

Н. В. Вехов

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
НЕКОТОРЫХ CLADOCERA В СУБАРКТИЧЕСКИХ ВОДОЕМАХ
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР**

Ветвистоусые ракообразные — существенный компонент зоопланктонных сообществ северных водоемов (Вехов, 1979). Однако особенности жизненных циклов и распространение отдельных видов этих организмов мало освещены в литературе. Мы поставили цель — рассмотреть эти аспекты жизни ветвистоусых (таблица), относящихся к разным фаунистическим и экологическим комплексам, которые населяют субарктические водоемы. К субарктическим мы относим водоемы, расположенные в лесотундровой и тундровой зонах, которые характеризуются непродолжительным безледным периодом (до 3—3,5 месяцев), резкими изменениями температуры воды и меньшим по сравнению со средней полосой прогревом водной толщи летом (Вехов, 1979). Среди субарктических водоемов целесообразно выделить 2 группы — южные и северные. Южные субарктические водоемы приурочены к лесотундровой зоне и подзоне кустарниковых тундр, северные — к подзоне мохово-лишайниковых и пятнистых тундр. Водоемы этих групп характеризуются разной степенью прогрева воды в безледный период. Северным водоемам свойственно отсутствие устойчивого периода с температурой воды выше 12—14° (такая температура наблюдается только в отдельные жаркие дни). Температура южных водоемов выше 12° держится с начала июля до середины — конца августа, однако в этот период она может опускаться ниже 10° и держаться несколько дней. Подробная характеристика субарктических водоемов и зоопланктона дана нами ранее (Вехов, 1979). В статье использован материал, полученный в результате экспедиций в Большеземельскую тундру и на Полярный Урал (1972—1980 гг.). Данные по зоопланктону водоемов бассейна р. Куи и побережья Хайпудырской губы были любезно предоставлены А. К. Козьминым (Архангельская рыбохозяйственная лаборатория). Пробы брали с июня по август включительно с интервалом в 3—5—10 дней. Все данные по индивидуальному развитию, жизненным циклам и экологии являются оригинальными и получены на живом материале, взятом непосредственно из водоемов, а также при содержании в садках по методу Воскресенского и Лебедевой (1964). По методике указанных авторов проведена и обработка материала.

Результаты исследований и обсуждение. Ветвистоусые ракообразные, населяющие северные водоемы, относятся к различным фаунистическим и экологическим комплексам. *Holopedium gibberum* Zaddach, *Polyphemus pediculus* (Linne), *Bythotrephes longimanus* (Leydig) — типичные обитатели северных водоемов, населяющие тундровую и таежную зоны. *Limnosida frontosa* Sars, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), *Leptodora kindtii* (Focke), *Moina lipini* Smirnov в основном свойственны водоемам средней полосы и более южных районов, но населяют также и субарктические водоемы разных типов (таблица). К наиболее редким в Субарктике относятся *D. brachyurum* и *M. lipini*. Они встречаются в основном только в южных субарктических водоемах, которые иногда прогреваются до 20—22°. Эти рачки относятся к тепловодно-стенотермным (летним) формам, обитающим в водоемах основной части ареала при температуре не менее 12—14°, причем оптимум их развития совпадает с температурой выше 20° (Николаев, 1977). Поэтому единичные находки *M. lipini* и *D. brachyurum* в южных субарктических водоемах позволяют утверждать, что в этой подзоне Арктики проходит крайняя северная граница ареала тепловодно-стенотермных ветвистоусых ракообразных. Некоторые авторы, однако, отмечали *D. brachyurum* севернее (таблица): в дельтах крупных рек, впадающих в Северный Ледовитый океан (например, в низовьях р. Печоры). Это связано с выносом яиц и рачков течением рек. Отметим также, что в опресненных и солоноватых (соленость до 8‰) заливах и дельтах крупных рек Севера температурные условия более благоприятные, т. к. сюда осуществляется постоянный приток теплых вод юга (Чуксина, 1970а, 1970б). Здесь, та-

