

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 574.5(285.2)

КОПЕПОДА *Cyclops bohater* (Crustacea, Copepoda)
В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2020 г. В. И. Лазарева^а, *, С. М. Жданова^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 26.11.2019 г.

После доработки 25.02.2020 г.

Принята к публикации 13.03.2020 г.

Приведено описание морфологических особенностей и условий обитания популяций вида *Cyclops bohater* Kozminski, 1933 в разных водоемах. В 2008–2014 гг. установлены два новых местообитания в Европейской России: оз. Ферапонтовское (Вологодская обл.) и Рыбинское водохранилище (Верхняя Волга), а также подтверждены находки этого вида в оз. Глубокое (Московская обл.). Показано, что в озерах *C. bohater* размножается зимой и летом (дициклический), в водохранилище – только зимой (моноциклический). Выявлены отличительные признаки *C. bohater* от морфологически близких видов *C. lacustris* Sars, 1863 и *C. abyssorum* Sars, 1863.

Ключевые слова: озера, водохранилища, *Cyclops bohater*, новые находки, морфология, отличительные признаки, особенности биологии

DOI: 10.31857/S032096522005006X

ВВЕДЕНИЕ

Род *Cyclops* объединяет ~30 видов средних и крупных (1.1–2.5 мм) циклопоидных копепод (Holynska, Dahms, 2004; Holynska, Wyngaard, 2019). В России обитают 11 видов этого рода (*C. insignis* Claus, 1857, *C. furcifer* Claus, 1857, *C. scutifer* Sars, 1863, *C. vicinus* Uljanin, 1875, *C. kikuchii* Smirnov, 1932 (syn. *C. vicinus kikuchii* Smirnov, 1932), *C. lacustris* Sars, 1863, *C. kolensis* Lilljeborg, 1901, *C. sibiricus* Lindberg, 1950, *C. strenuus* Fisher, 1851, *C. canadensis* Einsle, 1988 и *C. abyssorum* Sars, 1863) (Монченко, 1974; Определитель..., 2010). Представители рода обычно населяют холодные водоемы Арктики, умеренной зоны и высокогорных районов (Определитель..., 2010; Einsle, 1975, 1993; Holynska, 2008; Holynska, Wyngaard, 2019; Krajčec et al., 2016).

Впервые *Cyclops bohater* описан из оз. Вигри (Lake Wigry) на северо-востоке Польши, позже он обнаружен и в других озерах севера страны (Kozminski, 1936). В настоящее время это валидный вид, последнее его переописание на большом материале из водоемов Швеции, Латвии, Польши и Австрии сделано в работе Holynska, Dimante-Deimantovica (2016). Там же приведена сводка опубликованных данных о находках вида в Европе, из которой следует, что надежные сведения об обитании *C. bohater* в России отсутствуют. Ближайшие его местообитания расположены

на Украине (р. Днепр) и в Латвии (оз. Бригене) (Монченко, 2003; Deimantovica, 2010; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Недавно появились сообщения о находках *C. bohater* в трех озерах Витебской и Гродненской областей Беларуси (Ракообразные Беларуси..., 2019). Согласно обзору Монченко (1974), все обнаружения *C. bohater* в России до начала 1970-х годов сомнительны и требуют проверки.

В 1970-х годах Айнзле (Einsle) проанализировал состав Cyclopoidea в оз. Глубокое (Московская обл., Россия) и показал, что в нем обитают два вида рода *Cyclops*: *C. strenuus* и *C. bohater*, но эти данные не были опубликованы (Коровчинский и др., 2017). Позднее факт обитания *C. bohater* в оз. Глубокое установлен нами (Жданова, Лазарева, 2009). Таксономическая идентификация этого вида до выхода работ (Holynska, Dahms, 2004; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016) была крайне сложной, возможно, его смешивали с морфологически сходными видами *C. lacustris* и *C. abyssorum*.

Цель работы – описать новые местонахождения *C. bohater* в Европейской России и дать анализ морфометрических особенностей и биологии популяций в разных местообитаниях.



Рис. 1. Распространение *Cyclops bohater* в Европе. ⊙ — данные работы (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016), □ — находки авторов (1 — оз. Глубокое, 2 — Рыбинское водохранилище, 3 — оз. Ферапонтовское).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Копепода *C. bohater* обнаружена в трех водоемах Европейской России: в летних сборах зоопланктона из оз. Глубокое (Московская обл.), в летних и зимних сборах из оз. Ферапонтовское (Вологодская обл.) и в зимних пробах из Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) (рис. 1). Озеро Глубокое относится к бассейну р. Оки — крупного правобережного притока р. Волги. Наблюдения за зоопланктоном озера проводятся с конца 1860-х годов (Щербаков, 1967; Коровчинский, Бойкова, 2009; Коровчинский и др., 2017). Там находится гидробиологическая станция “Глубокое озеро” Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Рыбинское водохранилище — третье в каскаде после Иваньковского и Угличского водохранилищ, плотина Рыбинской ГЭС замыкает бассейн Верхней Волги (Волга..., 1978). Мониторинг состояния зоопланктона водоема проводится ежегодно с 1956 г. сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (Структура..., 2018). Оз. Ферапонтовское расположено на водоразделе рек Шексна (бассейн Каспийского моря) и Северная Двина (бассейн Белого моря). Через систему шлюзов и каналов Северо-Двинского водного пути озеро соединено с обеими реками. Ре-

гулярного обследования зоопланктона этого озера не проводили, результаты спорадических наблюдений, начиная с 1993 г., представлены в монографии И.К. Ривьер (2012). Основные характеристики водоемов приведены в табл. 1.

Методы сбора материала. Пробы зоопланктона в пелагиали оз. Глубокое собирали 20–22 июля 2008 г. сетью Джеди (диаметр входного отверстия 12 см, диагональ ячеек 120 мкм). Вертикальное его распределение изучали в центре озера (глубина 27 м), температуру измеряли ртутным термометром от поверхности до дна с интервалом 1 м. Послойный лов зоопланктона проводили с помощью модифицированной (замыкающейся) сети Джеди по четырем горизонтам: 0–4 м (эпилимнион), 4–9 м (металимнион), 9–27 м (гиполимнион) и 2 м над дном (придонный слой).

