

УДК 574.2:595.371(571.54:55:285)

ЭКОЛОГИЯ *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) В ВОДОЕМАХ ЗАБАЙКАЛЬЯ

© 2007 г. Д. В. Матафонов

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

E-mail: dimataf@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.04.2006 г.

На примере озер Халанда, Байн-Цаган, Арахлей, Зун-Торей и Байн-Булак обобщены результаты изучения экологии *Gammarus lacustris* Sars, 1863 в водоемах Забайкалья. Показано влияние основных факторов среды на особенности пространственного распределения особей *G. lacustris*, их линейные размеры, темпы роста, сроки достижения половозрелости и количество воспроизводимых генераций. Дана оценка положению *G. lacustris* в экосистеме исследованных водоемов и рассмотрено адаптивное значение выявленных жизненных стратегий.

Озерный бокоплав *Gammarus lacustris* Sars, 1863 является одним из модельных видов, на примере которого решаются многие фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. К настоящему времени накоплено значительное количество публикаций об этом виде (Бекман, 1954; Hynes, 1955; Стройкина, 1957; Okland, 1969; Сарвино, 1980; Сафронов, 1993; Yemeljanova *et al.*, 2002; Vainio, Vainola, 2003). В последние годы появились работы, в которых сообщается о вытеснении *G. lacustris* видами-вселенцами (Панов, 1994; Березина, 2004), что привело к необходимости глубокого анализа факторов его пространственного распределения и многолетней динамики численности в водоемах их совместного обитания.

На примере популяций *G. lacustris* и байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* Stebbing, 1899 оз. Арахлей (бассейн оз. Байкал) нами впервые были рассмотрены факторы сосуществования *G. lacustris* с видом-вселенцем *G. fasciatus* (Матафонов, 2003; Матафонов и др., 2005а). Дальнейшее специальное изучение экологии *G. lacustris* выявило многообразие жизненных стратегий, реализуемых этим видом в водоемах Забайкалья. В данной работе полученные материалы впервые обобщаются.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы зообентоса были собраны нами в водоемах Забайкалья (рис. 1) с 1996 по 2004 г. Методика сбора проб амфипод на оз. Арахлей описана ранее (Матафонов, 2003; Матафонов и др., 2005а, б). Сбор количественных проб на озерах Байн-Цаган, Байн-Булак, Барун-Торей, Зун-Торей и протоке, соединяющей озера Зун-Турей и Барун-

Торей, производился дночерпателем Петерсена ($S = 0.025 \text{ м}^2$) в двух повторностях по стандартной методике (Методические рекомендации..., 1984), на оз. Халанда был проведена визуальная оценка структуры донных сообществ из проб, собранных на разных глубинах. Пробы на изучение структуры популяции *G. lacustris* собирали сачком в прибрежье до глубин 0.5–0.6 м (на озерах Байн-Цаган, Халанда, Зун-Торей и в его протоке), промывкой и осмотром грунта из зоны уреза (на оз. Байн-Булак) и тралением толщи воды (оз. Байн-Цаган). Вследствие малых различий между выборками, данные по структуре популяции *G. lacustris* из оз. Зун-Торей (северное побережье) и его протоки были объединены и представлены как данные по оз. Зун-Торей.

Байн-Булак, Байн-Цаган и Халанда – это небольшие минерализованные озера (табл. 1), располагаются в пределах Улдза-Торейской равнины (Байн-Булак и Байн-Цаган) и Верхнеамурского среднегорья (Халанда) (Атлас..., 1997). Грунты в основном илистые. Вследствие низкого уровня воды и неблагоприятного газового режима в оз. Халанда в 2004 г. наблюдалось отсутствие рыбы.

Зун-Торей и Барун-Торей – самые крупные по площади озера, расположенные на территории Юго-Восточного Забайкалья в пределах Улдза-Торейской равнины (табл. 1) (Атлас..., 1997). Вследствие колебаний уровня их размеры могут значительно изменяться, определяя изменение минерализации вод. Грунты, белые от высокого содержания солей, в прибрежье преимущественно песчаные. Галечные грунты были отмечены лишь в протоке, соединяющей озера; плохо окатанная галька – у северного берега оз. Зун-Торей. Из-за низкой прозрачности воды высшая водная