Распространение ветвистоусых рачков в субарктических водоемах Европы

Водоемы, автор	<i>H. gibberum</i>	<i>L. frontosa</i>	<i>S. crystallina</i>	<i>D. brachyurum</i>	<i>L. kindtii</i>	<i>B. longimanus</i>	<i>P. pediculus</i>	<i>M. lipini</i>
Кольский п-ов:								
Лесотундра (Макарцева, 1974; Валлен, 1977; Ломаева, Свирская, 1977)	+	+	+	+	+	+	+	-
Мурманское побережье (Коробцова, 1975)	+	-	-	-	-	+	+	-
Низовья р. Печоры:								
Дельта (Чуксина, 1970а)	+	+	+	-	+	+	+	-
Печорский залив (Мязметс, Валдре, 1964; Чуксина, 1970б)	+	+	+	+	+	+	-	-
Большеземельская тундра:								
Побережье Хайпудырской губы (Козьмин, личн. сообщение)	+	-	-	-	-	-	-	-
Бассейн р. Куи (Козьмин, личн. сообщение)	+	+	-	-	+	+	-	-
Вашуткины и Харбейские озера (Барановская, 1978)	+	+	+	+	+	+	+	-
Окр. г. Воркуты (наши данные)	+	-	+	-	+	+	+	+
Лесотундра (наши данные)	+	-	+	-	-	-	+	-
Окр. пос. Хальмер-Ю (наши данные)	+	-	-	-	-	+	+	-
Верховья р. Коротаихи (наши данные)	+	-	+	-	+	+	+	+
Окр. г. Нарьян-Мар (Миронова, Покровская, 1967)	+	-	-	-	-	+	-	-
Полярный Урал (наши данные):								
Западный склон	+	-	-	-	-	+	+	-
Центральная часть	+	-	-	-	-	+	+	-
Восточный склон	+	-	-	-	-	+	+	-

ким образом, создаются благоприятные условия для тепловодно-стенотермных ракообразных.

D. brachyurum в Субарктике встречается только в озерах, в низовьях и дельтах крупных рек и заливах Северного Ледовитого океана, которые не промерзают зимой, а летом нет резких колебаний температуры. *M. lipini* в Субарктике отмечена только в мелких водоемах окр. г. Воркута, загрязненных органическими и сельскохозяйственными отходами.

Несколько чаще встречаются в Субарктике *Leptodora kindtii*, *Sida chystallina*, *Limnosida frontosa* (таблица). *L. frontosa* относится к типичным обитателям зоопланктона озер таежной зоны, а *L. kindtii* и *S. crystallina* являются представителями зоопланктона озер средней полосы. Все три рачка являются эвритермными (весенне-летние) формами, развивающимися в водоемах основного ареала при температуре от 4—6 до 24° (температурный оптимум от 12 до 20—22°) (Николаев, 1977). Анализ распространения этих рачков в Субарктике позволяет заключить, что основными факторами, определяющими приуроченность *L. kindtii*, *S. crystallina* и *L. frontosa* к определенным типам водоемов, являются степень промерзания водной толщи зимой и температура воды в течение безледного периода. Малый прогрев водной толщи препятствует обитанию этих ракообразных в озерах северной Субарктики, где температура воды редко превышает 12—14°. Поэтому северная граница ареала *S. crystallina*, *L. frontosa* и *L. kindtii* проходит в зоне распространения южных субарктических водоемов, прогреваемых лучше. Здесь они населяют только озера глубиной от 3—5 до 10—15 м и редко более глубокие. Такая стенобионтность рассматриваемых рачков в Субарктике определяется тем, что в озерах средней глубины (3—15 м) температура воды достигает в поверхностных горизонтах 16—20°, т. е. совпадает с оптимальной для этих рачков, а зимой они не промерзают до дна. Промерзаемость мелких озер (глубина до 2,5 м) до дна ограничивает распространение *S. crystallina*, *L. frontosa* и *L. kindtii* в Субарктике, хотя летом

