

УДК 595.3(470.343+470.344)

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ
HOLOPEDIUM GIBBERUM ZADDACH (CRUSTACEA, CLADOCERA)
НА ТЕРРИТОРИИ ЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ НИЗМЕННОГО ЗАВОЛЖЬЯ**

В. Н. Подшивалина

*Чувашский государственный педагогический университет им. И. Я. Яковлева
Россия, 428000, Чебоксары, К. Маркса, 38
E-mail: vpodsh@newmail.ru*

Поступила в редакцию 12.05.10 г.

Особенности биологии и распространения *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea, Cladocera) на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья. – Подшивалина В. Н. – Исследована фауна зоопланктона 27 озёр на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья. Только в шести из них обнаружен *Holopedium gibberum* Zaddach. Их изучение позволило получить данные об особенностях распространения и жизненного цикла *H. gibberum* на южной границе ареала. В данных широтах стареющие озёра междюнного происхождения являются наиболее привлекательными местообитаниями для этого вида ветвистоусых рачков. Вероятно, это связано с уменьшением минерализации вод и приобретением ими черт вторичной олиготрофности в ходе старения водоёмов. В составе зоопланктона хорошо прогреваемых крайне мелководных озёр вид отмечался только в мае–июне, в относительно более глубоководных – весь сезон.

Ключевые слова: *Holopedium gibberum*, зоопланктон, ареал вида, стареющие озёра.

***Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea, Cladocera) biology and spreading features on the Nizmennoe Trans-Volga region in the Southern Taiga zone.** – Podshivalina V. N. – The zooplankton fauna in 27 lakes of the Southern Taiga zone on the Nizmennoe Trans-Volga region was analyzed. *Holopedium gibberum* Zaddach inhabited six of them only. Studying these lakes let us get data on the *H. gibberum* spreading and life cycle features on the southern edge of its natural habitat. Aeolian originated senescent lakes are the most attractive places for this species in the mentioned zone. This may be probably caused by water salinity decreasing and getting secondary oligotrophic features during the lake ageing. The species is present in the zooplankton communities in April-May in extremely shallow well-warmed lakes and during the whole vegetation season in comparatively deeper ones.

Key words: *Holopedium gibberum*, zooplankton, species habitat, ageing lakes.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в связи с изменением под влиянием глобальных климатических преобразований границ ареалов видов становится актуальным вопрос о распространении таксонов, традиционно считающихся северными. Несмотря на то, что многие представители фауны зоопланктона занимают широкий ареал, среди них достаточно видов, чутко реагирующих на сочетание климатических и региональных факторов и имеющих ограниченное распространение. Одним из таких является планктонный ветвистоусый рачок *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855. В связи с редкой встречаемостью и реликтовостью вид внесен в региональные «Красные книги» Московской (Красная книга..., 1998) и Нижегородской (Баянов,

2002 а) областей, Республик Марий Эл (Красная книга..., 2002) и Чувашия (Общий систематический список..., 2008) и приобрел статус охраняемого объекта.

Holopedium gibberum распространен преимущественно на севере Голарктики. Сплошной ареал вида ограничен таёжной зоной. Южнее расположены только локальные местообитания – озёра, сохранившиеся со времен оледенения (Коровчинский, 2004). В настоящем исследовании приводятся данные об особенностях распространения и жизненного цикла *H. gibberum* на южной границе ареала, на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья. Здесь *H. gibberum* отмечен еще в исследованиях 1906 г. в озёрах Карась, Шордоер, Шарское-Лисье (Марий Эл) (Рузский, 1916).

