

АНАЛИЗ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ НЕДАВНЕГО ВСЕЛЕНЦА *DIAPHANOSOMA ORGHIDANI* NEGREA С АБОРИГЕННЫМ ВИДОМ *D. BRACHYURUM* (LIEVIN) (CRUSTACEA, CLADOCERA) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2013 Лазарева В.И., Болотов С.Э.

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

Поступила в редакцию 26.11.2012

В 2005–2011 гг. в Рыбинском водохранилище исследовано пространственное распределение, многолетняя динамика встречаемости и обилия, а также особенности сезонного цикла жизни двух видов Cladocera: вселенца *Diaphanosoma orghidani* и аборигенного *D. brachyurum*. Установлено, что на протяжении семи лет успешному сосуществованию видов способствуют различия в сезонном цикле, распределении по акватории, пресс хищников, а также устойчивость вселенца к высокой концентрации колониальных цианобактерий и предпочтение им проточных участков водохранилища, где аборигенный вид малочислен. Обсуждаются конкурентные преимущества вселенца в условиях потепления климата.

Ключевые слова: водохранилище, зоопланктон, виды-вселенцы, межвидовые взаимодействия, глобальное потепление.

Введение

С 1960-х гг. в Западной Европе, а с середины 1970-х в России отмечают повышение температуры воздуха и, как следствие, температуры воды, при этом сокращается продолжительность ледостава и изменяется гидрологический режим водоёмов [Доклад..., 2012]. В Рыбинском водохранилище темп увеличения температуры воды (T) составляет 0.89°C за 10 лет [Литвинов, Законнова, 2011; Литвинов и др., 2012]. Изменение среды обитания, вызванное потеплением климата, влияет на структуру сообществ, создаёт предпосылки для вселения новых видов и расширения ареалов южной фауны [Биологические инвазии..., 2004; Яковлев, 2005; Occhipinti-Ambrogi, 2007]. Основными векторами расселения видов считают гидростроительство, намеренную акклиматизацию, судоходство и аквакультуру [Биологические инвазии..., 2004; Gollasch, 2006].

Уязвимость сообществ пресноводного зоопланктона к биоинвазиям возрастает с повышением трофности и пресса планктофагов [Дгебуадзе и др., 2006].

В верхневолжских водохранилищах в первом десятилетии XXI в. возросла численность большой группы видов зоопланктона, преимущественно южного происхождения [Лазарева, 2008, 2010]. Натурализация вселенцев происходит на фоне взаимодействия с аборигенными видами, в первую очередь близкородственными. Сценарии этого взаимодействия варьируют от сосуществования до конкурентного вытеснения [Биологические инвазии..., 2004; Лазарева, 2008]. Одним из таких вселенцев является южный рачок *Diaphanosoma orghidani* Negrea, который с 2003 г. активно расселяется в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском и Шекснинском водохранилищах [Лазарева, 2008, 2010, 2012]. Центрами рас-

селения *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. встречаемость *D. orghidani* возросла в 1.5–2 раза, в большинстве перечисленных водохранилищ вид можно считать вполне натурализовавшимся, он ежегодно формирует численность, сравнимую с таковой аборигенной *D. brachyurum* [Лазарева, 2012].

Цель работы – проанализировать особенности сезонного цикла развития *D. orghidani* в Рыбинском водохранилище, обеспечивающие её сосуществование с близкородственным таксоном *D. brachyurum* (Lievin).

Материал и методы

Рыбинское – третье в каскаде волжских водохранилищ, его средняя глубина 5.6 м, за год с речным стоком в водоём поступает в среднем 35 км^3 воды, коэффициент водообмена 1.9 год^{-1} , площадь водного зеркала при проектном уровне воды (102 м БС) составляет 4550 км^2 , более 20% занимают мелководья с глубиной $< 2 \text{ м}$, выделяют три речных (Волжский, Моложский, Шекснинский) и один Главный озёровидный плёсы [Фортунатов, 1974; Экологические проблемы..., 2001]. С 1980-х гг. водохранилище относят к умеренно-эвтрофному типу, речные плёсы и литораль более эвтрофированы, чем пелагиаль Главного плёса [Минеева, 2004].

Период исследования характеризовался высоким уровнем наполнения водохранилища [Литвинов, Законнова, 2011]. В среднем за май – октябрь он составил $101.1 \pm 0.1 \text{ м БС}$, наиболее полноводным ($101.4 \pm 0.1 \text{ м БС}$) был 2008 г. Степень прогрева водной толщи в разные годы была не одинакова, наименьший прогрев отмечен в 2008 г., наибольший – в 2010 и 2011 гг. (табл. 1). Аномально жарким летом 2010 г. средняя температура поверхности воды (T) на 2.4°C , а максимальная – на $8\text{--}9^\circ\text{C}$ превышала таковую в 2008 г. Вегетаци-

онный период 2011 г. также был тёплым. В приустьевых участках малых рек-притоков вода прогревалась сильнее, чем в пелагиали водохранилища. В большинстве случаев воды рек отличались от таковых водохранилища повышенной цветностью и электропроводностью (табл. 1).

В работе использованы материалы комплексных экспедиций Института биологии внутренних вод РАН. Ежегодно обследовали 16–25 станций в открытом водохранилище и 5–7 станций в устьях малых рек – притоков водохранилища в пределах зоны его подпора. Основные точки отбора проб показаны на рис. 1. В пелагиали водохранилища в 2005 и 2011 гг. исследования проводили во второй половине лета, в 2007–2010 гг. – ежемесячно с мая по октябрь. В те же сроки обследовали устьевые участки малых рек. В 2010 г. дважды в месяц с мая по октябрь обследовали приустьевой участок р. Ильд, впадающей в Волжский плёс водохранилища, с целью изучения сезонной динамики двух видов *Diaphanosoma*.

Абиотические характеристики (прозрачность, цветность воды) определяли общепринятыми методами [Алёкин и др., 1973]. Концентрацию растворённого в воде кислорода, электропроводность и температуру воды измеряли портативным прибором YSI-85 (YSI, Inc., USA). Рачков *Diaphanosoma* учитывали в тотальных сборах зоопланктона. Пробы отбирали малой сетью Джели (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеек 120 мкм). Для анализа вертикального распределения рачков собирали батометром Дьяченко-Кожевникова (5 л) послойно с каждого метрового горизонта воды, с последующей концентрацией планктона через капроновое сито.

Сборы фиксировали 4%-м формалином и анализировали в лаборатории по стандартной методике в модификации одного из авторов [Лазарева, 2010]. К доминантным относили таксоны, формирующие более 5% численности ракообразных. Индивидуальную пло-

Таблица 1. Гидрофизические характеристики пелагиали Рыбинского водохранилища и приустьевых участков рек-притоков ниже зоны выклинивания подпора

Биотоп	Год	Глубина, м	T_{VI-IX} , °С*	Прозрач- ность, см	Цвет- ность, град.	Электро- проводность, мкСм/см (18°С)
р. Ильд	2010	5.5 ± 0.7 2–7	19.3 ± 2.0 27.8	112 ± 12 55–160	–	299 ± 15 183–515
р. Суда	2007–2011	8.0 ± 0.4 7–11	18.8 ± 1.0 26.0	98 ± 7 65–130	88 ± 14 40–145	303 ± 19 275–378
р. Юга	2008–2011	2.2 ± 0.2 1–3	19.3 ± 1.7 22.5	125 ± 8 80–170	51 ± 2 40–60	– 161–200
р. Терёха	2008–2011	5.0 ± 0.3 3–6	18.9 ± 1.8 26.5	125 ± 12 50–200	68 ± 7 45–100	– 173–176
р. Сить	2007–2011	6.1 ± 0.5 4–10	18.5 ± 1.5 22.6	110 ± 8 50–150	64 ± 5 45–90	211 ± 7 196–227
р. Юхоть	2007–2011	6.5 ± 0.7 3–10	20.5 ± 4.0 29.3	110 ± 17 70–140	–	273 ± 30 236–333
р. Ламь	2007–2011	2.6 ± 0.4 2–4	20.3 ± 1.9 27.7	115 ± 14 60–220	68 ± 8 40–100	246 ± 9 219–421
р. Себла	2007–2011	7.3 ± 2.0 2–17	18.9 ± 1.5 28.0	124 ± 8 50–190	81 ± 8 50–120	200 ± 26 161–389
Пелагиаль водохра- нилища	2005	11.2 ± 0.8 4–23	17.8 ± 0.7 22.8	131 ± 5 90–170	67 ± 3 50–95	172 ± 3 135–209
	2007	10.5 ± 0.5 6–14	17.7 ± 0.5 24.1	141 ± 6 90–200	48 ± 1 40–55	204 ± 8 122–284
	2008	12.2 ± 0.7 7–17	16.5 ± 0.6 20.3	143 ± 6 100–180	57 ± 5 45–130	215 ± 8 155–327
	2010	11.1 ± 1.0 3–22	18.9 ± 1.1 28.5	126 ± 7 80–190	74 ± 5 40–120	205 ± 7 120–378
	2011	10.6 ± 0.9 5–16	19.4 ± 0.5 24.2	94 ± 7 30–150	49 ± 2 35–60	181 ± 4 173–224

