

ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ ЗООТАНАТОЦЕНОЗОВ ОЗЕР

Фролова Л.А.

ФГАОУВПО «Казанский (Приволжский) федеральный университет), Казань, Россия, (420008, г. Казань, Кремлевская, 18), e-mail: Larissa.Frolova@kpfu.ru

На основе обзора литературных источников с использованием оригинальных данных обсуждаются преимущества, проблемы и перспективы использования фоссилизированных остатков ветвистоусых ракообразных в палеоэкологических исследованиях и палеореконструкциях абиотических и климатических условий прошлого. Описанные примеры показали ценность Cladocera как индикаторов изменений воздействия различных абиотических и биотических факторов окружающей среды, влияющих на состояние озер, таких как изменения трофического статуса, кислотности, глубины, уровня режима, ионного состава воды и др. Исследования сообществ ветвистоусых ракообразных в озерах демонстрируют потенциал этой группы гидробионтов как индикаторов изменений, происходящих в экосистеме в результате климатических перемен. Изучение Cladocera на основе фоссилизированных остатков донных отложений озер позволяют расширить область применения этой группы организмов в качестве биоиндикаторов, в частности для палеолимнологических и палеоэкологических реконструкций, для сравнения региональной лимнологии, с целью более полного освещения теоретических аспектов экологии сообществ и в биогеографии.

Ключевые слова: Cladocera, палеоэкология, палеореконструкции.

CLADOCERA THANATOCOENOSIS IN LAKES

Frolova L.A.

Kazan (Volga region) Federal University, Kazan, Russia (18 St. 420008, Kazan, street Kremlyovskaya, 18), e-mail: Larissa.Frolova@kpfu.ru

On the basis of the review of references advantages are discussed with use of the original data, problems and use prospects sub-fossil Cladocera in palaeoecological researches, palaeoreconstructions past environmental conditions. The described examples show value Cladocera as indicators of changes of influence various abiotic and biotic factors of environment influencing a condition of lakes, such as changes of the trophic status, acidity, depth, lake-level changes, ionic structure of water etc. The investigation of cladoceran assemblages in lakes has demonstrated the potential of this group of hydrobionts as an indicator of the changes caused by climate change occurring in the ecosystem.

Key words: Cladocera, palaeoecology, paleoreconstruction.

Введение

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 биоиндикаторов (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.

Cladocera – древняя группа ветвистоусых ракообразных, известная, по крайней мере, с середины мезозойской эры [2]. Большинство современных Cladocera возникли в Юрском

периоде (около 150 млн лет назад) в период существования суперконтинента Пангеи [12]. Cladocera можно рассматривать как цельную естественную таксономическую единицу ранга надотряда или подкласса в рамках класса Branchiopoda, а ее внутренние группировки в ранге отрядов Stenopoda, Anomopoda, Onychopoda и Naplopoda, что отражает значительную степень дивергенции их представителей [2]. Трудности определения таксономической принадлежности Cladocera связаны с общей малой исследованностью систематики группы и ее локальных фаун, отсутствием надежных определителей и очень малым числом специалистов, профессионально занимающихся систематико-фаунистическими исследованиями.

Методика отбора проб для палеолимнологического или палеоэкологического анализа кладоцерных сообществ

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 [7]. Таким образом, отложения, формирующиеся в центральной части озера, дополняются fossilizированными 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.

Определение fossilizированных остатков Cladocera

Систематика данной группы на сегодняшний день разработана не полностью, особенно на уровне видов, подвидов, морф. Не все таксоны Cladocera могут быть легко идентифицированы до необходимого в исследованиях таксономического ранга. Таким

образом, экологическим интерпретациям палеоэкологических данных по Cladocera препятствует таксономическая неоднозначность некоторых таксономических единиц [8].

С другой стороны, в настоящее время нет единого, полного и общепризнанного «стандартного» руководства для определения Cladocera в палеоэкологии, который мог бы использоваться как отправная точка для идентификации fossilized остатков Cladocera. Вместо этого каждый исследователь собирает по крупицам информацию по fossilized остаткам Cladocera из различных литературных источников, таких как научные статьи, отчеты о научно-исследовательской работе, фаунистические резюме и иллюстрированные определительные ключи.

Определяющим фактором сохранности fossilized 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 Copepoda) и головные щиты (только Cladocera), определение по которым возможно провести до различных таксономических рангов [14]. 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 [10]. Остатки их обычно сохраняются в большом количестве и, как правило, отражают количественные соотношения и продукцию отдельных видов в реальном зоопланктонном сообществе с некоторыми оговорками. Из 9 ныне существующих семейств Cladocera [2] 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 fossilized остатки Cladocera представлены частями панциря, хвостовыми иглами, постабдоменальными коготками, мандибулами и эфиппиями.