Озеро Ферапонтовское обследовали 19 июля 2013 г. Пробы отбирали той же сетью, что и на оз. Глубокое. Вертикальное распределение зоопланктона изучали в наиболее глубокой (глубина 23 м) северной части озера, температуру измеряли ртутным термометром. Послойный лов зоопланктона проводили по трем горизонтам: 0–4 м (эпилимнион), 4–9 м (металимнион) и 6–23 м (нижний горизонт металимниона + гиполимнион). Для анализа размерно-возрастной структуры

Таблица 1. Характеристики водоемов и даты обнаружения *Cyclops bohater*

Водоем	Координаты центра, с.ш., в.д.	Площадь, км ²	Макс. глубина, м	Дата обнаружения	Температура воды, °С
Оз. Глубокое	55°45'11" 36°30'18"	0.59	32	Июль 2008	7–9
Оз. Ферапонтовское	59°57'09" 38°34'07"	1.54	27	Июль 2013, Июль 2007*, Февраль 2009*	8–11 10–11 1.1–1.5
Рыбинское водохранилище	59°05'58" 38°27'30"	4550.00	21	Декабрь 2013, Март 2014, Декабрь 2014	0.3–0.4 0.7–3.4 0.3–1.7

* По работе Ривьер И.К. (2012).

популяции *C. bohater* привлекали сборы И.К. Ривьер из архива лаборатории экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, сделанные в июле 2007 г. и феврале 2009 г. (Ривьер, 2012).

В пелагиали и прибрежье Рыбинского водохранилища зоопланктон собирали 3–4 раза в течение мая–октября 2007–2010 гг. на 18–22 станциях по всей акватории и также однократно в июле–августе 2011–2019 гг. на 14–28 станциях. Подледный зоопланктон Волжского и Главного плесов водоема изучали в течение пяти зимних сезонов (февраль–апрель 2008 г., декабрь 2009–апрель 2010 гг., декабрь 2013–март 2014 г., декабрь 2014–февраль 2015 г. и февраль–март 2016 г.). Всего зимой 1–2 раза в месяц обследовано 10 участков акватории. Основную часть работ проводили со льда, однако в начале декабря 2009 г. пробы отбирали с лодки по открытой воде при ее температуре 2–3°C и температуре воздуха 8–9°C (Лазарева, Соколова, 2017; Структура..., 2018). В качестве орудия сбора зоопланктона на водохранилище использовали малую сеть Джели с диаметром входного кольца 12 см и диагональю ячеи 105–120 мкм. Все пробы фиксировали 4%-ным формалином.

Лабораторный анализ. Камеральную обработку проводили в камере Богорова под микроскопами MC-2 (ЛОМО) и StereoDiscovery V.12 (Carl Zeiss). Для таксономической идентификации видов рода *Cyclops* использовали работы (Монченко, 1974; Определитель..., 2010; Einsle, 1993; Holynska, Dahms, 2004; Holynska, 2008; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Фотографии животных выполнены камерами AxioCam MRc5 (микроскоп StereoDiscovery V.12) и NikonDS-Fi1 (микроскоп Nikon Eclipse 80i) при увеличении $\times 20$ –60. Графические рисунки вооружения плавательных ног копепод сделаны по фотографиям. Схема расположения шипиков на задней поверхности коксоподита 4-й пары ног (P4) *C. bohater* приведена согласно (Einsle, 1993).

Схема промеров копепод принята по работам (Kozminski, 1936; Монченко, 1974), использовали показатели, наиболее важные для идентификации *C. bohater*. Измерения проводили с помощью окулярного микрометра 50/10 мм Stem1 при увеличении $\times 25$ –50, дополнительно использовали программу визуализации и измерения наблюдаемых в микроскопе объектов AxioVision Rel. 4.8. В работе рассмотрены 12 относительных меристических признаков (табл. 2). Абсолютные значения показателей не обсуждали, поскольку они сильно варьируют в зависимости от размера особей.

Всего измерено 18 взрослых особей (13 самок и 5 самцов), 10 из них отловлены в июле–августе на глубине >8 м в озерах Глубокое и Ферапонтовское и 8 – на глубине >5 м в феврале–марте в оз. Ферапонтовское и Рыбинском водохранилище.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрофизические условия. Во второй декаде июля 2008 г. температура воды в эпилимнионе оз. Глубокое достигала 21–24°C, в металимнионе плавно снижалась от 19 до 10°C, в гипolimнионе варьировала в пределах 7–9°C. В те же сроки 2013 г. температура воды в эпилимнионе оз. Ферапонтовское была 16–20°C, в металимнионе снижалась от 15 до 10°C, а в гипolimнионе была фактически постоянной (9°C) и опускалась до 8°C только у дна. В конце июля 2007 г. в этом озере регистрировали 19–20°C у поверхности, 12–13°C в слое термоклина (глубина 6–8 м) и 10–11°C в гипolimнионе на глубине 8–14 м, содержание растворенного кислорода в придонном слое снижалось до 2 мг/л или <20% насыщения (Ривьер, 2012). Зимой (февраль) 2009 г. при небольшой толщине льда (~30 см) температура воды в оз. Ферапонтовское варьировала от 1.1 подо льдом до 1.5°C у дна водоема, тогда как в марте 1993 г. на глубине >10 м она достигала 3.6–5.6°C, содержание кислорода уменьшалось до <1 мг/л (ниже 6% насыщения) (Ривьер, 2012).

Таблица 2. Анализируемые морфометрические характеристики *Cyclops bohater*

Номер признака	Описание параметра	Индекс признака
1	Длина абдомена к длине цефалоторакса	Long. abd./long. ceph.
2	Ширина фуркальных ветвей к их длине	Lat. furc./long. furc.
3	Длина дорзальной щетинки к длине фуркальных ветвей	Long. set. dors./long. furc.
4	Длина дорзальной щетинки к длине внешней апикальной щетинки фуркальных ветвей	Long. set. dors./long. furc.
5	Длина внешней апикальной щетинки фуркальных ветвей к длине самих ветвей	Long. set. apic. ext./long. furc.
6	Длина внутренней апикальной щетинки к длине фуркальных ветвей	Long. set. apic. int./long. furc.
7	Длина внутренней апикальной щетинки к длине внешней апикальной щетинки фуркальных ветвей	Long. set. apic. int./long. set. apic. ext.
8	Длина внутренней из средних апикальных щетинок к длине фуркальных ветвей	Long. set. apic. med. int./long. furc.
9	Длина щетинки проксимального членика P5 к длине щетинки дистального членика P5	Long. set. min. P5/long. set. maj. P5
10	Длина внешнего дистального шипа эндоподита P4 к таковой его внутреннего шипа	Long. sp. ext. end. P4/long. sp. int. end. P4
11	Расстояние от нижнего края фуркальных ветвей до боковой щетинки фурки к длине фуркальных ветвей	Sp. furc. II/long. furc
12	Длина фуркальных ветвей к их ширине (фуркальный индекс)	Long. furc./lat. furc.