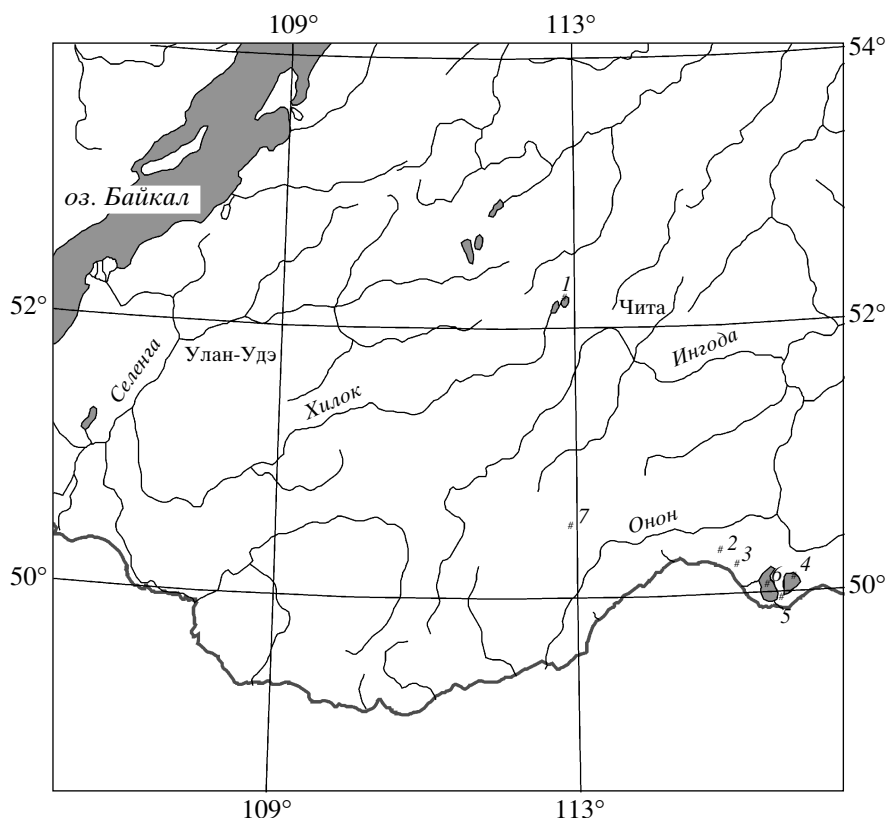


Рис. 1. Карта района исследований. Места отбора проб: 1 – оз. Арахлей; 2 – оз. Баин-Цаган; 3 – оз. Баин-Булак; 4 – оз. Зун-Торей, северное побережье; 5 – протока, соединяющая озера Зун-Торей и Барун-Торей; 6 – оз. Барун-Торей; 7 – оз. Халанда.

растительность развита слабо и только до глубин не более 0.5 м.

Оз. Арахлей – крупное слабоминерализованное озеро с широкой полосой песчаного мелководья и

зарослями водной растительности, простирающимися от уреза до глубин 6 м (табл. 1). Располагается в пределах Яблоново-Черского среднегорья (Атлас ..., 1997).

Таблица 1. Характеристика исследованных озер*

Показатель	Арахлей	Зун-Торей	Барун-Торей	Баин-Булак	Баин-Цаган	Халанда
Бассейн	оз. Байкал	Бессточный				р. Амур
Высота над уровнем моря, м	965.3	596.0	596.2	663.5	652.2	740.0
Площадь, км ²	58.5	300	580	0.5	0.5	0.3
Глубина, м	16.3	5.5	3.0	6.0	10.2	4
Минерализация, г/л	0.18	3.5–25		5.2	3.5	–
Температура воды, °С**	21/18***	21	21	18	19	23
Σt, °С	1862	2340	2400	2260	2262	–
Природная зона	Таежная	Степная			Лесостепная	

Примечание. Σt – сумма эффективных температур; “–” – данные отсутствуют.

* Атлас ..., 1997; Стрижова, Орлик, 1991; Клишко, 2001; собственные данные.

