

Тихоходки в донной мейофауне разнотипных водоемов бассейна Верхней Волги

В.А. Гусаков

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская обл., 15274, Россия.

e-mail: gva@ibiw.yaroslavl.ru

РЕЗЮМЕ: В статье описаны результаты исследования тихоходок в составе мейобентоса разнотипных водоемов (рек, озер, водохранилищ) бассейна Верхней Волги. К настоящему времени в регионе выявлен 21 вид пресноводных Tardigrada. В исследованных водоемах самыми распространенными и массовыми видами были *Pseudobiotus megalonyx* (Thulin, 1928), *Isohypsibius granulifer* Thulin, 1928, *Dactylobiotus selenicus* Bertolani, 1981 и *Thulinia ruffoi* Bertolani, 1981. Первый встречен в большинстве биотопов. В водохранилищах тихоходки могут составлять свыше 50% общей численности и 30% биомассы мейобентоса даже на фоне высокого обилия других организмов. Максимальная плотность популяции зарегистрирована у *P. megalonyx* в Горьковском водохранилище — 225,7 тыс. экз./м² и 3,5 г/м². Сезонная и многолетняя динамика численности тардиград (на примере Рыбинского водохранилища) носит сложный характер. В одни годы они почти полностью отсутствуют в пробах, в другие — встречаются в значительном количестве. Максимальное число особей тихоходок отмечается в середине марта – конце июня. В разные годы у разных видов в этот период регистрируется 1–3 пика численности, максимальный из них — обычно в мае при температуре ~12–15°C. Динамика численности группы и отдельных видов сходна и в профундали, и в открытом прибрежье, следовательно, определяется, главным образом, климатическими факторами. В период осенне-зимней сработки уровня водохранилища в осушенном и промерзшем грунте литорали *P. megalonyx*, *D. selenicus* и *I. granulifer* сохраняют жизнеспособность во взрослом состоянии не менее 7–11 недель. Тихоходкам свойственно агрегированное распределение в биотопах, по-видимому, вследствие малоподвижности. Даже в сходных условиях плотность популяций различается на порядки. В связи со значительными колебаниями плотности популяций Tardigrada по годам, сезонам, биотопам и «внутри» сходных биотопов для получения надежных данных по распределению и количественной динамике группы в водоемах необходимы многолетние исследования.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Tardigrada, Верхняя Волга, видовой состав, количественные характеристики, сезонная и многолетняя динамика.

Tardigrades in bottom meiofauna in different waterbodies of the Upper Volga Basin

V.A. Gusakov

Institute for Biology of Inland Water, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl district, 152742, Russia.

e-mail: gva@ibiw.yaroslavl.ru

ABSTRACT: This paper describes the results of investigations of tardigrades as a part of meiobenthos in different waterbodies (rivers, lakes, reservoirs) of the Upper Volga basin. To the present time 21 species of freshwater Tardigrada have been found in the region. In the investigated waterbodies the most widespread and numerous species were *Pseudobiotus megalonyx* (Thulin, 1928), *Isohypsibius granulifer* Thulin, 1928, *Dactylobiotus selenicus* Bertolani, 1981 and *Thulinia ruffoi* Bertolani, 1981. The first of them is met in the majority of biotopes. In the reservoirs the tardigrades can make up over 50% of the total number and 30% of meiobenthos biomass even at a high abundance of other organisms. The maximal population density was registered for *P. megalonyx* in the Gorky Reservoir — 225.7 thous. ind./m² and 3.5 g/m². The seasonal and long term abundance dynamics of tardigrades (in the Rybinsk Reservoir as an example) are complicated. In some years they are almost completely absent in samples, in other — reach a significant amount. The maximal number of tardigrades individuals occurs in mid March – late June. In different years in this period 1–3 peaks of abundance are registered for various species, the greatest — usually, in May at temperature ~12–15°C. Changes in the abundance dynamics of the taxonomic group and separate species are similar both in profundal and open inshore zone, hence they are determined, mainly, by climatic factors. During the autumn-winter decrease of the reservoir level in the drained and frozen sediments of littoral *P. megalonyx*, *D. selenicus* and *I. granulifer* at mature age retain their vitality not less than for 7–11 weeks. The aggregated distribution in biotopes is typical for tardigrades, apparently, owing to low motility. Even under similar living conditions the density of populations differs by orders of magnitude. Because of considerable fluctuations of tardigrades abundance by years, seasons, biotopes and «within» similar biotopes long term investigations are necessary for obtaining reliable data on their distribution and population dynamics in waterbodies.

KEY WORDS: Tardigrada, Upper Volga, species composition, quantitative parameters, seasonal and long term dynamics.

Введение

В составе мейобентоса пресных водоемов умеренного климатического пояса заметных количественных показателей могут достигать около 10 групп беспозвоночных различного таксономического ранга (Курашов, 1994; Гусаков, 2007б и др.). К ним относятся и тихоходки (Tardigrada) — близкая к членистоногим группа мелких ползающих животных, выделяемая в настоящее время в отдельный тип (Nelson, 2002 и др.).

Описано более 900 видов тардиград, чья биология в разной степени связана с пресноводными местообитаниями. Большинство живет в тонкой пленке воды различных наземных биотопов (моховых подушках, лишайниках, лесной подстилке и т.п.), спорадически встречаясь и в водоемах. К истинно

водным (обычно не обнаруживаемым за пределами акваторий) можно отнести свыше 60 видов (Garey et al., 2008). Фауна пресноводных и наземных тихоходок России, по последним сводкам, насчитывает 216 видов (McInnes, Pugh, 2007).

Для гидробиологов тихоходки интересны не только из-за той количественной роли, которую они могут играть в донных биотопах. Ряд особенностей биологии и экологии делают этих животных ценным объектом для исследования различных аспектов взаимодействия живой и неживой составляющих биогидроценозов. Прежде всего, следует отметить исключительную приспособленность и жизнестойкость тардиград на всех стадиях развития к воздействию экстремальных для гидробионтов факторов среды: резким изменениям солености, дефициту кис-

лорода, осушению и промерзанию дна и т.д. Это позволяет им успешно заселять самые разнообразные водоемы всех климатических поясов планеты (Sømme, 1996; Bertolani et al., 2004 и др.).

Tardigrada — трудная для определения группа животных, вследствие чего невелико число специалистов, идентифицирующих тихоходок до видового уровня при гидробиологических исследованиях. Дополнительные сложности возникают из-за небольшого числа и малодоступности современных определителей. Поэтому многие особенности биологии и экологии группы в целом и особенно отдельных видов до сих пор изучены слабо и неравномерно для различных районов планеты, а освещающие их данные остаются противоречивыми (Бисеров, 1989; Туманов, 1997; Nelson, 2001 и др.). К 2000-м гг. почти все имеющиеся сведения о фауне и экологии пресноводных тихоходок бассейна Верхней Волги были представлены всего в нескольких работах (Гагарин, Чиркова, 1975; Бисеров, 1983, 1988, 1989; Biserov, 1991 и др.). С 1990 г. мы проводили исследования донной мейофауны разнотипных водоемов региона, включая и те, где ее ранее не изучали. Как один из компонентов сообщества подробно изучали и тардиград: их видовой состав, количественные показатели, сезонные и многолетние изменения характеристик группы. В настоящей статье суммированы полученные результаты.

Материал и методика

Материал (438 проб) собран в 1990–2003 гг. Были исследованы: 1) верхневолжские водохранилища: Ивановское, Рыбинское и Горьковское; 2) малый (р. Которосль) и крупный (р. Ока) правобережные притоки р. Волги; 3) две группы малых озер: одна на заболоченной территории (Дарвинский заповедник, Вологодская обл.) и одна карстового происхождения (Клязьминско-Лухский заказник, Владимирская обл.) (рис. 1).

Сбор и обработку материала проводили, как правило, по стандартной для мейобенто-

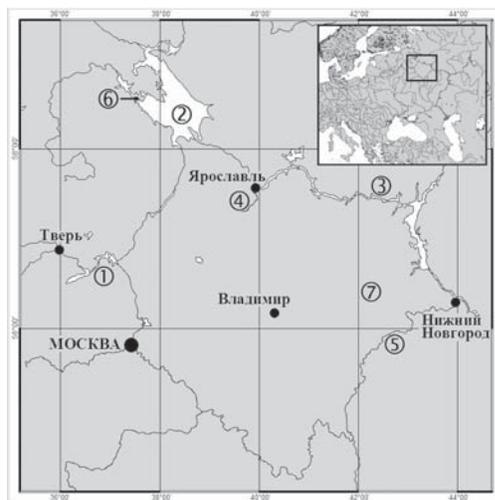


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных водоемов.

1 — Ивановское водохранилище; 2 — Рыбинское водохранилище; 3 — Горьковское водохранилище; 4 — р. Которосль; 5 — р. Ока; 6 — озера Дарвинского заповедника; 7 — карстовые озера Клязьминско-Лухского заказника.

Fig. 1. The map of location of the investigated waterbodies.

1 — Ivankovo Reservoir; 2 — Rybinsk Reservoir; 3 — Gorky Reservoir; 4 — Kotorosl River; 5 — Oka River; 6 — lakes of the Darwin Reserve; 7 — karstic lakes of the Klyazma-Lukha Preserve.