В Рыбинском водохранилище сразу после становления льда формировалась обратная термическая стратификация. Наиболее благоприятные условия для развития холодноводных копепод формировались во второй половине зимы. Наибольшую температуру придонного слоя воды (1.7–3.4°C) наблюдали в марте. Концентрация растворенного кислорода в поверхностном горизонте воды обычно превышала 8 мг/л, в придонном горизонте она в большинстве случаев тоже была сравнительно высокой (>7 мг/л или >50% насыщения). Дефицит кислорода регистрировали только однажды в конце марта 2014 г., мощность слоя с концентрацией <4 мг/л (<30% насыщения) достигала 2 м над дном.

Морфометрические параметры популяций. Во всех трех исследованных водоемах *C. bohater* был самым крупным представителем рода в летнем зоопланктоне и одним из самых крупных зимой подо льдом. Общая длина тела самок варьировала в пределах 1750–2750 мкм, самцов – 1650–1800 мкм. Средние значения морфометрических характеристик трех исследованных популяций *C. bohater* заметно различались: на 1–40% у самок и на 1–45% у самцов (табл. 3). Разница между ними и популяцией из оз. Вигри (Польша) была такого же порядка (<45% у самок и <30% у самцов). У обоих полов наиболее сильно варьировали соотноше-

ние длины щетинок фурки, а также отношение длины этих щетинок к таковой фуркальных ветвей. Среди указанных в табл. 3 показателей два (№ 4 и 6) являются важными видовыми признаками. Однако выявленные вариации этих признаков фактически не влияли на возможность диагностировать таксономическую принадлежность рачков. У особей из всех трех исследованных популяций длина дорзальной и внешней апикальной щетинок фурки была близка (признак № 4) (рис. 2е), различия составляли <15%. Также во всех случаях внутренняя апикальная щетинка фурки была длиннее фуркальных ветвей в 1.4–1.6 раза (признак № 6) (табл. 3). Оба признака соответствуют диагнозу вида *C. bohater* (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016).

Боковые края второго торакального сегмента *C. bohater* сильно раздвинуты (рис. 2а), ширина цефалоторакса здесь близка к максимальной. У самок из оз. Феропонтовское наибольшая ширина цефалоторакса варьировала от 650 до 710 мкм, углы второго торакального сегмента выступали на 78–137 мкм (на 12–19% ширины сегмента с каждой стороны). Цефалоторакс самцов был более узким (~500 мкм), углы второго торакального сегмента выступали не так заметно (<70 мкм) по сравнению с самками.

Таблица 3. Морфометрическая характеристика *Cyclops bohater* из водоемов Европейской России и оз. Вигри (Польша)

Номер признака	Признак	Водоем					
		оз. Глубокое	оз. Ферапонтовское		Рыбинское вдхр	оз. Вигри (Kozminski, 1936)	
		♀ (n = 4)	♀ (n = 9)	♂ (n = 4)	♂ (n = 1)	♀ (n = 19)	♂ (n = 10)
1	Long. abd./long. ceph.	38 ± 1	44 ± 2	46 ± 3	40	41 ± 2	40 ± 1
2	Lat. furc./long. furc.	18 ± 1	19 ± 2	21 ± 1	25	16 ± 1	21 ± 1
3	Long. set. dors./long. furc.	49 ± 2	65 ± 4	69 ± 4	—	59 ± 1	96 ± 2
4	Long. set. dors./long. set. apic. ext.	85 ± 3	100 ± 4	97 ± 7	—	109 ± 1	126 ± 2
5	Long. set. apic. ext./long. furc.	58 ± 3	65 ± 4	72 ± 5	58	56 ± 2	76 ± 2
6	Long. set. apic. int./long. furc.	146 ± 2	137 ± 8	155 ± 7	142	113 ± 2	163 ± 3
7	Long. set. apic. int./long. set. apic. ext.	253 ± 10	214 ± 11	219 ± 21	243	208 ± 2	214 ± 3
8	Long. set. apic. med. int./long. furc.	267 ± 3	266 ± 16	280 ± 7	234	224 ± 2	313 ± 9
9	Long. set. min. P5/long. set. maj. P5	82 ± 2	74 ± 3	78 ± 3	—	81 ± 1	—
10	Long. sp. ext. end. P4/long. sp. int. end. P4	41 ± 3	48 ± 2	51 ± 6	50	55 ± 1	—
11	Sp. furc. II/long. furc.	20	$\frac{18 \pm 3}{14-23}$	$\frac{18 \pm 3}{10-22}$	17	20–21	—
12	Long. furc./lat. furc.	5.7 ± 0.2	$\frac{6.6 \pm 0.2}{5.6-7.0}$	$\frac{4.9 \pm 0.1}{4.5-5.0}$	4.0	6.3	4.0

Примечание. Даны среднее и его стандартная ошибка, для показателей 11 и 12 под чертой приведены минимум и максимум, показатели 1–11 даны в %, 12 – в долях единицы. Описание признаков приведено в табл. 2.

Двойной генитальный сегмент самок *C. bohater* отличался почти одинаковой высотой верхней и более узкой нижней половины, округлым и симметричным семяприемником (рис. 2б). Нижний край генитального сегмента вооружен крупными ровными зубчиками.

Фуркальные ветви *C. bohater* длинные, расходящиеся (рис. 2е), их длина у самок больше, чем у самцов. Фуркальный индекс варьировал в пределах 5.7–6.6 у самок и 4.0–4.9 у самцов, в типовом местообитании – 6.3 и 4.0 соответственно (табл. 3). Боковая щетинка прикреплялась к фурке в дистальной пятой части ее длины.

Треугольный медиальный шип базиподита ног первой пары (P1) *C. bohater*, расположенный между основанием экзо- и эндоподита, окружен веером длинных неравных щетинок, которые достигали верхнего угла шипа или перекрывали его (рис. 3б). Внутренняя щетинка базиподита P1 в проксимальной части вооружена длинными волосками.