** В период исследований.

*** Над чертой – 11.08.2000 г., под чертой – 9.08.2004 г.

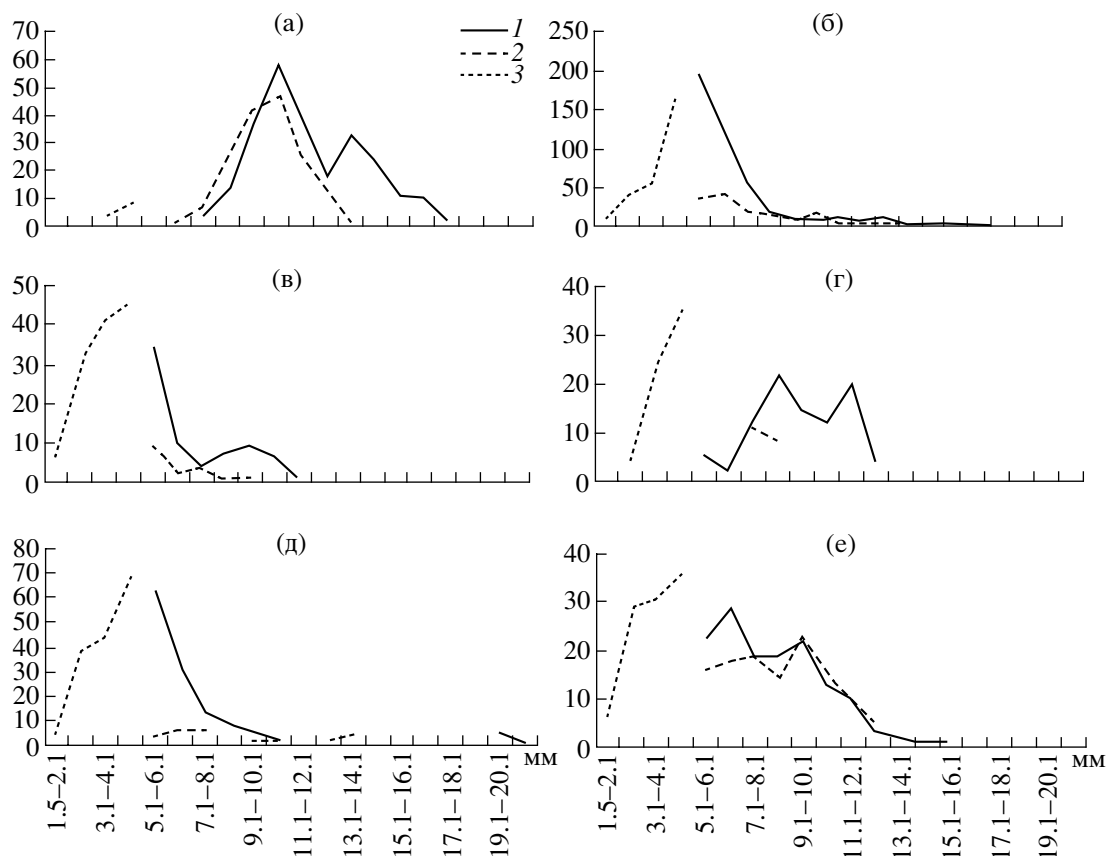


Рис. 2. Размерная структура популяции *Gammarus lacustris*: а – оз. Халанда, б – оз. Байн-Цаган, в – оз. Арахлей (август, 2000 г.), г – оз. Арахлей (август, 2004 г.), д – оз. Зун-Торей, е – оз. Байн-Булак; 1 – самцы, 2 – самки, 3 – молодое поколение.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В оз. Халанда *G. lacustris* был отмечен преимущественно в прибрежье на песчаных грунтах, в том числе в зарослях рдеста. В популяции *G. lacustris* оз. Халанда 12 июля 2004 г. можно было выделить две основные группы особей (рис. 2а): 10–11 мм (больше) и 13–14 мм (меньше). За период развития 1000–1100 градусо-сут *G. lacustris* достигает размеров 7.6 ± 0.24 мм (от 5.8 до 8.9 мм), поэтому в оз. Халанда основное влияние на средний размер амфипод в этот период оказывало уже более старшее молодое поколение (табл. 2; рис. 2а). Его первые когорты появились, наиболее вероятно, еще в первых числах мая. В то же время отсутствие рачков с наименьшими размерами в структуре молодого поколения в июле на фоне низкой доли особей перезимовавшей генерации свидетельствовало о завершении периода размножения родительского поколения и общей низкой репродуктивной активности популяции. Это подтверждало и нахождение только одного экземпляра яйценосной самки (длина 12.5 мм), еще одна имела опущенные оостегиты (длина 11.2 мм). Следовательно, в оз. Халанда *G. lacustris* способен завершить свой жизненный цикл в течение года, а, при-

нимая во внимание размеры самок нового поколения в июле, то в течение вегетационного сезона дать две генерации.

Структура сообществ зообентоса оз. Халанда обеднена, ее ядро: личинки комаров-звонцов и *G. lacustris*. В летний период массовый вылет комаров приводит к доминированию в бентоценозах единственного вида – *G. lacustris*. Вследствие отсутствия ихтиофауны в озере, здесь он реализует все свои пищевые стратегии, в том числе конечного звена трофической цепи. Все это свидетельствует о существенной роли *G. lacustris* в экосистеме озера.

В оз. Байн-Цаган *G. lacustris* также является одним из основных компонентов донного сообщества. В прибрежье его численность в августе 2003 г. достигала 6640 экз./м², биомасса – 47 г/м², что к общим показателям зообентоса соответственно составляло 48% и 86%. Хотя на центральных станциях озера в количественных сборах бентоса *G. lacustris* обнаружен не был, тем не менее он ведет пелагический образ жизни и в обилии населяет эту зону озера, что было установлено в результате сбора качественных проб. Необходимо отметить, что оз. Байн-Цаган населено

Таблица 2. Характеристика популяций *Gammarus lacustris* в обследованных водоемах

Озеро	Дата отбора пробы	Число особей в пробе	Длина особи, мм*	Длина яйценосной самки, мм	Жизненный цикл
Арахлей	11.08.2000	209	$\frac{5.0 \pm 0.15}{1.7-11.4}$	9.6	Моновольтинный
	9.08.2004	176	$\frac{7.4 \pm 0.22}{2.2-12.8}$	7.4–9.0	
Зун-Торей**	6–7.08.2003	319	$\frac{5.7 \pm 0.18}{2-20.6}$	11–16	Моно-бивольтинный
Баин-Цаган прибрежье	10.08.2003	767	$\frac{5.8 \pm 0.08}{1.9-18}$	9.2–14.4	То же
пелагиаль	10.08.2003	103	$\frac{9.3 \pm 0.26}{3.3-16}$	9.8–14.6	
Баин-Булак	10.08.2003	363	$\frac{7.0 \pm 0.15}{1.9-15.2}$	10–12.6	Бивольтинный
Халанда	12.07.2004	424	$\frac{10.9 \pm 0.12}{3.4-21.1}$	12.5	То же

* Над чертой – среднее значение и ошибка среднего, под чертой – пределы варьирования.

** Объединенные данные анализа проб из оз. Зун-Торей (северное прибрежье) и его протоки.

чебаком амурским *Leuciscus waleckii* (Dybowski, 1869), что должно было бы ограничивать расселение *G. lacustris*, однако этого здесь не происходит. Полагаем, это связано с обеспеченностью чебака кормовыми ресурсами, прежде всего зоопланктоном (ветвистоусые). Причиной может являться также и то, что *G. lacustris* и *L. waleckii* предпочитают разные глубины. По-видимому, здесь складываются отношения близкие тем, которые наблюдали Trevorrow и Tanaka (1997) в оз. Бива между амфиподой *Jesogammarus annandalei* и хищными видами рыб.

Разные зоны озера различались по преобладающим размерным группам *G. lacustris*. Из данных табл. 2 видно, что пелагиаль в целом населяют более крупные особи. Доля яйценосных самок в пелагиали составляла около 32%, в прибрежье – 8.4%. В целом репродуктивная активность популяции на момент обследования оставалась достаточно высокой. Участие в размножении принимали самки перезимовавших когорт, поскольку длина самок молодого поколения еще не успела превысить 9 мм (табл. 2, рис. 2б). Возможно, они приступают к размножению осенью, так как в оз. Баин-Цаган оно продолжается еще в сентябре и октябре (Клишко, Балущкина, 1991а). Предполагаем, что в этот период в популяции наряду с преобладающим по численности молодым поколением еще могут встречаться особи поздних когорт старшего поколения. В целом, в оз. Баин-Цаган для *G. lacustris* характерен однолетний жизненный

цикл и такая же продолжительность жизни большинства особей. Вполне возможно, термический режим озера позволяет *G. lacustris* дать второе поколение.