са методике (Мордухай-Болтовской, 1975). На каждой станции микробентометром «С-1» отбирали 5 см донных осадков и такой же слой придонной воды — по 3–5 подъемов, которые объединяли в одну пробу и фиксировали 4%-ным формалином. Перед разбором пробы промывали и окрашивали красителем «бенгальским розовым» по известной методике (Williams, Williams, 1974). В 1990 г. в сачках для промывания использовали сито с ячейей 150 мкм, в дальнейшем — 125 мкм (1990-е гг.) и 82 мкм (с 2000 г.). Организмы из остатков грунта извлекали вручную (пипеткой), помещая материал небольшими порциями в камеру Богорова и просматривая под бинокулярным микроскопом. Иногда схема работы отличалась от указанной. Эти особенности, где они имели место, описаны далее. В качестве основных

руководств по определению видов тихоокеанских использовали работы Bertolani (1982), Бисерова (1989), Дудичева и др. (1999).

Для Рыбинского и Горьковского водохранилищ, р. Оки и обеих групп озер в ранее опубликованных работах приведены достаточно подробные описания районов, методов сбора, обработки, анализа материала и, в ряде случаев, схемы расположения станций (Гусаков, 2000, 2005, 2007а, б; Корнева и др., 2004). Исчерпывающие характеристики Ивановского водохранилища и р. Которосли также имеются в литературе (Буторин, Экзерцев, 1978; Виноградов и др., 2001а, б). Поэтому ниже приведем только наиболее важные сведения о местах сбора проб и характере проведенных в водоемах исследований.

Иваньковское, Рыбинское, Горьковское водохранилища — второе, четвертое и пятое в Волжском каскаде, соответственно (Буторин, Мордухай-Болтовской, 1978). В Ивановском водохранилище материал был собран только однажды — в июле 1991 г. на 12 станциях в прибрежной и центральной частях акватории, Рыбинское и Горьковское водохранилища изучены подробнее. В Рыбинском водохранилище работы включали два основных этапа (Гусаков, 2007б): 1) общую съемку по всей акватории водоема в сентябре–октябре 1990 г. (34 пробы в литорали и профундали); 2) круглогодичные трехлетние (октябрь 1990 – август 1993 гг.) наблюдения на расположенных в Волжском плесе четырех стационарных станциях — двух в открытой литорали и двух в профундали. Станции располагались попарно (мелководная и глубоководная) в эстуарии притока (ст. 1 и 2 соответственно) и центральной части плеса (ст. 3 и 4). В сумме в данных точках за время наблюдений взято 147 проб мейобентоса. Дополнительно к этому в прибрежье в этот же период было собрано еще 18 проб из других мест с целью изучения выживания и возможных миграций организмов при осушении и промерзании дна в связи с сезонными колебаниями уровня водоема. Образцы осушенного и промерзшего

грунта не фиксировали, а обрабатывали в «живом» виде. В периоды промерзания верхний слой донных отложений (5 см) дробили и собирали вручную с площади 0,01 м². Мерзлые пробы перед дальнейшей обработкой подвергали медленному (1–2 суток) оттаиванию при температуре, близкой к 0°С.

В Горьковском водохранилище исследовали речной плес (прибрежные и русловые участки), водоемы-охладители Костромской ГРЭС и Костромской разлив (Гусаков, 2005). Сборы мейобентоса производили в мае и июле 1992 г., а на речном участке еще и в сентябре–октябре 1995 г. Всего было собрано 49 проб в речном плесе водохранилища, 16 — в водоемах-охладителях электростанции, 8 — в Костромском разливе.

Река Которосль — крупнейший в Ярославской области приток р. Волги с устьем в г. Ярославле — имеет длину 160 км, площадь водосбора 6370 км², несудоходна. Протекая по густонаселенной индустриальной местности, она имеет участки с неблагоприятной экологической обстановкой, в том числе и по качеству донных отложений (Виноградов и др., 2001а, б). Материал (45 проб) был собран в рипали р. Которосли и ряда ее притоков в конце апреля, июля и начале октября 1997 г. Характер грунта в исследованных точках отличался большим разнообразием — от чистых песков до илов, с растительными остатками и без них. К тому же, даже на одних и тех же станциях донные осадки менялись от сезона к сезону.

На р. Оке работы вели в первой половине сентября 1993 г. на участках среднего и нижнего течения (Гусаков, 2007а). Изучали проточную русловую зону (15 проб) и участки со слабым проявлением или полным отсутствием течения (12 проб), где происходит осадконакопление с образованием в разной степени заиленных грунтов. Ока — второй по величине (после р. Камы) приток Волги. Устье расположено в г. Нижнем Новгороде. Это типичная равнинная река лесной зоны европейской части России. Ее длина — 1480 км, площадь бассейна (большой частью расположенного на территории с интенсивной

хозяйственной деятельностью человека) — 245000 км².

Расположенные на низменной территории Молого-Шекснинского междуречья (северо-западное побережье Рыбинского водохранилища) озера Дарвинского заповедника представляют собой небольшие (до 2 км²) мелководные (до ~4 м) водоемы с разным уровнем трофности, закисления и гумификации. Исследования проводили в июле 1995 и 1996 гг. на восьми озерах (Гусаков, 2000). Собрано 22 пробы в центральных частях водоемов, у берега (или, где весь периметр затянут сплавиными, у их края) и, в ряде случаев, во мхах подтопленных прибрежных участков. Сбор проб во мхах по традиционной для мейобентоса методике оказался невозможным. Здесь материал отбирали вручную, заполняя растительностью и водой емкости определенного объема. Соответственно на объем рассчитана и численность тихоходок для этих биотопов.

В озерах Владимирской области мейобентос изучали в начале июня, конце июля и середине сентября 2003 г. (Корнева и др., 2004). Всего собрано 60 проб в прибрежной и центральной частях акваторий семи озер. Исследованные водоемы имеют карстовое происхождение, мелководные, различаются между собой, как и озера предыдущей группы, степенью закисления, гумификации, трофности. Площадь озер невелика (до 1,32 км²), но при этом глубины в большинстве из них превышают 10–20 м.

Результаты

В собранном материале обнаружено 9 видов тардиград. Ряд представителей по той или иной причине (повреждения, симплекстидия, отсутствие необходимых для определения яиц и др.) не удалось идентифицировать до ранга ниже, чем род или семейство (табл. 1). Определение *Isohypsibius baldii* (Ramazzotti, 1945) еще уточняется, но, скорее всего, найден именно этот вид. Наибольшее число видов было выявлено в р. Которосли и двух исследованных группах озер,

что, вероятно, связано с разнообразием охваченных наблюдениями биотопов в прибрежье реки и разнотипностью (по ключевым параметрам среды) озер. К примеру, даже в Рыбинском водохранилище, где работы вели в течение нескольких лет и обработан самый обширный материал, но изучали почти исключительно открытое песчаное прибрежье и заиленную профундаль, зарегистрировано меньше видов.

Разный объем материала, разные периоды наблюдений и различия в методике (в частности, использование разных сит для промывания проб) не дают возможности провести полноценный сравнительный анализ состава и количественных показателей Tardigrada между исследованными водоемами. Рассмотрим данные, полученные для каждого водоема в отдельности.

Рыбинское водохранилище. В материалах осенней съемки 1990 г. в профундальной зоне водохранилища единично в 1–3 пробах встречены только *Dactylobiotus selenicus* Bertolani, 1981, *Pseudobiotus megalonyx* (Thulin, 1928) и *Isohypsibius granulifer* Thulin, 1928. Немного чаще и в большем количестве в этот период они попадались и в литорали: первые два — на 24–35% станций с численностью до 6,8–9,5 тыс. экз./м² в отдельных точках; последний — единично, как и на глубине. На одной из мелководных станций обнаружен *Isohypsibius tetradactyloides* (Richters, 1909) (16,7 тыс. экз./м²), который ранее не был указан для водохранилища.

Количественная бедность тардиград в водоеме осенью 1990 г. объясняется, по видимому, не только использованием при обработке проб сита со сравнительно крупной ячейкой (что неизбежно вызывает большие потери организмов при промывании грунта), но и особенностями сезонной динамики и общей малочисленностью тихоходок в 1990–1991 гг. Данное предположение следует из анализа многолетних данных со стандартных станций. Самыми многочисленными видами группы в точках наблюдения были *D. selenicus*, *P. megalonyx* и *I. gra-*

Таблица 1. Видовой состав тардиград в исследованных водоемах.
Table 1. Species composition of tardigrades in investigated waterbodies.

Водоемы Таксон	Иваньковское вдхр. (n=12)	Горьковское вдхр. (n=73)	Рыбинское вдхр. (n=199)	р. Которосль (n=45)	р. Ока (n=27)	Озера Дарвинского з-ка (n=22)	Карстовые озера Владимирской обл. (n=60)
<i>Dactylobiotus selenicus</i> Bertolani, 1981		+	+*	+			+
<i>Dactylobiotus</i> sp.		+		+			
Hypsibiidae gen. spp.				+		+	
<i>Hypsibius dujardini</i> (Doyere, 1840)				+			
<i>Isohypsibius annulatus</i> (Murray, 1905)						+	+
<i>Isohypsibius baldii</i> (Ramazzotti, 1945) (?)							+
<i>Isohypsibius granulifer</i> Thulin, 1928	+*	+	+*	+			+
<i>Isohypsibius tetradactyloides</i> (Richters, 1909)			+	+			
<i>Macrobiotus</i> spp.			+			+	+
<i>Murrayon hastatus</i> (Murray, 1907)						+	
<i>Pseudobiotus megalonyx</i> (Thulin, 1928)	+	+	+*	+	+	+	+
<i>Thulinia ruffoi</i> Bertolani, 1981				+		+	+

Примечание: n — число проб; * — ранее в этих же водоемах виды были отмечены В.И. Бисеровым (1988). Согласно этому же автору, указанный для Рыбинского водохранилища В.Г. Гагаринным и З.Н. Чирковой (1975) *Hypsibius (Isohypsibius) augusti* (J. Murr.) по современному систематическому положению относится к *Pseudobiotus megalonyx* (Thulin, 1928).

nulifer (табл. 2). *I. granulifer* на прибрежных ст. 1 и 3 встречался гораздо реже и был заметно малочисленнее в среднем за весь период наблюдений и, как правило, в отдельные сезоны, чем первые два вида. На профундальной ст. 2 он зарегистрирован в подавляющем большинстве проб и, за исключением весеннего сезона, количественно преобладал над всеми остальными. В глубоководной зоне центральной части Волжского плеса водохранилища (ст. 4) тихоходки были сравнительно редки и немногочисленны: *D. selenicus* встречен здесь только зимой–весной 1991 г.; *I. granulifer* периодически попадался весь этот год зимой–осенью, в дальнейшем — 1–2 раза за год; *P. megalonyx* не обнаружен на станции ни разу за все время. Проследить динамику численности видов в данной точке не представляется возможным, поэтому в дальнейшем она не рассматривается.