Примечание. Над чертой – среднее с его ошибкой, под чертой – минимум и максимум (* – максимум); n – количество станций, T_{VI-IX} – температура воды в июне – сентябре, «–» – отсутствие данных.

витость рачков учитывали методом просмотра дополнительных сборов, в которых гидробионтов обездвигивали с применением наркоза 10%-м этанолом, пробы просматривали в судовой лаборатории в течение 20–30 мин после отбора.

Математическую обработку данных проводили с использованием пакета статистических программ STATISTICA. Влияние факторов среды на численность популяций оценивали методом пошагового регрессионного анализа. Значимость факторов определяли по критерию Фишера (F) [Sokal, Rohlf, 1995].

Результаты исследования

Вселенец *D. orghidani* и аборигенный вид *D. brachyurum* хорошо различаются морфологически, особенно самцы (рис. 2). Это позволило исследовать особенности сезонного цикла их популяций в совместных местообитаниях и проследить изменение встречаемости вселенца в Рыбинском водохранилище. Впервые *D. orghidani* зарегистрирована в июне 2003 г. единично на двух станциях в Волжском плёсе водохранилища [Лазарева, 2008]. В 2005 г. вид обнаружили в Главном, Волжском и Шекснинском, а к 2007 г. он проник в Моложский плёс. С 2010 г. вселенец встречал-

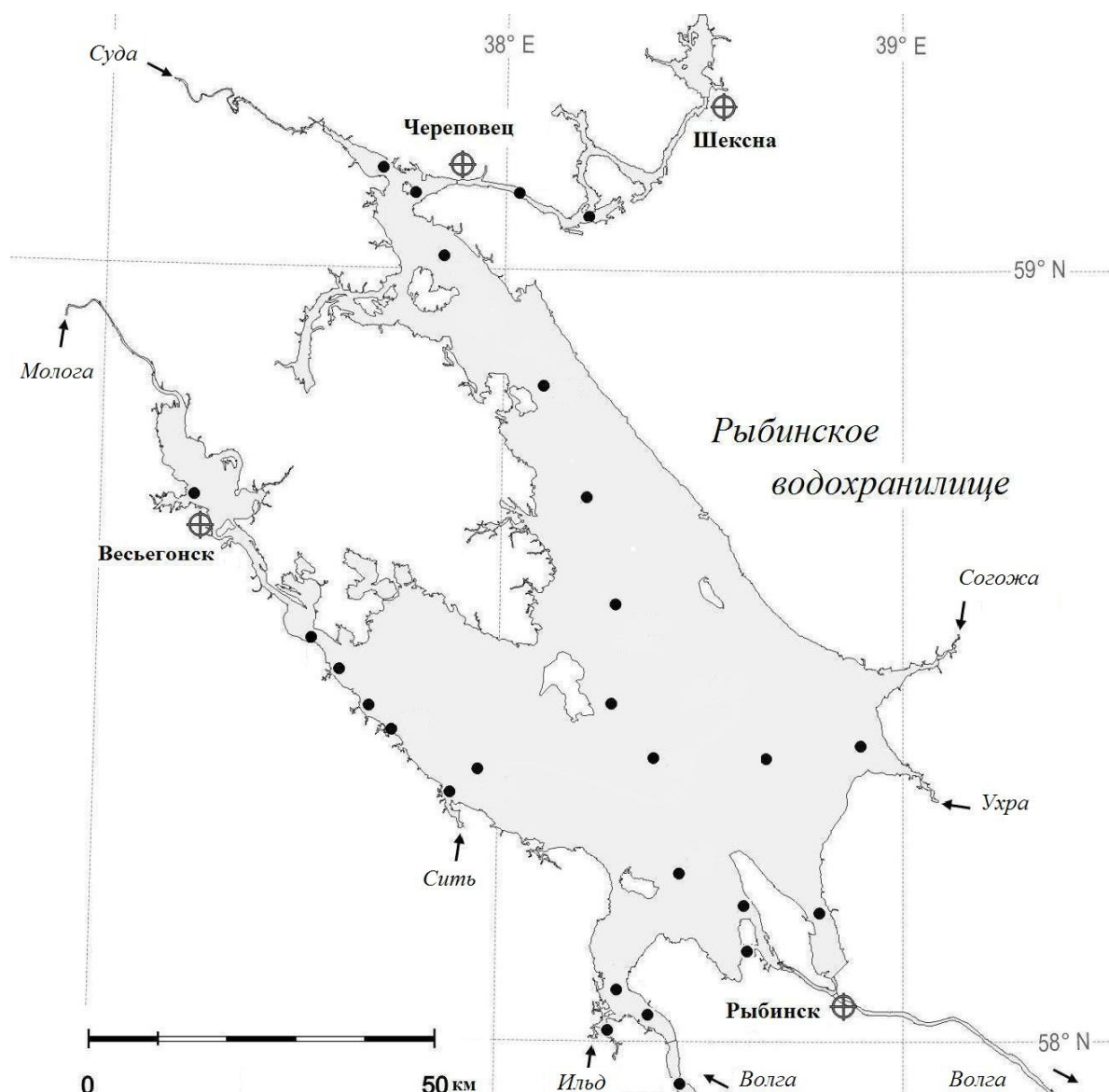


Рис. 1. Схема станций отбора проб на Рыбинском водохранилище в 2005–2011 гг.

ся по всей акватории водохранилища (рис. 3), однако его количество в открытом водохранилище было крайне низким (табл. 2). Летом 2005 г. *D. orghidani* находили в 20% проб, в 2010 г. – в 40%. Для сравнения, аборигенную *D. brachyurum* отмечали в 70–90% проб зоопланктона.

Наибольшую численность вселенца отмечали на проточных участках водохранилища: в верховьях речных плёсов и приустьевых участках малых рек в пределах зоны подпора. До 2010 г. *D. orghidani* была сравнительно многочисленна (1.1–1.8 тыс. экз./м³) в северной части акватории (устье р. Суда, Шексинский плёс). В последующие годы очень высокую численность вида (до

165 тыс. экз./м³) регистрировали в приустьевых участках малых рек-притоков западного побережья водоёма (реки Себла, Ламь, Ильд). Во всех реках обилие *D. orghidani* было максимальным в зоне подпора (рис. 4). В небольшом количестве (менее 1 тыс. экз./м³) *D. orghidani* обнаруживали также в реках выше зоны выклинивания подпора. Напротив, численность *D. brachyurum* максимальна в пелагиали водохранилища (табл. 2), она достигала 30 тыс. экз./м³ в Шексинском плёсе и более 40 тыс. экз./м³ в непроточных заливах Волжского плёса. На многих станциях в центре водохранилища *D. brachyurum* была единственным представителем рода *Diaphanosoma*.

