

УДК 595/3

ТАФОЦЕНОЗ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ ОЗЕРА РУБСКОЕ (ИВАНОВСКАЯ ОБЛАСТЬ, ЕВРОПЕЙСКАЯ ЧАСТЬ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ)

© 2019 г. А. Г. Ибрагимова^{a, *}, Л. А. Фролова^{a, **}, Л. Р. Косарева^{a, ***},
А. А. Котов^{b, ****}, Д. К. Нургалиев^{a, *****}

^aКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань 420008, Россия

^bИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

*e-mail: agibragimova@kpfu.ru

**e-mail: larissa.frolova@kpfu.ru

***e-mail: lina.kosareva@kpfu.ru

****e-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

*****e-mail: danis.nourgaliyev@kpfu.ru

Поступила в редакцию 05.08.2018 г.

После доработки 05.12.2018 г.

Принята к публикации 10.12.2018 г.

Колонка донных отложений длиной 4.98 м была отобрана из оз. Рубское Ивановской области (центральная часть Восточно-Европейской равнины). Возраст нижнего слоя колонки по данным радиоуглеродного анализа составил 11000 кал. л. н. В результате изучения 23 образцов донных отложений в составе тафоценоза озера идентифицированы остатки 38 таксонов Cladocera (Crustacea, Branchiopoda). Согласно шкале Любарского среди ветвистоусых ракообразных не имеется доминантов, роль субдоминантов выполняют *Chydorus* cf. *sphaericus* (O.F. Müller 1776) и *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina* (Leydig 1860). Виды, типичные для арктических водоемов и населяющие озеро в начальные этапы его формирования, в ходе развития водоема сменяются видами, предпочитающими умеренные климатические условия. В стратиграфической диаграмме кладоцерного сообщества оз. Рубское выделены четыре фаунистические зоны. Увеличение доли *B. (E.) longispina* в отложениях, датированных 8500 кал. л. н., по-видимому, связано с увеличением доли пелагических участков в водоеме в этот период времени. Во многих случаях выявляется соответствие между изменениями присутствия и доли в тафоценозе донных отложений оз. Рубское отдельных таксонов ветвистоусых ракообразных и климатическими изменениями в соответствующую временную эпоху.

Ключевые слова: Cladocera, голоцен, палеолимнология, европейская часть России

DOI: 10.1134/S0044513419060060

Любые изменения, происходящие на водосборе или непосредственно в водоеме при смене климатических, гидроморфологических и гидрохимических условий, отражаются на его обитателях, начиная с микроскопических представителей флоры и фауны, заканчивая крупными водоплавающими птицами или околоводными млекопитающими (Константинов, 1986; Ulrich et al., 2017). Изучить ход эволюции водоема и окружающей среды за последние тысячелетия можно посредством детального послойного изучения донных отложений озер, являющихся природными архивами многолетних экологических и климатических изменений, происходивших на всех этапах озерного седиментогенеза (Россолимо, 1927; Субетто, 2009; Kienast et al., 2011; Frolova, 2017; Kosareva et al., 2017). Палеобиологический анализ

донных отложений позволяет определить структуру исследуемого сообщества в разные периоды его истории, выявить изменения его структуры и “привязать” их к изменениям среды на определенных временных промежутках (Субетто, 2009; Смирнов, 2010).

В качестве индикаторов меняющихся условий среды чаще всего используются такие биологические объекты как диатомовые водоросли (Забелина и др., 1950; Battarbee, 1984), споры и пыльца растений (Rudaya et al., 2012; Чепурная, Новенко, 2015), личинки хирономид (Chironomidae) (Frey, 1988), остракоды (Ostracoda) (Kienast et al., 2011) и кладоцеры (Cladocera) (Frey, 1986; Смирнов, 2010; Frolova et al., 2016, 2017; Ibragimova et al., 2017, 2017a). Последние являются одной из наиболее массовых групп организмов водных экосистем:

они населяют все типы внутренних водоемов и водотоков, от родников и грунтовых вод до крупных озер (Смирнов, 2010; Frolova, 2017). К настоящему моменту опубликованы многочисленные результаты исследований рецентных и субфосильных *Cladocera* озер Европы (Финляндия, Польша, Германия), Канады, северной части России (Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen, 2007; Korosi, Smol, 2012; Rautio, Nevalainen, 2013), включая труднодоступные водоемы Восточной Сибири (Frolova et al., 2014).

Метод реконструкции климатических и экологических условий прошлого на основе данных по рецентным ветвистоусым ракообразным является относительно молодым. Он основывается на хорошей сохранности хитиновых остатков (головных щитов, карапаксов, постабдоменов и др.) многих таксонов кладоцер, что позволяет идентифицировать их до уровня вида (Freu, 1986; Смирнов, 2010; Rautio, Nevalainen, 2013; Frolova et al., 2017a). При этом известно, что отдельные виды *Cladocera* проявляют низкую толерантность к меняющимся условиям среды (температуре, pH, содержанию кислорода) и предпочитают определенный тип субстрата. Благодаря этому можно связать изменения состава тафоценоза на протяжении колонки отложений с изменениями климатических и экологических условий в определенные моменты времени в прошлом (Hann, 1989; Korhola, Rautio, 2001; Frolova et al., 2014, 2017a).

Многие водоемы Европы хорошо изучены в палеолимнологическом аспекте (см. выше). К сожалению, история формирования изучена лишь у немногих озер средней полосы России (Смирнов, 1978, 2010; Сапелко и др., 2013). В частности, на территории Ивановской области насчитывается более 200 озер, лишь немногие из которых затронуты подобными работами (Сластенов, Марков, 2010). При этом характер береговой линии и особенности водосбора позволяют предположить, что раньше некоторые озера занимали значительно большие площади и были значительно более глубокими, чем ныне (Марков и др., 2014).

Цель данной работы — изучить процесс формирования таксоценоза ветвистоусых ракообразных оз. Рубское, описать произошедшие изменения и попытаться связать их с климатической историей региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озеро Рубское (56.72545° с.ш., 40.60657° в.д.) — крупнейшее озеро Ивановской обл. (длина 2980 м, ширина 1550 м, площадь акватории 2.95 км², средняя глубина 5.3 м, максимальная глубина 16.5 м; длина береговой линии 7250 м; объем воды 15.7 млн м³) (Пелевина, 2014). Оно является проточным, поскольку через него протекает р. Смер-

дяга (рис. 1). Поддержание уровня воды происходит за счёт грунтового, дождевого и снегового питания (Пелевина, 2014). Озеро относится к ультрапресным олиготрофным водоемам с минерализацией воды 30–40 мг/л сложного состава — гидрокарбонатно-сульфатно-хлоридной натриево-кальциевой со слабокислой реакцией среды (Борисова и др., 2013; Пелевина, 2014). Вода озера чистая, прозрачная (прозрачность 3–4.5 м), отличается высоким содержанием кислорода (5.8–7.1 мг/л, что составляет 62–75% нормального насыщения) (Борисова и др., 2013). Ложе озера представлено песчаными и суглинистыми отложениями с большим количеством валунного материала (Пелевина, 2014).