В общих чертах динамика численности тардиград (и группы, и отдельных видов) имела сходный характер на всех станциях, хотя и не без некоторых особенностей (рис. 2). Видно, что их обилие в период наблюдений было крайне неравномерным — от полного отсутствия до резких зигзагообразных взлетов численности в течение коротких промежутков времени. Прежде всего, обращает на себя внимание очень низкое обилие тихоходок в 1990–1991 гг., особенно в прибрежье. На ст. 1 они почти не встречались в пробах (единичные находки *D. selenicus* весной–летом), чуть чаще (благодаря *P. megalonyx*) попадались на ст. 3. На глубине (ст. 2) в этот отрезок времени указанные виды в заметном количестве были обнаружены только в мае 1991 г. Практически весь год динамику численности группы здесь определял один вид — *I. granulifer*.

В 1992 и 1993 гг. в конце гидрологической зимы — начале гидрологического лета во всех точках отмечены резкие синхронные всплески численности тихоходок (2–3 в 1992 г. и один в 1993 г.) (см. рис. 2). В остальные периоды этих лет виды были представлены небольшим количеством особей или совсем

отсутствовали в пробах. Максимальные пики плотности обычно наблюдались в мае примерно через месяц после освобождения водохранилища ото льда при температуре 12,3–14,8°C. В сезон 1992 г. после спада численности в конце мая — начале июня наблюдался второй ее подъем в конце июня ($t=16,6-17,4^{\circ}\text{C}$). На ст. 3, в противоположность остальным, этот второй пик был выражен в большей степени, чем предыдущий. У *P. megalonyx* первое возрастание плотности иногда наблюдалось уже в конце апреля (на ст. 3 в 1992 г. и на ст. 2 в 1993 г.) при $t\sim 8^{\circ}\text{C}$, а у *I. granulifer* — даже в марте (на ст. 2 в 1992 г.) при $t=0,5^{\circ}\text{C}$. В периоды максимального обилия группа составляла на литоральных станциях 34–54% (в абсолютном выражении — 15,5–33,3 тыс. экз./м²) от общей численности мейобентоса и 22–33% (0,2–0,5 г/м²) от его биомассы, в профундали — 5–12% (15,2–76,2 тыс. экз./м²) и 7% (0,5 г/м²) соответственно.

Обобщим данные по динамике каждого из видов на стандартных станциях. *D. selenicus* был малочислен во всех точках в 1990–1991 гг. То же можно сказать и об исследованном отрезке сезона 1993 г. — плотность его популяции в это время не превышала 2,0 тыс. экз./м² (см. рис. 2). Максимальные значения плотности вида отмечены в 1992 г.: на ст. 1 он занимал доминирующее положение, несколько уступал *P. megalonyx* на ст. 3, имел, как и другие виды, ярко выраженный всплеск численности в мае на глубине (ст. 2). На ст. 1, кроме того, вид постоянно и в заметном количестве встречался в осушенном и промерзшем грунте зимой 1992 г. Наибольшая численность *D. selenicus* доходила до 10,0–21,5 тыс. экз./м², что составляло до 8% от всей донной мейофауны.

P. megalonyx в течение большей части периода наблюдений имел сходную с предыдущим видом встречаемость и количественную динамику, превосходя его в одних случаях и проигрывая в других по плотности популяции (см. табл. 2; рис. 2). Главные отличия наблюдались в сезон 1993 г., когда

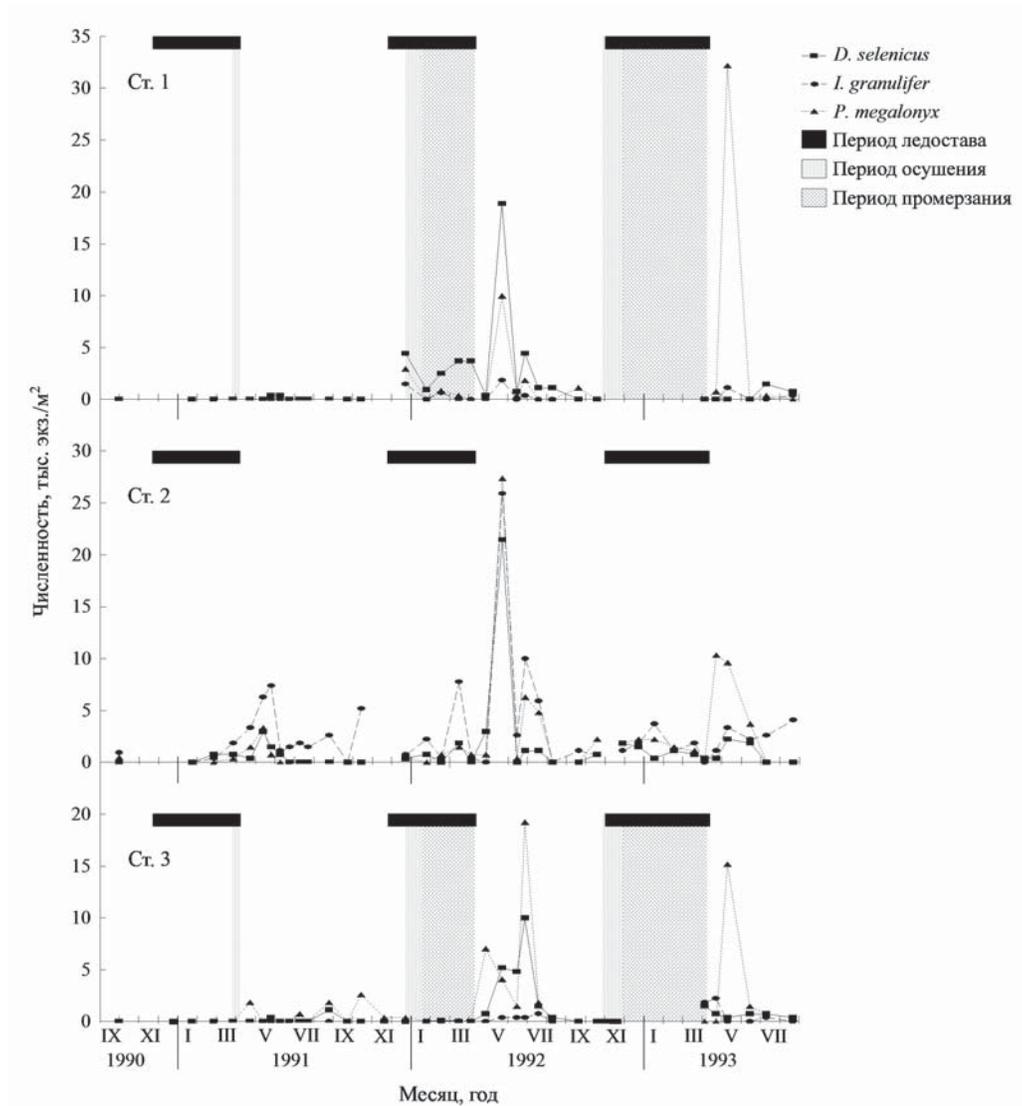


Рис. 2. Динамика численности тардиград на стандартных станциях в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1990–1993 гг.

Fig. 2. Abundance dynamics of tardigrades at the standard stations in the Volga part of the Rybinsk Reservoir in 1990–1993.

на фоне малочисленности остальных видов *P. megalonyx* на всех станциях имел характерный кратковременный весенний всплеск численности. В открытом прибрежье в это время плотность популяции достигала 32,2 тыс. экз./м², а биомасса — 0,5 г/м², и вид практически полностью определял интегральную долю всех Tardigrada (соответ-

ственно 50 и 33%) в общих показателях мейобентоса.

I. granulifer на мелководных станциях был редок и малочислен во все годы наблюдений. На глубине (ст. 2) он — почти постоянный компонент донной мейофауны, а в 1991 г., начиная с лета — фактически единственный представитель тихоходок (см. табл.

Таблица 2. Встречаемость (P, %), средняя с ошибкой ($N_{cp} \pm SE$, тыс. экз./м²) и максимальная (N_{max} , тыс. экз./м²) численность тардиград в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в разные гидрологические сезоны и за весь период наблюдений 1990–1993 гг.

Table 2. Occurrence (P, %), average with standard error ($N_{cp} \pm SE$, thous. ind./m²) and maximal (N_{max} , thous. ind./m²) abundance of tardigrades in the Volga part of the Rybinsk reservoir in different hydrological seasons and over all term of observation 1990–1993.