температура воды в них выше (до 22°), а период высоких температур (12—20°) длится месяц. Более широкое распространение *S. crystallina*, *L. frontosa* и *L. kindtii* в южных субарктических озерах объясняется их эвритермностью по сравнению с тепловодно-стенотермными. Как и тепловодно-стенотермные виды, они встречаются в низовьях, дельте и опресненных заливах (соленость до 8 ‰) Северного Ледовитого океана. Механизм их распространения и заселения этих биотопов сходен. По нашим наблюдениям, *S. crystallina* постоянно встречается в зарослевой литорали озер, но иногда весной молодь сиды разносится с паводковыми водами по временным пойменным водоемам, а *L. frontosa* и *L. kindtii* предпочитают незаросшую макрофитами литораль и пелагиаль. Поскольку *S. crystallina*, *L. frontosa*, *L. kindtii*, *D. brachyurum* и *M. lipini* в субарктических водоемах обитают на северном пределе своего распространения, необходимо кратко остановиться на особенностях их экологии. Все эти рачки, кроме *M. lipini*, относятся к моноциклическим видам. У *M. lipini* в мелких водоемах наблюдается полициклия, причем уже в первом отметанном поколении молоди текущего года встречаются самцы и гамогенетические самки. У *S. crystallina* наблюдается 3—4 партеногенетических (июнь — август) и 1 гамогенетическое поколение (конец августа — начало сентября). У *M. lipini* отмечены рачки 3 поколений, причем первое из них партеногенетическое. В мелких водоемах у *M. lipini* в июле — августе в популяциях одновременно присутствуют партено- и гамогенетические самки и самцы. Это говорит о наличии одновременно 2 типов размножения в популяции. Подобная особенность жизненных циклов у форм, образующих эфиппии, рассматривается нами как адаптация к существованию в экстремальных условиях (Вехов, 1979). По нашим наблюдениям, у *D. brachyurum*, *L. frontosa* и *L. kindtii* в субарктических водоемах в безледный период можно обнаружить рачков 1—2 поколений в зависимости от климатических условий. В холодные годы в озерах обитают рачки только 1 поколения, откладывающие латентные яйца. В толще озер все указанные рачки занимают верхние, наиболее прогретые горизонты эпилимниона, где температура воды ближе всего к их оптимальным значениям. Среди рассматриваемых пяти видов к многочисленным относятся только *S. crystallina* (в озерах) и *M. lipini* (в мелких водоемах). По нашим данным, численность сиды в зарослевой литорали озер варьирует от 10 до 80 тыс. экз/м³, а численность моины — от 10 до 150 тыс. экз/м³. Численность *L. kindtii* в озерах не превышает 220—240 экз/м³, обычно не более 50—100 экз/м³. В устьях крупных рек Севера численность лептодоры не более 10 экз/м³ (Чуксина, 1970а, 1970 б). Популяции *D. brachyurum* и *L. frontosa* еще малочисленнее — единичные экземпляры в 1 м³.

Среди рассматриваемых пяти видов лишь *S. crystallina* и *M. lipini* имеют высокую плодовитость. В выводковых камерах *S. crystallina* было отмечено от 10 до 75 яиц (всего за 3 помета она откладывает 90—124 яйца), а у *M. lipini* до 30—40 яиц. *L. kindtii* откладывает в тундровых озерах от 1 до 6 яиц (за 2 помета до 10 яиц). В выводковых камерах партеногенетических самок *L. frontosa* и *D. brachyurum* было не больше 6 яиц или эмбрионов. Все рачки характеризуются коротким эмбриональным (5—10 дней) и коротким постэмбриональным (до 5 дней, за исключением *L. kindtii* — 10—15 дней) периодами. Продолжительность жизни *S. crystallina*, *L. frontosa*, *D. brachyurum*, *M. lipini* не превышает 21—22 дней, и лишь *L. kindtii* живет до 30 дней. В субарктических озерах у всех ветвистоусых половая зрелость наступает рано, причем размеры особей, впервые приступающих к размножению, значительно меньше, чем в средней полосе (Вехов, 1979). Проведенное нами ранее сравнение плодовитости рачков тундровой зоны и озер средней полосы (Вехов, 1979) дает основание предполагать, что у ряда стенобионтных видов (*L. frontosa*, *D. brachyurum*, *L. kindtii*) при обитании на севере ареала резко снижается численность популяции в результате уменьшения плодовитости.