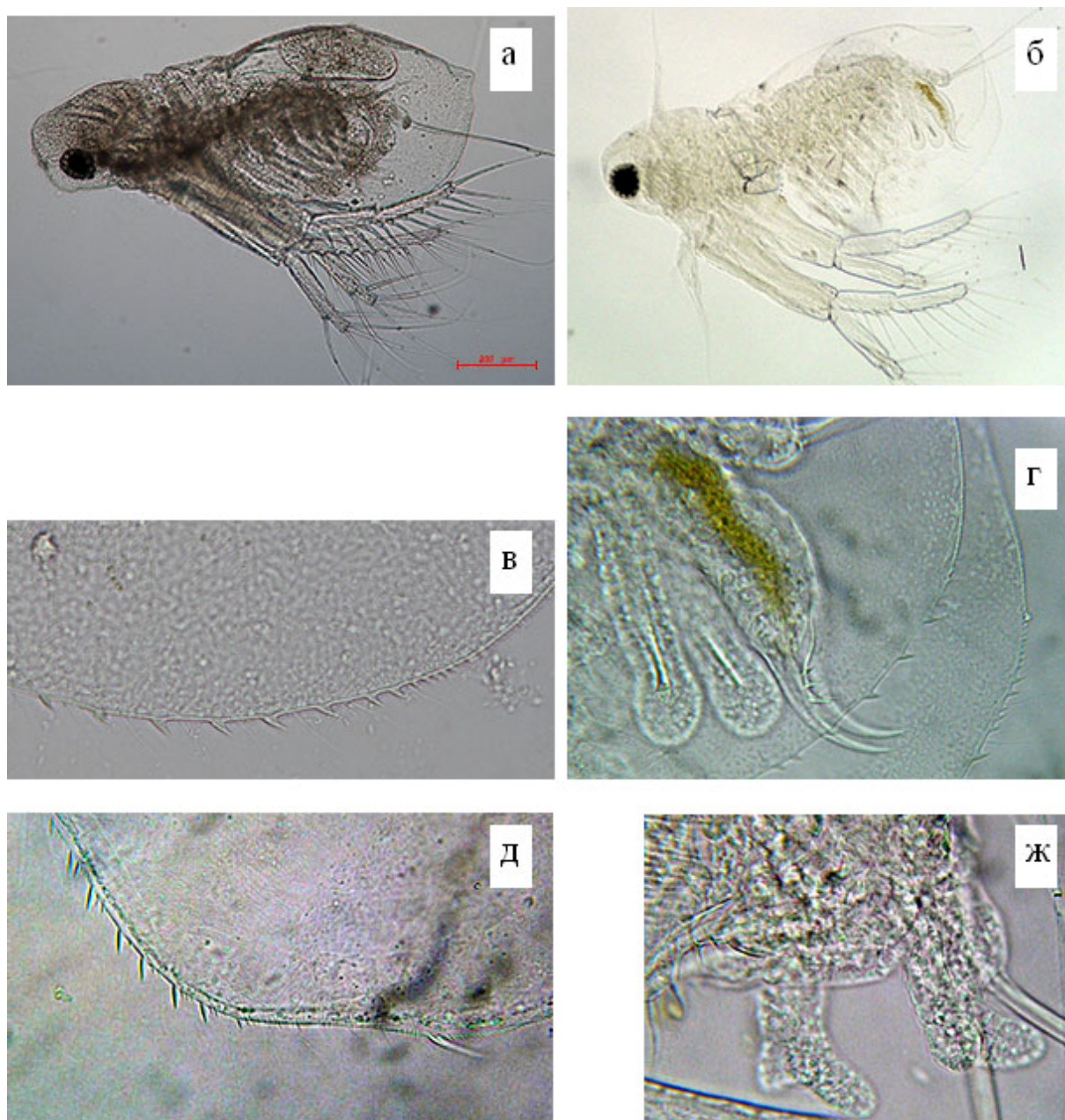


Рис. 2. Отличительные признаки *Diaphanosoma orghidani* (а–г) и *D. brachyurum* (д–ж). *D. orghidani*: а – внешний вид самки, б – то же самца, в – зубчики задне-нижнего края створки, г – пенисы самца; *D. brachyurum*: д – зубчики задне-нижнего края створки, ж – пенисы самца.

Таблица 2. Численность *Diaphanosoma brachyurum* (над чертой) и *D. orghidani* (под чертой) в пелагиали Рыбинского водохранилища в июле – августе 2005–2011 гг.

Плес	Численность, тыс. экз./м ³				
	2005 г.	2007 г.	2008 г.	2010 г.	2011 г.
Главный	$\frac{<0.1}{0}$	$\frac{<0.1}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.6\pm 0.3}{<0.1}$	$\frac{0.5\pm 0.2}{<0.1}$
Волжский	$\frac{0.4\pm 0.2}{<0.1}$	$\frac{<0.1}{0}$	$\frac{<0.1}{<0.1}$	$\frac{1.7\pm 0.6}{0.3\pm 0.2}$	$\frac{0.7\pm 0.2}{<0.1}$
Моложский	$\frac{2.4\pm 2.0}{0}$	$\frac{0.2\pm 0.05}{<0.1}$	–	$\frac{0.8\pm 0.4}{<0.1}$	$\frac{4.6\pm 1.1}{0}$
Шекснинский	$\frac{6.4\pm 2.9}{<0.1}$	$\frac{6.5\pm 4.0}{<0.1}$	$\frac{0.2}{<0.1}$	$\frac{11.8\pm 5.7}{0}$	$\frac{1.2\pm 0.5}{0}$

Примечание. 0 – вид не обнаружен, «–» – отсутствие данных.

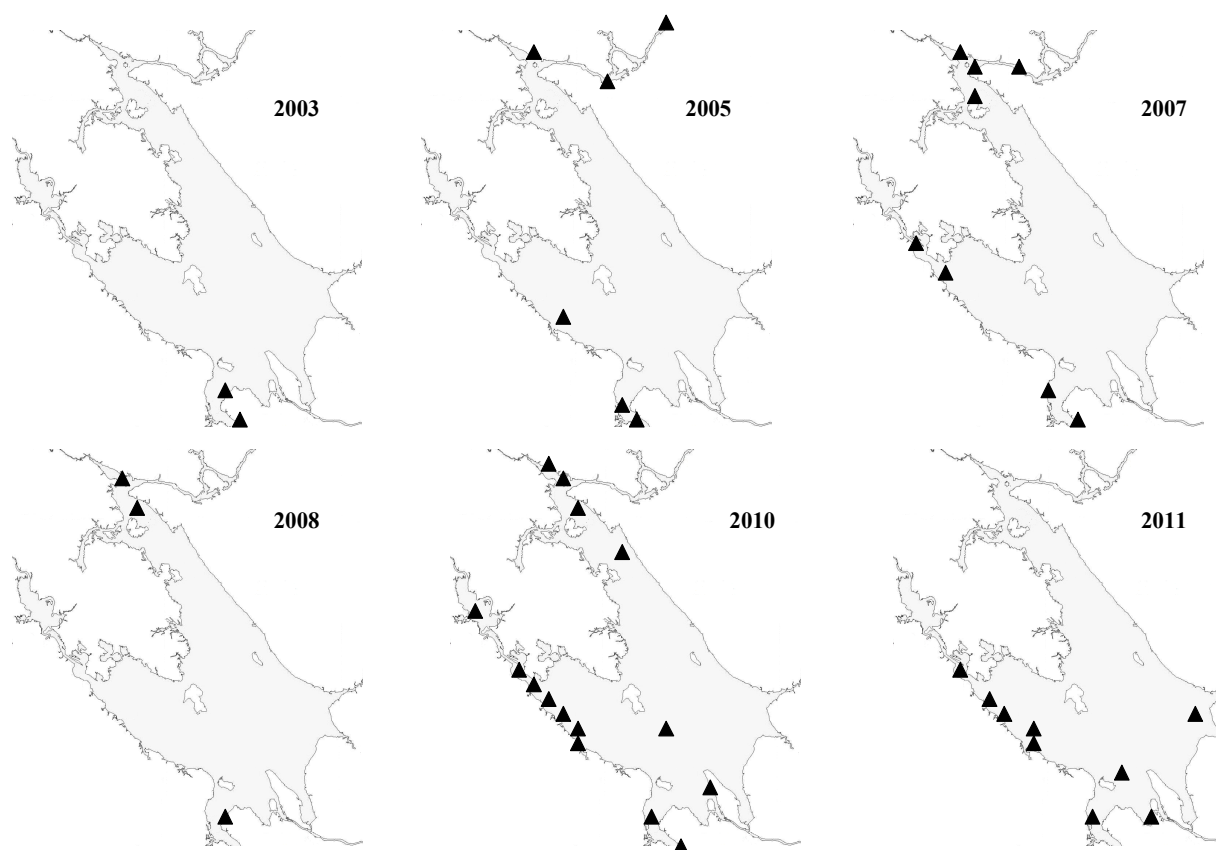


Рис. 3. Находки *Diaphanosoma orghidani* в Рыбинском водохранилище в 2003–2011 гг.