В водоемах, в которых усиливается влияние внешних факторов на популяцию (в первую очередь биотических), *G. lacustris* реализует только некоторую часть своих возможностей к расселению: ведет скрытный образ жизни в зарослях погруженной водной растительности, в пелагиали отмечаются единичные особи. Наиболее вероятными факторами, определяющими такое пространственное распределение *G. lacustris* в обследованных водоемах, являются наличие пелагических хищников в составе ихтиофауны и неблагоприятное воздействие волнового влияния. К таким озерам мы относим оз. Арахлей.

Анализ собственных результатов, а также материалов полученных И.М. Шаповаловой в 60–70-х гг. XX в. (Шаповалова, 1973, 1981), позволил установить, что в оз. Арахлей *G. lacustris* в своем пространственном распределении предпочитает зону глубин занятых водной растительностью, однако его распределение по глубинам в пределах этой зоны неравномерно (рис. 3). Обилие *G. lacustris* в озере зависит от степени развития погруженных круглогодично вегетирующих растений, таких как ряска *Lemna trisulca* и *Cladophora aegagropila*. В сообществе *C. aegagropila* были отмечены максимальные значения биомассы и численности бокоплава – 34 г/м² и 7500 экз./м². В зарослях *L. trisulca* числен-

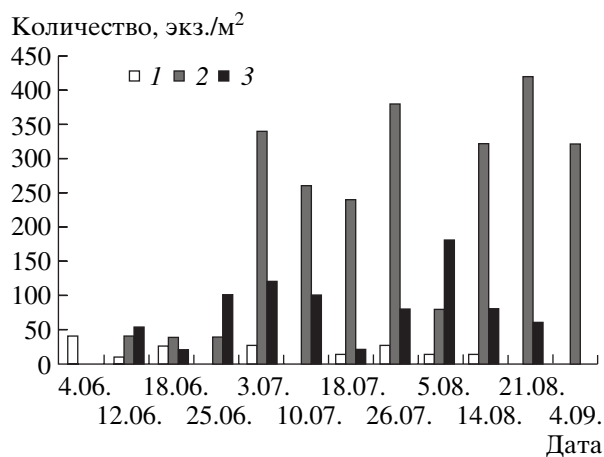


Рис. 3. Численность *Gammarus lacustris* в зоне литорали оз. Арахлей (до глубины 4 м) в 2000 г.: 1 – объединенная проба с глубин 0 м, 1 м и 1,8 м; 2 – то же с глубин 2,6 и 2,8 м; 3 – с глубин 3,6 и 4 м.

ность *G. lacustris* достигала 2460 экз./м² (Матафонов и др., 2005б). Установлено, что эти растения служат ему убежищем от хищных рыб, основным видом из которых в экосистеме озера является окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758). Его молодь нагуливается в летний период в зоне обитания *G. lacustris*. Считаем, что в популяции *G. lacustris* наиболее уязвимы крупные особи и особенно копулирующие пары, когда они становятся наиболее заметными.

В 2000 г. было выявлено, что освоению *G. lacustris* зоны прибрежья способствует вегетация мелководной формы рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*), в зарослях которого он находит убежище в первую очередь от волнового воздействия и, очевидно, хищников (Матафонов, 2003). Однако заселение этих глубин носит сезонный характер, поскольку приурочено к периоду вегетации *P. perfoliatus* (июнь–август) с отмиранием которого *G. lacustris* уходит на большие глубины. В осенних сборах в этой зоне он обнаружен уже не был. Таким образом, структура фитоценозов и величины фитомассы отдельных видов растений являются одним из наиболее важных факторов, формирующих пространственную структуру популяции *G. lacustris*.

Концентрируясь преимущественно в зарослях водной растительности, *G. lacustris* в тоже время был отмечен на всех станциях – от уреза до максимальных глубин, хотя здесь он редок и его численность не так высока – до 4 экз./м². В целом, в оз. Арахлей гаммарус избегает незащищенных от пресса хищников и сильного волнового воздействия участков и, в сравнении с озерами Халанда и Байн-Цаган, ведет скрытный образ жизни. В сравнении с этими же озерами, максимальные размеры *G. lacustris* в оз. Арахлей много меньше – около 16 мм, и такие особи отмечаются очень редко. В

связи с отмиранием к августу наиболее крупных особей родительской генерации максимальные размеры рачков в этот период небольшие (табл. 2, рис. 2в, г). В то же время старшее поколение продолжает оказывать влияние на величину среднего размера особей. Мы выделяем два основных периода выхода молоди *G. lacustris*, первый из которых приходится на третью декаду июня–первую декаду июля, второй – на конец июля–август. Вследствие позднего начала прогрева и раннего охлаждения водных масс молодое поколение появляется поздно и не успевает приступить к размножению в течение летнего периода, поэтому пополнение популяции молодью происходит только за счет самок перезимовавших когорт. В разные годы их доля в популяции колеблется: в августе 2000 г. она была 6%, 2004 г. – около 30%. Размеры размножающихся самок были меньше, чем в озерах Халанда и Байн-Цаган, и не превысили 9,6 мм (табл. 2).

