

УДК 595.44

ЗООГЕОГРАФИЯ МАЛОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА

© 2012 В.И. Попченко, Т.В. Попченко

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Поступила 11.11.2011

Генетически фауна олигохет севера Европы неоднородна. По зоогеографическому облику ее можно подразделить на 6 групп: виды с наиболее обширным ареалом (космополиты, или обитающие в нескольких зоогеографических единицах на Южном и Северном полушариях); голарктические виды; палеарктические; виды, встречающиеся только в водоемах Северной Европы; виды с прерывистым ареалом.

Ключевые слова: олигохеты, фауна, Европейский Север.

История изучения водных олигохет Европейского Севера насчитывает более 100 лет. Ее начало было положено в 1868 г. К.Ф. Кесслером на Онежском озере. И хотя многие из исследований были в основном случайные и эпизодические, но они позволяют подвести некоторые итоги в виде биогеографического анализа олигохетофауны.

Генетически фауна олигохет здесь неоднородна. По характеру ареала ее можно подразделить на 6 групп:

1. Виды с наиболее обширным ареалом (космополиты, или обитающие в нескольких зоогеографических единицах на Южном и Северном полушариях).
2. Голарктические виды.
3. Палеарктические виды.
4. Виды, встречающиеся только в водоемах Северной Европы.
5. Виды, найденные пока только в водоемах Северной Европы.
6. Виды с прерывистым ареалом.

Основная же часть фауны олигохет Палеарктики (70%) обладает широким ареалом: космополитические, или биполярные, голарктические и палеарктические. Из них особенно многочисленны *Stylaria lacustris*, *Ripistes parvula*, *Nais communis*, *N. simplex*, *N. baebata*, *Ophidonais serpentina*, *Chaetogaster diaphanous*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Spirosperma ferox*, *Lumbriculus variegatus* и др. Значительно меньшую роль играют евросибирские виды (16), ограниченные небольшой частью Европы и встречающиеся спорадически: *N. alpine*, *Ch. setosus*, *Ch. krasnopolskiae*, *Alexandrovina onegensis*, *T. smirnowi* и другие, а также представители со среднеземноморским (понто-каспийским) и северо-восточным ареалами (роды *Jsochaetides*, *Potamothenis*, *Psammoryctides*). Виды родов *Jsochaetides* и *Potamothenis* значительно расширили свое распространение, устремляясь на север и восток преимущественно по судоходным трассам. Многие из евросибирских видов в водоемах северо-европейской части весьма редки, а некоторые (*Ch. setosus*, *Ch. krasnopolskiae*, *Alexandrovina onegensis*)

в своем распространении ограничиваются единичными водоемами, образуя там малочисленные популяции.

Заметную часть (14%) составляют виды, найденные пока только на Европейском Севере: *Rhyacodrilus profundalis*, *Lumbriculus tetraporphorus*, *L. alexandrovii*, *Trichodrilus aporphorus*, *Trichodrilus gordeevi*, *T. isabellae*, *Mesenchytraeus tetrapodus*, *M. viivi* и т.п. В других бассейнах и зоогеографических областях эти виды олигохет не зарегистрированы.

Географическое распространение видов с разорванным ареалом (*Lamprodrilus achaetus paelearcticus*, *L. isoporus variabilis*, *Stylodrilus parvus* и *L. pygmaeus pygmaeus*, интродуцированный из оз. Байкала) связано с глубокими древними водоемами Евразии – от Македонии до Байкала (озера Охрида, Онежское, Ладожское, Байкал, а также Каспийское море).

Из общего состава олигохет Европейского Севера по всей территории равномерно распространено 20 видов – это, главным образом, массовые виды малощетиноквых червей. Редкое нахождение во внутренних водах региона обычных для других бассейнов видов *J. michaelsoni*, *J. newaensis*, *Potamothenis moldaviensis*, *Propappus volki* и других, объясняется недавним их проникновением сюда. Обитание этих видов связано с великими озерами (Ладожским, Онежским), крупными реками (Печора, Вычегда, Северная Двина) и их бассейнами, а также водоемами, преобразованными человеком (водохранилища, некоторые малые лесные озера Южной Карелии, подвергающиеся интенсивной рыбохозяйственной мелиорации).

Согласно системе зоогеографического районирования континентальных водоемов по моллюскам Я.И. Старобогатова [1], территория Европейского Севера входит в Палеарктическую область, занимая значительную часть Европейско-Сибирской подобласти с Лампландской, Балтийской, Двинской и Печорской провинциями.