В ходе полевых работ, проведенных в 2015 г., получены сейсмоакустические профили (6 шт.) с использованием одноканального сейсмоакустического комплекса. Их анализ позволил наметить точки отбора колонок донных отложений озера. Для палеобиологических исследований (споропыльцевой, диатомовый, кладоцерный анализ) в июле 2015 г. при помощи гидравлического донного керноотборника (Борисов, 2004) отобрали колонку донных отложений длиной 4.98 м (см. Core 4 на рис. 1). КERN послойно извлекали из колонковой трубы: верхний полужидкий осадок — с шагом 10 см, более плотный осадок — с шагом 2 см.

Радиоуглеродное датирование осадков проводили методом ускорительной масс-спектрометрии (AMS) в Институте физики элементарных частиц Федерального технологического университета Швейцарии (ETH). Доверительный интервал для возрастной шкалы определяли с использованием программы CalibETH (Niklaus et al., 1992). Изотопный возраст органического вещества образцов (количество калиброванных лет — кал. л. н.) рассчитывали с использованием калибровочной кривой IntCal 13 и программы OxCal 4.2 (Bronk Ramsey, 1995).

Для кладоцерного анализа отобрали 23 образца по всей длине колонки с шагом в 10 см. Пробоподготовку и анализ образцов проводили в лаборатории Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма Казанского федерального университета. Образцы готовили по методике, впервые предложенной Фрайем (Freu, 1986) и Хэнн (Hann, 1989), а позднее усовершенствованной Корхолой и Раутио (Korhola, Rautio, 2001). Пробы просматривали под световым стереомикроскопом Axiostar Plus Carl Zeiss при увеличении $\times 100$ –400. Идентификацию остатков проводили по различным хитиновым структурам *Cladocera*, чаще карапаксам и головным щитам, реже — по постабдоменам, постабдоминальным коготкам, покоящимся яйцам (эфиппиумам), мандибулам и т.д. При подсчете остатков карапаксов за 1 экз. *Cladocera* принимали две обнаруженные в грунте

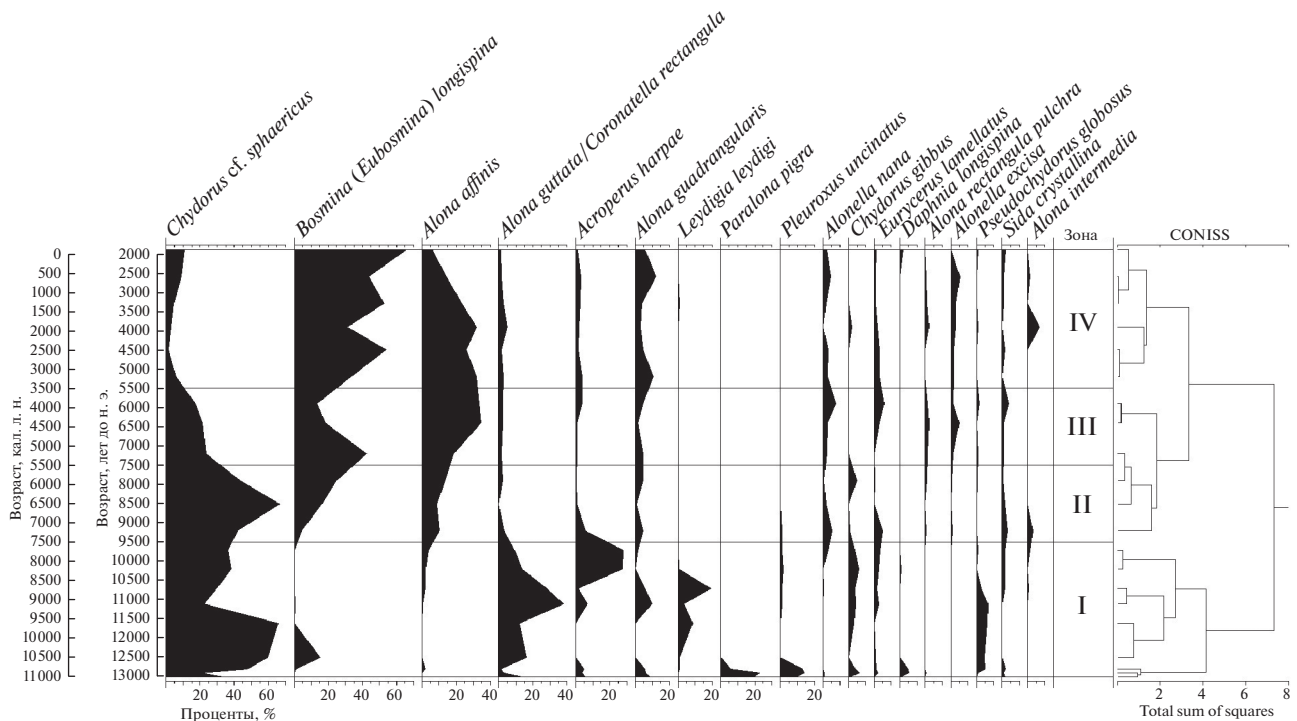


Рис. 2. Распределение остатков ветвистоусых ракообразных в колонке донных отложений оз. Рубское.

Acroperus harpae (Baird 1834) (5.48%) и *Alona quadrangularis* (O.F. Müller 1776) (4.7%).

Индекс Шеннона—Уивера на всем протяжении колонки варьирует в пределах 1.66–3.37 бит/экз., в среднем составляя 2.56 ± 0.08 . Значения индекса выровненности Пиелу находятся в пределах 0.29–0.6 со средним значением 0.46 ± 0.01 , что свидетельствует о недостаточной выровненности структуры сообщества.

На стратиграфической диаграмме кладоцерного сообщества оз. Рубское выделяются четыре фаунистические зоны.

Зона I (11000–7500 кал. л. н.). Начальные этапы образования озера характеризуются крайне низким таксономическим разнообразием. В состав таксоценоза входят литорально-бентосные представители семейства.