По-видимому, это объясняется отсутствием близких к оптимальным условий существования. Высокая численность *S. crystallina* и *M. lipini* в южных субарктических озерах определяется тем, что они находят здесь более благоприятные условия обитания. Для *M. lipini* — это мелкие водоемы, а для *S. crystallina* — литораль озер, которые лучше других биотопов прогреваются в течение безледного периода. Выживанию этих двух рачков в мелководных биотопах способствует комплекс адаптаций (Макрушин, 1979). Кроме того, у некоторых стенобионтных форм с преимущественно южным распространением существует еще одна адаптация к существованию на северном пределе ареала. В годы с невысокой температурой воды (8—15°) такие виды, как *L. kindtii*, *D. brachyurum*, *M. lipini* переживают неблагоприятный период, по-видимому, в латентных яйцах. Вероятно, стимулирующим фактором для развития латентных яиц и вылупления из них молоди являются определенная (пороговая) температура воды и длительность ее действия.

В горных субарктических водоемах Европы (Кольский п-в, Полярный Урал) рассмотренные выше рачки отсутствуют, что, по-видимому, объясняется недостаточным прогревом водной толщи.

В отличие от рассмотренных выше рачков *Polyphemus pediculus*, *Bythotrephes longimanus*, *Holopedium gibberum* широко распространены в субарктических водоемах (таблица). *P. pediculus* встречается во всех типах стоячих водоемов и крупных реках. *H. gibberum* и *B. longimanus* населяют только озера глубиной 1—1,5 м и более. Однако в крупных, глубоких озерах (глубиной более 3—4 м) *B. longimanus* встречается относительно редко, что связано с интенсивным выеданием его планктонными рыбами, в рационе которых битотрефес составляет существенную долю (Миронова, Покровская, 1967). Для всех трех рачков Субарктика — основная область распространения. Учитывая это, мы относим *P. pediculus*, *B. longimanus*, *H. gibberum* к представителям тундрово-таежного фаунистического комплекса. Все три рачка встречаются в планктоне только в период открытой воды. В южной Субарктике в мелких и средней глубины (до 10 м) озерах *H. gibberum* встречается только до середины июля, а затем впадает в диапаузу. Это объясняется тем, что подобные водоемы прогреваются в июле до 18—20°, т. е. выше верхнего температурного предела (16—18°) для *H. gibberum* (Вехов, 1979). В озерах глубже 10 м температура воды выше 15—16° почти не наблюдается или до этих значений прогреваются лишь верхние слои эпилимниона. Поэтому в глубоких озерах *H. gibberum* встречается в течение всего безледного периода. В северных субарктических водоемах разной глубины он также встречается на протяжении всего безледного периода, что определяется меньшим прогревом водной толщи. Согласно этим данным, *H. gibberum* можно считать холодноводно-стенотермным видом. Основным фактором, определяющим его распределение в водоемах и время пребывания в планктоне, является температура воды. Во всех субарктических водоемах *H. gibberum* моноцикличен, причем в мелких и средней глубины южных субарктических озерах латентные яйца откладываются в середине июля, а в глубоких — в сентябре. В озерах глубиной 3—10 м *H. gibberum* предпочитает менее прогретые слои эпилимниона или гиполимнион, куда рачки мигрируют по мере прогрева верхних слоев. В глубоких озерах он населяет всю водную толщу. *H. gibberum* является одним из наиболее массовых зоопланктеров субарктических водоемов. Его численность в южных субарктических водоемах изменяется от 0,5 до 22 тыс. экз/м³, в северных — от 0,1 до 3—4 тыс. экз/м³. Если в южных субарктических озерах рачки голопедиума содержат в выводковых камерах до 30—40 яиц, то в северных — только до 10 яиц.