Таким образом, в связи с особенностями температурного режима оз. Арахлей, жизненный цикл *G. lacustris* моновольтинный, наблюдается увеличение продолжительности жизни особей, она может достигать 2 лет, хотя основная часть популяции живет не более 14 мес. (Шаповалова, 1973; Матафонов, 2003). В целом, размерно-возрастная структура популяции сложная, многовозрастная.

Ранее было показано, что температурный режим оз. Арахлей, в частности его межгодовые изменения, оказывает существенное влияние на его зообентос (Шаповалова, 1981). Наши исследования подтверждают эти выводы. Так, в 2003 г. на замедление темпов развития всех гидробионтов оказало влияние замедление прогрева водных масс озера в раннелетний период, вызванное значительной задымленностью атмосферы от лесных пожаров на территории Забайкалья. На примере *G. fasciatus* нами были установлены достоверно более поздние сроки первого выхода молоди в 2003 г. по сравнению с 2000 г. (на 26 сут): средние размеры молодого поколения этого вида 12 июня 2000 г. и 6 июля 2003 г. оказались наиболее близкими – 1,5 мм ($P = 0.23$). Учитывая особенности развития *G. fasciatus*, можно предположить, что отрождение молоди у *G. lacustris* в 2003 г. произошло в конце второй–третьей декады июля. Таким образом, температурный режим озера является одним из ключевых факторов в многолетней динамике численности *G. lacustris*.

На фоне всех перечисленных факторов недавнее успешное вселение байкальской амфиподы *G. fasciatus* не является определяющим в формировании пространственной структуры популяции *G. lacustris* и не оказывает заметного влияния на динамику его количественных показателей, в связи с чем в оз. Арахлей наблюдается сосущество-

вание этих видов (Матафонов, 2003; Матафонов и др., 2005а).

Водоемы Забайкалья, в которых *G. lacustris* осваивает каменистую литораль, были рассмотрены нами на примере оз. Зун-Торей и протоки, соединяющей это озеро с оз. Барун-Торей. В количественных пробах, собранных на этих озерах, *G. lacustris* отмечен не был. Он был обнаружен только в качественных сборах: в протоке на нижней стороне камней, обрастающих зелеными водорослями, и у северного побережья оз. Зун-Торей на глубинах до 0.5 м с грунтами, представленными плохо окатанной галькой и произрастающим на них в виде отдельных куртин рдестом. На нижней поверхности камней он ведет скрытный образ жизни. В 80-х гг. XX в. *G. lacustris* был отмечен и в оз. Барун-Торей (Клишко, Балущкина, 1991б).

По-видимому, камни являются убежищем для *G. lacustris* от неблагоприятного сноса течением (в протоке) и воздействия волн (у северного берега оз. Зун-Торей). Другой причиной, которая способна подобным же образом определять занимаемую *G. lacustris* пространственную нишу, является наличие в экосистеме озера бентофага – серебряно-го карася *Carassius auratus* (Linnaeus 1758).

В оз. Зун-Торей максимальный размер особей *G. lacustris* достигал 20.6 мм (табл. 2), по численности преобладали особи с длиной от 2 до 7 мм. Низкая величина среднего размера особей была связана с преобладанием в популяции молодого поколения и практически полным отсутствием родительского. Так, взрослые самцы с длинами от 11 до 16 мм были представлены только одним экземпляром (длина 14.4 мм), их доля была невысока – 0.7% общей численности самцов, доля самцов длиннее 16 мм была несколько больше – 5.9% (рис. 2д). Популяция в данный период развивалась за счет особей перезимовавших когорт. Об этом свидетельствовали достаточно крупные размеры яйценосных самок – от 11 до 16 мм, их доля составляла около 47%. По-видимому, первые когорты молодого поколения успевают достичь размеров половозрелых особей только к осени, однако приступают к размножению лишь весной следующего года. Эти выводы требуют дополнительных исследований, так как учитывая климатические особенности 2003 г., о чем было сказано выше, можно ожидать наличия второй генерации *G. lacustris* в оз. Зун-Торей в более теплые годы и, соответственно, меньшую продолжительность жизни особей. В целом, жизненный цикл *G. lacustris* в оз. Зун-Торей можно охарактеризовать как однолетний, в течение года воспроизводится одна, либо две генерации.

В оз. Байн-Булак пространственная ниша *G. lacustris* ограничена неширокой полосой зоны заплеска с отложениями из остатков водных растений, детрита и грунта, зарывшись в которые он

ведет скрытный образ жизни. Здесь его численность может превышать 1000 экз./м². В этой зоне он постоянно обеспечен доступным для него трофическим ресурсом – детритом. В пробах, собранных в прибрежье в зарослях рдеста и на центральной станции на илистых грунтах, а также в толще воды он отмечен не был. Основная причина подобного распределения *G. lacustris* видится в чрезвычайно высокой плотности посадки чебака и в отсутствии убежищ для него на больших глубинах.

Анализ размерно-возрастной структуры популяции показал, что максимальные размеры бокоплава в данный период не превышали 15.2 мм (рис. 2г). Средний размер особей был достаточно большой (табл. 2). Относительно высокая доля рачков с самыми малыми размерами (с длиной до 3 мм – 10% от всей популяции) свидетельствовала о репродуктивной активности особей. Наиболее вероятно, что в размножении принимали участие как остатки перезимовавших когорт, так и первые когорты молодого поколения. Таким образом, жизненный цикл *G. lacustris* в оз. Байн-Булак однолетний, в течение года возможно воспроизводство двух генераций, что свидетельствует о вполне благоприятных для него условиях в озере.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследования водоемов Забайкалья и Прибайкалья, выполненные ранее, показали, что *G. lacustris* населяет широкий по охвату экологических условий ряд водоемов данного региона – от равнинных степных до горных таежных, во всем этом диапазоне параметров среды реализует свой значительный экологический потенциал (Шаповалова, 1973; Klishko, 1991; Сафронов 1993; Клишко, 2001; Матафонов, 2004).