Таксон	ГЗ			ГВ			ГЛ			ГО			Весь период		
	P	$N_{cp} \pm SE$	N_{max}	P	$N_{cp} \pm SE$	N_{max}	P	$N_{cp} \pm SE$	N_{max}	P	$N_{cp} \pm SE$	N_{max}	P	$N_{cp} \pm SE$	N_{max}
Станция 1 (открытая литораль, эстуарий притока)															
	(n=9)			(n=7)			(n=12)			(n=5)			(n=33)		
<i>Dactylobiotus selenicus</i>	56	1,7±0,6	4,4	43	2,8±2,7	18,9	58	0,8±0,4	4,4	–	–	–	45	1,4±0,6	18,9
<i>Isohypsibius granulifer</i>	33	0,2±0,2	1,5	29	0,4±0,3	1,9	17	0,1±0,0	0,4	–	–	–	21	0,2±0,1	1,9
<i>Pseudobiotus megalonyx</i>	44	0,5±0,3	3,0	43	6,1±4,6	32,2	25	0,2±0,2	1,9	20	0,2±0,2	1,1	33	1,5±1,0	32,2
Все Tardigrada	56	2,4±1,0	8,9	71	9,4±5,9	33,3	58	1,1±0,5	6,7	20	0,2±0,2	1,1	55	3,1±1,3	33,3
Станция 2 (профундаль, эстуарий притока)															
	(n=14)			(n=7)			(n=12)			(n=5)			(n=38)		
<i>Dactylobiotus selenicus</i>	79	0,7±0,2	1,9	100	4,5±2,8	21,5	33	0,4±0,2	1,9	20	0,1±0,1	0,7	61	1,3±0,6	21,5
<i>Isohypsibius granulifer</i>	86	1,7±0,5	7,8	86	6,8±3,3	25,9	92	3,0±0,8	10,0	80	1,6±0,9	5,2	87	3,0±0,7	25,9
<i>Macrobotus</i> spp.	–	–	–	14	0,2±0,2	1,5	–	–	–	–	–	–	3	<0,1±0,0	1,5
<i>Pseudobiotus megalonyx</i>	79	0,9±0,2	2,2	100	7,7±3,6	27,4	33	1,3±0,7	6,3	40	0,5±0,4	2,2	63	2,2±0,8	27,4
Все Tardigrada	93	3,3±0,8	11,1	100	19,2±9,6	76,2	92	4,7±1,5	17,4	80	2,3±0,9	5,2	92	6,5±2,0	76,2
Станция 3 (открытая литораль, центральная часть плеса)															
	(n=14)			(n=7)			(n=12)			(n=5)			(n=38)		
<i>Dactylobiotus selenicus</i>	21	0,1±0,1	1,5	71	1,1±0,7	5,2	67	1,6±0,9	10,0	–	–	–	42	0,8±0,3	10,0
<i>Isohypsibius granulifer</i>	7	0,1±0,1	1,9	29	0,4±0,3	2,2	33	0,2±0,1	0,7	–	–	–	18	0,2±0,1	2,2
<i>Pseudobiotus megalonyx</i>	29	0,1±0,0	0,4	57	4,0±2,1	15,2	67	2,3±1,6	19,2	20	0,5±0,5	2,6	45	1,6±0,7	19,2
Все Tardigrada	43	0,3±0,2	3,3	86	5,4±2,2	15,5	75	4,1±2,4	29,6	20	0,5±0,5	2,6	58	2,5±0,9	29,6
Станция 4 (профундаль, центральная часть плеса)															
	(n=14)			(n=7)			(n=12)			(n=5)			(n=38)		
<i>Dactylobiotus selenicus</i>	7	<0,1±0,0	0,4	43	0,3±0,2	1,5	–	–	–	–	–	–	11	0,1±0,0	1,5
<i>Isohypsibius granulifer</i>	21	0,2±0,1	1,1	29	0,3±0,2	1,5	50	0,4±0,2	2,2	20	0,3±0,3	1,5	32	0,3±0,1	2,2
Все Tardigrada	21	0,2±0,1	1,1	57	0,6±0,4	3,0	50	0,4±0,2	2,2	20	0,3±0,3	1,5	37	0,4±0,1	3,0

Примечание: ГЗ, ГВ, ГЛ, ГО — соответственно гидрологическая зима (начало ноября – первая декада апреля), весна (вторая декада апреля – первая декада июня), лето (вторая декада июня – конец августа) и осень (начало сентября – конец октября) (Гусаков, 2007б); n — число проб, собранных на станциях в каждый из периодов.

2; рис. 2). В 1992 г. у вида, в отличие от остальных, было отмечено три значительных всплеска численности — первый, как подчеркивалось, еще подо льдом. На этот же год приходится и наивысшие показатели плотности популяции *I. granulifer* за исследованный период. В майский максимум его численность и биомасса составили 25,9 тыс. экз./м² и 0,1 г/м² (4 и 1% от всего мейобентоса). С августа 1992 г. и до конца наблюдений

в 1993 г. численность вида больше существенно не возрастала.

Таким образом, динамика плотности популяций доминирующих видов тихоходок в водохранилище значительно различается не только от сезона к сезону, но и из года в год. Соответственно такой же сложный и малопредсказуемый характер носит и общая динамика численности и биомассы группы. Обычно максимальное обилие Tardigrada в

водоеме наблюдается в мае-июне и выражается в резких кратковременных всплесках численности. В разные годы их определяют разные виды, количество пиков также варьирует.

Трехлетние круглогодичные исследования мейобентоса в открытом побережье Рыбинского водохранилища позволили проанализировать способность организмов выживать в условиях осенне-зимнего осушения и промерзания грунта (Гусаков, 2007б). Наряду с другими представителями сообщества в эти периоды в пробах в жизнеспособном состоянии зарегистрированы и все описанные виды тихоходок. Максимальные сроки после осушения и промерзания дна, когда в размороженных пробах были обнаружены живые особи, составили для *I. granulifer* 7, а *D. selenicus* и *P. megalonyx* — 11 недель. Кроме того, тихоходки в зимний период были встречены нами вместе с другими организмами мейобентоса в толще грунта (в слое до 20 см) ниже точки промерзания.

Иваньковское водохранилище. В литоральной зоне водоема встречены отдельные экземпляры *P. megalonyx* и *I. granulifer*, в профундали — только последний вид. Время проведения работ (июль) пришлось на период спада плотности группы, как следует из представленных выше наблюдений в расположенном рядом Рыбинском водохранилище. Понятно, что в данных обстоятельствах получены лишь самые поверхностные представления о составе и обилии тихоходок в Иваньковском водохранилище. Данный пример иллюстрирует ограниченность одноразовых съемок (проведенных, к тому же, в неподходящий сезон) при исследовании тихоходок.

Горьковское водохранилище. На русловых станциях речного плеса водохранилища тихоходки были редки и малочисленны. В разные сезоны в отдельных точках здесь встречены только единичные особи *P. megalonyx* и *I. granulifer*. Последний в небольшом количестве изредка попадался и в побережье плеса. *P. megalonyx* в литорали обнаружен на всех станциях весной и летом

1992 г. и в 50% случаев осенью 1995 г. Плотность его популяции была наибольшей в мае 1992 г. Почти на половине станций она составляла 6,0–10,0 тыс. экз./м², а на одной были зафиксированы рекордные для отдельного вида тихоходок во всем исследованном материале значения численности и биомассы: 225,7 тыс. экз./м² и 3,5 г/м², что соответствовало 37 и 23% от интегральных показателей всего мейобентоса в данной точке (Гусаков, 2005). В большом количестве были найдены и самцы, и самки с яйцами, что свидетельствует о проходящей фазе размножения. К июлю 1992 г. численность *P. megalonyx* в пробах заметно снизилась: лишь на одной из станций она составила около 8,0 тыс. экз./м², а на остальных не превышала 3,0 тыс. экз./м². Осенью 1995 г. вид встречался в незначительном количестве. Таким образом, в Горьковском водохранилище у *P. megalonyx* прослеживалась та же динамика сезонных изменений обилия, как и в Рыбинском.

Реже и в меньшем количестве, чем предыдущий вид, в литорали речного плеса водохранилища попадался *D. selenicus*. Он полностью отсутствовал здесь летом 1992 г. и обнаружен (с максимальной плотностью в 2,6 тыс. экз./м²) только на трети станций осенью 1995 г. Наибольшее количество *D. selenicus* (28,1 тыс. экз./м²) было также зарегистрировано в мае 1992 г. и в той же точке, что и у *P. megalonyx*. Вместе эти два вида составили 42% от общей численности и 26% от общей биомассы мейобентоса (253,8 тыс. экз./м² и 3,9 г/м²). Подобные количественные показатели тардиград (группы в целом) ранее не отмечались нами ни в одном водоеме (не только в пределах рассматриваемого региона).

В заливах-охладителях Костромской ГРЭС было зафиксировано два вида тихоходок — те же *P. megalonyx* и *D. selenicus*. Весной они найдены на половине станций. Максимальная численность равнялась 31,1 и 15,9 тыс. экз./м² соответственно (до 9% от общей численности мейобентоса). К лету, как и в речном плесе водохранилища, их количество существенно снижалось. В про-

бах присутствовали, как правило, отдельные особи, а *D. selenicus* был найден всего в двух точках.

Весной температура воды в заливах-охладителях ГРЭС была примерно вдвое выше по сравнению с речным плесом (13–16°C против 7,5–8,5°C), но на основе имеющегося материала мы не беремся анализировать влияние повышенных температур на тардиград. Очевидно, что для этого нужны более подробные исследования. На первый взгляд, для встречаемости тихоходок в определенных точках заливов, как и для большинства других представителей донной мейофауны, большее значение имеет характер биотопа (в частности — тип донных отложений) (Гусаков, 2005), чем различия в температуре. Последние по понятным причинам могут вызывать фенологический сдвиг фаз жизненного цикла в зоне подогрева по сравнению с естественными условиями, но для тардиграда это проследить не удалось.

