

УДК 595.324

В. Н. Подшивалина¹, Н. Г. Шевелева², Н. Г. Баянов³

**БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ HOLOPEDIDIUM GIBBERUM
(BRANCHIOPODA: CLADOCERA: STENOPODA) В
ПАЛЕАРКТИКЕ¹**

Работа посвящена изучению биологии широко распространенного в водоемах бореальной зоны планктонного ветвистоусого ракообразного *Holopedium gibberum*. Установлено, что на северной и южной границах ареала *H. gibberum* имеет укороченный жизненный цикл, что обусловлено температурным режимом. Вертикальное распространение популяции в водоеме определяется глубиной термоклина, горизонтальное — степенью сходства условий в отдельных частях водоема и пелагиали.

Ключевые слова: *Holopedium gibberum*, биология вида, ракообразные, зоогеография.

Ветвистоусые ракообразные имеют относительно давнюю историю изучения (около двухсот лет). Отдельные таксоны в рамках этой группы исследованы неравномерно. Весомый вклад в систематизацию и обобщение сведений о Cladocera внесла монография, посвященная отряду Stenopoda [7]. В то же время особенности биологии и экологии отдельных видов по-прежнему остаются недостаточно изученными, хотя они имеют большое значение для мониторинга и прогнозирования функционирования гидроэкосистемы в целом и состояния планктонных сообществ, в частности. Одним из доминантов в зоопланктоне водоемов зоны тундры и тайги является ветвистоусый рачок *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855.

H. gibberum имеет голарктическое распространение. Сплошной ареал вида ограничен таежной зоной. В более южных широтах его местообитания расположены фрагментарно и приурочены в основном к реликтовым водоемам, сохранившимся со времен оледенения [7]. Фаунистические исследования свидетельствуют о том, что даже в пределах основной части ареала вид заселяет водоемы избирательно [13]. Это, вероятно, обусловлено его экологической валентностью и особенностями жизненного цикла, которые могут варьировать в разных частях ареала. В настоящем исследовании приводятся уточненные данные о биологии и экологии *H. gibberum* на территории Палеарктики в основной части ареала и у его границ.

¹ Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 10-04-97053 — р_поволжье_a).

Физико-географические параметры исследованных водоемов

Водоемы	Расположение		Минерализация, мг/л	Концентрация кальция, мг/л	рН	Максимальная глубина, м
	долгота	широта				
Хантайское вдхр.	87,790	68,084	35,7—72,2	8,0—12,0	6,7—7,0	65,0
Оз. Някшингда	93,126	67,043	25,6	2,0—5,2	7,1	46,0
Оз. Сычево	43,167	64,565	5,0—68,0	1,6—10,3	5—6,9	12,5
Оз. Большой Мартын	47,745	56,352	×	×	×	2,5
Оз. Большое Лебединое	47,302	56,269	32,0	6,0	6,0	0,4
Оз. Малое Лебединое	47,315	56,263	24,0	2,0	6,6	0,6
Оз. Безымянное	47,304	56,241	33,0	6,0	6,3	1,2
Оз. Малый Юлуксьер	47,441	56,198	×	×	×	2,0

Примечание. «×» — нет сведений. При составлении таблицы использованы литературные [2, 3, 5, 10] и собственные данные.

Материал и методика исследований. В работе представлены результаты анализа популяций *H. gibberum* из водоемов Заполярья (северная граница ареала), из основной части ареала (Архангельская область) и из озер южной тайги Низменного Заволжья (южная граница ареала).

Хантайское водохранилище, одно из самых северных в мире, и оз. Някшингда, имеющее тектоническое происхождение, расположенные в субарктической зоне в условиях резко континентального климата на п-ове Таймыр (таблица), исследованы в 1982 г. Водоемы покрыты льдом 8—9 мес. Этим обусловлен короткий вегетационный период — 3,0—3,5 мес.

Зоопланктон оз. Сычево, имеющего карстовое происхождение и расположенного на территории Пинежского заповедника (Архангельская область), изучали в 1992—1994 гг. (см. таблицу).

В Низменном лесном Заволжье биологию и экологию рачка исследовали в 2000—2009 гг. в относительно мелководных озерах: Безымянное, Большое Лебединое, Малое Лебединое, Малый Юлуксьер и Большой Мартын (см. таблицу), имеющих котловину междюнного происхождения.

