i>Gammarus teletzkensis</i>	0/20	0/42

Таким образом, амфиподы в Телецком озере и реках его бассейна представлены четырьмя видами: *Gammarus corbuensis*, *Gammarus teletzkensis*, *Gammarus* sp. и *Stygobromus pusillus*. Популяции различных видов амфипод в Телецком озере пространственно разделены: *Stygobromus pusillus* встречается преимущественно в нижней sublиторали и профундали, *Gammarus teletzkensis* — в литорали меридиональной части озера, *Gammarus* sp. — в литорали широтной части озера и вытекающей из него р. Бия. *G. corbuensis* распространен преимущественно в притоках Телецкого озера, а также среди разлагающихся растений в литорали озера. Расселению *G. corbuensis* в литорали озера, вероятно, способствует дрейф особей. *G. corbuensis* обладают периодическим типом дрейфа с повышением миграционной активности в темное время суток. В сезонном аспекте увеличение количества дрейфующих гаммарид отмечено в период активного размножения особей.

Список литературы

- Богатов В.В. Некоторые особенности динамики бентостока в условиях дождевого паводка // Систематика и экология речных организмов. Владивосток, 1989. С. 112–119.
- Лепнева С.Г. Донная фауна Телецкого озера // Труды Зоологического института АН СССР. 1949. Т. 7, Вып. 4. С. 7–118.
- Мартынов А.В. Фауна Amphipoda Телецкого озера и ее происхождение // Труды Государственного Гидрологического института. 1930. С. 29–37.
- Физико-географическая и геологическая характеристика Телецкого озера. Тервурен, 2001. 310 с.
- Яныгина Л.В., Ковешников М.И., Крылова Е.Н., Марусин К.В. Пространственное распределение зообентоса Телецкого озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск: Издательский центр БГУ, 2007. С. 274.
- Elliott J.M. A continuous study of the total drift of freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a small stony stream in the English Lake District // Freshwater Biology. 2002. V. 47, Is. 1. P. 75–86.
- Meijering M.P.D. Drift, upstream-migration and population dynamics of *Gammarus fossarum* Koch // Crustaceana. 1980. № 6. P. 194–203.
- Newman R.M., Waters T.F. Size-selective predation on *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield by trout and sculpins // Ecology. 1984. V. 65 (5). P. 1535–1545.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Предисловие</i>	5
МАТЕРИАЛЫ ЛЕКЦИЙ	6
<i>Борисов Р.Р.</i> ДЕСЯТИНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (DECAPODA) КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ	7
<i>Данелия М.Е., В.В. Петряшев, Ваинола Р.</i> МИЗИДЫ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ <i>Daneliya M.E., Petryashev V.V., Väinölä R.</i> CONTINENTAL MYSID CRUSTACEANS OF NORTHERN EURASIA	21
<i>Добрынина Т.И.</i> ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ КОНХОСТРАК (BRANCHIOPODA: LAEVICAUDATA, SPINICAUDATA)	31
<i>Коровчинский Н.М.</i> КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ СИСТЕМАТИКО-ФАУНИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ РАКООБРАЗНЫХ ВНУТРЕННИХ ВОДОЁМОВ РОССИИ	38
<i>Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синёв А.Ю., Беккер Е.И.</i> ИССЛЕДОВАНИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ CLADOCERA (CRUSTACEA: BRANCHIOPODA) СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ — РЕЗУЛЬТАТЫ ПОСЛЕДНИХ ЛЕТ	55
<i>Михеев В.Н., Пастернак А.Ф.</i> ЭКТОПАРАЗИТИЧЕСКИЕ РАКООБРАЗНЫЕ BRANCHIURA: МОРФОЛОГИЯ, ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, ПОВЕДЕНИЕ	73
<i>Семенова Л.М.</i> БИОРАЗНООБРАЗИЕ ФАУНЫ ОСТРАКОД (CRUSTACEA, OSTRACODA) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ	87