Изучение зоопланктона в 1989 – 1999 гг. на 73 озёрах, расположенных на территориях республик Татарстан, Марий Эл, Чувашия и Ульяновской области, показало, что *H. gibberum* встречается в них чрезвычайно редко (Деревенская, Мингазова, 1999), в частности, отмечен для оз. Кошаер в пределах заповедника «Большая Кокшага» (Деревенская, 2000). Вид также выявлен в водоёмах Нижегородского Заволжья (Баянов, 2002 б, в).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С 2000 г. на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья, в самой ее южной части, нами ведутся фаунистические исследования зоопланктона озёр карстового, междунного и старичного происхождения, находящихся на разных этапах своего развития. Сбор и обработка проб осуществлялись согласно общепринятым методикам (Методические рекомендации..., 1982). Всего проанализировано около 680 проб, отобранных из литоральной и пелагической зон 27 водоёмов. Статистическая обработка данных производилась с использованием стандартных подходов (Зайцев, 1984). Корреляционные зависимости определялись с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (Зайцев, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В фауне большинства изученных озёр помимо видов, характерных для зоны смешанных лесов, выявлены также представители северного фаунистического комплекса. При этом *H. gibberum* отмечен только в шести озёрах: Безымянное (Е 47°18'18.87", N 56°14'32.28"), Большое Лебединое (Е 47°18'12.07", N 56°16'18.01"), Малое Лебединое (Е 47°18'55.30", N 56°15'52.79") (Чувашская Республика) (Подшивалина, 2006), Большой Юлуксьер (Е 47°26'33.56", N 56°11'42.88"), Малый Юлуксьер (Е 47°26'27.38", N 56°11'56.29"), Большой Мартын (Е 47°45'24.77", N 56°21'23.41") (Республика Марий Эл). Перечисленные водные объекты расположены в окружении хвойного леса, имеют котловину выдувания, отличаются относительной мелководностью (максимальная глубина в самых глубоких из них – озёрах М. Юлуксьер и Б. Мартын – не превышает 2.5 м, средняя глубина в летний период колеблется в пределах 0.3 – 1.2 м) и небольшой площадью, что позволяет отнести их к категории малых озёр. Берега водоёмов заболочены, зарастание идет с берегов, в оз. М. Юлуксьер и Б. Юлуксьер путем нарастания сплавин.

В относительно более северных районах – на территории заповедников «Большая Кокшага» (Республика Марий Эл) и «Керженский» (Нижегородская область) – *H. gibberum* присутствовал в озёрах карстового, междюнного (Шордоер, Шарское-Лисье) происхождения и, по всей видимости (Фридман, Кораблева, 2001), в водоёмах, образовавшихся в результате эоловых процессов на месте карстовых проседаний. Перечисленные факты позволяют предположить, что в данных широтах озёра междюнного происхождения являются наиболее привлекательными местообитаниями для вида. Это может быть обусловлено следующими причинами. Как известно, *H. gibberum* населяет мелкие и крупные озера с низким содержанием кальция (обычно не более 25 мг/л), низкой проводимостью и максимальной температурой до +25°C (Tessier, 1983), предпочитает относительно низкую минерализацию и кислые воды (Пидгайко, 1984). Перечисленные свойства присущи преимущественно междюнным озёрам, имеющим в основном дождевое питание. Минерализация вод оз. Безымянное составляет 33.3 – 39.4 мг/л, М. Лебединое – 24.0 мг/л, Б. Лебединое – 32.2 мг/л, содержание кальция 6.0, 2.0 и 6.0 мг/л соответственно (Подшивалина и др., 2006). Следует особо подчеркнуть, что исследования 1906 г. не позволили выявить присутствие *H. gibberum* в планктоне данных озёр (Рузский, 1916). В частности, это могло быть следствием повышенного по сравнению с нынешним уровнем содержания ионов кальция в воде. Такой гидрохимический статус можно предположить исходя из превосходящего в 6 – 10 раз его содержания в 60-е гг. XX в. по отношению к нынешнему (было 27.1 и 36.1 мг/л в М. и Б. Лебединых соответственно (Озёра..., 1976)).

Озёра, расположенные на территории зоны южной тайги Низменного Заволжья, где другими авторами также отмечался *H. gibberum*, характеризуются невысокой минерализацией воды. Так, оз. Кошаер, несмотря на свое карстовое происхождение, характеризуется относительно невысокой минерализацией (19.53 мг/л) (Лаптева, 1968). Это же относится к оз. Пустынное (20.8 – 22.4 мг/л) (Баянов, Юлова, 2002). Имея междюнное происхождение, озёра Шордоер, Шарское-Лисье, вероятно, также характеризуются невысокими показателями минерализованности вод.