Chydoridae (*Chydorus*, *Alona*, *Pseudochydorus*, *Paratona*, *Pleuroxus*) с незначительным присутствием пелагических таксонов семейств Bosminidae (2.2%) и Daphniidae (1.4%). Явные доминанты в сообществе отсутствуют, *Chydorus cf. sphaericus* и *Alona guttata/Coronatella rectangularis* (к сожалению, различие двух таксонов по остаткам крайне затруднительно) выполняют роль субдоминантов, составляя 38.2 и 15.6% соответственно от общего количества идентифицированных субфоссильных остатков. В образцах колонки донных отложений, датированных возрастом 10500–10000 кал. л. н., локально увеличивается доля остатков *Bosmina (Eubosmina) longispina* (18.2%), в целом обнаружи-

ваемых в Зоне I в незначительном числе (0.5%). Очевидно, что условия, сложившиеся как на ранних этапах формирования водоема, так и в период 10000–6500 кал. л. н., не были благоприятными для развития Bosminidae. Субфоссильные остатки *B. (E.) longispina* практически отсутствуют в образцах последнего периода. Однако близкородственный вид *B. longirostris*, хоть и в малых количествах, присутствует в образцах из этой зоны, исчезая на более поздних этапах развития озера.

Доля *Paratona pigra* (Sars 1862), одного из пионерных видов для оз. Рубское, максимальна в самых нижних слоях колонки (15.8%). Таксон классифицируется как второстепенный вид в Зоне I (4.9%) и встречается исключительно в образцах древнее 10500 кал. л. н. В образцах нижней части колонки (11000–10500 кал. л. н.) присутствуют также виды, обитающие на открытой литорали — *Pleuroxus uncinatus* (Baird 1850) (4.0%) и *Disparalona rostrata* (Koch 1841) (0.7%) (Смирнов, 2010). Причем, если остатки экзоскелета первого таксона обнаруживаются и на более современных этапах развития озера (до 6500 кал. л. н.), что позволяет классифицировать таксон как второстепенный в Зоне I, то остатки *D. rostrata* встречаются только на начальном этапе его формирования. К категории второстепенных видов относится также *Acroperus harpae* (10.0%), пик развития которого приходится на период 8000–7500 кал. л. н., и *Alona quadrangularis* (4.1%). Бентосный вид *Leydigia leydigi* (Schödler 1863) (3.9%), численность

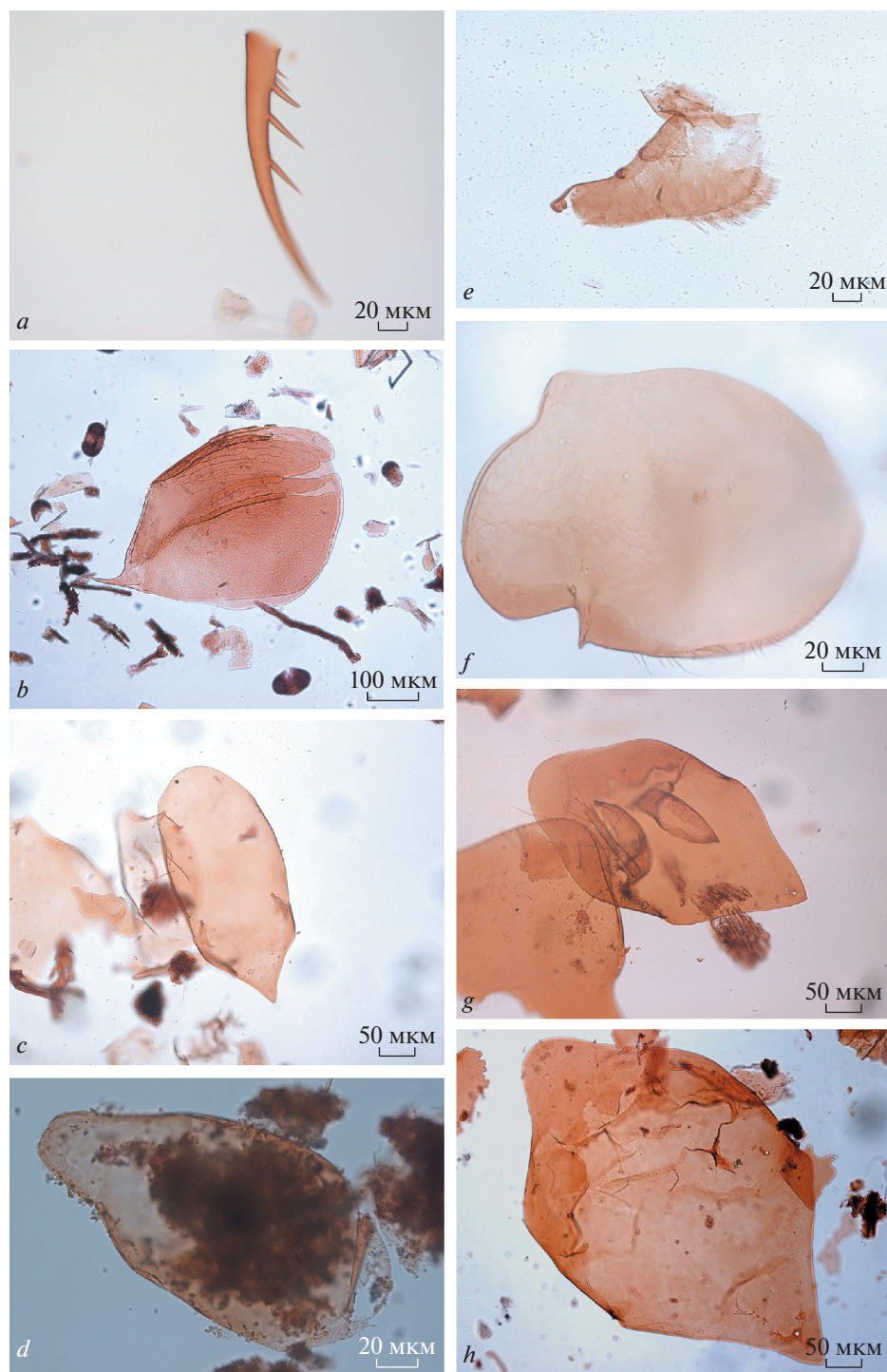


Рис. 3. Остатки ветвистоусых ракообразных из донных отложений оз. Рубское, Ивановская обл. РФ, относящиеся к представителям семейств Sididae (a), Bosminidae (b), Chydoridae; подсемейств Chydorinae (c–f) и Aloninae (g–h): a – *Sidida crystallina*, атипичный постабдоминальный коготок с дополнительным пятым шипом; b – *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina*, эфиппиум; c–d – *Chydorus sphaericus*, головной щит самки и самца; e – *Pleuroxus uncinatus*, постабдомен самца; f – *Anchistropus emarginatus*, створка; g–h – *Alona affinis*, головные щиты с двумя главными порами и одной порой.