Сбор и обработку проб осуществляли согласно общепринятым методикам [8]: по горизонтам в пелагиали сетью Джеди, в литорали — фильтрацией через сеть Апштейна. Помощь в сборе материалов оказывал Е. В. Осмелкин.

Корреляционные зависимости определяли с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена, достоверность отличий выборок — на основе парного критерия Вилкоксона [6]. Вычисления производили с помощью пакета программ Statistica 6.0.

Результаты исследований и их обсуждение

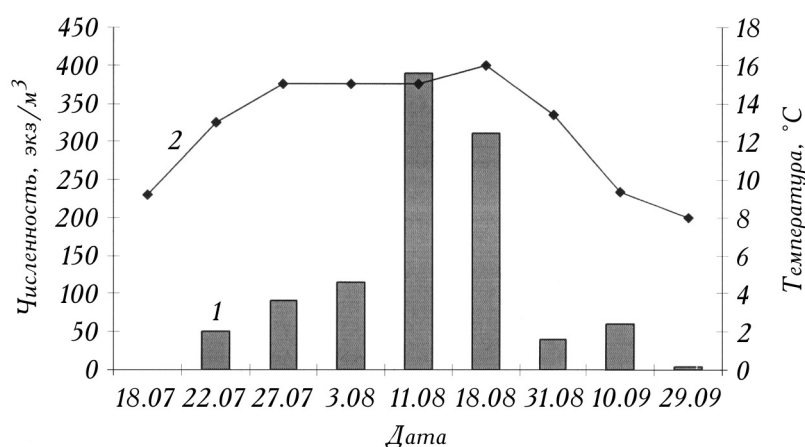
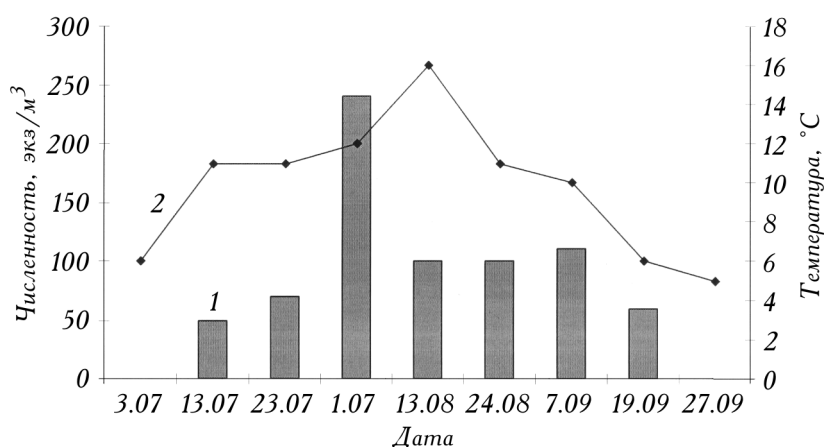
Жизненный цикл и сезонная динамика численности. На примере Хантайского водохранилища и оз. Някшингда рассмотрены особенности развития *H. gibberum* в условиях Заполярья. Исследования, выполненные в марте и апреле, свидетельствуют об отсутствии рачка в подледный период.

Хантайское водохранилище вскрывается в первых числах июля, после чего вода быстро прогревается, однако до середины июля рачка в планктоне не отмечено. Половозрелые особи и молодь появились к концу второй декады июля, когда вода прогрелась до 9,2°C (рис. 1). Размер самок не превышал 1,2 мм, в их выводковых камерах было по 11—14 яиц. Молодь в планктоне присутствовала до конца августа. В первой декаде августа большую часть популяции составляли зрелые особи с яйцами и эмбрионами, длина тела самок несколько увеличилась (1,25—1,50 мм), количество яиц практически не изменилось (11—15 в зависимости от размеров самки). В расположенных южнее озерах Карелии у самок этого вида при той же длине тела и числе генераций в выводковых камерах отмечено 35—40 яиц [4]. Видимо, более низкая плодовитость рачка в водохранилище обусловлена низкими температурами.

Рачок предпочитает температуру $15,3 \pm 5,6^\circ\text{C}$ [13]. В Хантайском водохранилище вода прогревается до 17°C лишь в некоторых заливах и на короткое время. Так, по нашим данным в 1982 г. максимальная температура воды в заливах и в северной части не превышала 17°C, а в открытой части — 14°C. Наибольшая численность (около 400 экз/м³) отмечалась в начале второй декады августа при температуре воды 15°C (см. рис. 1). С охлаждением численность *H. gibberum* резко уменьшалась, сократившись к концу августа на порядок. К концу сентября при температуре воды 8°C в планктоне остались единичные особи самок.