Олигохетофауна этого северного края Палеарктики имеет ряд особенностей, отличающих ее от других территорий земного шара, во-первых, отсутствием многих видов южного происхождения. По сравнению со Средиземноморской по-

добластью отсутствует не только большое количество понто-каспийский видов (и эндемиков Каспийского и Черноморского округов), но и целые роды. Во-вторых, для него характерны олигохеты бореального комплекта, среди которых особо выделяются *Bratislavia palmeni*, *Peipsidrilus saamicus*, *Tubifex smirnowi* и др. Эту область отличают также богатая и разнообразная фауна люмбрикулид (роды *Lamprodrilus*, *Tricodrilus*, *Rhynchelmis* и др.), среди которой особенно процветает род *Lumbriculus*, имея 3 самостоятельных вида (*L. variegates*, *L. tetraporophorus*, *L. alexandrovii*), и большой ряд вариаций в строении половой системы. Именно в этой зоогеографической области наиболее часто встречаются половозрелые особи олигохет рода *Lumbriculus*.

Лапландская провинция охватывает бассейны рек Кольского полуострова, севера Карелии, Скандинавии и Исландии. На севере Лапландской провинции вдоль Баренцева моря тянется сравнительно узкая полоса тундры, а южнее лежит северная тайга. Этот край отличается суровыми климатическими условиями, длинной зимой и низкой продуктивностью водоемов, среди которых изобилуют олиготрофные и дистрофные озера. В Мурманской области, на севере Карелии, Финляндии, Норвегии и Швеции в пределах Лапландской провинции обнаружено 79 видов олигохет.

Ледниковый период и изоляция этой территории Белым морем определили обеднение ее фауны олигохет по сравнению с другими провинциями. Основная часть малощетинковых червей Лапландской провинции, как и в большинстве других территорий Европы, состоит из широко распространенных видов: космополитов, голарктических или транспалеарктических. Меньшую роль играют более ограниченные в своем распространении виды среднеземноморского, бореального и бореомонтанного ареалов.

На долю Лапландской провинции приходится наибольшее число северных видов олигохет, присутствующих в Палеарктической области. Здесь совершенно отсутствуют байкальские (*Lamprodrilus*), восточно-сибирские (*Stylaria fossularis*, *Alexandrovia onegensis*) ее элементы, обитающие в Печорской или Двинской провинциях. Кроме того, Лапландская провинция отличается заметной обедненностью видами малощетинковых червей по сравнению с другими провинциями Европейско-Сибирской подобласти (в частности, с Сибирским округом).

В Северной Фенноскандии виды среднеземноморского или понто-каспийского происхождения представлены очень слабо. Центры распространения этих родов (*Psammoryctides*, *Potamothrix*, *Isoschaetides*) находятся в Южной и Юго-Восточной Европе. Лишь немногие виды из них (*Psammoryctides barbatus*, *P. albicola*, *Potamothrix hammoniensis*, *Isoschaetides newaensis*) расширили

свои ареалы, продвигаясь далеко на Север, часто с помощью человека (например, *Isoschaetides newaensis*). Распространение некоторых из них пока ограничивается только южным краем провинции (*Potamothrix hammoniensis*).

Среди бореальных видов в Лапландской провинции встречаются *Bratislavia palmeni*, *Peipsidrilus saamicus*, *Tubifex smirnowi* и др. Некоторые из них обитают только в Северной Америке. Однако бореальные роды *Alexandrovia*, *Lamprodrilus*, распространенные в Финляндии, Эстонии, Карелии, Архангельской области, Ненецком национальном округе, на территории Коми, отсутствуют в Мурманской области и на севере Карелии. Причина их отсутствия здесь – недавнее освобождение территории от материкового льда и изоляции края соленым Белым морем, что препятствует их проникновению из бассейнов древних озер Ладожского, Онежского и с востока.

Небольшую часть фауны олигохет Мурманской области Т.Э. Тимм [2] относит к бореомонтанному: *Nais alpina*, *Tatriella slovenica*, *Rhynchelmis tetrathca*, *Stylodrilus heringianus* и др.

Это холоднолюбивые виды со сложным ареалом. Обычно они широко распространены на Севере, но местами встречаются и в Средней Европе, обитая преимущественно в холодных горных ручьях или известны как ледниковые реликты. В основном это холодноводные стенотермы, только *S. heringianus* более эвритермный.