Установлено, что во многих водоемах *G. lacustris* способен наиболее полно осваивать экосистему, включая ниши бентали и пелагиали, реализует все свои жизненные стратегии и занимая важное положение в сообществах. Факторами, способствующими проявлению этих возможностей, являются достаточно спокойная гидродинамическая обстановка и отсутствие пресса со стороны хищных рыб, в том числе и в пелагиали. Нередко в таких водоемах *G. lacustris* способен замещать позвоночных хищников. В целом такие условия характерны для степных, мелководных, обычно минерализованных, высокопродуктивных, как правило, безрыбных озер (например, Халанда и Байн-Цаган). Благоприятный термический режим водоема и кормовые условия определяют успешную реализацию репродуктивных возможностей, здесь *G. lacustris* способен к воспроизводству второй генерации. Все это обуславливает высокое значение *G. lacustris* в сообществах зообентоса и в целом экосистемы. В близких по типу водоемах

Западной Сибири таким условиям соответствует *r*-стратегия *G. lacustris* (Новоселов, 1999).

В эволюционном плане пелагический образ жизни, который ведет *G. lacustris* в таких озерах, как Баин-Цаган, является важным этапом освоения беспозвоночными всей водной толщи. Как было показано на примере личинок амфибиотических насекомых, становление пелагического образа жизни многих видов происходило в отсутствии или при незначительном прессе со стороны позвоночных хищников (рыб), появление которых в дальнейшем оказало влияние на исчезновение беспозвоночных из этой ниши и возвращению сукцессии озер на более ранние стадии развития (Голубков, 2000).

Наряду с этими озерами, существуют водоемы, где давлением различных факторов *G. lacustris* оттеснен в зону бентали с зарослями водной растительности, в которых ведет скрытный образ жизни. Так, в оз. Арахлей *G. lacustris* не способен освоить многие пространственные ниши, неблагоприятное волновое воздействие ограничивает освоение незащищенных от волнобоя прибрежий. Остается неосвоенной толща пелагиали и мягких грунтов бентали. В связи с наличием активных хищников в составе ихтиофауны большое значение приобретает наличие убежищ, которые предоставляет водная растительность. Однако влияние этого биотического фактора на популяцию *G. lacustris* ограничено периодом вегетации растений, что мы наблюдали при освоении *G. lacustris* полосы зарослей мелководной формы *P. perfoliatus*. Этого влияния *G. lacustris* удается избежать в покрывающих грунт зарослях круглогодично вегетирующих растений, таких как *L. trisulca* и *C. aegagropila*. Таким образом, при освоении пространственных ниш для *G. lacustris* важными показателями являются структура фитоценозов, количественные характеристики отдельных видов водной растительности и их временная динамика. Важно, что наличие хищника в экосистеме озера играет существенную роль в этих взаимоотношениях, в том числе и в зимний период, когда волновое воздействие на популяцию *G. lacustris* отсутствует. В целом фактор наличия хищника способен вести к пространственной изоляции *G. lacustris* в отдельных фитоценозах и даже в зарослях отдельных видов растений (например, *L. trisulca* или *C. aegagropila*), что может оказывать влияние на биологию бокоплава и представляет интерес с точки зрения микроэволюционных процессов. Необходимо отметить, что подобную пространственную изоляцию *G. lacustris* в *L. trisulca* мы наблюдали и в Истокском соре оз. Байкал.

В связи с пространственной изоляцией в зарослях макрофитов *G. lacustris* потребляет доступные ему водную растительность и детрит и в трофиче-

ском плане может быть отнесен к фитодетритофагам. Хищничество имеет меньшее значение в его образе жизни. Важно, что питание *G. lacustris* только растительной пищей является причиной существенного уменьшения размеров его особей (Yemelyanova *et al.*, 2002).

Эти условия обитания *G. lacustris* в оз. Арахлей, включая холодноводность водоема, накладывают отпечаток на репродуктивную стратегию *G. lacustris*: вследствие меньших, чем в остальных озерах общих размеров тела, размеры размножающихся самок также уменьшаются, они едва перекрываются с линейными размерами самок из других озер, наблюдается сокращение сроков выхода молоди и увеличение продолжительности жизненного цикла. Ранее, на примере морских амфипод было показано, что увеличение продолжительности жизненного цикла и усложнение возрастной структуры имеет адаптивное значение и стабилизирует многолетние колебания плотности популяций (Дулепов, 1995). Эти же закономерности характерны для наземных беспозвоночных, в частности жуков рода *Carabus* (Хобракова, Шарова, 2005). Очевидно, такая стратегия позволяет осваивать *G. lacustris* водоемы с близкими к экстремальным параметрами среды.

Особенности экологической ниши *G. lacustris* в оз. Арахлей оказывают влияние на его общее значение в экосистеме: в сравнении с озерами Халанда и Баин-Цаган здесь он не является основным компонентом экосистемы, его доля в сообществах зообентоса высока только в местах наибольшей концентрации (Матафонов, Матафонов, 2002). В целом, условиям оз. Арахлей соответствует *k*-стратегия *G. lacustris* (Матафонов, 2003).