В исследованных водоемах у *C. bohater* обнаружены три варианта расположения шипиков на задней поверхности коксоподита P4: ABCDEF, ACDEF и ACDE (табл. 4). В группах А, В, С и D отмечены крепкие острые шипы разного размера,

группы Е и F представлены длинными заостренными щетинками – жесткими (Е) и мягкими волнистыми (F) (рис. 3а). Все шесть групп (А, В, С, D, Е и F) присутствовали в орнаменте коксоподита P4 у летних самок из оз. Глубокое и зимних самок из оз. Ферапонтовское (рис. 2в). Летние самки и зимние самцы из последнего озера отличались усеченным набором шипиков с отсутствием групп В и F. У зимних самок из Рыбинского водохранилища отсутствовали только шипики группы В. Группы шипиков А, С, D и Е были характерны для всех рассмотренных особей.

Поверхность интеркоксальной пластинки P4 *C. bohater* несла группы редких длинных и тонких волосков (рис. 3а), что является одним из важных диагностических признаков вида. Их количество в разных популяциях варьировало от 8 до 11 (по 2–4 в группе). Бугорки в нижней части пластинки отчетливо выходили за ее край у особей из всех трех водоемов. Длинные и хорошо опушенные волосками внутренние щетинки коксоподита P4 выступали за середину первого членика эндоподита P4 (рис. 2д). Внешний (короткий) шип дистального членика эндоподита P4 *C. bohater* достигал 40–50% длины внутреннего шипа (табл. 3).

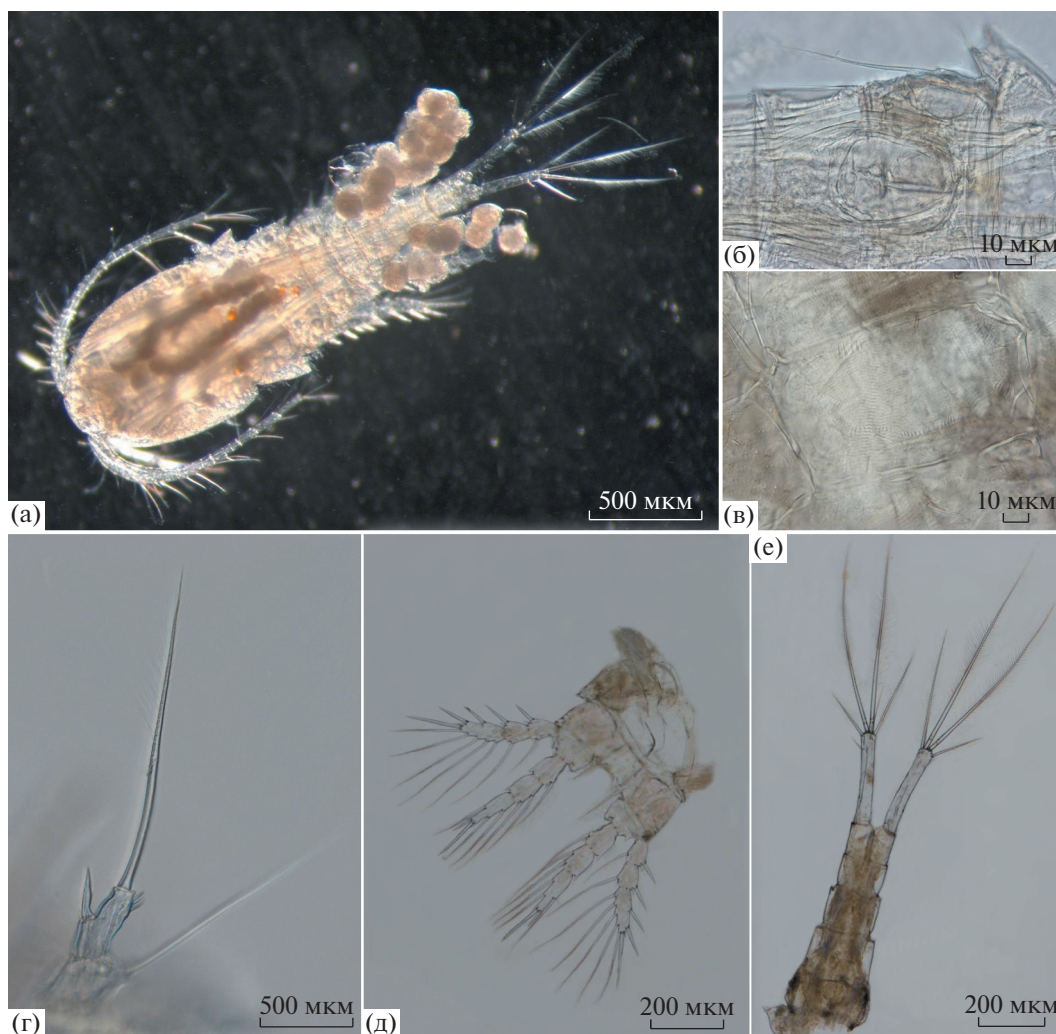


Рис. 2. Строение тела самки *Cyclops bohater*: а – общий вид яйценосной самки, б – генитальный сегмент с семяприемником, в – орнаментация коксоподита ног 4-й пары, г – строение ног 5-й пары, д – общий вид ног 4-й пары, е – абдомен и вооружение фуркальных ветвей.

В среднем, внутренний шип длиннее внешнего примерно вдвое (рис. 2д).

Щетинка проксимального членика 5-й пары ног (P5) у *C. bohater* из всех трех водоемов была

сравнительно длинной – 74–82% длины щетинки дистального членика, в типовой популяции – 81% (табл. 3). Дистальный членик P5 длинный, неровно изогнутый, вблизи его середины при-

Таблица 4. Вариации элементов орнаментации коксоподита 4-й пары ног *Cyclops bohater* из водоемов Европейской России

Водоем (месяц, ♀/♂)	Количество шипиков/щетинок в группе, экз.					
	A	B	C	D	E	F
Оз. Глубокое (VII, ♀)	29–31	6–7	4–6	2–4	9–13	5–8
Оз. Ферапонтовское (VII, ♀;	19–24	0	5–6	1–2	6–12	0
II, ♀;	15–21	6–9	5–6	1–3	9–16	10–12
II, ♂)	25–29	0	4–5	1–3	9–10	0
Рыбинское вдхр. (III, ♀)	21–24	0	6–7	1–2	9–11	10–11

Примечание. Обозначение групп шипиков/щетинок, как на рис. 3а.