которого достигает своего максимума в образцах, датированных возрастом 8700 кал. л. н., *Chydorus gibbus* (Sars 1890) (3.7%) и *Pseudochydorus globosus*

(Baird 1843) (2.9%) классифицируются как мало-значимые. Их численность в целом снижается с продвижением вверх по колонке.

Значения индекса Шеннона—Уивера составляют 1.7–3.36 бит/экз. со средним значением 2.6 ± 0.24 . Значения индекса Пиелу находятся в пределах 0.3–0.59 и составляют в среднем 0.46 ± 0.04 .

Зона II (7500–5500 кал. л. н.). Зона II характеризуется некоторым увеличением таксономического разнообразия. *Chydorus* cf. *sphaericus* приобретает статус доминанта сообщества, составляя 48.7% от общего числа обнаруженных остатков Cladocera в зоне II, тогда как доля *Alona guttata* / *Coronatella rectangula* (1.9%) значительно снижается, классифицируя этот “таксон” как малозначимый согласно шкале Любарского. Постепенно происходит увеличение численности пелагического вида *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina* (17.0%) — субдоминанта сообщества, и крупного фитофильного рачка *Alona affinis* (11.3%), выполняющего роль второстепенного вида в Зоне II. Происходит увеличение доли кладоцер, ассоциированных с вышней водной растительностью, например, появляется *Sida crystallina* (O.F. Müller 1776) (рис. 3a). Интересно отметить, что представители *Alona* s.lat. в этот период в целом представлены по большей части мелкими формами (*Alona guttata* / *Coronatella rectangula*, *A. intermedia* (Sars 1862), *A. guttata* / *rectangula pulchra*). Встречаются остатки хитиновых структур мелких представителей рода *Alonella* (*A. nana* (Baird 1843), *A. exigua* (Fischer 1854), *A. excisa* (Lilljeborg 1853)) и крупного рачка *Alonopsis elongata* (Sars 1862).

Значения индекса Шеннона—Уивера незначительно уменьшаются по сравнению с предыдущей зоной и составляют 1.65–3.18 бит/экз. (среднее значение 2.41 ± 0.38). Значения индекса Пиелу также незначительно уменьшаются, находясь в пределах 0.29–0.57 (среднее значение 0.43 ± 0.07).

Зона III (5500–3500 кал. л. н.). Согласно шкале Любарского в выделенной зоне отсутствуют доминанты, роль субдоминантов кладоцерного сообщества выполняют *Alona affinis* (28.5%), *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina* (25.6%) (рис. 3b), *Chydorus* cf. *sphaericus* (20.7%) (Рис. 3c–3d). Последний сокращает свою представленность начиная с 7200 кал. л. н. Увеличение встречаемости *Alona affinis* сопровождается уменьшением или даже полным исчезновением мелких литоральных форм *Alona* s. lat. (которые были обычны в Зоне II). Так, *A. intermedia* не обнаружена в образцах в период 6500–2500 кал. л. н., но присутствует в образцах, датированных возрастом выше 2000 кал. л. н., когда отмечается уменьшение числа остатков *A. affinis*. Число видов уменьшается по сравнению с предыдущим этапом развития озера. В Зоне III из таксоценоза оз. Рубское выпадают типичные обитатели палеарктической зоны, например *Pleuroxus uncinatus* (рис. 3e), населявший озеро с момента его формирования.

Значения индекса Шеннона—Уивера колеблются в пределах 2.36–3.07 бит/экз. (в среднем составляя 2.77 ± 0.16 , что является максимальным для всей колонки). Значения индекса Пиелу находятся в пределах 0.42–0.55 со средним значением 0.49 ± 0.03 , что также является максимумом для всей колонки отложений.

Зона IV (с 3500 кал. л. н.). Роль доминанта на этом этапе уверенно занимает пелагическая форма — *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina*, составляя 46.6% от общего числа идентифицированных остатков. Численность *Alona affinis* несколько снижена по сравнению с численностью в предыдущей зоне и составляет 22.4%, что закрепляет за видом роль субдоминанта сообщества, тогда как значимость близкородственного вида *A. quadrangularis* (6.9%) увеличена по сравнению со значимостью его в предыдущих зонах. Численность субдоминанта предыдущих зон, *Chydorus* cf. *sphaericus*, снижена до 5.7%, и вид является второстепенным. В верхней части колонки, как и в образцах из ее нижней части, обнаруживаются эфиппиумы *Daphnia* cf. *longispina* (O. F. Müller 1776). По-прежнему сохраняется тенденция к уменьшению числа видов.

Отмечается уменьшение значений индекса Шеннона—Уивера до 1.95–2.9 бит/экз. (среднее значение 2.42 ± 0.17). Значения индекса выровненности экологических групп Пиелу находятся в пределах 0.35–0.52 (среднее значение 0.42 ± 0.03).

ОБСУЖДЕНИЕ

Прочность хитина элементов экзоскелета представителей семейств Chydoridae и Bosminidae обеспечивает высокую степень сохранности их остатков в донных отложениях (Hofmann, 1986; Hann, 1989), что позволяет оценить количественные соотношения между таксонами в прошлом (Frolova et al., 2016). Элементы экзоскелета представителей сем. Daphniidae, составляющие только 1.4% всех обнаруженных остатков Cladocera оз. Рубское, отличаются хрупкостью и в значительно большей степени подвержены разрушению при формировании донных осадков. Чаще всего сохраняются их постабдоминальные коготки и эфиппиумы, однако, определение таксонов по этим структурам не разработано, что ограничивает использование остатков дафнид в палеоэкологических реконструкциях (Frolova et al., 2017).

Согласно схеме периодизации Блитта—Сернандера в модификации Хотинского (1977), голоценовая эпоха включала в себя пять основных климатических периодов: пребореальный (11700–10500 кал. л. н.), бореальный (10300–8800 кал. л. н.), атлантический (8800–5300 кал. л. н.), суббореальный (5300–2600 кал. л. н.) и субатлантический (с 2600 кал. л. н.). Выявленные нами зоны не точ-

но совпадают с климатическими периодами, хотя в некоторых случаях выявляется явное соответствие первым. Во многом это связано с тем, что начало голоцена не было климатически однообразным. Гляциологические, палинологические и изотопно-геохимические исследования разрезов континентальных и морских отложений в Северной и Западной Европе, выполненные с высоким временным разрешением (Субетто и др., 2003), а также изменения изотопно-кислородного состава ледяных кернов в Гренландии, свидетельствуют о значительных климатических колебаниях внутри каждого климатического периода, например, о фазах похолодания внутри пребореального периода. Особенности формирования климата Европейской части РФ обсуждаются в многочисленных публикациях (Борисова и др., 2013; Новенко, 2016).