<i>Смирнов Н.Н.</i> СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ФИЗИОЛОГИИ КЛАДОЦЕР	90
<i>Тахтеев В.В., Сидоров Д.А.</i> РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АМФИПОД КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ	102
<i>Фефилова Е.Б.</i> ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГАРПАКТИЦИД (HARPACTICOIDA) СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ ЕВРАЗИИ	108
МАТЕРИАЛЫ ДОКЛАДОВ	
БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЦИКЛОПОВ РОДА <i>EUCYCLOPS CLAUS</i> , 1893 (CRUSTACEA, COPEPODA) УЗБЕКИСТАНА <i>А.Н. Абдурахимова, И.М. Мирабдуллаев</i>	117
РАЧКОВЫЙ ПЛАНКТОН ОЗЕР РАЗНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЗОН ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (НА ПРИМЕРЕ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ) <i>О.А. Алешина, Л.А. Козлова, Д.В. Усламин</i>	119
<i>ARTEMIA URMIANA</i> GUNTER, 1899 (CRUSTACEA, ANOSTRACA) В ОЗЕРАХ КРЫМА И ЗАГАДКА ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ <i>Е.В. Ануфриева, Е.А. Галаговец, Н.В. Шадрин</i>	122
CRUSTACEA В ПЛАНКТОНЕ ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ЕНИСЕЙ И ЕГО МАЛЫХ ПРИТОКОВ <i>Т.Н. Ануфриева</i>	126
ВИДОВОЙ СОСТАВ РАКООБРАЗНЫХ ВОДОЕМОВ БАССЕЙНОВ ОЗЕРА УЛААГЧНЫ ХАР (ЗАПАДНАЯ МОНГОЛИЯ) И НАЙМАН НУУР (ХАНГАЙСКОЕ НАГОРЬЕ) <i>Ч. Аюушсурэн</i>	128
ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ <i>CYCLOPS SCUTIFER</i> SARS В ОЗЕРЕ АЗАБАЧЬЕ (КАМЧАТКА) <i>Л.А. Базаркина</i>	130
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ РОДА <i>EURYCERCUS</i> BAIRD, 1843 (CLADOCERA: ANOMOPODA: EURYCERCIDAE) МИРОВОЙ ФАУНЫ <i>Е.И. Беккер</i>	133
ЗНАЧЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ В КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ <i>Н.А. Березина, В.В. Петряшев, А.Н. Шаров</i>	137
COMPOSITION DYNAMICS OF ZOOPLANKTON SPECIES IN THE LAKE SVENTE (LATVIA) FROM 2006 TO 2011 <i>А. Brakovska, J. Paidere, R. Škute</i>	140
В КАКИХ ВОДОЁМАХ ПРОХОДИЛА НАЧАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ CLADOCERA? <i>О.С. Бойкова</i>	145
ДОЛЯ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКОВ В СООБЩЕСТВАХ ТРЕХ ПРУДОВ (ПЕНЗЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ) <i>В.А. Бурдова</i>	149
К СИСТЕМАТИКЕ РОДА <i>POLYPHEMUS</i> (CLADOCERA, ONYCHOPODA) <i>Л.Г. Буторина</i>	150
ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ДИМИКТИЧЕСКИХ ОЗЕРАХ <i>В.В. Вежновец</i>	153
ТЕМПЕРАТУРНОЕ ИЗБИРАНИЕ <i>DAPHNIA LONGISPINA</i> ИЗ ЛИТОРАЛИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА <i>В.Б. Вербицкий, Т.И. Вербицкая</i>	155
ЗООПЛАНКТОН БУРЛИНСКОЙ СИСТЕМЫ ОЗЕР АЛТАЙСКОГО КРАЯ <i>Л.В. Веснина, Г.В. Пермякова, А.Ю. Лужерин, Т.О. Ронжина</i>	157
ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ ОЗЕРА САРАННОГО (КОМАНДОРЫ) <i>Н.М. Вецлер</i>	159

РАКООБРАЗНЫЕ МЕЛКИХ ОЗЕР НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ АМУДАРЬ: ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА ПОД ВЛИЯНИЕМ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ВОДЫ <i>Е.Н. Гинатуллина</i>	162
ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАЧКОВОГО ПЛАНКТОНА ТЕРМИЧЕСКИ СТРАТИФИЦИРОВАННЫХ ОЗЕР ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ <i>О.В. Голубок, В.В. Речкалов</i>	165
ИЗОТОПНЫЙ АНАЛИЗ ТРОФИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ В ЛИТОРАЛИ ГЛУБОКОГО ОЗЕРА (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) <i>А.Н. Григорьева</i>	169
ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ НА КЛЕТОЧНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ ВИДОВ АМФИПОД <i>GAMMARUS LACUSTRIS</i> И <i>G. PULEX</i> <i>А.Н. Гурков, Д.С. Бедулина, Ж.М. Шатилина, Д.В. Аксёнов-Грибанов, М.В. Губанов, Е.С. Задереев, М.А. Тимофеев</i>	170
ВЫСШИЕ РАКИ (MALACOSTRACA) ВОДОЕМОВ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ <i>А.А. Гусев, Е.Е. Ежова, Д.О. Гусева, Л.В. Рудинская</i>	170
ИСКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ <i>EVADNE NORDMANNI</i> (PODONIDAE, ONYCHOPODA, CLADOCERA) В РАЗНЫЕ ЖИЗНЕННЫЕ ПЕРИОДЫ В БАЛТИЙСКОМ МОРЕ <i>Н.Е. Демерецкиене, И.К. Ривьер</i>	174
ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ ОЗЕР ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА <i>О.Ю. Деревенская, Е.Н. Унковская</i>	178
СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЙОБЕНТОСНЫХ КЛАДОЦЕР В ОТКРЫТОЙ ПЕСЧАНОЙ ЛИТОРАЛИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА <i>Д.С. Дудакова</i>	181
ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ РОТОВЫХ ПРИДАТКОВ НЕМИДИАРТОМУС (СОРЕПОДА, CALANOIDA) <i>Н.А. Евдокимов</i>	183
О ВСТРЕЧАЕМОСТИ ВИДОВ РАКОВ <i>ASELLUS AQUATICUS</i> , <i>IDOTEA CHELIPES</i> , <i>LEKANESPHAERA RUGICAUDA</i> , <i>JAERA ALBIFRONS</i> (ISOPODA) И <i>ORCHESTIA CAVIMANA</i> (AMPHIRODA, TALITRIDAE) В ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ <i>Е.Е. Ежова, Н.С. Молчанова</i>	186
СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ CLADOCERA В ОЗЕРАХ РАЗЛИЧНОЙ МИНЕРАЛИЗАЦИИ БАРАБИНСКО-КУЛУНДИНСКОЙ ОЗЕРНОЙ ПРОВИНЦИИ (ЮГ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ) <i>Н.И. Ермолаева</i>	187
ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (CLADOCERA, СОРЕПОДА) ВОДОХРАНИЛИЩ ЦЕНТРАЛЬНОГО ВЬЕТНАМА <i>С.М. Жданова</i>	190
РАКООБРАЗНЫЕ ЗАРОСЛЕЙ ЛОЗСКОГО ОЗЕРА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ) <i>В.Л. Зайцева</i>	193
ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (MALACOSTRACA) ЛУЖСКОЙ ГУБЫ (ФИНСКИЙ ЗАЛИВ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ): СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ <i>Ю.А. Зуев, С.А. Малявин</i>	195
ВЫСШАЯ ТАКСОНОМИЯ И СИСТЕМАТИКА БАЙКАЛЬСКИХ АМФИПОД <i>Р.М. Камалтынов</i>	198
КЛАДОЦЕРЫ И КОПЕПОДЫ ВОДОЕМОВ РЕСПУБЛИКИ ТЫВА <i>Н.А. Кирова, Н.Г. Шевелева, А.Ю. Синев</i>	201
ФАУНА НИЗШИХ РАКОВ (CLADOCERA, СОРЕПОДА) ВОДОЕМОВ БАСЕЙНА РЕКИ ВЫЧЕГДА <i>О.Н. Кононова, Е.Б. Фефилова</i>	203
ВЛИЯНИЕ ИСКУССТВЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ ФЛУКТУАЦИЙ МАГНИТНОГО ПОЛЯ НА ДАФНИЙ <i>В.В. Крылов</i>	206
ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РАКООБРАЗНЫХ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ БАСЕЙНА ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ <i>Е.А. Курашов, М.А. Барбашова, Д.С. Дудакова, С.А. Малявин</i>	209
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ГИДРОФИТА <i>CERATOPHYLLUM DEMERSUM</i> НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ <i>DAPHNIA LONGISPINA</i> <i>С.А. Курбатова, И.Ю. Ершов</i>	212
ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (MALACOSTRACA) САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА <i>Е.М. Курина</i>	213
ХАРАКТЕРИСТИКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ АРТЕМИИ В ОЗЕРАХ УРАЛА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ <i>К.В. Куцанов</i>	216
РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ВИДОВ РОДА <i>DIAPHANOSOMA</i> (CRUSTACEA, CLADOCERA) В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ И ШЕКСНЫ: ЗНАЧЕНИЕ В ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВАХ <i>В.И. Лазарева</i>	217
ХАРАКТЕРИСТИКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ГАММАРИД НА ТЕРРИТОРИИ ОМСКОЙ И ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТЕЙ <i>Литвиненко Л.И., Громов И.В.</i>	220
РАКООБРАЗНЫЕ ПРУДОВ ГОРОДА ВОЛОГДА <i>Е.В. Лобуничева</i>	222

ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА У ВСЕЛИВШЕГОСЯ В РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ <i>GMELENOIDES FASCICATUS STEBBING</i> В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОЛЕННОСТИ СРЕДЫ <i>В.И. Мартельянов, Е.В. Борисовская</i>	224
О ДЕГРЕССИИ ПОПУЛЯЦИИ <i>GAMMARUS LACUSTRIS</i> SARS (CRUSTACEA: AMPHIPODA) В ДЕЛЬТЕ СЕЛЕНГИ И ЕЕ СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ КЛИМАТА <i>Д.В. Матафонов, Н.В. Базова</i>	226
ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ЭКСТРАКТА НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННОГО ТОРФА НА <i>DAPHNIA MAGNA</i> STRAUS <i>Михайлова Л.В., Чемагин А.А.</i>	228
ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА И ЧИСЛЕННОСТИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ КРАСНОЗЕРСКОГО РАЙОНА НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ <i>И.В. Моружи, Е.В. Пищенко, С.В. Севастеев, Л.А. Шатова</i>	231
ЗООПЛАНКТОН ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ ОСТРОВА БЕРИНГА (КОМАНДОРСКИЕ ОСТРОВА) <i>А.А. Новичкова</i>	232
ЗООПЛАНКТОН ЛЕСНЫХ ОЗЕР БЕЛОРУССКОГО ПООЗЕРЬЯ <i>А.Л. Палаш</i>	234
РЕАКЦИЯ ПЛАНКТОННЫХ КОПЕПОД <i>EUDIAPTOMUS</i> SPP. НА ПРЕСС ПЕЛАГИЧЕСКИХ ХИЩНИКОВ <i>А.Ф. Пастернак, В.Н. Михеев</i>	235
УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЮЖНОГО БАЙКАЛА <i>Е.В. Пислегина</i>	238
СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ В БЕНТОСЕ КАХОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (р. ДНЕПР) <i>Ю.В. Плигин, М.И. Линчук, Н.И. Железняк, С.Ф. Матчинская</i>	240
ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ КАРСТОВЫХ ОЗЕР В ЗАВИСИМОСТИ ОТ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ (НА ПРИМЕРЕ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ) <i>В.Н. Подшивалина</i>	243
ЧУЖЕРОДНЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ В ПЛАНКТОНЕ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ <i>Ю.Ю. Полунина, Н. В. Родионова</i>	246
ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ ПРЕСНОВОДНЫХ НАСКАЛЬНЫХ ВАНН ОСТРОВОВ КЕРЕТСКОГО АРХИПЕЛАГА КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ. <i>Н.В. Полякова, А.И. Старков</i>	249
НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА <i>А.И. Попов</i>	251
ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ И ПОСТРОЕНИЯ МАКРОСИСТЕМЫ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ ОТРЯДА ANOMIRODA SARS, 1865 <i>Е.В. Попова, А.А. Котов</i>	253
РАКООБРАЗНЫЕ В ТЕХНО-ЭКОСИСТЕМАХ ТЭС И АЭС <i>А.А. Протасов, А.А. Силаева, А.Б. Примак</i>	255
ГИПОЛИМНИЧЕСКИЙ (ХОЛОДНОВОДНЫЙ) КОМПЛЕКС РАКООБРАЗНЫХ КРУПНЫХ ОЗЕР СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ ПО ИССЛЕДОВАНИЯМ И.И. НИКОЛАЕВА <i>И.К. Ривьер</i>	258
К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И.И. НИКОЛАЕВА — КРУПНОГО ОТЕЧЕСТВЕННОГО ГИДРОБИОЛОГА, ЛИМНОЛОГА И ОРГАНИЗАТОРА НАУКИ (1911–1992) <i>И.К. Ривьер, И.С. Трифонова, И.Л. Пырина</i>	260
ХОЛОДНОВОДНЫЙ КОМПЛЕКС РАКООБРАЗНЫХ В ОЗЁРАХ РАЗЛИЧНОГО ТИПА СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РОССИИ <i>И.К. Ривьер</i>	262
СУТОЧНЫЕ МИГРАЦИИ ПЛАНКТОННЫХ И МЕЙОБЕНТОСНЫХ РАКООБРАЗНЫХ НА ЛИТОРАЛИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА <i>Н.В. Родионова, Д.С. Дудакова</i>	265
РАКООБРАЗНЫЕ ОЗЕРА АСЛИКУЛЬ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН <i>Р.З. Сабитова, А.М. Шевченко, О.В. Мухортова, Р.А. Михайлов</i>	268