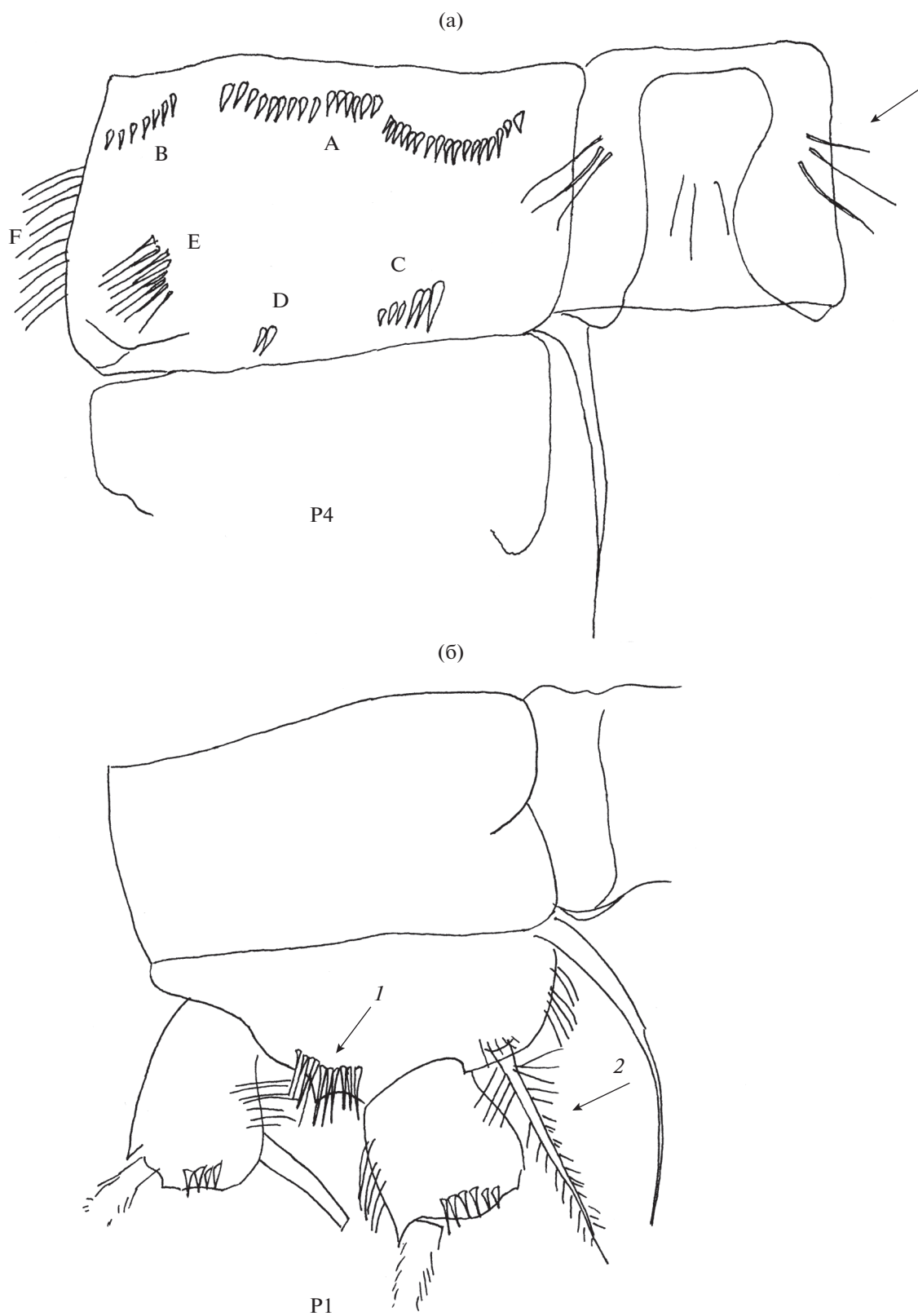


Рис. 3. Детали орнаментации коксоподита и интеркоксальной пластинки ног 4-й пары (а) и базиподита ног 1-й пары (б). Стрелкой на рис. (а) показаны волоски на интеркоксальной пластинке, ABCDEF – группы шипиков/щетинок на задней поверхности коксоподита (буквенные обозначения по: (Einsle, 1993)); на рис. (б) – стрелкой 1 указаны щетинки, обрамляющие медиальный шип базиподита, стрелкой 2 – длинные волоски в основании внутренней щетинки базиподита.

креплен длинный, сравнительно тонкий изогнутый шип (рис. 2г). Этот шип выходит далеко за пределы верхнего края членика, около его основания имеется несколько мелких шипиков. Длинные шипики отмечены и вблизи основания апикальной щетинки P5 (рис. 2г), но в основании проксимальной щетинки P5 шипики отсутствовали (рис. 2б).

Отличительной чертой самцов *C. bohater* служило строение шестой пары ног (P6), короткая внешняя щетинка P6 была фактически одинаковой длины с шипом (60–70 мкм). Особенностью половозрелых самок являлась форма яйцевых мешков – узкие и длинные, достигающие середины фуркальных ветвей (рис. 2а).

Характеристика популяций. Летом в обоих озерах *C. bohater* обитал в гипolimнионе на глубине >8 м при температуре <12°C, обычно при 7–9°C (табл. 1). В центральной части оз. Глубокое в конце июля небольшую (<100 экз./м³) популяцию *C. bohater* формировали копеподиты пятой стадии развития, взрослые самцы, самки без яиц (единично с яйцами). Более многочисленным (~400 экз./м³) был второй представитель рода *C. strenuus*. Самки *C. bohater* отличались от *C. strenuus* более крупным и массивным телом (длина тела 2060 ± 36 и 1750 ± 20 мкм соответственно), сильно раздвинутыми углами второго торакального сегмента, длинными расходящимися фуркальными ветвями (фуркальный индекс – 5.7 и 4.2 соответственно) и большими удлинненными яйцевыми мешками.

В оз. Феропонтовское в июле 2013 г. *C. bohater* представляли копеподиты I–V стадий, взрослые самцы и самки с яйцевыми мешками, его численность была ~10 экз./м³. Из других видов рода единично отмечены мелкие (800–900 мкм) копеподиты 4–5-й стадий *C. kolensis*, который находился в состоянии диапаузы. Повторный просмотр сборов И.К. Ривьер, проведенных летом 2007 г. и зимой 2009 г., показал, что присутствующие в пробах крупные особи рода *Cyclops* идентичны обнаруженным нами в 2013 г. и относятся к *C. bohater*. Ранее этих рачков идентифицировали как *C. abyssorum abyssorum* Sars, 1863, их численность достигала 3.5 тыс. экз./м³, других крупных представителей рода здесь не находили (Ривьер, 2012).