В материале из третьего обследованного участка водохранилища — Костромского разлива — тихоходки фактически отсутствовали. Только на одной из станций весной найдена одна особь *D. selenicus*. Малое число проб из данной части акватории и проведение работ только за пределами прибрежной зоны — основные, на наш взгляд, причины такого положения дел.

р. Которосль. За исключением *P. megalonyx*, встреченные в реке тихоходки (см. табл. 1) обнаружены на одной–двух станциях в тот или иной сезон в количестве единичных экземпляров. *P. megalonyx* отсутствовал на участках с ярко выраженной проточностью. Его находки были сосредоточены, главным образом, в точках, расположенных в предустьевой области в черте г. Ярославля. Данный отрезок реки по результатам комплексной оценки признан одним из самых загрязненных, в том числе и по качеству донных отложений (Виноградов и др., 2001а). В целом, именно этот вид весь год определял интегральные количественные показатели группы (до 90%), хотя его обилие в большинстве случаев также было невысоким.

Максимальные показатели во все три сезона были отмечены в районе слияния р. Которосли с Волгой: весной — 1,6; летом — 14,4; осенью — 101,4 тыс. экз./м². В последних двух случаях это составило соответственно 16 и 38% от общей численности организмов мейобентоса. Подчеркнем, что весной грунт на станции (сильно заиленный глинистый песок) обладал характерным запахом сероводорода, и в нем явно присутствовали нефтепродукты. *P. megalonyx* был единственным встреченным здесь видом тихоходок. Увеличение плотности популяции вида от весны к осени (что полностью противоположно динамике, наблюдавшейся в Рыбинском и Горьковском водохранилищах) прослеживалось только в данной точке. Из-за его малочисленности на других станциях трудно судить, является ли это закономерностью для реки или случайным фактом.

р. Ока. Единственный вид тардиград — *P. megalonyx* (см. табл. 1) — обнаружен в реке на одной из станций в русловой зоне (отдельные экземпляры) и одной из станций в прибрежье (5,6 тыс. экз./м²). Как и в случае с Ивановским водохранилищем, малочисленность представителей группы в р. Оке является, скорее всего, следствием сбора материала во время сезонного спада их обилия в водоемах региона.

Озера Дарвинского заповедника. Тихоходки найдены в трех озерах из восьми исследованных (Гусаков, 2000). Все виды (см. табл. 1) встречены только в каком-либо одном биотопе: в центре мезотрофного кислотного светловодного о. Змеино на мягком торфянистом иле — отдельные неидентифицированные особи сем. Nypsiidae и *Isohypsiobius annulatus* (Murray, 1905) (9,6 тыс. экз./м²); в прибрежье дистрофного кислотного темноводного о. Дубровского на торфе с грубыми растительными остатками — *P. megalonyx* (единично); во мху подтопленной береговой зоны о. Змеино — *Macrobiosus* sp. (36,4 тыс. экз./м³); в береговом мху олиготрофного кислотного светловодного о. Мотыкино — *Murrayon hastatus* (Murray, 1907) (12,6 тыс. экз./м³) и *Thulinia ruffoi* Bertolani,

1981 (4,2 тыс. экз./м³). Из всех обнаруженных видов только *I. annulatus* играл заметную роль в донной мейофауне (74% от суммарного количества), но связано это с ее общей малочисленностью в центре о. Змеиного (Гусаков, 2000). Отметим, что у дна здесь почти полностью отсутствовал кислород (<1 мг/л).

Карстовые озера Владимирской области. Тардиграды присутствовали во всех исследованных озерах (Корнева и др., 2004). В профундальной зоне они были представлены слабо и только в некоторых водоемах. В мезотрофном нейтральном олигогузмозном о. Санхар в области средних глубин (~4 м) в сентябре в количестве 5,9 тыс. экз./м² найден *I. granulifer*. В таком же по статусу о. Кщара в июле и в олиго-мезотрофном олигоацидном мезогузмозном о. Большие Гаравы в сентябре на близких к предельным для данных водоемов глубинах (~7–12 м) обнаружены отдельные экземпляры *D. selenicus* и *I. baldii* (в первом), и *Macrobiotus* sp. (во втором).

В прибрежье большинства озер тихоходки встречались во все сезоны. Наиболее редко представители группы были в эвтрофном нейтральном олигогузмозном о. Юхор и эвтрофном олигоацидном полигузмозном о. Поридово. В них найдены только единичные особи *I. annulatus* в летний период. Данный вид, также лишь единично, попадался и в литоральных пробах из уже упоминавшегося о. Большие Гаравы и мезотрофного олигоацидного олигогузмозного о. Малые Гаравы. В первом озере в небольшом количестве обнаружен еще и другой представитель рода — *I. granulifer*. Максимальная же численность этой тихоходки отмечена на мелководье озер Санхар и Кщара. В о. Санхар она уменьшалась от 14,4 тыс. экз./м² в начале июня до нескольких сотен в сентябре, в о. Кщара — равнялась 10,4–25,2 тыс. экз./м² с минимумом в июне и максимумом в июле. В отдельные сезоны в прибрежье озер Санхар и Кщара были встречены также *D. selenicus* и *Macrobiotus* sp. (в первом) и *P. megalonyx*, *I. baldii* и *Th. ruffoi* (во втором). Только пос-

ледний вид достигал заметной численности — 8,1 тыс. экз./м² (в сентябре), обилие других все время было небольшим. Кроме того, *Th. ruffoi* был постоянным и более многочисленным по сравнению с *I. annulatus* и *I. granulifer* компонентом литорали озер Большие и Малые Гаравы и сходного по типу с последним о. Светленького. В первом в июне и июле плотность популяции *Th. ruffoi* равнялась соответственно 10,4 и 50,3 тыс. экз./м² (это наибольший показатель для отдельного вида тардиград в рассматриваемой группе озер), в сентябре была незначительной, во втором во все сезоны была близка к 10,0 тыс. экз./м², в третьем была максимальной в июне (20,4 тыс. экз./м²), уменьшаясь к осени до ~2,0 тыс. экз./м². Параллельно с *Th. ruffoi* на мелководье последних трех указанных озер отмечены представители р. *Macrobiotus*. Максимальное их количество (8,9 тыс. экз./м²) зафиксировано осенью в о. Большие Гаравы.

Как видим, в рассмотренной группе озер наиболее богато в таксономическом отношении тихоходки были представлены в о. Кщара и Большие Гаравы — 5 и 4 вида соответственно. Относительная роль тардиград в донной мейофауне была невелика даже в литоральной зоне озер, где их количество достигало заметных величин, что обуславливалось еще более высокими величинами численности других представителей сообщества (Корнева и др., 2004). Лишь в июле в о. Большие и Малые Гаравы благодаря высокой плотности популяции *Th. ruffoi* тихоходки составляли 11–12% от суммарного для мейобентоса показателя. В сезонном аспекте для самых массовых видов (*I. granulifer* и *Th. ruffoi*) прослеживалось характерное для тардиград из многих других водоемов региона снижение обилия к осени, по сравнению с предыдущими исследованными периодами (начало, середина лета).

Обсуждение

В наиболее полном на настоящий момент обзоре фауны Tardigrada для европей-

ской части России в наземных и водных биотопах отмечается более 120 видов (Biserov, 1991). Непосредственно для различных водоемов бассейна Верхней Волги в этом и других источниках указано 16 видов (Бисеров, 1983, 1988; Biserov, 1991; Авдонина, 2004). Следует подчеркнуть, что в работе Biserov (1991) еще около 50 представителей группы характеризуются как имеющие повсеместное распространение или встречающиеся в пределах административных областей рассматриваемой территории, но биотопы, где они обнаружены, не конкретизируются, поэтому затруднительно судить, были они найдены в пределах водоемов или нет. Обнаруженные в нашем материале *I. annulatus*, *I. baldii*, *I. tetradactyloides* и *M. hastatus* (см. табл. 1) не упоминаются для водоемов исследованного района, но фигурируют в качестве компонента гидрофауны других областей России (Бисеров, 1988; Biserov, 1991, 1999; Туманов, 1997 и др.).

Суммируя все данные, можно констатировать, что в водоемах бассейна Верхней Волги к настоящему времени определенно зарегистрирован 21 вид тардиград. Помимо девяти представленных в табл. 1, это *Dactylobiotus dispar* (Murray, 1907) (в пределах региона найден в Рыбинском водохранилище, прудах и озерах Ярославской области), *Hypsibius convergens* (Urbanowicz, 1925) (Учинское и Рыбинское водохранилища, водоемы окрестностей пос. Борок), *Isohypsibius prosostomus* Thulin, 1928 (карстовые озера Владимирской области), *Macrobiotus* gr. *harmsworthi* (Murray, 1907) (карстовые озера Владимирской области), *Macrobiotus* gr. *hufelandi* Schultze, 1834 (карстовые озера Владимирской области), *Macrobiotus richtersi* Murray, 1911 (Учинское водохранилище, временный водоем у пос. Борок), *Murrayon pullari* (Murray, 1907) (Рыбинское водохранилище), *Murrayon ovoglabellus* (Biserov, 1988) (небольшой заболоченный лесной водоем у пос. Борок), *Pseudobiotus augusti* (Murray, 1907) (Рыбинское водохранилище), *Thulinia stephaniae* (Pilato, 1974) (Рыбинское водохранилище), *Diphascos spitzbergense*

Richters, 1903 (Учинское водохранилище) и *Doryphoribius macrodon* Binda, Pilato et Dastych, 1980 (пруду пос. Борок) (Бисеров, 1988; Biserov, 1991; Авдонина, 2004).