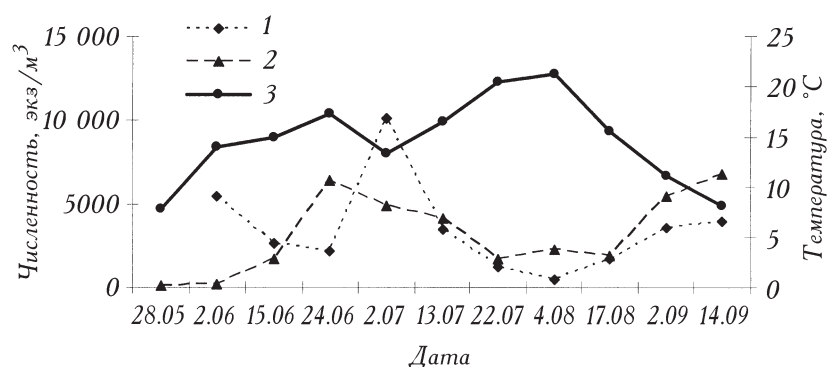
Оз. Някшингда освобождается ото льда в первых числах июля, 3 июля температура воды уже составляла 6°C. После вскрытия озера *H. gibberum* появился в планктоне при температуре воды 11°C, при этом его численность была незначительной (рис. 2). В связи с круглосуточной инсоляцией вода в озере быстро прогревалась, и к 13 августа ее температура была максимальной (16°C), что сопровождалось увеличением численности. Наибольшее ее значение 240 экз/м³ было отмечено при температуре 12°C, за 13 дней до максимального прогрева воды (см. рис. 2). Весь август и первую декаду сентября численность рачка была примерно на одном уровне (100—110 экз/м³). С охлаждением воды до 6°C количество особей снизилось в два раза, а при охлаждении воды до 5°C (в конце сентября) *H. gibberum* из планктона выпал.

Таким образом, в планктоне водоемов Заполярья вид присутствует около семидесяти дней — со середины июля по сентябрь, достигая наибольшей

1. Динамика численности *H. gibberum* (1) и температуры воды (2) в Хантайском водохранилище.2. Динамика численности *H. gibberum* (1) и температуры воды (2) в оз. Някшингда.

численности при температуре 12—15°C. В обоих водоемах пик численности предшествовал температурному максимуму. Выявлена достоверная положительная зависимость численности рачка от температуры воды в Хантайском водохранилище ($r = 0,86$, $p < 0,003$). В оз. Някшингда корреляция между этими величинами была менее сильной ($r = 0,68$, $p < 0,004$).

В оз. Сычево *H. gibberum* присутствовал в составе планктона с конца мая до середины сентября. Появление вида в пелагиали наблюдалось при температуре воды 8°C. Пик численности отмечен в конце июня — начале июля при температуре воды 13—17°C (рис. 3), незадолго до максимального прогрева воды. Для этого водоема согласно [1, 11] характерно появление *H. gibberum* в мае — начале июня, максимум развития в июне — июле, завершение цикла — в сентябре — октябре. В отличие от водоемов Заполярья, в



3. Динамика численности *H. gibberum* и температуры воды в различных биотопах оз. Сычево: 1 — в литорали; 2 — в пелагиали; 3 — температура.

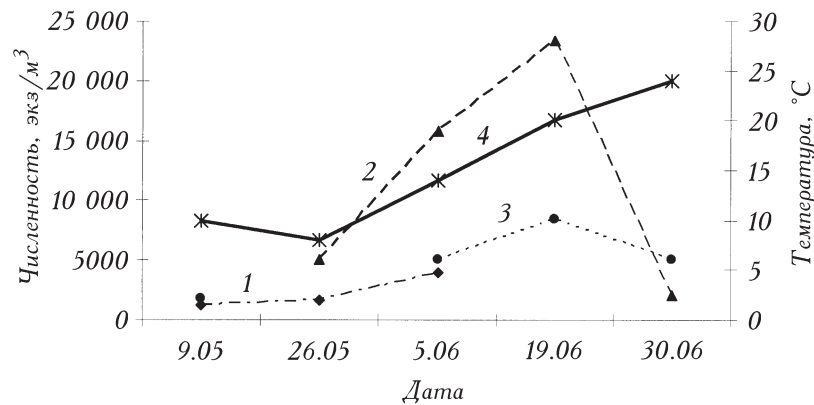
оз. Сычево не выявлена достоверная корреляция между численностью вида и температурой воды ($p < 0,05$).