В таёжной зоне в планктоне озёр *H. gibberum* появляется в мае – начале июня, имеет максимум развития в июне – июле, цикл заканчивает в сентябре – октябре (Баянов, 2002 а). В исследуемом нами районе, на территории южной тайги Низменного Заволжья, отмечены некоторые особенности жизненного цикла вида. В составе зоопланктона озёр Безымянное, М. Лебединое и Б. Лебединое в течение четырех лет исследований вид отмечался только в мае – июне, становясь доминантом по численности среди других планктонных животных в оз. М. Лебединое. Вероятно, крайняя мелководность данных озёр способствует быстрой прогреваемости их вод (в июле температура в озёрах М. Лебединое и Б. Лебединое поднимается выше +30°C), что становится непригодным для обитания представителя холодноводного комплекса. Особо примечательно, что по окончании теплого летнего сезона вплоть до ледостава (середина ноября) вид в составе планктона не появлялся. В относительно более глубоководных М. Юлуксьере и Б. Мартыне *H. gibberum* встречался и в августовских сборах, а в июне был также обнаружен в придонном слое на глубине около 2 м (М. Юлуксьер).

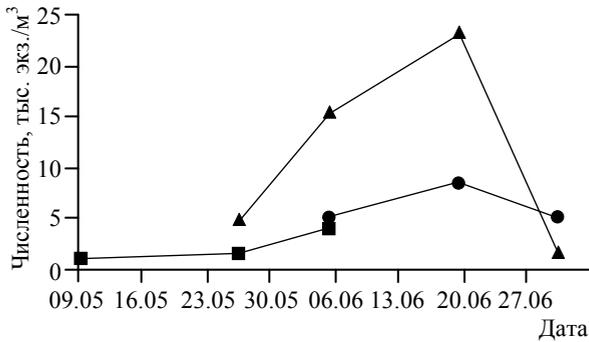
В период присутствия *H. gibberum* в планктоне исследованных водоемов его доля в суммарной биомассе и численности зоопланктоценоза существенно изменяется. Так, относительное обилие вида по численности в оз. М. Лебединое составляет 1 – 46%, в оз. М. Юлуксьер – 1 – 68%. В среднем данный показатель относительно высок для обоих упомянутых водоёмов и низок для остальных, причем в озёрах М. Юлуксьер и Б. Мартын отмечены самые крупные особи (таблица).

Средние структурные и количественные характеристики популяций *H. gibberum* за 2000 – 2009 гг.

Озеро	Биомасса, мг/м ³	Численность, экз./м ³	Доля в суммарной биомассе, %	Доля в суммарной численности, %	Средняя индивидуальная масса, мг·10 ⁻³
Большое Лебединое	2.2±0.6	500±47	2.98±0.37	2.16±0.41	4.5±0.01
Малое Лебединое	29.7±7.1	6655±1998	5.49±1.75	14.35±4.21	4.8±0.67
Безымянное	119.2	26	0.89	0.63	4.5
Большой Юлуксьер	0.8±0.2	220±14	1.27±0.57	0.51±0.04	3.6±0.6
Малый Юлуксьер	129.9±11.7	9380±4327	48.65±22.8	34.24±16.04	8.6±3.0
Большой Мартын	7.1	720	1.50	1.05	9.8

Показатели количественного развития *H. gibberum* сильно варьируют в зависимости от водоёма (см. таблицу). В озёрах М. Лебединое и М. Юлуксьер численность вида максимальная, превышает 6 тыс. экз./м³. В оз. Безымянное данный показатель имеет наименьший среди изученных объектов уровень, составляя всего лишь 26 экз./м³. Существенный разброс в значениях отмечен и для зоопланктоценозов заповедника «Керженский» (Баянов, 2002 в).

Сезонная динамика численности *H. gibberum* выражается в постепенном ее нарастании с апреля – начала мая и достижении в результате размножения наибольшего уровня в начале – середине июня (рисунок).



Динамика численности популяции *Holopedium gibberum* в оз. Малое Лебединое (2002 г.): ▲ – пелагиаль, ● – открытая литораль, ■ – заросшая литораль

(11.55±4.28, 5.05±1.17 и 2.27±0.71 тыс. экз./м³ соответственно).