Среди всех рассмотренных водоемов максимальное разнообразие тардиград (11 видов) отмечено в Рыбинском водохранилище. Кроме указанных выше и приведенных в табл. 1 видов здесь были обнаружены *Hypsibius dujardini* (Dojere, 1840) и *Th. ruffoi* (Бисеров, 1988). Вполне очевидно, что такое «лидерство» водохранилища связано с тем, что к текущему моменту именно здесь были проведены самые подробные исследования как тихоходок, так и донной мейофауны в целом (Бисеров, 1988 и др., Гусаков, 2007б). Нет никаких оснований сомневаться, что и в этом, и в других водоемах региона при дальнейших работах будут выявлены новые виды, так как многие представители группы отличаются широким распространением. Так, большинство из указанных для водоемов Верхней Волги тардиград относятся к космополитам или обнаружены почти во всех частях света, пять — *D. selenicus*, *I. baldii*, *M. ovoglabellus*, *Th. ruffoi* и *Th. stephaniae* — пока только в Европе и бывшем СССР (McInnes, 1994). «Редкость» последних видов, впрочем, вполне может быть следствием общей слабой изученности пресноводных тихоходок (Бисеров, 1988). Согласно самым новым сводкам, состав пресноводной и наземной фауны тардиград России наиболее близок к таковому Северной Америки и Европы, в несколько меньшей степени — Африки, Азии, Южной Америки (McInnes, Pugh, 2007). Небольшой процент эндемизма во многих регионах еще раз указывает на наличие среди Tardigrada внушительного количества видов с обширным ареалом.

Помимо широкого географического распределения многие представители группы способны, очевидно, занимать и значительный спектр биотопов в пределах каждой области. Для пресноводных видов это выражается в заселении различных по типологии водоемов, внутри которых они осваивают

разнообразные по глубине, грунтовому комплексу и другим условиям места обитания. Способность тихоходок переносить существенные колебания ряда факторов среды отмечалась, к примеру, для бассейна Днестра (Ковальчук, 1987). Для верхневолжского бассейна можно выделить, по крайней мере, три вида с высокой вероятностью обнаружения в большинстве участков всевозможных водоемов — *P. megalonyx*, *D. selenicus*, *I. granulifer*. Первый считается самой обычной пресноводной тихоходкой и, вероятно, космополитом (Бисеров, 1988; McInnes, 1994). Нами он встречен во всех реках, водохранилищах и группах озер вне зависимости от объема исследованного материала (см. табл. 1), что определенно указывает на его массовость и широкое распространение в регионе. Тем не менее, *P. megalonyx* не везде одинаково типичен и многочислен. Так, в обеих группах озер он обнаружен только по одному разу в прибрежье одного из водоемов, хотя и в совершенно различных условиях — в дистрофном кислотном темноводном озере в Дарвинском заповеднике и в мезотрофном нейтральном олигогумозном озере во Владимирской области. Если для озер Дарвинского заповедника это может быть объяснено небольшим количеством исследованного материала, собранного, к тому же, в период сезонного спада численности, то карстовые озера были изучены более тщательно и в разные сезоны. Из материалов по р. Которосли и русловой части речного плеса Горьковского водохранилища вытекает, что *P. megalonyx* избегает участков с повышенной гидродинамической нагрузкой на дно (с ясно выраженным течением). В то же время, в Рыбинском водохранилище он нормально существует в открытом прибрежье при интенсивном волновом воздействии. В качестве излюбленных субстратов тардиград указываются водная растительность (McFatter et al., 2007), растительные остатки (Гагарин, Чиркова, 1975), крупный заиленный песок (Бисеров, 1988), заиленная галька (Ковальчук, 1987) и т.д. *P. megalonyx*, исходя из наших данных, обита-

ет на всех типах грунтов — от песков до торфа, встречаясь, как подчеркивалось, и на сильно загрязненных участках. Трудно судить о его предпочтениях в отношении грунта, так как соизмеримой степени количественного развития вид достигал и на чистых песках мелководья, и на илах профундали.

Распространение *D. selenicus* не так широко, как у предыдущего вида (Biserov, 1991; McInnes, 1994 и др.), но по своей экологии, как вытекает из результатов наших наблюдений, они довольно похожи. В водоемах Верхней Волги *D. selenicus* обычно встречается параллельно с *P. megalonyx* в одних и тех же пробах, однако в меньшем количестве. Возможно, именно более низкая плотность популяции приводит к тому, что он не обнаруживается в ряде случаев там, где присутствует *P. megalonyx*. Рассматриваемый вид также отмечался на всех типах донных осадков (кроме торфа и явно загрязненных) и достигал наибольшей численности, как правило, в тех же точках, что и *P. megalonyx*. В наших материалах *D. selenicus* попадался в основном в водохранилищах, в реках и озерах был редок или совсем отсутствовал. В литературе он указан и для рек, и для различных озер — от очень крупных (Ладожское озеро) до сравнительно небольших (озера Карелии) (Biserov, 1991; Туманов, 1997 и др.). Вполне очевидно, что биология вида изучена еще недостаточно и в дальнейшем будет уточняться.

Третий из наиболее массовых видов в исследованных водоемах — *I. granulifer* — характеризуется почти всеветным распространением (Biserov, 1991; McInnes, 1994). В Рыбинском водохранилище он, в отличие от *P. megalonyx* и *D. selenicus*, встречался преимущественно в профундальных биотопах. В то же время, в нейтральных карстовых озерах *I. granulifer* в максимальных количествах обнаружен в песчаном прибрежье. Возможно, лимитирующую роль здесь играет наличие температурной и кислородной стратификации в глубоководной зоне озер, чего нет в водохранилище. Сравнительная же малочисленность вида на лито-

ральных станциях водохранилища может быть следствием такой специфики данного биотопа, как постоянное волновое воздействие в период открытой воды и осушение и замерзание дна в зимний период. Можно предположить, что *I. granulifer* более чувствителен к данным факторам, чем *P. megalonyx* и *D. selenicus*. Подобно *P. megalonyx*, *I. granulifer* отмечен нами на всех типах грунта (исключая загрязненные), а сопоставимо высокая плотность его популяции — и на серых илах, и на песках.

В дополнение заметим, что некоторые более редкие в нашем материале виды Tardigrada были обнаружены в значительно различающихся условиях, что косвенно свидетельствует о возможности их обитания и в «промежуточных диапазонах» данных условий. К примеру, *I. annulatus* зарегистрирован в обеих группах озер на мягких торфянистых илах кислотных мезотрофных водоемов и на песках эвтрофных нейтральных, что свидетельствует о его высокой экологической пластичности. Недаром он фактически является космополитом (McInnes, 1994). *Th. ruffoi* тоже был представлен и в кислотных условиях во мхах, и на чистых песках нейтральных озер, обнаружен в р. Которосли. Вид известен из Италии, Турции, в России — из Рыбинского водохранилища, Ладоги, озер Карелии и Ленинградской области, небольших озер возле Нарьян-Мара (Biserov, 1991; McInnes, 1994), зафиксирован даже в Баренцевом море возле Новой Земли (Biserov, 1999). По-видимому, только ограниченный объем исследованного материала не позволил пока выявить более полную картину биотопического распределения тихоходок в водоемах Верхней Волги.

Бесспорно, успешному заселению тардиградами самых разнообразных биотопов всех климатических поясов планеты способствует их чрезвычайная устойчивость (не только в виде яиц, но и во взрослом состоянии) к воздействию экстремальных факторов среды, среди которых для пресноводных видов первостепенное значение имеют обезвоживание, отрицательные температу-

ры, дефицит кислорода. Главными реакциями животных при наступлении неблагоприятных периодов являются инцистирование и переход в состояние покоя (криптобиоз). В зависимости от условий, вызвавших переход тихоходок в состояние покоя, различают ангидробиоз, криобиоз, аноксибиоз и т.д. (Sømme, 1996; Nelson, 2001; Bertolani et al., 2004 и др.). Опираясь на полученные к настоящему времени данные, можно считать, что в естественных условиях представители Tardigrada могут сохранять жизнеспособность в состоянии криптобиоза до 10 лет (Jönsson, Bertolani, 2001). Очевидно также, что это качество в неодинаковой степени проявляется у видов из разных экологических групп. Например, есть опыты, показывающие, что некоторые пресноводные тихоходки менее стойки к воздействию отрицательных температур, чем наземные (Bertolani et al., 2004). С данных позиций практически не изученной, но представляющей несомненный интерес, остается способность Tardigrada заселять периодически осушаемые зоны крупных пресных водоемов с непостоянным уровнем на широте умеренного климата. В литорали Рыбинского водохранилища, где проводили круглогодичные исследования мейобентоса, тихоходки, как отмечалось, были одной из групп, представители которых неизменно обнаруживались в пробах во время осенне-зимнего осушения и промерзания грунта на станциях из-за сработки воды (Гусаков, 2007б). Скорее всего, установленный нами для *I. granulifer*, *D. selenicus* и *P. megalonyx* срок в 7–11 недель — не предельное время их выживания в таких условиях. Взрослые особи первых двух видов были встречены в одной из точек в верхнем оттаявшем слое грунта (~5 см) во время схода льда весной 1993 г. после предшествующей более чем пятимесячной безводной фазы (см. рис. 2). Так как ниже донные осадки были еще промерзшими, а уровень водохранилища пока не успел подняться до этой зоны прибрежья, занос животных с прибывающей водой или их миграцию на поверхность из глубины грунта можно исключить.