P. pediculus населяет всевозможные мелкие водоемы, заросшую литораль и мелководья (до 2—3 м) крупных озер. *P. pediculus* относится к эвритермным формам, встречающимся в планктоне в течение всего безледного периода. В мелких водоемах *P. pediculus* полицикличен, причем

гамогенетические самки отмечаются в потомстве первого поколения. Всего отмечено 2—3 генерации в эфемерных водоемах и 4—5 генераций в мелких озерах. Продолжительность жизни *P. pediculus* в субарктических водоемах не более 25 дней. Плодовитость партеногенетических самок составляет 2—28 яиц, а гамогенетических самок — до 10 яиц. В эфемерных водоемах у *P. pediculus* отсутствуют стаи, а в небольших озерах образование стай отмечено в незаросшем прибрежье. В зарослевой литорали глубоких озер *P. pediculus* моноциклический, причем гамогенетические самки и самцы отмечены с конца августа — начала сентября. Численность рачков *P. pediculus* весьма высока: мелкие водоемы — 1—16 тыс. экз/м³, мелкие озера — 1—80 тыс. экз/м³, литораль глубоких озер — до 700 тыс. экз/м³; он относится к наиболее массовым зоопланктерам, особенно в южных субарктических водоемах.

B. longimanus населяет всевозможные постоянные субарктические озера и крупные реки. Вследствие интенсивного выедания этого рачка рыбами в глубоких озерах судить о его численности трудно. Однако в мелких озерах, где нет рыбы, численность его достигает 50—60 экз/м³. В Субарктике битортрефес в холодный год моно-, а в теплый — дициклический. Продолжительность жизни рачков каждой генерации не превышает 30—32 дней.

Для *P. pediculus*, *H. gibberum*, *B. longimanus* в субарктических водоемах характерен интенсивный рост, ранняя половозрелость (на 4—6-й день после выхода из выводковой камеры) и короткий эмбриональный период (3—6 дней). Эти особенности биологии рачков северного комплекса надо рассматривать как адаптацию к обитанию в условиях ограниченного безледного периода и короткого периода относительно высоких температур воды (Вехов, 1979).

SUMMARY

Summer temperature, thickness of winter frozen layer of water and presence or absence of macrophytes are suggested to be essential factors of copepods distribution over Subarctic water bodies. Southern woodland species (*Limnoscida frontosa*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Leptodora kindtii*) scarcely occur in Subarctics, they are characteristic with low population level and fertility. The Northern complex copepods (*Bythotrephes longimanus*, *Polyphemus pediculus*, *Holopedium gibberum*) are widely distributed in Subarctic water bodies and characterized by high abundance and fertility. Under Subarctic conditions both groups show faster development, body growth and earlier maturity than in middle area.

- Барановская В. К. Ракообразные.— В кн.: Флора и фауна водоемов европейского Севера. Л.: Наука, 1978, с. 65—69, 175—177.
- Валлен М. Г. Материалы по зоопланктону озера Няльяр.— В кн.: Рыбы озер Кольского полуострова, Петрозаводск, 1977, с. 4—11.
- Вехов Н. В. Биология ветвистоусых ракообразных тундровых озер.— Журн. общ. биологии, 1979, 40, № 5, с. 706—718.
- Воскресенский К. А., Лебедев Л. И. Изучение популяций кладоцер методом полуизоляции в водоеме.— Зоол. журн., 1964, 43, вып. 4, с. 518—524.
- Коробцова Е. В. Зоопланктон.— В кн.: Биологическая продуктивность северных озер. Л.: Наука, 1975, ч. 2, с. 77—96.
- Ломаева Т. А., Свирская Н. Л. Зоопланктон Серебрянского водохранилища.— В кн.: Рыбы озер Кольского полуострова. Петрозаводск, 1977, с. 31—44.
- Макарцева Е. С. Зоопланктон озер различных ландшафтов Кольского полуострова.— В кн.: Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Л.: Наука, 1974, ч. 2, с. 143—179.
- Макрушин А. В. Адаптации первичноводных животных к обитанию в континентальных водоемах (на примере Cladocera).— Журн. общ. биологии, 1979, 04, № 5, с. 698—705.
- Миронова Н. Я., Покровская Т. Н. Лимнологические исследования в западной части Большеземельской тундры.— В кн.: Типология озер. М.: Наука, 1967, с. 103—134.
- Мяэметс А. Х., Валдре И. Р. О качественном составе фауны планктонных ракообразных Печорского залива.— Тр. Мурман. мор. биол. ин-та АН СССР, 1964, 6(10), с. 3—11.