Формирование кладоцерного таксоценоза оз. Рубское началось на границе плейстоцена и голоцена. Многочисленные исследования донных отложений свидетельствуют о том, что чаще всего горизонты послеледниковых отложений содержат в большей степени остатки литоральных, нежели пелагических форм. В целом для эволюции сообщества подобных водоемов характерно постепенное увеличение значимости пелагических планктонных видов, особенно на более поздних этапах их сукцессии (Goulden, 1964; Hoffman, 1986; Frey, 1988). Анализ колонки донных отложений оз. Рубское подтверждает данный вывод. Преобладание видов открытой литорали (*Leydigia leydigi*, *Pleuroxus uncinatus*, *Paralona pigra*, *Chydorus gibbus*, *Pseudochydorus globosus*) и фитофильного комплекса (*Alona quadrangularis*, *Alona guttata*/*Coronatella rectangula*) в нижней части колонки донных отложений явным образом свидетельствует о мелководности озера на начальных этапах его формирования.

Нижние слои колонки донных отложений характеризуются высокой долей остатков *Chydorus* cf. *sphaericus*. Этот таксон обладает всеми адаптациями к литоральному образу жизни, при этом он же развивается в массе и в планктоне при наличии взвешенных водорослей и иных органических частиц (Frey, 1968). Следует отметить, что *C. cf. sphaericus* — это группа близких видов, обитающих в различных экологических и географических условиях (Belyaeva, Taylor, 2009). Даже в средней полосе России имеется два вида с различной филогеографической историей (Kotov et al., 2016). В колонке изредка встречались головные щиты самцов, для которых был характерен тупой, но относительно узкий рострум (Рис. 3д), характерный для *C. sphaericus* s. str. (Belyaeva, Taylor, 2009). Однако мы не можем исключить присутствие другого вида из этой группы в какие-либо периоды истории развития сообщества. Находки самцов хидорид особенно ценны для точной

идентификации таксонов (Frey, 1985; Belyaeva, Taylor, 2009). При этом известно, что *C. cf. sphaericus* может успешно развиваться как в эвтрофных, так и в олиготрофных водоемах, а именно последнее состояние было, видимо, характерно для ранних этапов заполнения водоемов после окончания оледенения. Увеличение биомассы этого таксона может являться свидетельством увеличения содержания органики в воде (Flössner, 2000).

В нижних слоях колонки нами обнаружены преимущественно холодолюбивые виды, что также весьма характерно для формирования фауны в послеледниковый период. Одним из видов, населяющих озеро исключительно на начальном этапе его формирования, является *Paralona pigra*. Этот же вид также доминировал в Онежском озере (Смирнов, 1978) и оз. Каксой-Сламми (юг Финляндии) (Sarmaja-Korjonen, 2002) на начальных фазах становления таксоценоза кладоцер этих водоемов.

Климатические реконструкции, выполненные аналоговым методом, основанные на данных спорово-пыльцевого анализа и полученные информационно-статистическим методом для территории Восточно-Европейской равнины, показывают, что средние годовые температуры были ниже современных значений в период 10100–7900 кал. л.н. и изменялись от –1 до +2°C (Новенко, 2016). Реконструкции палеотемператур по данным разрезов Восточно-Европейской равнины позволили выделить два хорошо выраженных кратковременных похолодания 9100–9300 кал. л. н. и 8100–8500 кал. л. н. Более позднее похолодание широко прослеживается в многочисленных климатических реконструкциях (Korhola, 1999).

О холодных температурах в это время в районе оз. Рубского свидетельствует преобладание в разрезах донных отложений 11000–8500 кал. л. н. видов палеарктического географического распространения: *Chydorus* cf. *sphaericus*, *C. gibbus*, *Alona guttata*/*Coronatella rectangula*, *Pleuroxus uncinatus*, *Paralona pigra*, *Pseudochydorus globosus* (Błędzki, Rybak, 2016; Смирнов, 2010).

Переход от холодного и сухого климата позднего плейстоцена к относительно теплым и влажным условиям голоцена привел к изменению природной обстановки как на водосборах озер, так и в водной экосистеме (Субетто, 2009), что сказалось на таксономическом составе ветвистых ракообразных. В первую очередь изменения коснулись представителей фитофильной фауны, увеличив таксономическое разнообразие. В период 10000–5200 кал. л. н. отмечается наибольшее разнообразие Cladocera, после чего экосистема оз. Рубское, по-видимому, претерпевает изменения, связанные с увеличением площади пелагической части озера.

В образцах, отобранных из нижних слоев колонки, датированных возрастом 8000 кал. л. н., обнаружены створки *Anchistropus emarginatus* (Sars 1862) (рис. 3f). Вид присутствует в современных водоемах в небольшом количестве, в связи с чем остатки его редко встречаются в донных отложениях (Van Damme, Dumont, 2007). *Anchistropus emarginatus* обитает в мезотрофных водоемах как в пелагической части (Flössner, 2000), так и в зарослях прибрежной растительности в ассоциации с *Hydra attenuata* (Pallas 1766) (Fryer 1968; Flössner, 2000), что связано со спецификой питания вида — это хищник, атакующий незащищенные участки эктодермы тела гидр (Van Damme, Dumont, 2007). Находки *Anchistropus* свидетельствуют об обитании в озере в это время данных кишечнополостных, остатки которых не сохраняются.

Согласно данным о палеоклиматических условиях атлантического периода голоцена (8800—5300 кал. л. н.) как в глобальном масштабе, так и на региональном уровне, можно сделать вывод о четко выраженном максимуме теплообеспеченности климата в Европе (Korhola, Rautio, 2001). В зоне II (рис. 2), примерно соответствующей периоду климатического оптимума голоцена, происходит увеличение доли таксонов, предпочитающих умеренные климатические условия. Так, в донных отложениях в массе встречаются *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina* и *Alona affinis*. Одновременно отмечается уменьшение доли *Acroperus harpae* и *Alona guttata/Coronatella rectangula* в период 8500—2000 кал. л. н., тогда как на более ранних этапах развития озера эти таксоны выступают в роли субдоминантов сообщества.