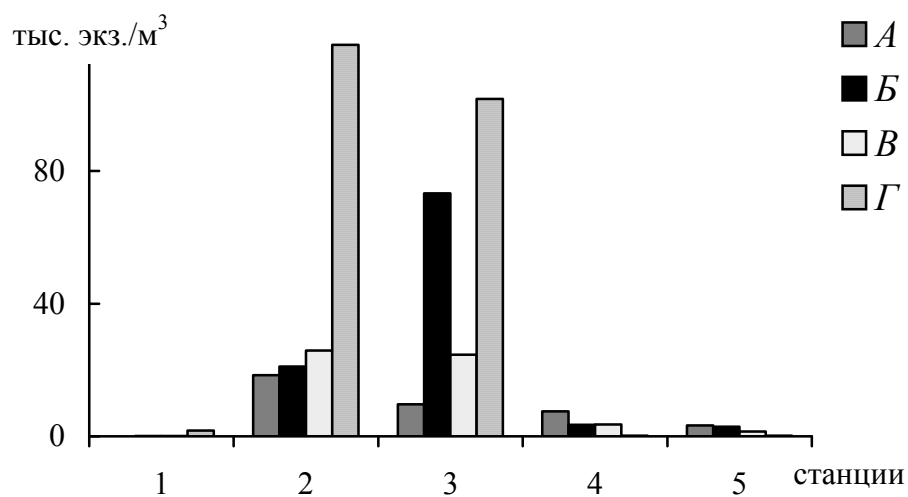


Рис. 4. Распределение численности *Diaphanosoma orghidani* по продольному профилю приустьевых участков малых рек-притоков Рыбинского водохранилища в июле 2010 г.

Станции: 1 – река выше подпора водохранилища, 2 – зона выклинивания подпора (градиентная область), 3 – нижний участок зоны подпора (стабильная область), 4 – устье реки, 5 – пелагиаль водохранилища против устья реки.

Реки: А – Юхоть, Б – Реня, В – Ламь, Г – Себла.

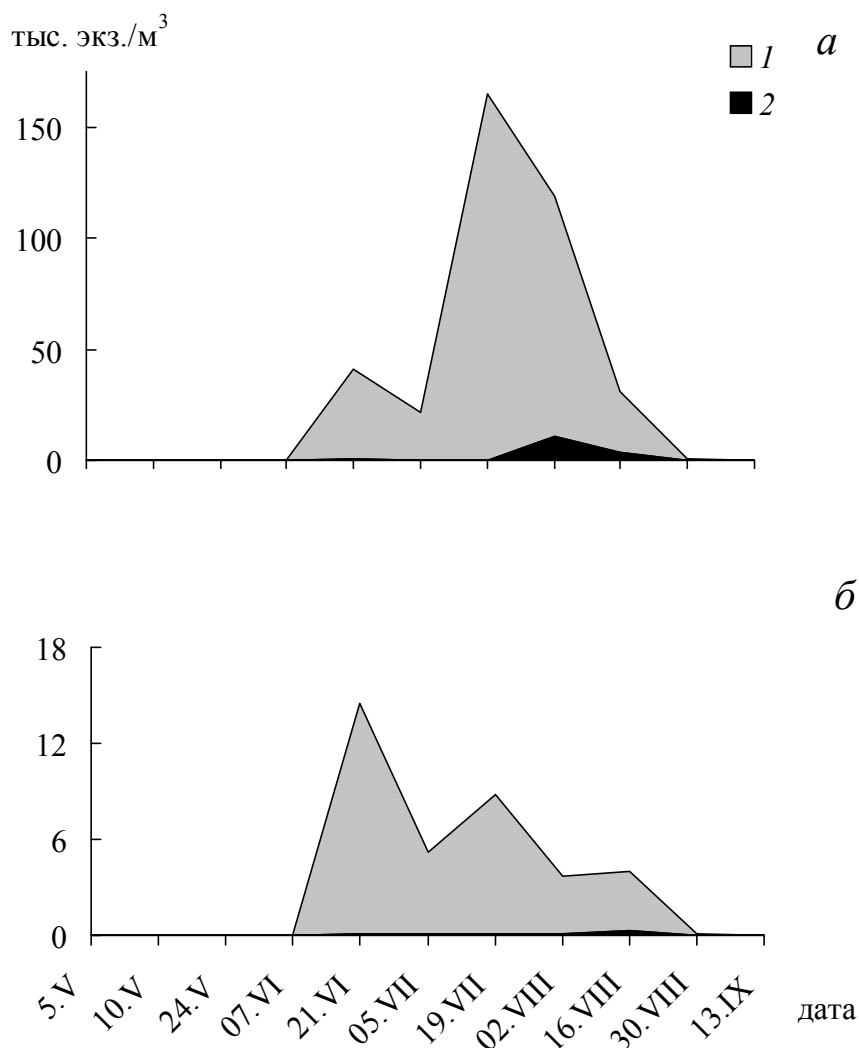


Рис. 5. Сезонная динамика численности *Diaphanosoma orghidani* (а) и *D. brachyurum* (б) в нижнем участке зоны подпора (ст. 3) р. Ильд в 2010 г. 1 – самки, 2 – самцы.

Наибольшую численность обоих видов наблюдали в июле – августе в период максимального прогрева водохранилища (рис. 5). При этом *D. orghidani* в зоне подпора малых рек входила в состав доминантов зоопланктона (7–10% численности ракообразных), тогда как *D. brachyurum* формировала <1% в реках и 1–4% – в пелагиали водохранилища. Основу численности рачкового зоопланктона в это время повсеместно образовывали копеподы (60–80% численности), клadoцеры составляли менее 30%.

В приустьевом участке р. Ильд с глубиной до 4 м выявлены особенности вертикального распределения диафаносом. В июне – июле при высоком прогреве воды ($T = 22\text{--}28^\circ\text{C}$) оба вида держались преимущественно в верхнем двухметровом горизонте (рис. 6). В августе ($T = 13\text{--}18^\circ\text{C}$) скопления *D. brachyurum* отмечали у дна или у поверхности, тогда как наибольшую численность *D. orghidani* наблюдали в слое 1–2 м. В сентябре при T воды ниже 13°C оба вида держались у дна. Достоверной статистической связи