В Рыбинском водохранилище впервые крупная (2400 мкм) самка *C. bohater* обнаружена в декабре 2013 г. в западной части Главного плеса. В декабре 2014 г. там же находили молодых самок этого вида (копеподиты V стадии, 1800 мкм). В марте 2014 г. в восточной части Главного плеса водохранилища отмечена малочисленная (<30 экз./м³) размножающаяся популяция *C. bohater* – всего шесть крупных (1800–2200 мкм) взрослых особей. Она была представлена в основном (>80%) яйценосными самками, несущими

~30 яиц в каждом удлинненном яйцевом мешке, самцы обнаружены единично. Вид находили зимой 2013–2014 гг. на глубоководных участках (12–14 м), в другие сроки до 2019 г. его в водохранилище не регистрировали.

Массовым (>10 тыс. экз./м³) представителем рода *Cyclops* в марте был обычный для водохранилища *C. kolensis* (взрослые особи 1100–1500 мкм), популяция которого приступила к размножению (соотношение самок с яйцами и без них 1 : 25, самок и самцов 2 : 1). Подрастающие копеподиты IV–V стадий осенней генерации *C. kolensis* составляли ~90% численности популяции (Лазарева, Соколова, 2017). В течение зимы в водохранилище помимо *C. bohater* и *C. kolensis* регулярно в небольшом количестве находили *C. vicinus* (1300–1700 мкм), изредка *C. strenuus* (1100–1500 мкм) и *C. insignis* (1300–1800 мкм).

Местообитания, в которых зарегистрирован *C. bohater* в Рыбинском водохранилище, удалены друг от друга на значительное (>40 км) расстояние, что указывает на широкое распространение вида по его акватории. Тот факт, что его не находили ранее, связан с большим (>20 лет) перерывом в исследовании зимнего зоопланктона водоема.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно данным (Krajčiček et al., 2016), генетически *C. bohater* наиболее близок к *C. lacustris*. В филогенетической реконструкции, построенной на основе анализа морфологических признаков (Holynska, Wyngaard, 2019), эти два вида образуют одну группу (“*divergens-clade*”) с европейским *C. divergens* Lindberg, 1936 и североафриканским *C. mauritaniae* Lindberg, 1950 (syn. *C. strenuus mauritaniae* Lindberg, 1950). Морфологически *C. bohater* и *C. lacustris* хорошо различаются размерами тела, формой сегментов цефалоторакса, оперением внутренней средней щетинки коксобазы антенны, соотношением длины дорзальной и внешней апикальной щетинок фурки, а также дистальных шипов эндоподита P4, строением P5 и P6 (самцы), формой яйцевых мешков самок (табл. 5).

Существенно сложнее отличить *C. bohater* от морфологически вариабельного *C. abyssorum*, который достигает сравнимой с *C. bohater* длины тела и имеет ряд подвидов, в том числе морфотип “*taticus*” с широким вторым сегментом цефалоторакса (Einsle, 1993; Holynska, Dahms, 2004; Holynska, 2008; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Согласно (Holynska, Wyngaard, 2019), группа вариантов “*abyssorum*” (“*abyssorum-clade*”) объединяет *C. abyssorum* s. str., *C. abyssorum larianus* Stella, 1934; *C. sevani* (Meshkova, 1947) и *C. riccae* Monchenko, 1977, она является сестринской с группой “*divergens*” (“*divergens-clade*”), в которую входит *C. bohater*.

Таблица 5. Сравнение строения *Cyclops bohater* со строением других морфологически близких видов рода, обитающих в Европейской России по: (Einsle, 1993; Holynska, Dahms, 2004; Holynska, 2008; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016; Krajicek et al., 2016)

Параметр	Виды		
	<i>C. bohater</i>	<i>C. lacustris</i>	<i>C. abyssorum</i>
Общая длина тела самки, мкм	1800–2700	1400–1800	1300–2300
Углы второго торакального сегмента выступают по бокам тела на 15–20% ширины сегмента	+	–	–
Хотя бы одна из боковых щетинок максиллюлы с длинными волосками в проксимальной части	+	+	–
Внутренняя средняя щетинка коксобазы антенны с длинными волосками	–	+	+
Внутренняя апикальная щетинка фурки длиннее фуркальных ветвей	+	+	+/–
Дорзальная и внешняя апикальная щетинки фурки почти одинаковой длины	+	–	+
В орнаменте коксоподита P4 может присутствовать группа “F”	+	–	+
Варианты орнаментации коксоподита P4	ABCDEF ACDEF ACDE	ABCDE ABCE ACDE ACE	ABCDEF ABCE ACDE ACE
Интеркоксальная пластинка P4 густо покрыта длинными волосками	–	–	+
Внутренний шип эндоподита P4 вдвое длиннее внешнего	+	–	+
Щетинка проксимального членика P5 длинная (60–90% длины щетинки дистального членика)	+	+	–
Шип второго членика P5 выходит за дистальный край членика	+	–	+
У самцов шип и внешняя щетинка P6 почти одинаковой длины	+	–	–
Яйцевые мешки самок узкие и длинные, достигают середины фурки	+	–	–

Примечание. “+” – признак имеется, “–” – признак отсутствует, “+/–” – возможны оба варианта.

По строению тела *C. bohater* от *C. abyssorum* можно надежно отличить наличием у первого вида длинных волосков в проксимальной части хотя бы одной из боковых щетинок максиллюлы, отсутствием оперения на средней щетинке коксобазы антенны, слабым вооружением волосками интеркоксальной пластинки P4, сравнительно длинной щетинкой проксимального членика P5 (>60% длины щетинки дистального членика), а также короткой внешней щетинкой P6 самцов, равной по длине шипу (табл. 5). Яйцевые мешки у самок *C. abyssorum* округлые, как и у большинства видов рода (Монченко, 1974). У *C. bohater* они очень длинные и узкие, прилегающие к абдомену (рис. 2а). Несмотря на критику (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016), широкий второй торакальный сегмент служит надежным признаком для визуального отличия *C. bohater* от других

крупных представителей рода *Cyclops* (в том числе от *C. abyssorum*) в водоемах Европейской России. Прочие обитающие здесь виды не имеют подобного признака.