В исследованном районе у южной границы распространения, в мелководных озерах на территории южной тайги Низменного Заволжья, отмечены сходные с описанными для субарктических водоемов особенности жизненного цикла вида. В составе зоопланктона озер Безымянного, Большого Лебединого, Малого Лебединого вид отмечался только в мае и июне (рис. 4), причем не во все годы. Однако в оз. Малом Лебедином рачок доминировал в зоопланктоне по численности.

Озера Малое Лебединое и Большое Лебединое вследствие мелководности в зимний период промерзают до дна. Это может косвенно свидетельствовать об отсутствии в них рачка в подледный период. Половозрелые особи и молодь появлялись в самом начале мая, через 1—2 недели после вскрытия водоемов, когда вода прогревалась до 8—10°C (см. рис. 4). Максимальной численности (23,4 тыс. экз/м³ в пелагиали и 8,9 тыс. экз/м³ в литорали) вид достигал в середине июня. В июле в этих водоемах рачок не отмечался, что может быть обусловлено хорошей прогреваемостью воды (температура превышала 30°C), связанной с мелководностью водоемов. Подобные условия, вероятно, неблагоприятны для обитания представителя холодноводного комплекса. Даже по окончании теплого летнего сезона вплоть до ледостава (середина ноября) вид в составе планктона обнаружен не был.

В относительно более глубоководных озерах южной тайги (Мал. Юлуксьер, Большой Мартын) жизненный цикл *H. gibberum* продолжался до августа. В июне в оз. Малый Юлуксьер вид обнаруживался во всех горизонтах.

Таким образом, жизненный цикл рачка имеет некоторые особенности в связи с обитанием в более северных и более южных относительно основной части ареала широтах, прежде всего — более короткий цикл развития. В северных широтах рачок имеет меньшую плодовитость, обусловленную действием низких температур. Вероятно, период его нахождения в планктоне



4. Динамика численности *H. gibberum* и температуры воды в различных биотопах оз. Малого Лебединого: 1 — в открытой литорали; 2 — в заросшей литорали; 3 — в пелагиали; 4 — температура.

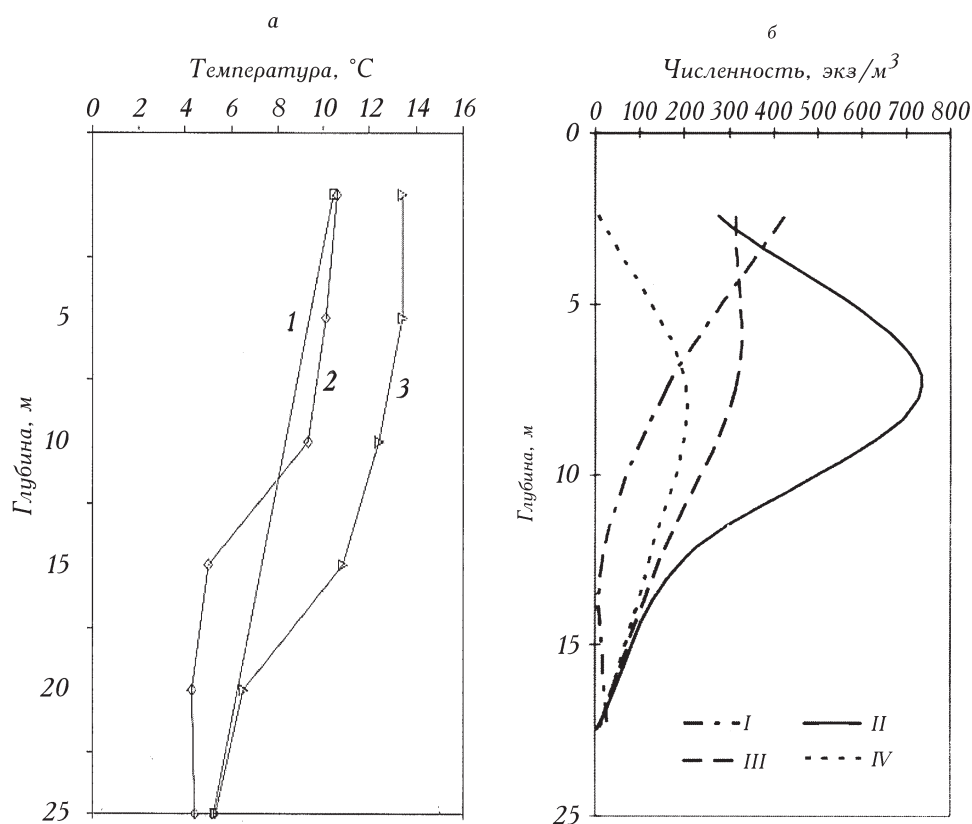
на периферии ареала может сокращаться в связи с более высокой и низкой (относительно оптимальной) температурой воды, при этом на севере развитие несколько продолжительнее, чем у южных границ.