Отметим, что следует с осторожностью относиться к взглядам на индикаторную роль *Acroperus*. Хотя *A. harpae* является фитофильным видом (Fryer, 1968), увеличение его численности не всегда свидетельствует о мощном развитии зоны макрофитов. Так, в оз. Оберер-Ландшицце было отмечено увеличение значимости таксона при отсутствии развитой растительности в прибрежной зоне и наличии мелководного побережья, покрытого гравием (Nevalainen et al., 2011). В итальянских и швейцарских альпийских озерах наблюдается зависимость численности *A. harpae* от концентрации ионов калия, которая, в свою очередь, связана с продуктивностью озера и/или развитием водной растительности (Nevalainen et al., 2011).

Климатические изменения во вторую половину голоцена проявились как в снижении теплообеспеченности, так и в изменении режима увлажнения. Согласно многочисленным палеогеографическим исследованиям выявлено, что в умеренной зоне Европы вторая половина голоцена была более влажной, чем первая (Хотинский, 1977; Борисова и др., 2013). На переходе от теплого атлантического к холодному суббореальному климати-

ческому периоду в таксоценозе оз. Рубское отмечается увеличение численности холодолюбивого *Chydorus gibbus*. В период среднесуббореального потепления (3.5—4.7 тыс. кал. л.н.) в сообществе озера Рубское отмечены максимальные значения индексов Шеннона-Уивера и Пиелу. В это время также возрастает численность *Alonella excisa*, развитие которой ассоциируется с умеренными условиями среды (Catalan et al., 2009). Суббореальный период (5300—2600 кал. л.н.) в стратиграфической диаграмме озера характеризуется сукцессией таксоценозов, характеризующейся переходом от доминирования *C. cf. sphaericus* к субдоминированию пелагической *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina* (рис. 2) и *Alona affinis*. Ранее аналогичная картина отмечалась неоднократно в других озерах Евразии (Смирнов, 1978). Одновременное доминирование *A. affinis* и *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina*, вероятно, было связано с затоплением прибрежной части озера, в результате чего растительность, оказавшаяся под водой, стала идеальным субстратом для развития *Alona affinis*.

Как известно, для *A. affinis* и *A. quadrangularis* характерен бентосный придонный образ жизни, причем обитают они как на минеральных, так и на органогенных субстратах (Flössner, 2000). В целом эти виды предпочитают водоемы с высоким уровнем насыщения кислородом (Nevalainen, Luoto, 2012). *A. quadrangularis* обнаруживается на самых различных литоральных субстратах в широком диапазоне экологических условий, в водных объектах разного типа, нередко она присутствует и во временных водоемах (Смирнов, 2010). Таксон не привязан к конкретному субстрату, но живет в ассоциации с растительностью, на камнях или детрите в водах, богатых органикой, а увеличение его значимости в таксоценозе может указывать на эвтрофикацию водоема (Van Damme, Dumont, 2008). *A. quadrangularis* предпочитает илы и мягкие хлопьеобразные органические субстраты, тогда как *A. affinis* встречается на различных литоральных субстратах (Van Damme, Dumont, 2008; Smirnov, 1999; Смирнов, 2010). *A. quadrangularis* проявляет толерантность к закислению (pH 5), хотя и предпочитает нейтральную среду (Van Damme, 2008), тогда как *A. affinis* не проявляет зависимости от pH (Flössner, 2000; Смирнов, 2010). Виды часто в массе встречаются в образцах северных озер позднего плейстоцена и раннего голоцена, они населяют современные северные водоемы (Korhola, 1999; Hofmann, 1986; Nevalainen, Luoto, 2012). Однако *A. affinis* может быть доминантом кладоцерного сообщества, а *A. quadrangularis* обычно не отмечается в составе доминирующего комплекса (Smirnov, 1999; Смирнов, 2010). Попутно отметим выявленную нами аберрацию в морфологии *A. affinis* оз. Рубское: два экземпляра имели лишь одну главную медиальную пору на головном щите, в отличие от нормальных осо-

бей с двумя соединенными главными порами (рис. 3g–3h).

Значительное похолодание и увлажнение исследуемой территории произошло в среднесубатлантическое время около 1700–1500 кал. л. н. В это время также происходили подъем уровня озер и усиление лесистости в лесостепной зоне (Новикова, 2011). Об изменении эколого-климатических обстановок свидетельствует появление остатков *Chydorus gibbus*. Остатки этого вида не были обнаружены в образцах Зоны III, однако присутствовали в донных отложениях, сформированных в период среднесубатлантического похолодания.

Таким образом, во многих случаях выявляется явное соответствие между изменением присутствия и доли в тафоценозе донных отложений оз. Рубское отдельных таксонов ветвистоусых ракообразных и климатическими изменениями в соответствующую временную эпоху. Однако, применительно к европейской части России, индикаторная значимость отдельных видов должна быть тщательно проверена, в том числе вследствие того, что таксоны из разных регионов имеют не определенный статус и одно название. Формирование архива результатов кладоцерного анализа различных водоемов европейской части России, вероятно, позволит в перспективе уточнить особенности климатической истории региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично выполнена за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания в сфере научной деятельности № 5.3174.2017/4.6, а также при финансовой поддержке РФФИ (18-05-00406, 18-35-00328, 18-35-00328, 17-05-01246).