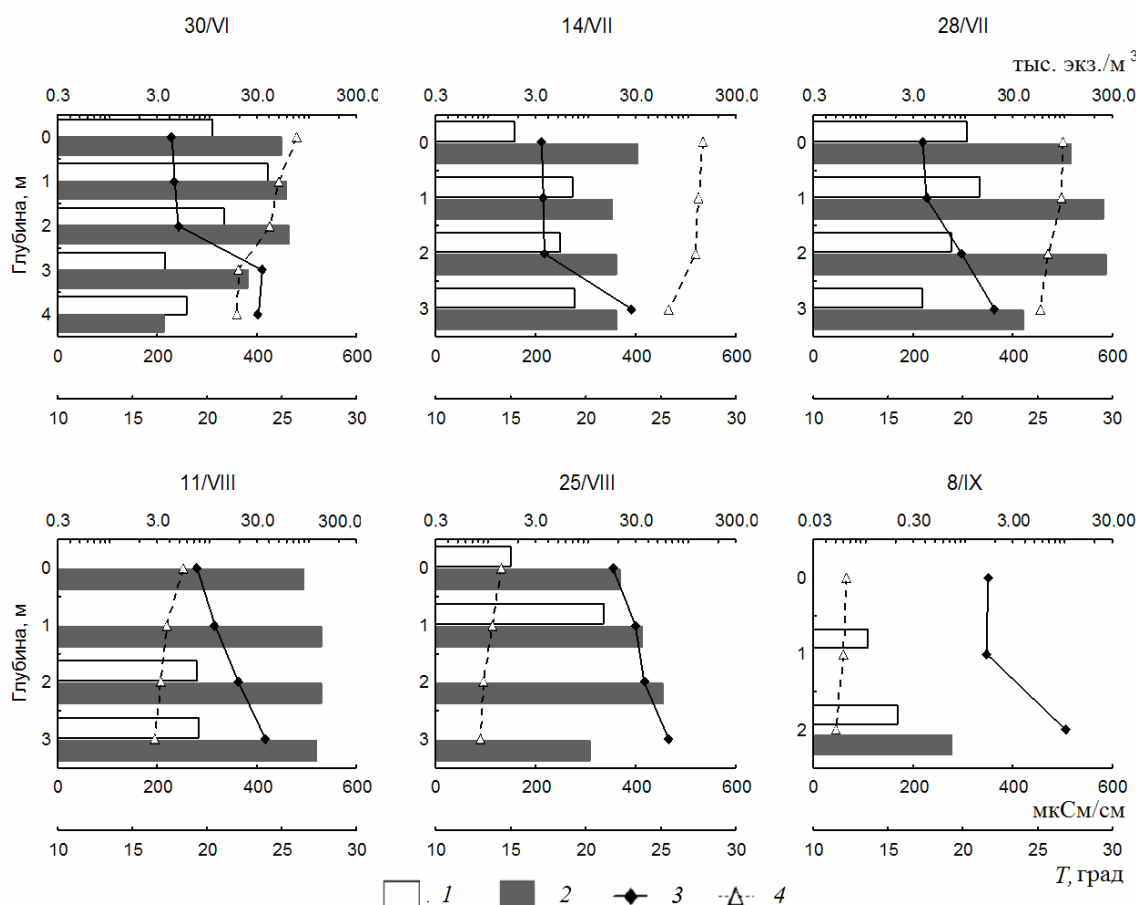


Рис. 6. Вертикальное распределение обилия *Diaphanosoma brachyurum* и *D. orghidani* в приустьевом участке р. Ильд летом 2010 г.
1 – *Diaphanosoma brachyurum*, 2 – *D. orghidani*, 3 – электропроводность, 4 – температура воды.

численности диафаносом с вертикальной градацией T воды, содержания растворённого кислорода и электропроводности не выявлено ($F < 4$). Однако наиболее многочисленная в реке *D. orghidani* чаще концентрировалась на глубине 1–2 м вблизи слоя скачка электропроводности (рис. 6). В этом слое резко возрастают минерализация, плотность воды и концентрация sestona («эффект второго дна») [Крылов и др., 2009]. В глубоком (40 м) озере-водохранилище Биказ (Румыния) зарегистрированы суточные вертикальные миграции *D. orghidani* во всём столбе воды от дна до поверхности, но большую часть суток популяция держится в верхнем 10-метровом горизонте эпилимниона [Erhan, 2008].

Сезонный цикл развития обоих видов начинался в мае и заканчивался в сентябре. Аборигенная *D. brachyurum*

в небольшом количестве (менее 1 тыс. экз./м³) отмечена в пелагиали водохранилища с начала июня, в литорали выход рачков из латентных яиц зарегистрирован в конце апреля – начале мая при $T = 10\text{--}12^\circ\text{C}$ [Лазарева, 2007]. В реках-притоках водохранилища *D. orghidani* единично находили со второй декады мая ($T = 17\text{--}22^\circ\text{C}$), в пелагиали – с начала июля. То есть вид-вселенец позже выходил из покоящихся яиц и медленнее наращивал численность популяции, особенно в сравнительно холодных водах открытого водохранилища. Оптимум температуры южной *D. orghidani* лежит выше 25°C [Лазарева, 2012]. Оба вида формировали два пика численности в конце июня и начале августа. Однако у *D. orghidani* наиболее мощным был второй пик, а у *D. brachyurum* – первый (рис. 5).

В течение лета средняя индивидуальная плодовитость (число яиц в кладке) исследованных видов достоверно не различалась, она составила 1.8 ± 0.3 яйца на партеногенетическую самку *D. brachyurum* и 1.7 ± 0.2 – *D. orghidani*. Популяционная плодовитость также фактически не различалась: 0.75 ± 0.12 яиц на самку у аборигенного вида и 0.78 ± 0.16 – у вселенца. Тем не менее, пиковая численность вида-вселенца в августе (более 150 тыс. экз./м³) в совместных местообитаниях на порядок превышала таковую аборигенного вида в июне (15 тыс. экз./м³). Максимальная численность *D. orghidani* втрое выше отмеченной для *D. brachyurum* (45 тыс. экз./м³) в мелководном заливе водохранилища, где из двух видов обитал только аборигенный [Лазарева, 2007]. Эти данные указывают на более высокий продукционный потенциал вселенца, что позволяет ему успешно конкурировать с нативным видом, а локально в малых реках численно преобладать над ним.

Самцы обоих видов (менее 1% численности популяции) зарегистрированы одновременно и очень рано в конце июня. В предыдущие годы у *D. brachyurum* из литорали водохранилища наблюдали появление самцов и начало гамогенеза не раньше начала июля, тогда как в прудовых и озёрных популяциях самцы диафаносом обычно появляются в конце июля – августе [Коровчинский, 2004; Лазарева, 2007]. В течение июля рачки размножались преимущественно партеногенетически, в августе значительная часть популяций переходила к гамогенезу (рис. 7). В р. Ильд максимальная численность самцов (пик гамогенеза) *D. orghidani* зарегистрирована во второй декаде августа (11 ± 5 тыс. экз./м³), они концентрировались на глубине более 2 м, у дна их количество достигало 25 тыс. экз./м³ или 21% общей численности рачков. Напротив, скопления самцов *D. brachyurum* (менее 1 тыс. экз./м³ или 3% численности) отмечены в третьей декаде месяца в верхнем метровом

горизонте воды, у дна их не находили. Самки обоих видов вынашивали 1–2 латентных яйца. В первой декаде сентября численность обоих видов резко снижалась (менее 2 тыс. экз./м³), доля самцов достигала 50–65% численности популяций. В третьей декаде месяца диафаносом в планктоне не находили.

В конце размножения (третья декада августа) в популяции *D. brachyurum* пелагиали водохранилища высокая (>25% численности) доля самцов зарегистрирована на 30% обследованных станций, в популяции *D. orghidani* – только на 18% (рис. 8). Однако у обоих видов в эти сроки сравнительно часто (35–65% проб) наблюдали преимущественно партеногенез, самцы в пробах отсутствовали. В северной части водоёма у *D. orghidani* этот факт регистрировали в 1.5 раза чаще по сравнению с *D. brachyurum*. Эти данные свидетельствуют о том, что интенсивность гамогенеза у обоих видов различна в разных участках водоёма, а также, что вселенец заканчивает цикл развития в более поздние сроки, чем аборигенный вид.