Вертикальное распределение популяции в водоеме. Вертикальное распределение *H. gibberum* в Хантайском водохранилище исследовали в августе, когда регистрировалась его относительно большая численность. В условиях Заполярья это время связано с отсутствием смены дня и ночи, что позволило определить влияние температуры и пищевых ресурсов на вертикальное распределение вида в толще воды, поскольку освещенность в течение суток оставалась практически неизменной. Тем не менее, для чистоты эксперимента пробы отбирали в одно и то же время — в первой половине дня.

В первых числах августа основная масса особей (около 70%) была сосредоточена в верхнем слое — 0—5 м (рис. 5). На глубине от 10 до 25 м располагалось не более 5% численности популяции. Наблюдаемая картина концентрации особей в верхнем эпилимнионе может быть охарактеризована как обратная вертикальная миграция. Это явление, не вполне характерное для планктонных беспозвоночных, отмечали у *H. gibberum* и ранее [14].

Слой эпилимниона 11 августа при сохранении прямой термической стратификации составлял 10 м, температура воды в нем не превышала 10°C. Молодь в слое распределялась равномерно, взрослые особи были сконцентрированы в более глубокой части (5—10 м), где их численность была в 2,7 раза выше, чем в поверхностном слое (0—5 м) и в 3,7 раза выше, чем на глубине 10—15 м. В гипolimнионе рачки (около 18% суммарной численности) обитали в слое 10—15 м, молодь единично встречалась до глубины 25 м при температуре 5°C (см. рис. 5). Ряд авторов указывают на предпочтение видом металимниона [12], в то же время показано и ограничение вертикального распространения *H. gibberum* уровнем термоклина [14].

В конце августа сохранялась прямая термическая стратификация. Вода в эпилимнионе прогрелась до 13°C. Минимум численности рачков отмечен



5. Температура воды (а) и распределение численности *H. gibberum* (б) по глубине Хантайского водохранилища: 1 — 03.08; 2 — 11.08; 3 — 31.08; I — 03.08 (общая); II — 11.08 (самки); III — 11.08 (молодь); IV — 31.08 (общая).

в слое 0—5 м. Как и в предыдущую декаду, основная масса (200 экз/м³, около 60% популяции) находилась в слое 5—10 м. В слое 10—15 м численность уменьшалась до 120 экз/м³ (здесь было сосредоточено около 36% популяции). В гипolimнионе, как и в самом верхнем слое воды, особи *H. gibberum* встречались единично.

Вертикальное распределение *H. gibberum* в озерах у южной границы ареала рассмотрено на примере оз. Малый Юлуксьер. В июне, при температуре воды 14,1°С, в верхнем (0—1 м) и нижнем (1—2 м) слоях численность составляла около 18 тыс. экз/м³. В придонном слое популяция была представлена исключительно ювенильными особями, а в поверхностном — их доля составляла около 40%.

Таким образом, в северной части ареала температура, вероятно, оказывает существенное влияние на вертикальное распределение *H. gibberum*. По мере прогревания толщи воды рачки сосредотачивались на все больших глубинах. Отдельные особи отмечались и ниже расположения термоклина. В

водоемах на южной границе распространения рачка ювенильные особи тяготеют к придонным слоям.

Горизонтальное распределение популяции в водоеме. Как известно [9, 11], особи *H. gibberum* приурочены преимущественно к пелагиали озера, но населяют также и другие зоны.

В озерах Архангельской области тяготение вида к обитанию в толще воды не выражено: численность рачка в пелагиали оз. Сычево несколько ниже его плотности в литорали (соответственно $5,3 \pm 1,7$ и $6,9 \pm 3,7$ тыс. экз/м³), однако эти различия статистически не достоверны. Концентрация рачков в прибрежье может свидетельствовать о наличии пресса рыб, избежать которого удается в зарослях прибрежной растительности.