Исследования А.Г. Ибрагимовой проводились при финансовой поддержке РФФИ (17-34-50129 мол_нр).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисов А.С., 2004. Система технологического обеспечения палеомагнитных исследований отложений современных озер. Автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. Казань: Казанский государственный университет им. В.И. Ульянова-Ленина. 46 с.
- Борисова Е.А., Шилов М.П., Марков Д.С., Мельников В.Н., Тихомиров А.М., и др., 2013. Водные объекты, расположенные на особо охраняемых природных территориях Ивановской области // Озера: Валдайское, Высоковское, Серковское, Красный Остров, Рубское, Святое, болото Ламненское, Удовьское водохранилище. Вып. 1. Иваново: ПресСто. 88 с.
- Забелина М.М., Киселев, И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С., 1950. Диатомовый анализ // Определитель ископаемых и современных водорослей. М.: Государственное издательство геологической литературы. 399 с.
- Константинов А.С., 1986. Общая гидробиология. 4-е издание. М.: Высшая школа. 472 с.
- Котов А.А., Синев А.Ю., Глаголев С.М., Смирнов Н.Н., 2010. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Отв. ред.: Алексеев В.Р., Цалолихин С.Я. Т. 1. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 151–276.
- Марков Д.С., Яковенко Н.В., Шилов М.П., Туркина Е.П., Венцовский Э.Д., 2014. Озёрно-болотные ландшафты Ивановской области: вчера, сегодня завтра. Шуя: Издательство Шуйского филиала ИВГУ. 293 с.
- Новенко Е.Ю., 2016. Растительность и климат центральной и восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене. Автореферат дис. ... докт. геогр. наук. М.: Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова. 51 с.
- Новикова Л.А., 2011. Структура и динамика травяной растительности лесостепной зоны на западных склонах Приволжской возвышенности и пути ее оптимизации. Автореферат дис. ... докт. биол. наук. Саратов: Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского. 44 с.
- Пелевина Н.А., 2014. Кадастровое дело № 023-рп. Озеро Рубское // Кадастровый отчет по ООПТ Памятник природы Ивановской области “Озеро Рубское”. 27 с.
- Розенберг Г.С. (отв. ред.), 2005. Количественные методы экологии и гидробиологии // Сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова. Тольятти: СамНЦ РАН. 404 с.
- Россолимо Л.Л., 1927. Атлас остатков животных в торфе и сапропелях. М.: Жизнь и Знания. 48 с.
- Сапелко Т.В., Смирнов Н.Н., Щерочиньска К., Хасанов Б.Ф., Баянов Н.Г., и др., 2013. История озера Глубокое (Московская область) по результатам анализа донных отложений // Доклады Академии наук. М.: Наука. Т. 450. № 3. С. 344–347.
- Сластенов Ю.Л., Марков Д.С., 2010. Геология Ивановской области. Шуя: Издательство ГОУ ВПО “ШГПУ”. 136 с.
- Смирнов Н.Н., 1978. Методы и некоторые результаты исторической биоценологии ветвистоусых ракообразных // Экология сообществ озера Глубокое. М.: Наука. С. 105–173.
- Смирнов Н.Н., 2010. Историческая экология пресноводных зооценозов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 225 с.
- Субетто Д.А., Давыдова Н.Н., Сапелко Т.В., Вольфарт Б., Вастегорд С., Кузнецов Д.Д., 2003. Климат северо-запада России на рубеже плейстоцена и голоцена // Известия РАН. Серия Географическая. М.: Наука. № 5. С. 1–12.
- Субетто Д.А., 2009. Донные отложения озер: палеолимнологические реконструкции. Санкт-Петербург: РГПУ им. А.И. Герцена. 309 с.
- Чепурная А.А., Новенко Е.Ю., 2015. База данных споропыльцевых спектров территории России и сопредельных стран как инструмент палеоэкологических исследований // Известия Российской академии

- наук. Серия Географическая. Т. 1. М.: Наука. С. 119–128.
- Хотинский Н.А., 1977. Голоцен Северной Евразии: Опыт трансконтинентальной корреляции этапов развития растительности и климата. М.: Наука. 200 с.
- Battarbee R.W., 1984. Diatom analysis and the acidification of lakes // *Philosophical Transactions of the Royal Society*. B. V. 305. P. 451–477.
- Belyaeva M., Taylor D.J., 2009. Cryptic species within the *Chydorus sphaericus* species complex (Crustacea: Cladocera) revealed by molecular markers and sexual stage morphology // *Molecular Phylogenetic and Evolution*. V. 50. P. 534–546.
- Błędzki L.A., Rybak J.I., 2016. Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe, Cladocera and Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) // Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis. Germany: Springer. 918 p.
- Bronk Ramsey C., 1995. Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy: The OxCal program // *Radiocarbon*. V. 37. P. 425–430.
- Catalan J., Barbieri M.G., Bartumeus F., Bitušik P., Botev I. et al., 2009. Ecological thresholds in European alpine lakes // *Freshwater Biology*. V. 54. P. 2494–2517.
- Flössner D., 2000. Die Haplopora und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. Leiden: Backhuys Publishers. 428 p.
- Frey D.G., 1985. A new species of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera, Chydoridae) from Western Montana // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. V. 70. P. 3–20.
- Frey D.G., 1986. Cladocera analysis // *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*. Great Britain: Wiley & Sons. P. 667–701.
- Frey D.G., 1988. Littoral and offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larvae, and their interpretation in paleolimnology // *Journal of Paleolimnology*. V. 1. P. 179–191.
- Frolova L.A., 2017. Cladocera from bottom deposits as an indicator of changes in climate and ecological conditions // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. V. 107. Kazan: Kazan federal university. № 012084.
- Frolova L., Nazarova L., Pestryakova L., Herzsuh U., 2014. Subfossil Cladocera from surface sediment in thermokarst lakes in northeastern Siberia, Russia, in relation to limnological and climatic variables // *Journal of Paleolimnology*. V. 52. P. 107–119.
- Frolova L., Ibragimova A., Fedorova I., 2016. Stratigraphy of Cladocera in a core from A Yamal Peninsula lake (Arctic Russia) // *Proceedings of 16th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM*. Book 4. V. 2. Bulgaria: STEF92 Technology Ltd. P. 579–587.
- Frolova L.A., Ibragimova A.G., Ulrich M., Wetterich S., 2017. Reconstruction of the history of a thermokarst lake in the Mid-Holocene based on an analysis of subfossil Cladocera (Siberia, Central Yakutia) // *Contemporary Problems of Ecology*. V. 10. P. 423–430.
- Frolova L., Nazarova L., Zinnatova E., Frolova A., Herzsuh U., 2017a. Cladocera remains from sediments of thermokarst lakes of North-Central Siberia (Russia) // *Proceedings of 17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM*. V. 17. Bulgaria: STEF92 Technology Ltd. P. 211–218.
- Fryer G., 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): A study in comparative functional morphology and ecology // *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*. V. 254. P. 221–385.
- Garibian P.G., Neretina A.N., Klimovsky A.I., Kotov A.A., 2018. A new evidence of the West-East differentiation of the freshwater fauna in Northern Eurasia: case of the *Pleuroxus trigonellus* species group (Crustacea: Cladocera: Chydoridae) // *Zootaxa*. V. 4532. P. 451–482.
- Goulden C.E., 1964. The history of the Cladoceran Fauna of Esthwaite Water (England) and its limnological significance // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 60. P. 1–52.
- Grimm E.C., 2004. Tilia and TG View Version 2.0.2. Illinois State Museum, Research and Collector Center.
- Hann B.J., 1989. Methods in Quaternary Ecology. Cladocera // *Geoscience Canada*. V. 16. P. 17–26.
- Hofmann W., 1986. Developmental history of the Grosser Ploner See and the Schöhsee (North Germany): cladoceran analysis, with special reference to eutrophication // *Archiv für Hydrobiologie*. V. 74. P. 259–287.
- Ibragimova A.G., Frolova L.A., Subetto D.A., Belkina N.A., Potakhin M.S., 2017. The changes in the composition of Cladocera community in bottom sediments of Lake Maloye Shirozero (Zaonezhsky Peninsula) as a consequence of shifts of environmental and climatic conditions // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. V. 107. № 012029.
- Ibragimova A., Frolova L., Subetto D., 2017a. Subfossil Cladocera from boreal lake Gahkzero (The Republic of Karelia, Russia) as paleoenvironmental proxies // *Proceedings of 17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM*. V. 17. Bulgaria: STEF92 Technology Ltd. P. 589–597.
- Juggins S., 2007. C2 Version 1.5 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualization. UK: Newcastle University.
- Kienast F., Wetterich S., Kuzmina S., Schirmermeister L., Andreev A. et al., 2011. Paleontological records prove boreal woodland under dry inland climate at today's Arctic coast in Beringia during the last interglacial // *Quaternary Science Reviews*. V. 30. P. 2134–2159.
- Korhola A., 1999. Distribution patterns of Cladocera in subarctic Fennoscandian lakes and their potential in environmental reconstruction // *Ecography*. V. 22. P. 357–373.
- Korhola A., Rautio M., 2001. Cladocera and other branchiopod crustaceans // *Tracking environmental change using lake sediments*. V. 4. Zoological indicators. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P. 125–165.
- Korosi J.B., Smol J.P., 2012. An illustrated guide to the identification of cladoceran subfossils from lake sediments in northeastern North America: part 1 the Daphniidae, Leptodoridae, Bosminidae, Polyphemidae, Holopedidae, Sididae, and Macrothricidae // *Journal of Paleolimnology*. V. 48. P. 571–586.
- Kosareva L.R., Nurgalieva N.G., Frolova L.A., Gafiatullina L.I., Krylov P.S. et al., 2017. The integrated exploration of Raifa lake sediments and dendrochronological analysis