Обсуждение результатов

Основная часть ареала *D. orghidani* расположена к югу от таёжной зоны, вид обитает в Центральной и Южной Европе, в Средней Азии, Турции и Иране, а также на юге России [Коровчинский, 1986, 2004]. В настоящее время вид многочислен в водохранилищах Верхней Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское), Средней Волги (Горьковское и Чебоксарское) и в Шекснинском водохранилище [Лазарева, 2008, 2012]. Самая северная его находка – Новинкинское водохранилище (60°55' с.ш.), верхнее в системе р. Вытегры [Лазарева, 2008]. *D. orghidani* обитает во многих крупных реках, водохранилищах и озёрах юга Европы [Коровчинский, 2004; Negrea, 1983; Illyova, Kubiček, 2002; Illyova, Nemethova, 2005; Erhan, 2008; Illyova, 2012]. В середине 1990-х гг. зарегистрировано появление и рост численности вида в среднем течении р. Дунай

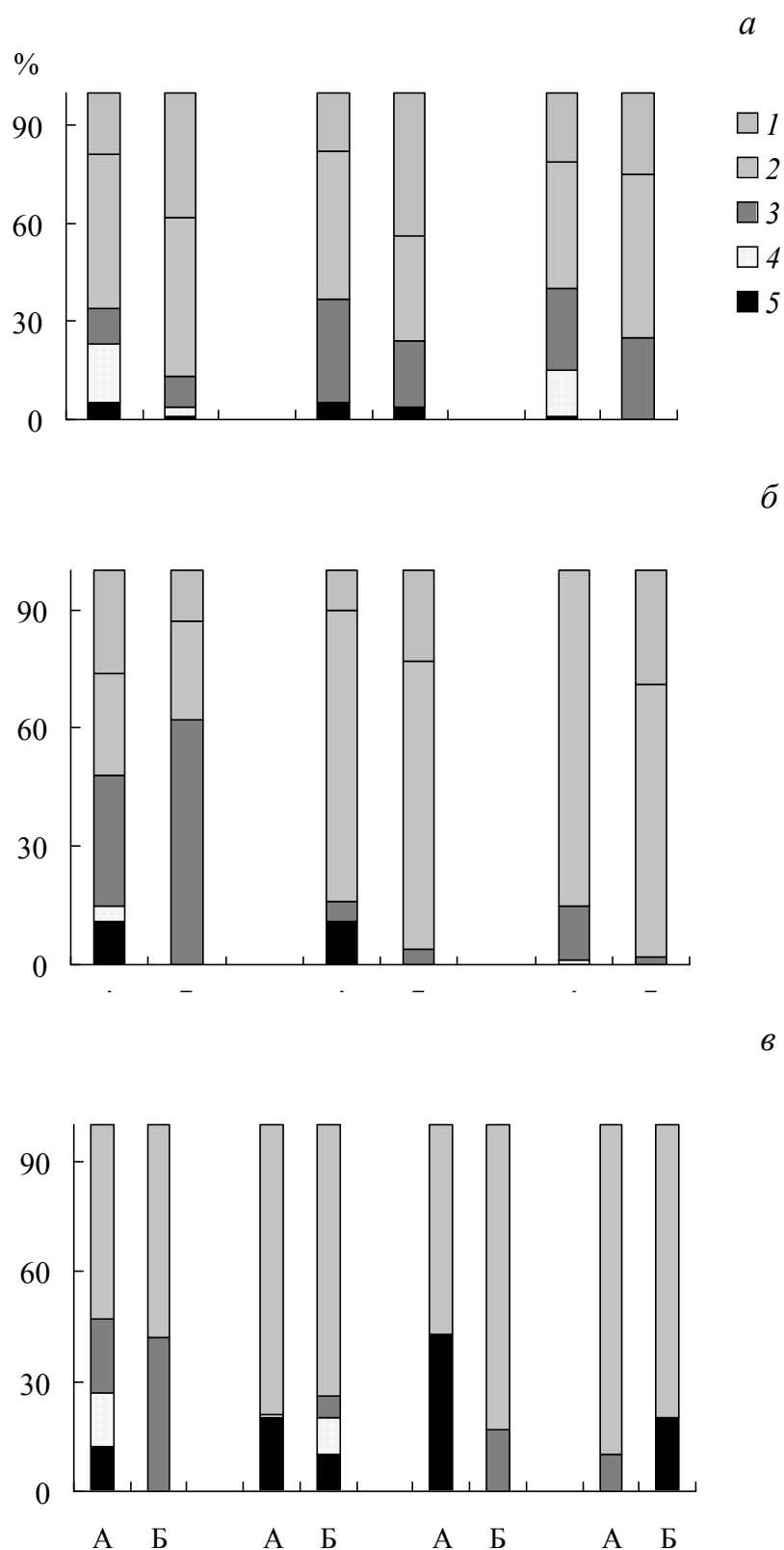


Рис. 7. Структура популяции *Diaphanosoma brachyurum* (А) и *D. orghidani* (Б) на различных участках Рыбинского водохранилища.

a – третья декада июля, *б* – первая декада августа и *в* – третья декада августа.

1 – ювенильные особи, 2 – самки без яиц, 3 – самки с партеногенетическими яйцами, 4 – гамогенетические самки, 5 – самцы.

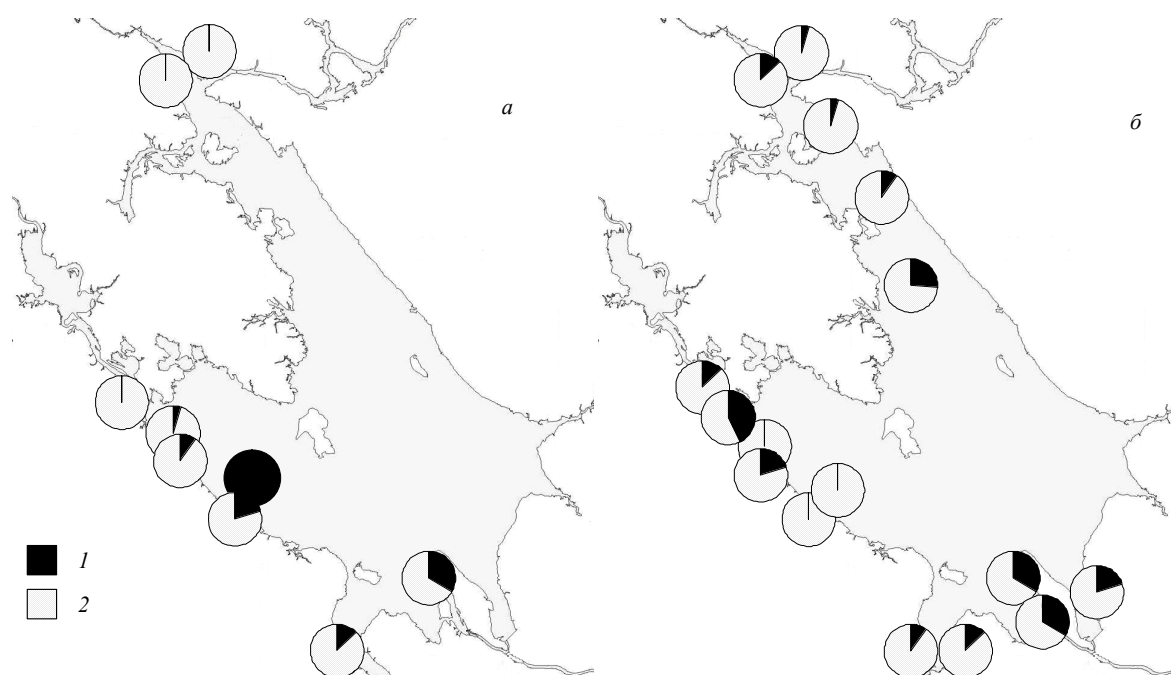


Рис. 8. Соотношение самцов и самок в популяциях *Diaphanosoma orghidani* (а) и *D. brachyurum* (б) Рыбинского водохранилища в конце августа 2010 г. 1 – самцы, 2 – самки.

[Шлюва, Nemethova, 2005], известны находки в р. Рейн у Бонна [Коровчинский, 2004]. Н.М. Коровчинский [2004] характеризует *D. orghidani* как сравнительно редкий вид, но его встречаемость постоянно растёт [Лазарева, 2012; Шлюва, Kubiček, 2002; Шлюва, Nemethova 2005; Шлюва, 2012]. Биология вида изучена мало [Коровчинский, 2004], в его северных местообитаниях (58–59° с. ш.) исследована нами впервые.