- Николаев И. И. Зоопланктон оз. Кубенского.— В кн.: Озеро Кубенское. Л.: Наука, 1977, ч. 3, с. 5—44.
- Чуксина Н. А. Видовой состав и биомасса зоопланктона Коровинской губы и притоков в дельте Печоры.— Материалы рыбхоз. исслед. Сев. бассейна, 1970а, вып. 13, с. 59—68.
- Чуксина Н. А. Зоопланктон Печорского залива в сентябре 1966 г.— Материалы рыбхоз. исслед. Сев. бассейна, 1970б, вып. 13, с. 69—75.

Всесоюзный НИИ охраны природы и заповедного дела
МСХ СССР

Поступила в редакцию
1.XII 1980 г.

УДК 576.895.42

В. Т. Горголь

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ К ПАРАЗИТИЗМУ КЛЕЩЕЙ *BAKERICHEYLA CHANAYI* (TROMBIDIFORMES, CHEYLETIDAE)

В семейство клещей Cheyletidae входят подсемейство Cheyletinae, объединяющее многочисленных свободноживущих хищников, и меньшее по объему подсемейство Cheyletiellinae, представители которого паразитируют на птицах и некоторых млекопитающих. Наиболее массовым и широко распространенным из них является *Bakericheyla chanayi* (Berlese et Trouessart, 1881) (Волгин, 1969). Это постоянный эктопаразит некоторых диких птиц, специализированный к гематофагии и обладающий рядом интересных черт морфологической и биологической специализации к хозяину. К сожалению, до настоящего времени эти паразиты изучены мало, литературные данные немногочисленны, носят самый общий характер (Волгин, 1969; Furman, Sousa, 1969).

В настоящем сообщении предпринята попытка освещения некоторых вопросов, связанных со специализацией *B. chanayi* к их хозяину.

В процессе исследования проводились наблюдения за образом жизни клеща на обследуемых птицах во время весеннего и осеннего перелетов в районе Киевского водохранилища, а также в зимний период при содержании птиц в неволе в лабораторных условиях. Всего обследовано свыше 200 зараженных птиц. Клещ встречен нами исключительно на воробьиных птицах, хотя в литературе (Волгин, 1969) известны его находки и на ракшевых (золотистая щурка).

Результаты наблюдений показывают, что главным прокормителем и предпочитаемым хозяином для *B. chanayi* служит зяблик (*Fringilla coelebs*), хотя клещей находили также на отдельных особях вьюрка (*Fringilla montifringilla*), обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*), чижа (*Spinus spinus*), лесного конька (*Anthus trivialis*), полевого воробья (*Passer montanus*), щегла (*Corduelis corduelis*), дрозда-рябинника (*Turdus pilaris*) и деревенской ласточки (*Hirundo rustica*).

Вероятно, предпочтение клещами зябликов может быть связано с тем, что они являются доминирующим видом, участвующим в дневных сезонных миграциях (Полуда, Шкапа, 1976; Полуда, 1978), и фоновым видом региона. Влияние трофического фактора вряд ли надо считать определяющим, так как клещи *B. chanayi* встречаются и на многих других видах воробьиных птиц. Кстати, по своим гематологическим показателям кровь многих воробьиных птиц отличается незначительно (Бутейко, 1981).

Экстенсивность заражения птиц в периоды миграций была довольно низкой, особенно весной, и составляла в среднем 3%. Интенсивность же была постоянно очень высокой и на отдельных хозяевах встречалось до 900 паразитов (Горголь, 1980). В заклещевлении самцов и самок существенной разницы не наблюдалось.

На своих хозяевах клещи *B. chanayi* живут под своеобразными чехликами. Сотканые из многочисленных паутиных нитей, они имеют белый цвет, хорошо контрастируют с поверхностью кожи птиц и легко опознаются при продувании перьевого покрова (рис. 1). Чехлики имеют форму пологих конусов, высота которых не превышает 0,5 мм, что соразмерно с высотой клеща, а ширина варьирует от 2,3 до 0,8 мм. У основания чехлика имеется одно входное овальное отверстие (рис. 2), а внут-