В некоторых водоемах *G. lacustris* заселяет только зону прибойной литорали. Например, в оз. Зун-Торей *G. lacustris* лимитирован двумя абиотическими факторами: гидродинамикой водоема и литологией грунтов. Их взаимодействие приводит к изоляции популяции в узкой полосе галечного побережья. Скрытный образ жизни на нижней стороне камней этой зоны сближает популяцию *G. lacustris* из оз. Зун-Торей с популяциями из ледниково-моренных озер (Кузьменко, 1964; Гордеев, 1965), а также с речными организмами, которые из-за течения и хищников также нередко предпочитают нижнюю поверхность камней (Чертопруд, Чертопруд, 2004). Темпы роста *G. lacustris* в оз. Зун-Торей достаточно высоки и свидетельствуют о благоприятных для него условиях. Однако вследствие пространственной изолированности его значение в сообществах зообентоса высоко только в узких местообитаниях.

Пространственная ниша *G. lacustris* может быть сужена до самой верхней части литорали, зоны заплеска. В оз. Баин-Булак на фоне благоприятных условий водоема популяция находится

под постоянным прессом со стороны чебака. При отсутствии донной растительности в прибрежной зоне сохранение популяции становится возможным только в верхних горизонтах литорали (Бекман, 1954) или же узкой полосе зоны уреза. По-видимому, такую жизненную стратегию можно рассматривать как крайнюю среди рассмотренных по степени изолированности и реализации *G. lacustris* минимальных потребностей в пространстве. По остальным параметрам это озеро вполне соответствует его потенциальным возможностям, о чем свидетельствуют биологические показатели популяции, и могло быть более плотно им освоено.

Таким образом, нами было выявлено уменьшение размеров пространственной ниши *G. lacustris* в ряду озер: Халанда и Байн-Цаган – Арахлей – Зун-Торей – Байн-Булак.

В некоторых озерах, несмотря на их доступность, *G. lacustris* не обитает: наиболее вероятно из-за неблагоприятного гидрохимического состава вод. К ним можно отнести оз. Доронинское, имеющее минерализацию свыше 35 г/л (Иванов, Трофимова, 1982). По-видимому, с высокой минерализацией связано его отсутствие в обследованном нами оз. Большое Мукейское (Матафонов, 2004).

Представляется важным, что *G. lacustris* адаптирован к обитанию в реках Забайкалья. Так, в 1998–1999 гг. он был обнаружен нами в притоках р. Хилок Баляга и Кижя (бассейн оз. Байкал), а также в самой р. Хилок (Куклин и др., 2002). Очевидно, здесь *G. lacustris* имеет отличные от описанных выше особенности экологии, связанные, например, с влиянием на популяцию паводков, а также перемерзанием рек.

Полученные на примере водоемов Забайкалья данные свидетельствуют о широком спектре реализуемых *G. lacustris* стратегий. С другой стороны, это может являться подтверждением эволюционного стазиса вида (Северцов, 2004). Для выяснения этой проблемы, возможных микроэволюционных изменений, протекающих в популяциях *G. lacustris* в условиях Забайкалья, необходимы детальные морфологические и генетические исследования. Изучение *G. lacustris* представляет интерес и с точки зрения формирования байкальской фауны амфипод, с которой, или с отдельными ее представителями, *G. lacustris* имеет общие эволюционные связи (Тахтеев, 2000; Камалтынов, 2001).

Автор выражает свою искреннюю признательность М.Ц. Итигиловой за помощь в организации и проведении исследований, А.П. Куклину и П.В. Матафонову за постоянную и всестороннюю помощь в исследованиях, Е.П. Горлачевой и А.В. Афонину за предоставленные сведения по ихтиофауне озер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. М.: Роскартография, 1997. 48 с.
- Бекман М.Ю. Биология *Gammarus lacustris* прибайкальских водоемов // Тр. Байкал. лимнол. ст. 1954. Т. 14. С. 263–311.
- Березина Н.А. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 254–268.
- Голубков С.М. Функциональная экология личинок амфиботических насекомых // Тр. Зоол. ин-та. Т. 284. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. 294 с.
- Гордеев О.Н. Высшие ракообразные озер Карелии // Фауна озер Карелии: Беспозвоночные. М.; Л.: Наука, 1965. С. 153–167.
- Дуленов В.И. Продукционные процессы в популяциях водных животных. Владивосток: Дальнаука, 1995. 247 с.
- Иванов А.В., Трофимова Л.Н. Гидрохимия озер Центрального Забайкалья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. 139 с.
- Камалтынов Р.М. Амфиподы (Amphipoda: Gammaroidea) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Озеро Байкал / Отв. ред. Тимошкин О.А. Новосибирск: Наука, 2001. С. 572–831.
- Клишко О.К. Зообентос озер Забайкалья. Ч. 1. Видовое разнообразие, распространение и структурная организация. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2001. 208 с.
- Клишко О.К., Балушкина Е.В. Зообентос озера Байн-Цаган // Содовые озера Забайкалья: экология и продуктивность / Отв. ред. Алимов А.Ф. Новосибирск: Наука, 1991а. С. 137–151.
- Клишко О.К., Балушкина Е.В. Зообентос озера Барун-Торей // Содовые озера Забайкалья: экология и продуктивность / Отв. ред. Алимов А.Ф. Новосибирск: Наука, 1991б. С. 189–198.
- Кузьменко К.Н. К биологии гаммаруса (*Gammarus lacustris* Sars) Ладожского озера // Элементы режима Ладожского озера. М.; Л.: Наука, 1964. С. 57–66.
- Куклин А.П., Матафонов Д.В., Матафонов П.В., Матюгина Е.Б. Биоценозы дна // Ландшафтное и биологическое разнообразие бассейна реки Хилок: Опыт изучения и управления. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 140–149.
- Матафонов Д.В. Сравнительная экология бокоплавов: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в Ивано-Арахлейских озерах: Автореф. дис. канд. биол. наук. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2003. 21 с.
- Матафонов Д.В. Особенности пространственного распределения озерного бокоплава *Gammarus lacustris* Sars, 1863 в водоемах Читинской области // Матер. третьей школы семинара молодых ученых России, 8–12 июня 2004 г. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2004. С. 173–175.
- Матафонов Д.В., Итигилова М.Ц., Камалтынов Р.М., Фалейчик Л.М. Байкальский эндемик *Gmelinoides fasciatus* (Micropodidae, Gammaroidea, Amphipoda)