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. Часто наблюдают снижение численности диафаносом в середине лета, которое связывают с падением рождаемости на пике плотности популяции [Гиляров и др., 1981] и которое определяет двувёршинную кривую сезонной динамики обилия. В августе у *D. brachyurum*

отмечают увеличение доли взрослых рачков, представленных гамогенетическими самками и самцами [Гиляров и др., 1981; Полищук, 1986; Лазарева, 2007]. Численность самцов достигает максимума (>30% численности популяции) в конце гамогенеза [Коровчинский, 2004; Лазарева, 2007, 2010].

Условия, при которых в помётах партеногенетических самок рождаются самцы, относят к факторам индукции диапаузы. Согласно представлениям [Алексеев, 1990; Diapause Aquatic..., 2007], основной причиной перехода кладоцер к гамогенезу и последующей эмбриональной диапаузе (стадия покоящегося яйца) служит сочетание трёх факторов: фотопериода, температуры, концентрации пищи и, возможно, её качества. По наблюдениям Е.Ф. Мануйловой [1964] самцы *D. brachyurum* появляются в водоёмах при температуре воды 18°C. В последующем были получены данные, свидетельствующие об очень широком диапазоне температуры (17–28°C в водоёме и 10–24°C в лаборатории), в котором происходит рождение самцов [Лазарева, 2007]. В условиях лаборатории самки весенних генераций

из водохранилища продуцировали самцов уже в мае в первых партеногенетических помётах, но гамогенетическое размножение в этот период наблюдали только в эксперименте. Весной численность диафаносом очень мала (<1 тыс. экз./м³), ничтожно мала также вероятность встречи самцов и гамогенетических самок. Поэтому в водохранилище начало гамогенеза *D. brachyurum* возможно не ранее середины июня, с этого времени начинается заметный рост численности популяций. Наши находки самцов в третьей декаде июня, вероятно, относятся к наиболее ранним из возможных. Раннее начало гамогенеза характерно также для других видов кладоцер водохранилища и, по-видимому, вызвано нестабильностью условий обитания, характерной для этого типа водоёмов [Лазарева, 2010]. Тот факт, что в крупном северном равнинном водохранилище у двух видов диафаносом двуполое размножение начинается одновременно, указывает на отсутствие различий в факторах, запускающих этот процесс. Однако оба вида различаются по интенсивности гамогенеза от биотопа к биотопу и срокам окончания цикла развития. В большинстве случаев *D. brachyurum* завершает сезонный цикл раньше, чем *D. orghidani*. В целом отличия в сезонном развитии данных видов, по-видимому, благоприятствуют их сосуществованию.

В первые годы наблюдения за расселением *D. orghidani* в водохранилищах Волги замечено, что она предпочитает проточные участки водоёмов [Лазарева, 2008]. Этот вид обитает при скорости течения 0.2–0.4 м/с, тогда как *D. brachyurum* многочисленна при <0.2 м/с [Лазарева, 2012]. В Рыбинском водохранилище скорость водообмена минимальна среди водохранилищ Волги [Экологические проблемы ..., 2001]. Здесь *D. orghidani* концентрируется в наиболее проточных приустьевых участках малых рек-притоков. Способность данного вида жить в условиях сравнительно высокой скорости течения воды снижает межвидовую конкуренцию с

аборигенным *D. brachyurum* за счёт расхождения видов в пространстве.

Температура представляет основной структурирующий фактор, определяющий сезонную смену видов и их пространственное распределение в водных экосистемах. Изменение среды обитания, вызванное современным потеплением климата, влияет на структуру сообществ, создаёт предпосылки для вселения новых видов и расширения ареалов южной фауны [Биологические инвазии..., 2004; Яковлев, 2005; Harley et al., 2006; Occhipinti-Ambrogi, 2007]. Виды рода *Diaphanosoma* теплолюбивы: для *D. brachyurum* предельная T воды составляет 29°C [Коровчинский, 2004], для *D. orghidani* это значение близко к оптимуму [Лазарева, 2012]. Увеличение температуры в пределах её оптимума ускоряет активацию латентных яиц, эмбриональное и постэмбриональное развитие диафаносом, укорачивает время генерации популяции [Бойкова, 2002; Лазарева, 2007; Herzig, 1984]. Массовое развитие *D. orghidani* отмечено в Чебоксарском водохранилище при 25.0–29.0°C, в Рыбинском – при 25–28°C [Лазарева, 2012]. Наш анализ указывает на тот факт, что в тёплые годы встречаемость и численность вида резко возрастают. Потепление климата стимулирует расселение южной *D. orghidani* в водоёмы Европейского Севера. В северной части бассейна Волги *D. orghidani* не единственный активно распространяющийся южный вид. С начала 2000-х гг. отмечены спорадические вспышки численности термофильных коловраток *Asplanchna henrietta* Langhaus и *Brachionus diversicornis* (Daday) [Лазарева, 2008, 2010; Лазарева и др., 2007, 2012].

Важнейшим следствием потепления климата служит изменение структуры водных сообществ, связанное с массовым развитием цианобактерий, вызывающих «цветение» воды [Paul, 2008; Paerll, Huisman, 2009; Копылов и др., 2012]. В высокопродуктивных водохранилищах Волги численность аборигенной *D. brachyurum* снижается с ростом

содержания хлорофилла (более 30 мкг/л), отражающего общее количество водорослей [Лазарева, 2012]. Причиной может быть высокая концентрация несъедобных колониальных цианобактерий (сине-зелёных водорослей) [Романовский, Гиляров, 1996]. Данный вид обычно доминирует в планктоне малоинерализованных олиготрофных и мезотрофных озёр [Матвеев, 1983; Романовский, Гиляров, 1996; Лазарева, 1998]. Напротив, количество *D. orghidani* с увеличением концентрации хлорофилла достоверно возрастает, в Чебоксарском водохранилище её численность достигала 50 тыс. экз./м³ при содержании пигмента более 25 мкг/л и доминировании цианобактерий родов *Aphanizomenon* и *Microcystis* [Лазарева, 2012]. Вероятно, *Diaphanosoma orghidani* устойчива к забиванию фильтрационного аппарата крупными колониями цианобактерий, что даёт этому виду конкурентное преимущество в условиях глобального потепления и роста интенсивности «цветения» воды.

Случайный занос вида в новое местообитание не приводит автоматически к его натурализации и прогрессу. Успех натурализации определяется особенностями вида-вселенца (генетическая неоднородность, эврибионтность, конкурентоспособность), свойствами процесса интродукции и сообщества-реципиента [Биологические инвазии..., 2004]. Экспериментально выявлено, что в условиях обеспеченности пищевыми ресурсами уязвимость сообществ зоопланктона к вселению новых видов возрастает в присутствии хищников [Дгебуадзе и др., 2006]. В высокопродуктивных биотопах *D. brachyurum* преобладает над другими кладоцерами при высоком прессе рыб, которые эффективно выедают крупные конкурирующие виды, например рода *Daphnia* [Фенева и др., 2007; Semenchenko et al., 2007]. В Рыбинском водохранилище оба вида диафаносом, аборигенный и вселенец, доминируют в зоопланктоне участков, где кормится молодь наиболее многочисленных рыб (окунь, плотва,

судак, лещ), которая питается зоопланктоном [Экологические проблемы..., 2001]. Кроме того, в пелагической трофической сети водохранилища достаточно высока роль беспозвоночных хищников (роды *Mesocyclops*, *Leptodora*, *Bythotrephes*), за сезон они выедают ~30% продукции более мелких видов кладоцер [Лазарева, Копылов, 2011]. Таким образом, пресс хищников также может быть причиной успешной натурализации *Diaphanosoma orghidani* и её сосуществования с *D. brachyurum*.