Влияние отдельных факторов на особенности популяции *H. gibberum* было проанализировано с помощью корреляционного анализа. Так, коэффициент ранго-

Как известно (Филимонова, 1965; Пидгайко, 1984), популяции *H. gibberum* приурочены преимущественно к пелагиали озёр, населяя также другие зоны. В исследованных нами водоёмах вид также предпочитал пелагиаль и открытую литораль. Например, в оз. Малое Лебединое его средняя численность уменьшалась в несколько раз в ряду пелагиаль – открытая литораль – заросшая лито-

вой корреляции Спирмена позволил установить слабую достоверную ($p < 0.05$) отрицательную зависимость численности, биомассы, а также их долей в сообществе зоопланктона от минерализации вод ($r = -0.44$), средней ($r = -0.47$) и максимальной ($r = -0.44$) глубин. Это согласуется с выдвинутым ранее предположением о положительном влиянии низкого уровня минерализации на распространение вида. Сильная положительная зависимость варьирования перечисленных параметров популяции выявлена от степени зарастания водоёма в целом ($r = 0.84$, $p < 0.05$). Вероятно, степень покрытия макрофитами, так же, как и предпочитаемая мелководность, сказывается на популяции косвенно – как фактор, сопровождающий и отражающий старение водоёмов, поскольку сами заросли, как показано на примере оз. М. Лебединое, менее благоприятны для развития рачков.

Влияние объёма озера, а также содержания ионов кальция в воде для исследованных объектов не достоверно, что может быть обусловлено недостатком данных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, будучи представителем северного фаунистического комплекса, *H. gibberum* предпочитает олиготрофные водоемы с относительно слабоминерализованными кислыми водами (Мануйлова, 1964; Пидгайко, 1984), в которых он может составлять основную часть биомассы (Крылов и др., 1997). Однако, по результатам наших исследований, *H. gibberum* встречается и даже является доминантом на южной границе своего ареала – на территории южной тайги Низменного Заволжья, населяя преимущественно междюнные озёра, находящиеся на стадии угасания или близкой к ней. Вероятно, приуроченность к последним может быть обусловлена тем, что при старении исследуемые водоёмы вторично приобрели некоторые черты олиготрофности (Подшивалина, Яковлев, 2003).

Как известно (Абросов, 1982), под влиянием гумификации органического вещества процесс эвтрофикации, характерный для водоёмов на стадии зрелости (эвтрофных), постепенно сменяется процессом дистрофикации. Последний сопровождается уменьшением биологической продуктивности, снижением минерализации и переходом активной реакции среды в кислотную. Причем именно изменение продуктивности водоёма обуславливает процессы трансформации его химического состава, особенности которого на стадии дистрофикации способствуют подавлению активности бактериальной петли круговорота веществ в водоёме (Абросов, 1982). В связи с вышесказанным можно предположить, что отмеченное увеличение участия северных видов в фауне зоопланктона на стадиях развития озера, близких к его угасанию, связано с приобретением стареющими водоёмами черт сходства с химическими характеристиками водоёмов тундры и тайги. Вероятно, низкая минерализация определяет благоприятные условия для относительно более обильного развития *H. gibberum* в угасающих озёрах.

Однако зональные особенности наложили отпечаток на характер жизненного цикла вида. Все это может служить косвенным подтверждением зависимости существования вида, прежде всего, от уровня трофности водоёма – одного из ключевых показателей стадии развития озера.