Cladocera в палеоэкологических исследованиях

Изучение Cladocera были начаты в Дании в конце XVIII в., и затем исследования были подхвачены в других странах Северной Европы. Наиболее ранние упоминания о находках

остатков *Cladocera* в донных отложениях водоемов датируются концом XIX века [12]. Накопленная разрозненная информация была приведена Д.Г. Фрайем в более систематизированный вид, что способствовало дальнейшему использованию *Cladocera* в качестве индикаторных организмов в палеоиндикации [6].

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 [12]. 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.

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 видов 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 [12]. 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* [9]. По предпочитаемым биотопам можно выделить фитофильные виды, такие как *Pleuroxus truncates*, *Syda crystallina*, пелагофильные, как *Bosmina*, бентофильные, как *Rhynchotalona*, *Monospilus*, *Chydorus gibbus* и др. [1]. 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 gibbis*, *Pleuroxus uncinatus*, *Disparalona rostrata*) [3].

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 [19]. Индикаторами олиго- и мезотрофных вод являются *Daphnia cristata*, *D. longiremus*, *Alonopsis*, *Limnosida*, *Holopedium*, *Bythotrephes* [17]. 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* [1].

В ряде палеолимнологических 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 ацидочувствительных видов, снижением видового богатства, изменениями общих показателей биомассы и численности кладоцера. Снижение видового богатства прослежено в норвежских озерах, подверженных закислению, в которых исчезли ацидочувствительные планктонные организмы, такие как *Daphnia longispina*, *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* и *Bosmina longirostris* [12; 13].

Климатические переменные, в первую очередь температурные параметры, называются в числе наиболее значимых факторов, воздействующих как на количественные показатели – численность и биомассу зоопланктонных организмов [14], так и на состав и структуру кладоцерных сообществ зоотанатоценозов по результатам

исследований в различных частях мира, включая Россию [5], финскую Лапландию [15], Канаду [16].

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 [4; 5; 7]. В частности, субфоссильные остатки кладоцер используются палеолимнологами для реконструкции изменений глубины озера [11]. Мелкие озера, как правило, меньше по размерам, однообразны по представленным биотопам и имеют более выраженную литоральную часть, по сравнению с пелагическими и профундальными частями [7]. 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 [5].

Целый ряд исследований свидетельствует о четкой корреляции между основными гидрохимическими показателями (ионный состав, рН, удельная электропроводность) и видовым составом Cladocera. Как правило, следует ожидать снижения разнообразия фауны при быстро меняющихся значениях этих параметров [12].

Заключение

Приведенные выше примеры демонстрируют ценность сообществ Cladocera зоотанатоценов как индикаторов воздействия различных абиотических и биотических факторов окружающей среды, влияющих на состояние озера, таких как климатические вариации, изменения трофического статуса, уровневого 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 фоссилизованных остатков донных отложений озер позволяют расширить область применения этой группы организмов в качестве биоиндикаторов, в частности для палеолимнологических и палеоэкологических реконструкций, для сравнения региональной лимнологии, с целью более полного освещения теоретических аспектов экологии сообществ и в биогеографии [4; 18].

Список литературы

1. Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. – М.-Л. : Наука, 1964. – 328 с.
2. 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. – Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. – С. 5-73.

3. Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. – Л. : Наука, 1971. – Т.1. – Вып. 2. – 531 с.

4. 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.

5. Фролова Л.А. Сообщества ветвистоусых ракообразных как биоиндикаторы в палеоклиматических исследованиях арктических озер // Современные проблемы эволюции. – Ульяновск : УлГПУ, 2009. – С. 416-426.

6. Frey D.G. The late-glacial cladoceran fauna of a small lake // Arch. Hydrobiol. – 1958. – Vol. 54. – P. 209–275.

7. 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.

8. Frey D.G. Cladocera analysis / Handbook of holocene palaeoecology and palaeohydrology. – Great Britain: Wiley & sons, 1986. – P. 667-701.

9. Hann B.J. Cladocera. Methods in Quaternary Ecology // Geosci. Canada. – 1989. – Vol. 16. – P. 17-26.

10. Hofmann W. Cladocera in space and time: analysis of lake sediments // Hydrobiologia – 1987. – Vol. 145. – P. 315-321.

11. 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.

12. 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.

13. 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.

14. 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.

15. 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.

16. 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.

17. Szeroczyńska K. Human impact on lakes recorded in the remains of Cladocera (Crustacea) // *Quaternary International.* – 2002. – Vol. 95/96. – P. 165–174.

18. Wetterich S., Schirrmeister 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.

19. Whiteside M. C. Danish chydorid Cladocera: modern ecology and core studies // *Ecological Monographs* – 1970. – Vol. 40. – P. 79-118.

Рецензенты:

Пестрякова Л.А., д.г.н., профессор кафедры экологии биолого-географического факультета Северо-Восточного федерального университета, г. Якутск.

Черосов М.М., д.б.н., ведущий научный сотрудник Института биологии проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, г. Якутск.