СВЯЗЬ МЕЖДУ ВИДАМИ ФИТОФИЛЬНЫХ РАКООБРАЗНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫМИ АССОЦИАЦИЯМИ <i>В.М. Садырин</i>	271
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВИДОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ <i>CERCOPAGIS PENGOI</i> (OSTROUMOV, 1891) И <i>EVADNE ANONYX</i> G.O. SARS, 1897 В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ <i>А.С. Семенова</i>	273
ИЗМЕНЕНИЕ КАРДИОАКТИВНОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ РАКОВ В ОТВЕТ НА СДВИГИ ХИМИЗМА СРЕДЫ <i>С.В. Сладкова, Г.П. Удалова, В.А. Любимцев, С.В. Холодкевич</i>	276
SALANOIDA В ЗООПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА <i>Е.А. Соколова</i>	278
EXPANSION OF EURYHALINE EXOTIC DECAPODES, RHITHROPANOPEUS HARRISII, ERIOCHEIR SINENSIS AND MACROBRACHIUM NIPPONENSE IN UKRAINIAN RIVERS <i>М.О. Сон, Р.А. Novitsky, V.G. Dyadichko</i>	281
РАКООБРАЗНЫЕ В ЗООПЕРИФИТОНЕ МАКРОФИТОВ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА <i>Е.Э. Сони́на</i>	285

ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (MALACOSTRACA) ЭСТУАРИЯ РЕКИ ОБИ <i>В.Б. Степанова</i>	287
РАКООБРАЗНЫЕ ВЕРХОВЬЕВ РЕКИ ВОЛГИ В ЛЕТНЮЮ МЕЖЕНЬ <i>В.Н. Столбунова</i>	289
ПРОБЛЕМЫ МАКРОСИСТЕМАТИКИ АМФИПОД ОЗЕРА БАЙКАЛ <i>В.В. Тахтеев</i>	293
ВЛИЯНИЕ НЕФТИ НА ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКИ КАРДИОАКТИВНОСТИ РАКА <i>PON-TASTACUS LEPTODACTYLUS</i> ESCH. <i>В.П. Федотов, Т.В. Кузнецова</i>	296
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ (БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКАЯ ТУНДРА, ОТРОГИ ПЛАТО ПУТОРАНА) <i>Е.Б. Фефилова, О.П. Дубовская, О.Н. Кононова</i>	298
БАЙКАЛЬСКИЕ ГАММАРИДЫ В ИРИКЛИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ <i>Е.И. Филинова</i>	301
ГАММАРИДЫ ПОЙМЕННЫХ УЧАСТКОВ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА <i>Е.И. Филинова, Е.Э. Соница</i>	303
ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ КАК БИОИНДИКАТОРЫ В ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ И ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ <i>Л.А. Фролова</i>	306
РЕАКЦИЯ <i>SERIODAPHNIA DUBIA</i> RICHARD НА ПРОДУКТЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ВИДОВ-СРЕДООБРАЗОВАТЕЛЕЙ <i>И.В. Чалова, Н.С. Шевченко, О.Л. Цельмович, А.В. Крылов</i>	309
РАКООБРАЗНЫЕ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ МАЛОЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ <i>А.В. Черевичко</i>	312
МЕТАМОРФОЗЫ РАКООБРАЗНЫХ: АДАПТАЦИИ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ <i>В.К. Чугунов</i>	315
РАКООБРАЗНЫЕ В ГИПЕРСОЛЕННЫХ ВОДОЕМАХ: СПЕЦИФИКА СУЩЕСТВОВАНИЯ И АДАПТАЦИИ <i>Н.В. Шадрин</i>	316
ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ ЦИКЛОПОВ В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ <i>Н.Г. Шевелева, И.М. Мирабдуллаев, Е.А. Иванкина, С.В. Кирильчик</i>	319
ПЛАНКТОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ НИЗОВЬЕВ ДЕЛЬТЫ Р. ВОЛГИ <i>Л.А. Штепина</i>	322
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ РАКА УЗКОПАЛОГО (<i>ASTACUS LEPTODACTYLUS</i> : MALACOSTRACA) В КУЙБЫШЕВСКОМ И НИЖНЕКАМСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ <i>В.А. Яковлев, А.Ф. Аверьянов, Г.С. Каиеваров</i>	324
ФАУНА, РАЗМЕРНЫЕ И ВЕСОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ (MALACOSTRACA: CRUSTACEA) ВЕРХНИХ ПЛЕСОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА <i>В.А. Яковлев, А.В. Яковлева</i>	327
АМФИПОДЫ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА И РЕК ЕГО БАССЕЙНА <i>Л.В. Яныгина</i>	330