В исследованных водоемах у южной границы распространения вид предпочитал пелагиаль и открытую литораль (см. рис. 4). Так, в оз. Малом Лебедином его средняя численность различалась в несколько раз в зависимости от защищенности биотопа, составляя $11,55 \pm 4,28$ тыс. экз/м³ в пелагиали, $5,05 \pm 1,17$ в открытой литорали и $2,27 \pm 0,71$ тыс. экз/м³ в заросшей литорали.

Заключение

Зональные характеристики расположения водоема, обуславливающие его трофность и характер прогрева воды, определяют продолжительность и особенности жизненного цикла *H. gibberum*. Динамика численности рачка прямо зависит от температуры воды только в водоемах Заполярья. В пределах ценоареала в составе планктона вид присутствует более 100 дней. Развитие рачка у северной границы распространения сокращается примерно до 70 сут, в мелководных водоемах южного предела ареала — до 60.

Закономерности пространственного распределения вида в водоеме связаны с температурным режимом в конкретное время года, определяющим глубину термоклина (при вертикальной структуре), и с наличием выраженных различий между пелагиалью и литоралью (при горизонтальной структуре популяции).

**

Представник гіллястовусих ракоподібних Holopedium gibberum широко поширений у водоймах бореальної зони. Встановлено, що на північній та південній межах ареалу вид має вкорочений життєвий цикл, залежно від температурного режиму. Вертикальний розподіл популяції у водоймі зумовлений глибиною термокліну, горизонтальний — ступенем подібності умов в окремих частинах водойми з пелагіальними.

**

Holopedium gibberum (Crustacea) is widespread in the freshwater reservoirs of boreal zone. The shortened lifecycle period was revealed under the specific water temperature conditions nearby the southern and northern area boundaries. The vertical population structure is determined by metalimnion depth, the horizontal distribution depends on similarity of the reservoir parts with pelagic zone.

**

1. Баянов Н.Г. Зоопланктоценозы разнотипных карстовых озер Пинежского заповедника и их использование в целях мониторинга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1997. — 18 с.
2. Баянов Н.Г. Озера Пинежского заповедника // География и природные ресурсы. — 2002. — № 1. — С. 84—89.
3. Богданов В.Т. Гидрохимическая характеристика Путоранских озер // Путоранская озерная провинция. — Новосибирск: Наука, 1975. — С. 57—63.
4. Бушман А.Г., Русанова М.Н., Вален М.Г. и др. Биологические особенности и жизненный цикл массовых видов Cladocera в малых озерах Южной Карелии // Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. — Вильнюс, 1975. — С. 42—43.
5. Домышева В.М. Гидрохимические исследования // Гидрохимические и гидробиологические исследования Хантайского водохранилища. — Новосибирск: Наука, 1986. — С. 10—18.
6. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1984. — 424 с.
7. Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. — 410 с.
8. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Сост. А.А. Салазкин, М.Б. Иванова, В.А. Огородникова. — Л.: Ленуприздат, 1982. — 34 с.
9. Пугайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. — М.: Наука, 1984. — 208 с.
10. Подшивалина В.Н., Иванов Д.В., Яковлев В.А. Гидрохимические особенности озер Заволжья и их влияние на зоопланктон // Актуальные проблемы гидроэкологии: Сб. науч. тр. — Казань: Отечество, 2006. — С. 138—144.
11. Филимонова З.И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии // Фауна озер Карелии. — М.; Л., 1965. — С. 111—146.
12. Petrusek A. Diversity of European *Daphnia* on different scales: from cryptic species to within-lake differentiation: PhD thesis. — Prague, 2007. — 121 p.
13. Rowe C.L. Global distribution, phylogeny and taxonomy of the freshwater zooplankton genus *Holopedium*: Thesis MSc. — Ontario, 2000. — 323 p.
14. Tessier A.J. Coherence and horizontal movements of patches of *Holopedium gibberum* // Oecologia. — 1983. — Vol. 60, N 1. — P. 71—75.

¹ Чувашский государственный педагогический университет, Чебоксары, РФ

² Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, РФ

³ Нижегородская лаборатория ФГБНУ ГосНИОРХ, Нижний Новгород, РФ

Поступила 15.05.12