Автор выражает искреннюю признательность Н. М. Коровчинскому за обсуждение результатов исследований, Н. Г. Баянову за консультации в процессе работы, а также Е. В. Осмелкину и Г. Н. Исакову за помощь в сборе материалов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-97053 – р_поволжье_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов В. Н.* Зональные типы лимногенеза. М. : Наука, 1982. 144 с.
- Баянов Н. Г.* Комплекс реликтовых лимнических ракообразных озер области четвертичных оледенений // Красная Книга Нижегородской области. Т. 1. Животные / Комитет охраны природы и управления природопользованием Нижегородской области. Н. Новгород, 2002 а. С. 307 – 309.
- Баянов Н. Г.* О находке элементов арктического и средиземноморского комплексов в водоемах Нижегородского Заволжья // Биология внутренних вод : проблемы экологии и биоразнообразия : тез. докл. XII Междунар. конф. молодых ученых / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 2002 б. С. 58 – 59.
- Баянов Н. Г.* Зоопланктон заволжских озер Нижегородской области // Тр. гос. природного заповедника «Керженский». Т. 2. Материалы по фауне Нижегородского Заволжья. Н. Новгород, 2002 в. С. 48 – 65.
- Баянов Н. Г., Юлова Г. А.* К вопросу о происхождении и современном экологическом состоянии некоторых озер Нижегородского Заволжья // Вестн. Нижегород. гос. ун-та. Сер. Биология. 2002. Вып. 1 (2). С. 91 – 102.
- Деревенская О. Ю.* Зоопланктон водоемов заповедника «Большая Кокшага» // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия : материалы науч.-практ. конф. Чебоксары ; Казань : Форт-Диалог, 2000. С. 44 – 50.
- Деревенская О. Ю., Мингазова Н. М.* Биоразнообразие зоопланктона разнотипных озер Среднего Поволжья // Проблемы экологии и биоразнообразия водных и прибрежно-водных экосистем : тез. докл. XI Всерос. конф. молодых ученых / Ин-т биологии внутренних вод РАН. Борок, 1999. С. 41 – 43.
- Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
- Коровчинский Н. М.* Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 410 с.
- Красная книга Московской области. М. : Аргус, 1998. 560 с.
- Красная книга Республики Марий Эл. Редкие и исчезающие виды животных. Йошкар-Ола : Изд-во Марийского полиграфкомбината, 2002. 164 с.
- Крылов П. И., Полякова Е. А., Галимов Я. Р.* Зоопланктон кислого озера : стратегии выживания в условиях дефицита пищи // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1997. С. 87 – 106.
- Лаптева Н. Н.* К вопросу о химизме и минерализации вод южного окончания Вятского вала // Вопросы геоморфологии Среднего Поволжья. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1968. Вып. V – VI. С. 118 – 124.
- Мануйлова Е. Ф.* Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1964. 326 с.
- 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. : Лениздат, 1982. 34 с.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ *HOLOPEDIDIUM GIBBERUM*

Общий систематический список редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, включаемых в Красную книгу Чувашской Республики // Науч. тр. ГПЗ «Присурский». Чебоксары, 2008. Т. 20. С. 29 – 40.

Озера Среднего Поволжья. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 236 с.

Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М. : Наука, 1984. 208 с.

Подшивалина В. Н. Элементы северной фауны в зоопланктоне разнотипных озер Нижнего Поволжья (на примере водоемов Чувашской Республики) // Современные экологические проблемы Севера : материалы Междунар. конф. : в 2 ч. Апатиты : Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2006. Ч. 1. С. 201 – 202.

Подшивалина В. Н., Иванов Д. В., Яковлев В. А. Гидрохимические особенности озер Поволжья и их влияние на зоопланктон // Актуальные проблемы гидроэкологии : сб. науч. тр. Казань : Отечество, 2006. С. 138 – 144.

Подшивалина В. Н., Яковлев В. А. Состояние зоопланктона озер Поволжья (Чувашская Республика) как показатель стадий сукцессии водоемов // Вестн. Татарстан. отд-ния РЭА. 2003. 1 (15). С. 34 – 35.

Русский М. П. Лимнологические исследования в Среднем Поволжье (озера северо-западной части Казанской губернии) // Изв. Томск. ун-та. 1916. Кн. 65. С. 1 – 89.

Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии // Фауна озёр Карелии. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1965. С. 111 – 146.

Фридман Б. И., Кораблева О. В. Геология и рельеф Керженского заповедника // Тр. гос. природного заповедника «Керженский». Т. 1. Природные условия Керженского заповедника и некоторые аспекты охраны природы Нижегородской области. Н. Новгород, 2001. С. 7 – 70.

Tessier A. J. Coherence and horizontal movements of patches of *Holopedium gibberum* // *Oecologia*. 1983. Vol. 60, № 1. P. 71 – 75.