Начиная с работ Айнзле (Einsle, 1975, 1993), важным таксономическим признаком видов рода *Cyclops* считают набор элементов (шипик и щетинки) орнамента коксоподита P4 (Holynska, Dahms, 2004; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016; Krajicek et al., 2016). Однако это очень вариабельный признак, и его надо использовать с осторожностью. В трех изученных популяциях *C. bohater* обнаружены межпопуляционные отличия орнаментации этого коксоподита, различия между летней и зимней генерациями, между самками и самцами. При этом все три выявленных варианта вооружения коксоподита P4 (табл. 4) известны также для западноевропейских популя-

Таблица 6. Длина тела *Cyclops bohater* в различных водоемах Европы

Водоем	Общая длина, мкм		Источник
	средняя	min–max	
Оз. Глубокое	2060 ± 36	1975–2150	Данные авторов
Рыбинское водохранилище	2200 ± 60	1800–2400	То же
Оз. Ферапонтовское	2110 ± 100	1650–2400	»
	2230 ± 90	1800–2750	Ривьер, 2012*
Оз. Вигри (Lake Wigry)	2435 ± 17♀	2290–2580	Kozminsky, 1936
	1764 ± 14♂	–	
Оз. Боденское (Lake Constance)	2445	2270–2660	Einsle, 1975
Оз. Синги-Линги (Lake Cingi Lingi)	2300	2200–2500	Stancovic, Ternjej, 2007
Озера Польши, Латвии и Австрии	2230	1960–2500	Holynska, Dimante- Deimantovica, 2016

* В работе (Ривьер, 2012) вид идентифицирован как *C. abyssorum*.

ций *C. bohater* (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). В исследованных водоемах не обнаружен вариант группировки шипиков ABCDE, указанный для данного вида из оз. Шёхзе (Schöhsee) в Германии (Krajčiček et al., 2016). Варианты ABCDE и ACDE наблюдаются не только у *C. bohater*, но также у *C. lacustris* (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016), ACDE и ABCDEF – у *C. abyssorum* (Einsle, 1993; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016).

Во всех трех озерах средняя длина тела *C. bohater* превышала 2000 мкм (табл. 6). Размеры самок *C. bohater* были максимальны в оз. Ферапонтовское, наиболее крупные особи отмечены зимой (Ривьер, 2012). В целом, самки *C. bohater* из Рыбинского водохранилища и оз. Ферапонтовское сопоставимы по размерам с таковыми из озер Польши, Латвии и Австрии (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016), в оз. Глубокое они были немного меньше.

Местонахождения *C. bohater* расположены в равнинной части Европейской России между 55° и 60° с.ш. (табл. 1). В северных местообитаниях вид может быть обнаружен совместно с *C. lacustris* и *C. abyssorum* s. str. (Монченко, 1974; Holynska, Wuyngaard, 2019). В частности, эти два вида обычны в Ладожском и Онежском озерах, а также водоемах их бассейна (Куликова, 2007; Литоральная..., 2011). Еще дальше на северо-восток (водоемы бассейна рек Вычегда и Печора, Большеземельская тундра) отмечен только *C. abyssorum* (Вехов, 1982; Фефилова, 2015). В Западной Европе *C. bohater* распространен на обширной территории от Хорватии на юге до Швеции на севере, есть сведения о находках вида южнее в горных озерах Италии, Франции и Испании (Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016; Holynska, Wuyngaard, 2019).

По биологии *C. bohater* считают близким к *C. abyssorum* (Монченко, 1974). В глубоких водое-

мах он предпочитает область гипolimниона (Ривьер, 2012; Kozminsky, 1936), хотя встречается и в прибрежье (Einsle, 1988; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Летом холодный (<12°C) гипolimнион характерен для исследованных озер Глубокое и Ферапонтовское (Жданова, Лазарева, 2009; Ривьер, 2012; Щербаков, 1967). В период работ он охватывал слой воды толщиной 13–18 м, верхняя его граница располагалась на глубине 8–10 м. Эти условия способствовали развитию в озерах летней генерации холодноводных копепод.

В Рыбинском водохранилище условия для размножения холодноводных копепод формируются только зимой и ранней весной. Летом термическая стратификация водной толщи выражена слабо или отсутствует, придонный слой воды прогревается до 22°C (Структура..., 2018). Зимой наиболее благоприятные условия для размножения *C. bohater* складываются в марте на глубоководных (>10 м) участках водоема, где температура придонной воды достигает 3.4°C, а толщина сравнительно “теплого” слоя составляет 3–5 м над дном (Лазарева, Соколова, 2017). В обоих исследованных озерах *C. bohater* летом и зимой обитал на глубине >8 м, в Рыбинском водохранилище – только зимой на 5–14 м.

В зимнем зоопланктоне Рыбинского водохранилища сравнимыми по размеру с *C. bohater* были крупные особи *C. vicinus* (самки ≤1700 мкм) и *C. insignis* (>1800 мкм). Оба вида хорошо отличаются от *C. bohater* формулой шипов плавательных ног (тип Vini), формой торакальных сегментов и соотношением длины фуркальных щетинок (Монченко, 1974; Определитель..., 2010). В озерах Глубокое и Ферапонтовское прочие представители рода *Cyclops* (*C. strenuus* и *C. kolensis*) были меньшего размера (<1800 мкм) по сравнению с *C. bohater*.

В озерах Западной Европы (Боденское, Цюрихское, Миндельзе, Мариензе) *C. bohater* –

обычный вид, как правило, он имеет один период размножения зимой в январе—марте (моноциклия), а в мае уходит в диапаузу на пятой копепоидной стадии развития (Einsle, 1993; Frisch, 2002; Holynska, Dimante-Deimantovica, 2016). Вид может быть дицикличен, в этом случае второй период размножения наблюдается летом (Монченко, 1974; Ривьер, 2012; Einsle, 1988). По нашим наблюдениям, в озерах Глубокое и Ферапонтовское *C. bohater* имел два периода размножения (дициклия): зимой в феврале—марте при температуре воды <2°C и летом в июле—августе в холодном гипolimнионе при 7—11°C. В Рыбинском водохранилище вид был моноцикличен и размножался только зимой при температуре воды <4°C.