- of Raifa forestry pines // *ARPN Journal of Engineering and Applied Sciences*. V. 12. P. 2192–2206.
- Kotov A.A., Karabanov D.P., Bekker E.I., Neterina T.V., Taylor D.J., 2016. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic // *PLoS ONE*. V. 11. №12. e0168711.
- MapGraphica, 2018. Батиметрия естественных озер России [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://lakemaps.org/ru/atlas.asp> Дата обновления: 2018.
- Nevalainen L., Sarmaja-Korjonen K., Luoto T. P., 2011. Sedimentary Cladocera as indicators of past water-level changes in shallow northern lakes // *Quaternary Research*. V. 75. P. 430–437.
- Nevalainen L., Luoto T., 2012. Faunal (Chironomidae, Cladocera) responses to post-Little Ice Age climate warming in the high Austrian Alps // *Journal of Paleolimnology*. V. 48. P. 711–724.
- Niklaus T.R., Bonani G., Simonius M., Suter M., Wöflfi W., 1992. CalibETH: an interactive computer program for the calibration of radiocarbon dates // *Radiocarbon*. V. 34. P. 483–492.
- Pielou E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections // *Journal of Theoretical Biology*. V. 13. P. 131–144.
- Rautio M., Nevalainen L., 2013. Cladocera // Elias S.A. (Ed.). *Encyclopedia of Quaternary Science*. Amsterdam: Elsevier. P. 271–280.
- Rudaya N., Nazarova L., Nourgaliev D., Palagushkina O., Papin D., Frolova L., 2012. Middle-Late Holocene environmental history of Kulunda, southwestern Siberia: vegetation, climate and humans // *Quaternary Science Reviews*. V. 48. P. 32–42.
- Sarmaja-Korjonen K., 2002. Multi-proxy data from Kaksoislahti Lake in Finland: dramatic change in the late Holocene cladoceran assemblages // *Journal of Paleolimnology*. V. 28. P. 287–296.
- Shannon C., Weaver W., 1963. *The mathematical theory of communication*. Urbana: University of Illinois. 117 p.
- Smirnov N.N., 1999. *Alona affinis* (Leydig, 1860) and *Alona quadrangularis* (O.F. Müller, 1785): a quantitative comparison // *Arthropoda Selecta*. V. 8. № 3. P. 149–151.
- Szeroczyńska K., Sarmaja-Korjonen K., 2007. Atlas of sub-fossil Cladocera from Central and Northern Europe. Wicze: Friends of the Lower Vistula Society. 84 p.
- Ulrich M., Wetterich S., Rudaya N., Frolova L., Schmidt J. et al., 2017. Rapid thermokarst evolution during the mid-Holocene in Central Yakutia, Russia // *Holocene*. V. 27. P. 1899–1913.
- Van Damme K., Dumont H.J., 2007. Limb morphology of the carnivorous anomopods *Anchistropus emarginatus* Sars, 1862 and *Pseudochydorus globosus* (Baird, 1843) (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda) // *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*. V. 43. P. 271–284.
- Van Damme K., Dumont H.J., 2008. The ‘true’ genus *Alona* Baird, 1843 (Crustacea: Cladocera: Anomopoda): position of the *A. quadrangularis*-group and description of a new species from the Democratic Republic of Congo // *Zootaxa*. V. 1943. P. 1–25.

THE TAPHOCOENOSIS OF CLADOCERANS IN LAKE RUBSKOE, IVANOV REGION, EUROPEAN PART OF THE RUSSIAN FEDERATION

A. G. Ibragimova^{1, *}, L. A. Frolova^{1, **}, L. R. Kosareva^{1, ***},
A. A. Kotov^{2, ****}, D. K. Nurgaliev^{1, *****}

¹Kazan Federal University, Kazan 420008, Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

*e-mail: agibragimova@kpfu.ru

**e-mail: larissa.frolova@kpfu.ru

***e-mail: lina.kosareva@kpfu.ru

****e-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

*****e-mail: danis.nourgaliev@kpfu.ru

A core of bottom sediments of 4.98 m depth was taken from Lake Rubskoe, Ivanovo Region, central part of the East European Plain. The age of the lower layer was 11000 cal. y., according to the results of radiocarbon dating. As a result of studying 23 samples, we identified remains of 38 taxa of Cladocera (Crustacea: Branchiopoda). According to Lyubarsky's scale, there were no dominant taxa among the cladocerans, *Chydorus* cf. *sphaericus* and *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina* having been only subdominants. Typical Arctic species that had inhabited the lake at the earlier stages of its formation were replaced by taxa which preferred temperate conditions in the course of water body development. Four faunistic zones were identified, according to the stratigraphic diagram of the cladoceran community. An increase in *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina* encounters in the layers of 8500 cal. y. might have been related to a growing pelagic zone surface in the water body at that time. In many cases, there was an obvious correlation observed between changes in the rates of certain taxa in the taphocoenosis of Lake Rubskoe and the climatic changes reported at that time.

Keywords: Cladocera, Holocene, palaeolimnology, European Russia