Заключение

В Рыбинском водохранилище на протяжении семи лет успешно сосуществуют два вида ветвистоусых ракообразных рода *Diaphanosoma*: вселенец *D. orghidani* и аборигенный вид *D. brachyurum*. Этому способствуют различия в их сезонном цикле развития и вертикальном распределении, пресс хищников на более мелких пищевых конкурентов, а также устойчивость вселенца к высокой концентрации колониальных цианобактерий и предпочтение им проточных приустьевых участков в реках-притоках водохранилища, где аборигенный вид малочислен.

Вселенец *D. orghidani* многочислен при более высокой летней температуре воды, чем аборигенный вид. В условиях потепления климата эта особенность биологии вселенца в совокупности с его устойчивостью к «цветению» воды, вызванному развитием колониальных цианобактерий, даёт ему конкурентное преимущество перед аборигенным видом и способствуют его продвижению в северные водоёмы.

Благодарности

Авторы признательны А.И. Копылову, А.С. Литвинову, Г.М. Чуйко и А.В. Крылову за организацию экспедиционных исследований.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропо-

генных воздействий» и частично Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов», подпрограмма «Биологическое разнообразие».

Литература

Алёкин О.А., Семёнов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 270 с.

Алексеев В.Р. Диапауза ракообразных: эколого-физиологические аспекты. М.: Наука, 1990. 150 с.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущкая. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 436 с.

Бойкова О.С. Экспериментальное исследование индивидуального роста и основных характеристик *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea: Branchiopoda: Sididae) озера Глубокого // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. 2002. Т. 8. С. 112–136.

Гиляров А.М., Матвеев В.Ф., Полищук Л.В. Взаимосвязь динамики численности и размерной структуры популяции *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1461–1471.

Дгебуадзе 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 (проверено 4 апреля 2012 г.).

Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Масленникова Т.С., Стройнов Я.В. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // ДАН 2012. Т. 442. №1. С. 133–135.

Коровчинский Н.М. Изменчивость, систематика, распространение *Diaphanosoma orghidani* (Cladocera, Sididae) и описание *D. orientalis* sp.n. // Зоол. журн. 1986. Вып. 2. С. 208–220.

Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 410 с.

Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И. Вертикальное распределение зоопланктона малой реки // Поволжский экол. журн. 2009. № 1. С. 47–53.

Лазарева В.И. Распределение озёрного зоопланктона по градиентам закисления и гумификации // Биология внутренних вод. 1998. № 1. С. 21–28.

Лазарева В.И. Сезонная динамика численности и параметры жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Sididae) в водоёмах разного типа // Экология водных беспозвоночных / Ред. А.В. Крылов. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 144–199.

Лазарева В.И. Распространение и особенности натурализации новых и редких видов зоопланктона в водоёмах бассейна верхней Волги в начале XXI века // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 81–88.

Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / Ред. А.И. Копылов. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 183 с.

Лазарева В.И. Распространение видов рода *Diaphanosoma* (Crustacea, Cladocera) в водохранилищах Волги и Шексны: влияние факторов среды // Биология внутр. вод. 2012. № 3. С. 33–42.

Лазарева В.И., Жданова С.М., Болотов С.Э. Особенности расселения и экологическая роль видов-вселенцев в сообществе зоопланктона водохранилищ Волги и Шексны // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. Всерос. конф. Борок, 22–26 окт. 2012. Ижевск: Изд-во ИП Пермьяков, 2012. С. 154–157.

- 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.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. Доминантные комплексы ракообразных и коловраток высокоэвтрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Биология внутренних вод. 2007. №1. С. 61–72.
- 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.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В., Кучай Л.А., Соколова Е.Н. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. Всерос. конф. Борок, 22–26 окт. 2012. Ижевск: Изд-во ИП Пермьяков, 2012. С. 167–169.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 372 с.
- Матвеев В.Ф. Два способа оценки взаимодействий между *Diaphanosoma*, *Bosmina* и *Daphnia* // Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, 1983. С. 7–19.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 158 с.
- Полищук Л.В. Динамические характеристики популяций планктонных животных. М.: Наука, 1986. 128 с.
- Романовский Ю.Э., Гиляров А.М. Снижение численности популяции с ростом продуктивности экосистемы: анализ динамики численности *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) в озёрах разной трофности // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 9. С. 1342–1350.
- 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.
- Фортунатов М.А. Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Вологда: Дарвинский гос. заповедник, 1974. Ч. 3. С. 5–31.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.
- Яковлев В.Н. Процессы ценогенеза в водохранилищах Верхней Волги и Днепра // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 325–336.
- Diapause in Aquatic Invertebrates Theory and Human use / Eds. V.R. Alekseev, B.T. De Stasio and J.J. Gilbert: Dordrecht: Springer, 2007. 258 p.
- Erhan M-G. Diel vertical migration of planktonic crustacean populations in the Izvoru Muntelui–Bicaz Reservoir // Analele Științifice ale Universității “Al.I. Cuza” Iași, Șec. Biologie. 2008. Tom 54. P. 145–151.
- Gollasch S. Assessment of the introduction potential of aquatic alien species in new environments // Assessment and Control of Biological Invasion Risks / Eds Koike F., Clout M.N., Kawamichi M., De Poorter M. and Iwatsuki K. Kyoto: Shoukadoch Book Sellers and Gland: IUCN, 2006. P. 88–91.
- Harley C.D.G., Hughes A.R., Hultgren K.M., Miner B.G., Sorte S.J.B., Thornber C.S., Rodriguez L.F., Tomanok L., Williams S.L. The impacts of climate change in coastal marine systems // Ecology Letters. 2006. V. 9. P. 228–241.
- Herzig A. Temperature and life cycle strategies of *Diaphanosoma brachyurum*. An experimental study on development,

- growth and survival // Arch. Hydrobiol. 1984. Bd. 101. № 1–2. P. 143–178.
- Illyova M., Kubiček F. Crustaceans (Crustacea: Cladocera, Copepoda) of the Morava River Alluvium on the Slovak Territory // Acta Soc. Zool. Bohem. 2002. V. 66. P. 205–212.
- 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 Štrkoviskových jazier na Borskej Nižine // Folia faunistica Slovaca. 2012. V. 17. N 1. P. 81–90.
- Negrea S. Cladocera. Fauna Republ. Social. Romania. Crustacea. Bucuresti, 1983. V. 4. N 12. 399 p.
- Occhipinti-Ambrogi A. Global change and marine communities: Alien species and climate change // Marine Pollution Bulletin. 2007. V. 55. P. 342–352.
- Paerll H.W., Huisman J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // Environmental Microbiology Reports. 2009. V. 1. P. 27–37.
- Paul V.J. Global warming and cyanobacterial harmful algal blooms // Cyanobacterial harmful algal blooms: state of the science and research needs / Ed. H.K. Hudnell. Advances in Experimental Medicine and Biology. Springer. 2008. V. 619. P. 239–257.
- Semenchenko V.P., Razlutskiy V.I., Feniova I.Yu., Aibulatov D.N. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // Hydrobiologia. 2007. V. 579. P. 219–231.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research: 3d ed. New York: W.H. Freeman & Co, 1995. 850 p.

**ANALYSIS OF CO-EXISTENCE OF RECENT
INVADER *DIAPHANOSOMA ORGHIDANI* NEGREA
WITH THE ABORIGINAL SPECIES *D. BRACHYURUM*
(LIEVIN) (CRUSTACEA, CLADOCERA)
IN THE RYBINSK RESERVOIR**

© 2013 Lazareva V.I., Bolotov S.E.

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia

E-mail: laz@ibiw.yaroslavl.ru

In 2005–2011 the spatial distribution, long-term dynamics of occurrence and abundance as well as features of the seasonal life cycle of two species of Cladocera, an alien species *D. orghidani* and a native species *D. brachyurum*, were studied in the Rybinsk reservoir. It has been found that during a seven-year period the successful co-existence of the species is favored by the differences in a seasonal cycle, the pattern of distribution in the reservoir area, the predator press and resistance of the alien species to high concentrations of colonial cyanobacteriae and its preference for the parts of the reservoir with running water where the native species is not numerous. Competitive advantages of the invader under conditions of global warming are discussed.

Key words: reservoir, zooplankton, alien species, interspecific relations, global warming.