Характер многолетней динамики численности тардиград в прибрежье Рыбинского водохранилища дает основание предположить, что продолжительность осенне-зимнего безводного периода не является основным лимитирующим фактором их существования в данной части водоема. Видно (см. рис. 2), что после многолетней осенне-зимней фазы (сезон 1990–1991 гг.) количественные показатели тихоходок в последующий вегетационный период могут быть существенно ниже, чем после длительных интервалов осушения и промерзания (1992, 1993 гг.). Кроме того, обращает на себя внимание значительное сходство динамики численности группы и отдельных видов и на подверженных негативному воздействию сработки уровня литоральных станциях, и в профундали. Следовательно, сезонные и многолетние изменения плотности популяций представленных в точках наблюдений тардиград определяются, по-видимому, не столько локальными условиями существования, сколько какими-то более общими причинами. Возможно, в основе лежат климатические особенности каждого года, влияющие на все стороны жизни водоема и, в конечном счете, на биологию конкретных видов.

Ранее сезонная динамика плотности тардиград в бассейне Верхней Волги изучалась В.И. Бисеровым (1988). По однолетним наблюдениям в небольшом пруду максимальная численность *D. dispar* (79 тыс. экз./м²) регистрировалась вскоре после схода льда при 10°C (в первую декаду мая). Затем она снижалась до 5–8 тыс. экз./м², а с середины июня и уже вплоть до ледостава вид встречался в пробах в незначительном количестве. Подобную же картину (массовое развитие весной и почти полное отсутствие летом) автор наблюдал и для видов из Рыбинского водохранилища, но здесь тихоходки продолжали встречаться и подо льдом. Впрочем, подчеркивается, что при отсутствии заморозов в это время они живут и в мелких водоемах. По мнению исследователя, определяющим количественное развитие группы фактором служит пониженная темпера-

тура воды. У разных видов сезонная динамика может различаться. Данные наших исследований в целом соответствуют описанным наблюдениям, но установлен и ряд отличий, а также получены новые результаты. Во-первых, отметим выявленные существенные колебания плотности тихоходок в водоемах в разные годы (когда отдельные виды могут фактически отсутствовать в пробах там, где были многочисленны в прошлые годы, и наоборот), во-вторых — наличие в ряде случаев нескольких пиков численности в весенне-летний период. Первые вспышки численности могут происходить еще подо льдом при температуре близкой к нулю, последние — в конце июня, когда вода уже прогревается выше 16–17°C. В тех водоемах, где проводились только сезонные съемки, пики обилия тихоходок приходились, обыкновенно, также на весеннее время. Иногда максимальную численность отдельных видов фиксировали в июле (*Th. ruffoi* в карстовых озерах) и даже в октябре (*P. megalonyx* в р. Которосли). Конечно, в последних случаях нельзя исключить фактора случайности, свойственного одноразовым съемкам. По крайней мере, очевидно, что при анализе сезонной динамики *P. megalonyx* в регионе в большей степени можно «доверять» результатам многолетних исследований в Рыбинском водохранилище, которые, к тому же, носили сходный характер на нескольких станциях.

Итак, сравнение полученных к настоящему времени данных по динамике плотности популяций тихоходок в водоемах бассейна Верхней Волги показывает их неоднозначность: на фоне некоторых общих моментов (массовое развитие, по преимуществу, в весеннее время и относительная малочисленность в другие сезоны) наблюдаются и непредсказуемые особенности (значительные колебания обилия из года в год, варьирование количества пиков численности, регистрация наибольшей плотности в ряде случаев летом, осенью). В литературных источниках сведения по сезонной динамике плотности пресноводных тардиград

также немногочисленны и противоречивы (Pennak, 1940; Ковальчук, 1987; Nelson, 2001; McFatter et al., 2007 и др.). В качестве периодов наибольшего количественного развития группы даже в пределах одного климатического пояса указываются разные сезоны — и весна, и лето, и осень, осень и весна одновременно. Есть точка зрения (Nelson, 2001; McFatter et al., 2007 и др.), что такое разногласие вызвано редкостью многолетних исследований динамики обилия Tardigrada в водоемах среди и без того единичных работ по этой теме. Обычно период наблюдений ограничивается только одним годом. Справедливость этого предположения наглядно подтверждается нашими данными. Так, в случае однолетних наблюдений на стандартных станциях в Рыбинском водохранилище в разные годы были бы получены и совершенно разные выводы об общем обилии тихоходок в открытом побережье и профундали водоема, о доминирующих и единично встречающихся видах в каждом из биотопов, о периодах и количестве пиков максимального развития популяций и т.д. (см. рис. 2). Вполне вероятно, что и трехлетние наблюдения не отражают все возможные особенности динамики численности видов.

При рассмотрении количественных показателей тардиград в исследованных водоемах нельзя не обратить внимание еще на один момент — чрезвычайную вариабельность плотности популяций всех видов, проявляющуюся не только в сезонном аспекте, что вполне объяснимо циклами развития животных, но и от места к месту. Складывается впечатление, что животные даже в сходных условиях обитания распределяются очень неравномерно. В одно и то же время (включая и периоды максимального количественного развития) в некоторых точках они могут совсем отсутствовать в пробах или быть представлены небольшим числом экземпляров, в иных достигать десятков и сотен тысяч особей на квадратный метр. Такая агрегированность количественного распределения, по-видимому, характерна для группы, так как отмечается и другими авторами

(Pennak, 1940; Гагарин, Чиркова, 1975 и др.). Понятно, что в различающихся местах обитания это может быть связано с нюансами окружающей среды (Nelson, 2001; Garey et al., 2008 и др.), но в однородных условиях бывает невозможно объяснить этот факт, основываясь на физико-химических параметрах биотопов (Pennak, 1940 и др.). Под этим углом зрения, стоит обратить внимание на данные, свидетельствующие, что поведение тихоходок подобно поведению других малоподвижных представителей донной мейофауны — ветвистоусых рачков р. *Ploustyptus*, живущих своеобразными «семейными группами» (Гагарин, Чиркова, 1975). По наблюдениям авторов, новорожденная молодь *Hypsibius (Isohypsibius) augusti* (Murgaу, 1907) (= *P. megalonyx*; см. примечание к табл. 1) не расселяется далеко от материнских особей. Обычная скорость передвижения тихоходок этого вида составляет всего 1–2 см в сутки, увеличиваясь в 2–3 раза только в случае поиска подходящего субстрата. В благоприятных обстоятельствах (подходящий субстрат, наличие пищи и т.д.) личинки не пытаются рассредоточиться, и расстояние между ними остается небольшим — 2–3 см. Вероятно, именно это и играет дополнительную роль (не исключено, что немаловажную) в формировании агрегированного распределения тихоходок в водоемах, а именно: в результате описанного поведения в относительно стабильных и подходящих для жизнедеятельности местах рано или поздно формируются заметные скопления, увеличивающиеся в еще большей степени в периоды размножения. Совершенно ясно, что длительно существующих стабильных во всех отношениях мест в водоеме очень мало, в связи с чем большие плотности популяций тардиград и отмечаются довольно редко. Чаще «семейные группы» из-за каких-либо деструктивных воздействий (например, гидродинамических, пресса хищников и т.д.) разрушаются на более-менее ранних сроках формирования, поэтому численность Tardigrada и бывает, в основном, сравнительно невысокой.

По всей видимости, именно неравномерность распределения тардиград в водоемах может служить основной причиной того, что их встречаемость в пробах не всегда бывает стопроцентной даже в «благоприятные» сезоны. Безусловно, это отражается и на средних количественных показателях, в результате чего при исследовании мейобентоса тихоходки нечасто оказываются среди лидирующих по численности групп. Тем не менее, на примере водоемов Верхней Волги видно, что в сезонные пики своего развития, а в некоторых случаях и в другое время, Tardigrada могут доминировать в сообществе (Гусаков, 2000, 2005, 2007б и др.), причем не только по «формальному» относительному значению на фоне общей бедности донной мейофауны, но и реально — достигая высоких величин численности и биомассы среди других массовых организмов. Кроме того, дополнительно следует учесть, что полученные нами значения численности и биомассы тихоходок являются еще и заниженными, так как использовавшиеся для промывания проб сита (особенно в первые годы), вне сомнения, вызывали заметно большие потери этих относительно мелких животных, по сравнению с большинством других (как правило, более крупных) представителей сообщества. Выявленные нами рекордные для региона значения плотности популяции отдельного вида тихоходок (*P. megalonux* в Горьковском водохранилище) не являются «уникальными». Соизмеримые величины — 224 тыс. экз./м² и 1,3 г/м² — зафиксированы, в частности, для *P. augusti* в бассейне Днестра (Ковальчук, 1987). В обобщающих сводках по мейобентосу также отмечается, что Tardigrada могут играть ведущую роль в сообществе в пресных водоемах (Giere, 2009), следовательно тихоходок нельзя игнорировать при исследованиях мейобентоса.

Представленные выше рассуждения демонстрируют, что тихоходки оказываются довольно сложной группой для гидробиологических работ не только из-за трудности определения видов, но и в плане получения

надежных количественных данных. Имеют весомое значение и место, и сезон, и годы сбора материала, и общая продолжительность наблюдений. Не исключено, что выводы о малочисленности тардиград в водоемах часто бывают связаны с тем, что пробы отбирались в «неподходящих» точках в «неподходящее» время. По-видимому, при работе с этой группой гидробионтов требуются «своеобразные» подходы. В случае необходимости решения конкретной задачи по изучению биологии Tardigrada в определенных водоемах можно порекомендовать проводить предварительные рекогносцировочные сборы материала в различных биотопах для выяснения мест более-менее концентрированной локализации особей (всей группы или интересующих видов) и уже в таких точках осуществлять подробные исследования. В близких к Верхней Волге районах наилучшим временем для предварительной съемки является май. Весну как наилучшее время для сбора пресноводных тихоходок в Центральной России указывают и другие авторы (Дудичев и др., 1999). При анализе сезонной динамики плотности популяций тихоходок исследования следует проводить в течение нескольких лет, так как по данным одного года маловероятно получение исчерпывающей информации по этому вопросу.