- в озере Арахлей // Зоол. журн. 2005а. Т. 84. № 3. С. 321–329.
- Матафонов Д.В., Куклин А.П., Матафонов П.В. Консорции в водных экосистемах Забайкалья // Изв. РАН. Сер. биол. 2005б. № 5. С. 592–598.
- Матафонов П.В., Матафонов Д.В. Зообентос // Ландшафтное и биологическое разнообразие бассейна реки Хилок: Опыт изучения и управления. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 110–116.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 18 с.
- Новоселов В.А. Биологические особенности гаммарусов в равнинных озерах // Водоемы Алтайского края: Биологическая продуктивность и перспективы использования. Новосибирск: Наука, 1999. С. 104–111.
- Панов В.Е. Байкальская эндемичная амфипода *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в Ладожском озере // Докл. РАН. 1994. Т. 336. № 2. С. 279–282.
- Сарвино В.С. Температурные аспекты экологии бокоплава *Gammarus lacustris* Sars // Экология. № 1. С. 57–64.
- Сафронов Г.П. Состав и экология рода *Gammarus* Fabricius юга Восточной Сибири: Автореф. дис. канд. биол. наук. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1993. 17 с.
- Северцов А.С. Механизм возникновения и экологическое значение фундаментальной ниши вида // Экология. 2004. № 6. С. 403–409.
- Стрижова Т.А., Орлик Л.А. Гидрохимический режим озера / Содовые озера Забайкалья: Экология и продуктивность // Отв. ред. Алимов А.Ф. Новосибирск: Наука, 1991. С. 152–156.
- Стройкина В.Г. Питание гаммарусов в озере Севан // Тр. Севан. гидробиол. ст. 1957. Т. 15. С. 89–107.
- Татеев В.В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. 355 с.
- Хобракова Л.Ц., Шарова И.Х. Жизненные циклы жулици (Coleoptera, Carabidae) горной тайги и горной лесостепи Восточного Саяна // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 6. С. 688–693.
- Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С. Пространственная структура сообщества литореофильного макрозообентоса (на примере ручья в Московской области) // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 6. С. 480–489.
- Шаповалова И.М. Биология озерного бокоплава *Gammarus lacustris* озера Арахлей // Лимнологические исследования в Забайкалье: Зап. Заб. фил. Геогр. о-ва СССР. Вып. 96. Чита: Изд-во Заб. фил. Геогр. о-ва СССР, 1973. С. 121–131.
- Шаповалова И.М. Макрозообентос озера Арахлей // Биологическая продуктивность озера Арахлей (Забайкалье) / Под ред. Бекман М.Ю., Горлачева В.П. Новосибирск: Наука, 1981. С. 122–137.
- Hynes H.B.N. The reproductive cycle of some British freshwater Gammaridae // J. Anim. Ecol. 1955. № 23. P. 352–387.
- Klishko O.K. Structural and functional characteristics of *Gammarus lacustris* in Transbaikalian region lakes: Abstr. sympos. "Malacostraca and Ostracoda", Sept. 9–13, 1991 г., Vilnius // Acta Hydrobiol. Lituanica. 1991. V. 10. P. 27.
- Okland K.A. On the distribution and ecology of *Gammarus lacustris* G.O. Sars in Norway, with notes on its morphology and biology // Nytt mag. zool. 1969. V. 17. P. 111–152.
- Trevorrow M.V., Tanaka Y. Acoustic and in situ measurements of freshwater amphipods (*Jesogammarus annandalei*) in Lake Biwa, Japan // Limnol. Oceanogr. 1997. V. 42. № 1. P. 121–132.
- Vainio J.K., Vainola R. Refugial races and postglacial colonization history of the freshwater amphipod *Gammarus lacustris* in Northern Europe // Biol. J. Linnean Soc. 2003. № 79. P. 523–542.
- Yemelyanova A.Yu., Temerova T.A., Degermendzhy A.G. Distribution of *Gammarus lacustris* Sars (Amphipoda, Gammaridae) in lake Shira (Khakasia, Siberia) and laboratory study of its growth characteristics // Aquatic Ecol. 2002. V. 36. P. 245–256.

Ecology of *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) in Transbaikalian Water Bodies

D. V. Matafonov

Institute of General and Experimental Biology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences,
ul. Sakhyanovoy 6, Ulan-Ude, 670047 Russia

e-mail: dimataf@yandex.ru

Abstract—The data on *Gammarus lacustris* Sars, 1863 ecology in Transbaikalian water bodies was integrated by the example of Lakes Khalanda, Bain-Tsagan, Arakhlei, Zun-Torei, and Bain-Bulak. The impact of the major environmental factor on the pattern of *G. lacustris* spatial distribution, linear size, growth rate, time of reaching sexual maturity, and number of reproduced generations was shown. The role of *G. lacustris* in the ecosystem of studied water bodies was evaluated and the adaptive significance of the revealed life strategies was considered.