Выводы. Обнаружены два новых местообитания *C. bohater* в Европейской России — оз. Ферапонтовское (Вологодская обл.) и Рыбинское водохранилище (Верхняя Волга). Подтверждено обитание вида в оз. Глубокое (Московская обл.). Установлено, что в озерах этот вид размножается зимой и летом (дицикличен), а в водохранилище — только зимой (моноцикличен). На основе анализа собственных и литературных данных выявлены отличительные признаки *C. bohater* от морфологически близких *C. lacustris* и *C. abyssorum*, обитающих в водоемах севера Европейской России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В.А. Гусакову (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за помощь в фотосъемке ракообразных, В.В. Вербицкому и А.К. Гришанину (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за организацию экспедиционных работ на озерах Вологодской обл.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в соответствии с Гос. заданием АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вехов Н.В. 1982. Фауна и особенности жизненных циклов веслоногих ракообразных подотрядов Cyclopoidea и Calanoida арктических и субарктических водоемов Европы // Гидробиол. журн. Т. 18. № 2. С. 18.
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Жданова С.М., Лазарева В.И. 2009. Видовой состав и пространственное распределение летнего (июль) зоопланктона озера Глубокое // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 10. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. С. 51.
- Коровчинский Н.М., Бойкова О.С. 2009. Пелагический рачковый зоопланктон озера Глубокое в 1999—2008 гг. и некоторые итоги его многолетних наблюдений // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. Т. 10. С. 39.

Коровчинский Н.М., Бойкова О.С., Мнацканова Е.А. 2017. Долговременные наблюдения пелагического зоопланктона озера Глубокое и некоторые проблемы мониторинговых исследований // Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. Т. 11. С. 39.

Куликова Т.П. 2007. Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН.

Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2017. Состав и обилие зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Поволж. экол. журн. № 2. С. 136. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-2-136-146>

Литоральная зона Ладожского озера. 2011. Санкт-Петербург: Нестор-История.

Монченко В.И. 1974. Фауна України. Щелепнороті циклопоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Т. 27. Вип. 3. Киев: Наук. думка.

Монченко В.И. 2003. Свободноживущие циклопоидные копеподы Понто-Каспийского бассейна. Киев: Наук. думка.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.

Ракообразные Беларуси. 2019. <http://crustacea-g2n.mozello.com/copepoda/cyclops-bohater/> (обращение октябрь 2019 г.).

Ривьер И.К. 2012. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Изд-во Пермьяков.

Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. Москва: Российская академия наук.

Фефилова Е.Б. 2015. Веслоногие раки (Copepoda). Москва: Тов-во науч. изданий КМК.

Щербаков А.П. 1967. Озеро Глубокое. Москва: Наука.

Deimantovica I. 2010. First records of *Cyclops bohater* Kozminski, 1933 from Latvia's lakes with notes on its morphometry // Acta Zoologica Lituanica. V. 20. P. 215. <https://doi.org/10.2478/v10043-010-0029-0>

Dussart B., Defaye D. 2006. World Directory of Crustacea Copepoda of Inland Waters II —Cyclopiformes. Leiden (Netherlands): Backhuys Publishers BV.

Einsle U. 1975. Revision der Gattung *Cyclops* s. str. speziell der *abyssorum* — gruppe // Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia. V. 32. P. 57.

Einsle U. 1988. The long-term dynamics of crustacean communities in Lake Constance (Obersee, 1962—1986) // Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie. V. 50. P. 136. <https://doi.org/10.1139/z88-319>

Einsle U. 1993. Crustacea, Copepoda: Calanoida und Cyclopoida. Stuttgart: Gustav Fischer.

Frisch D. 2002. Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain // Freshwater Biol. V. 47. P. 1269. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00865.x>

Holynska M. 2008. On the morphology and geographical distribution of some problematic South Palearctic Cyclops (Copepoda: Cyclopidae) // J. Natural History.

- V. 42. Nos. 29–30. P. 2011.
<https://doi.org/10.1080/00222930802140160>
- Holynska M., Dahms H.-U. 2004. New diagnostic micro-characters of the cephalothoracic appendages in *Cyclops* O.F. Müller, 1776 (Crustacea, Copepoda, Cyclopoida) // *Zoosystema*. V. 26. № 2. P. 175.
- Holynska M., Dimante-Deimantovica I. 2016. Redescription and taxonomic notes on *Cyclops bohater* Koźmiński, 1933 and *Cyclops lacustris* G.O. Sars, 1863 (Arthropoda, Crustacea), with an identification key to the *Cyclops* species of Fenno-Scandinavia // *Eur. J. Taxonomy*. V. 212. P. 1–31.
<https://doi.org/10.5852/ejt.2016.212>
- Holynska M., Wyngaard G.A. 2019. Towards a phylogeny of *Cyclops* (Copepoda): (in) congruences among morphology, molecules and zoogeography // *Zoologica Scripta*. V. 48. P. 376.
<https://doi.org/10.1111/zsc.12342>
- Koźmiński Z. 1936. Morphometrische und ökologische Untersuchungen an Cyclopiden der *strenuus*-Gruppe // *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. V. 33. P. 161.
- Krajiček M., Fott J., Miracle M.R. et al. 2016. The genus *Cyclops* (Copepoda, Cyclopoida) in Europe // *Zoologica Scripta*. V. 45. № 6. P. 671.
<https://doi.org/10.1111/zsc.12183>
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. Metazooplankton of the Plain Reservoir during Climate Warming: Biomass and Production // *Inl. Water Biol.* 2015. V. 8. № 3. P. 250.
<https://doi.org/10.1134/S1995082915030098>
- Stanković I., Ternjej I. 2007. The first record of *Cyclops bohater* Kozminski (Copepoda, Cyclopoida) in Croatia and the Balkan peninsula // *Natura Croatica*. V. 16. P. 189.

Copepod *Cyclops bohater* (Crustacea, Copepoda) in European Russia

V. I. Lazareva^{1, *} and S. M. Zhdanova¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

In 2008–2014, two new habitats of *Cyclops bohater* Kozminsky, 1933 were found in European Russia: Lake Ferapontovskoe (Vologda Region) and the Rybinsk Reservoir (Upper Volga) and findings of this particular species were also confirmed in Lake Glubokoe (Moscow oblast). The morphological features and living conditions of *C. bohater* population in different water bodies are described. It is shown that *C. bohater* reproduces in lakes in winter and summer (dicyclic), and in the Rybinsk Reservoir only in winter (monocyclic). The distinguishing features of *C. bohater* from morphologically related species *C. lacustris* Sars, 1863 and *C. abyssorum* Sars, 1863 are discussed.

Keywords: lakes, reservoirs, *Cyclops bohater*, new records, species morphology, distinctive features, features of species live cycle