Заключение

В разнообразных водоемах бассейна Верхней Волги к настоящему времени выявлен 21 вид тихоходок. Большинство из них относится к широко распространенным представителям группы. Водоемы изучены неравномерно. В наиболее исследованном Рыбинском водохранилище отмечено 11 видов. Самым распространенным видом тардиград в регионе является *P. megalonux*. Он встречен в большинстве типов исследованных водоемов и биотопов. Несколько менее обычны *I. granulifer*, *D. selenicus* и *Th. ruffoi*.

Названные виды достигают и наибольшей плотности популяций. Максимальные показатели зарегистрированы у *P. megalonux*

в Горьковском водохранилище — 225,7 тыс. экз./м² при биомассе 3,5 г/м². В периоды массового развития тихоходки становятся существенным компонентом мейобентоса водоемов бассейна Верхней Волги. В водохранилищах на фоне высокой плотности других организмов они могут составлять свыше 50 и 30% соответственно от общей численности и биомассы сообщества.

Сезонная и многолетняя динамика тардиград (и группы в целом, и отдельных видов) в исследованном регионе носит сложный характер. Как показали наблюдения в Рыбинском водохранилище, в одних и тех же точках в одни годы тихоходки могут почти полностью отсутствовать в пробах, в другие — достигать высоких показателей. Максимальное развитие отмечается в конце гидрологической зимы — начале гидрологического лета (середина марта — конец июня). В этот период в разные годы у видов может регистрироваться 1–3 пикообразных подъема численности с последующим таким же быстрым ее уменьшением. Максимальный пик наблюдается, как правило, в мае при температуре ~12–15°C, иногда — несколько раньше или позже. С июля по апрель следующего года тихоходки в пробах встречаются в небольшом количестве или отсутствуют. Отмечено высокое сходство динамики численности группы и отдельных видов в совершенно различных биотопах — и в профундали водохранилища, и в осушаемой и промерзающей в результате осенне-зимней сработки уровня литорали. Вероятно, колебания численности тардиград в большей степени определяются не локальными условиями существования, а климатическими факторами. Наблюдения в прибрежье показали, что *P. megalonyx*, *D. selenicus* и *I. granulifer* в осушенном и промерзшем грунте во взрослом состоянии сохраняют жизнеспособность в течение 7–11 недель. Косвенные данные свидетельствуют, что это не предельное время их выживания в таких условиях.

Тихоходкам, по-видимому, свойственно агрегированное распределение в биотопах. Даже в периоды максимального развития в

сходных условиях плотность популяций отдельных видов (соответственно и группы в целом) различается на порядки — от нескольких сотен до сотен тысяч особей на квадратный метр. В формировании скопленной немаловажную роль, вероятно, играет малоподвижность тардиград и связанные с этим особенности поведения — новорожденная молодежь, как отмечается в некоторых исследованиях, в благоприятных условиях остается вблизи материнских особей.

Значительные колебания количественных показателей тихоходок по годам, сезонам, биотопам и «внутри» сходных биотопов требуют определенных подходов при изучении их экологии, распространения и динамики плотности популяций в водоемах. Одноразовые съемки или однолетние наблюдения за сезонными изменениями количественных характеристик могут привести к ошибочным выводам об обилии и его динамике у конкретных видов и группы в целом. Для получения надежных данных необходимы многолетние исследования.

Благодарности

Встречаясь с тихоходками при изучении мейобентоса, всегда с глубокой благодарностью вспоминаю Владимира Ивановича Бисерова, обучившего меня основам работы с этой сложной таксономической группой, с пониманием относившегося к моим затруднениям и никогда не отказывавшего в консультациях и помощи по определению видов, в том числе и из представленного в настоящей статье материала.

Литература

- Авдонина А.М. 2004. Тихоходки (Tardigrada) Окско-Волжского междуречья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок. 22 с.
- Бисеров В.И. 1983. Тихоходки (Tardigrada) Ярославской области // Зоологический журнал. Т.62. №2. С.296–299.
- Бисеров В.И. 1988. Пресноводные тихоходки некоторых районов СССР // Зоологический журнал. Т.67. №12. С.1798–1811.

- Бисеров В.И. 1989. Определительная таблица пресноводных тихоходок СССР // Зоологический журнал. Т.68. №6. С.56–65.
- Буторин Н.В., Мордухай-Болтовской Ф.Д. (ред.). 1978. Волга и ее жизнь. Л.: Наука. 348 с.
- Буторин Н.В., Экзерцев В.А. (ред.). 1978. Ивановское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука. 304 с.
- Виноградов Г.А., Березина Н.А., Лаптева Н.А. 2001а. Разработка региональной классификации качества донных отложений в бассейне р. Которосль // А.И. Копылов (ред.). Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. С.221–230.
- Виноградов Г.А., Жариков Г.П., Березина Н.А., Лаптева Н.А., Клайн Н.П., Курбатова С.А., Маврин А.С. 2001б. Разработка региональной классификации качества вод на основе мониторинга р. Которосль // А.И. Копылов (ред.). Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. С.210–221.
- Гагарин В.Г., Чиркова З.Н. 1975. О поведении *Hypsibius (Isohypsibius) augusti* (J. Murr.) (Tardigrada) // Ф.Д. Мордухай-Болтовской (ред.). Поведение водных беспозвоночных. Материалы II Всес. симпозиума в Борке, окт. 1975. Борок. С.14–17.
- Гусаков В.А. 2000. Мейобентос озер Дарвинского государственного заповедника // Биология внутренних вод. №2. С.94–105.
- Гусаков В.А. 2005. Мейобентос Горьковского водохранилища // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С.98–141.
- Гусаков В.А. 2007а. Мейобентос реки Оки // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С.76–106.
- Гусаков В.А. 2007б. Мейобентос Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество научных изданий КМК. 155 с.
- Дудичев А.Л., Бисеров В.И., Голубев А.И. 1999. Тихоходки Татарстана. Методическое пособие по сбору и определению. Казань: УНИПРЕСС. 37 с.
- Ковальчук Н.Е. 1987. К фауне и экологии тихоходок (Tardigrada) водоемов бассейна Днестра // Зоологический журнал. Т.66. №2. С.298–301.
- Корнева Л.Г., Гусаков В.А., Гусев Е.С., Жгарева Н.Н., Крылов А.В., Павлов Д.Ф., Романенко А.В. 2004. Экологическая характеристика слабоминерализованных карстовых озер Центральной России (Владимирская область) // Известия Самарского научного центра РАН. Вып.3. С.171–181.
- Курашов Е.А. 1994. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. СПб: Алга-Фонд. 224 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. (ред.). 1975. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. 240 с.
- Туманов Д.В. 1997. Тихоходки в бентосных сообществах пресноводных водоемов северо-запада России // Труды Зоологического института РАН. Т.72. С.330–333.
- Bertolani R. 1982. Tardigradi (Tardigrada) // Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne Italiane. Vol.15. 104 p.
- Bertolani R., Guidetti R., Jönsson K.I., Altiero T., Boschini D., Rebecchi L. 2004. Experiences with dormancy in tardigrades // Journal of Limnology. Vol.63. Suppl.1. P.16–25.
- Biserov V.I. 1991. An annotated list of Tardigrada from European Russia // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. Vol.118. P.193–216.
- Biserov V.I. 1999. A review of the Tardigrada from Novaya Zemlya, with descriptions of three new species, and an evaluation of the environment in this region // Zoologischer Anzeiger. Vol.238. P.169–182.
- Garey J.R., McInnes S.J., Nichols P.B. 2008. Global diversity of tardigrades (Tardigrada) in freshwater // Hydrobiologia. Vol.595. P.101–106.
- Giere O. 2009. Meiobenthology. The microscopic motile fauna of aquatic sediments. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 527 p.
- Jönsson K.I., Bertolani R. 2001. Facts and fiction about long-term survival in tardigrades // Journal of Zoology. Vol.255. P.121–123.
- McFatter M.M., Meyer H.A., Hinton J.G. 2007. Nearctic freshwater tardigrades: a review // Journal of Limnology. Vol.66. Suppl.1. P.84–89.
- McInnes S.J. 1994. Zoogeographic distribution of terrestrial/freshwater tardigrades from current literature // Journal of Natural History. Vol.28. No.2. P.257–352.
- McInnes S.J., Pugh P.J.A. 2007. An attempt to revisit the global biogeography of limno-terrestrial Tardigrada // Journal of Limnology. Vol.66. Suppl.1. P.90–96.
- Nelson D.R. 2001. Tardigrada // J.H. Thorp, A.P. Covich (eds.). Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo: Academic Press. P.527–550.
- Nelson D.R. 2002. Current status of the Tardigrada: Evolution and ecology // Integrative and Comparative Biology. Vol.42. No.3. P.652–659.
- Pennak R.W. 1940. Ecology of the microscopic metazoa inhabiting the sandy beaches of some Wisconsin lakes // Ecological Monographs. Vol.10. No.4. P.537–615.
- Somme L. 1996. Anhydrobiosis and cold tolerance in tardigrades // European Journal of Entomology. Vol.93. P.349–357.
- Williams D.D., Williams N.E. 1974. A counterstaining technique for use in sorting benthic samples // Limnology and Oceanography. Vol.19. No.1. P.152–154.