Ряд видов не известен за пределами Мурманской области: *Mesenchytraeus tetrapodus*, *M. viivi*, *Trichodrilus gordeevi*, *Rhyacodrilus profundalis*, скорее всего это не эндемики Кольского полуострова. Ближе всего они относятся к бореальным видам.

Большинство же морских и солоноватоводных представителей олигохет Лапландской провинции широко распространены не только у берегов Европы, но и в морях других частей света. Обитают здесь и виды, пока не известные вне берегов Кольского полуострова: *Tubifex pomoricus*, *Telliclio nonnae*, *Lumbricillus murmanicus*. Эти виды непременно будут обнаружены в других морях, прежде всего в северных. Это подтверждает находка в Норвежском и Северном морях *L. rubidus*, ранее известного из литорали Баренцева моря [3].

Двинская провинция. В состав Двинской провинции входят бассейны рек Онеги, Северной Двины и Мезени. Не только геологическое прошлое, но и суровые современные природные условия (холодный климат, короткое светлое лето) определили характер олигохетофауны этой территории. Для нее также типична хорошо выраженная сеть речных систем и небольшое количество озер, что наложило определенный отпечаток на экологический облик фауны. Здесь заметна роль реофильных элементов (*Nais behringi*, *Isoschaetides newaensis* и др.) и даже чрезвычайно редких для Европейского Севера *Chaetogaster*

krasnopolskiae, J. michaelsoni: в то же время здесь меньше типичных лимнофилов.

Продуктивность водоемов Двинской провинции неоднородна. На севере, в зоне тундры, обычно они низкопродуктивны; южнее, в таежной зоне, более продуктивны. Здесь наряду с олиготрофными озерами (Кенозеро, Свиное и др.) имеются мезотрофные (Кожозеро, Лекшмозеро, Шердозеро, Белое и т.д.) и евтрофные (Лача), а большая часть (64%) малых водоемов относится к мезотрофным [4]. В связи с этим и состав фауны олигохет в тундровой и таежной зонах несколько различен. Ввиду заметной евтрофикации водоемов в южных районах провинции отсутствуют многие более холодолюбивые, оксифильные виды; по сравнению с тундровой зоной большое развитие получают многие тубифициды и лимнофильные наидиды.

В Двинской провинции отчетливо проявляется связь с Волжским бассейном – имеются представители родов *Isochaetides*, *Potamothrinx* (*P. bedoti*, *P. moldaviensis*).

Всего в этой провинции известно 82 вида олигохет, зоогеографически весьма разнообразных. Основной их состав представляют широко распространенные виды: космополиты, палеаркты, меньшую роль играют понто-каспийские и бореальные.

Из понто-каспийских и средиземноморских видов в бассейне рек Онеги, Северной Двины и Мезени интерес представляют *J. newaensis*, *J. michaelsoni*, *Potamothrinx bedoti*, *P. moldaviensis*, распространенные не только в реках, но и в озерах. Как правило, более многочисленные их популяции ближе к южной границе Европейского Севера. Несомненно, эти виды проникли сюда в послеледниковое время по системе рек Дона и Днепра, обогащающими водами их притоков, с водосборного бассейна Черного моря. Волга, как мощная магистраль расселения, сыграла большую роль. Особенно по судоходным путям ускорилось их продвижение на север, в меньшей степени – на восток. Не менее важно для зоографии обитание в Архангельской и Вологодской областях редких видов *Ch. krasnopolskiae* и *Ch. setosus*. В Двинской провинции широко представлен род тропического происхождения *Aulodrilus* с 3 видами (*A. limnobius*, *A. plurisetia*, *A. pigueti*). Здесь отсутствуют виды родов *Trichodrilus*, *Tatriellae*, *Peip-sidrilus*, а *Lampeodrilus* представлен видом *L. achaetus*, единично встреченным только в озере Кенозеро. Обитание *A. onegensis*, как правило, связано с карстовыми озерами Архангельской области.

Среди морских и солоноватоводных видов олигохет в северных озерах Европы обитают обычные для многих морей земного шара *Paranais litoralis*, *Amphichaeta sannio*, *Clitellio arenarius*, *Tubifex costatus* и др.

Печорская провинция. Печорская провинция включает бассейн р. Печоры. На севере, почти по южной границе Ненецкого национального округа, простирается тундра, а южнее, в пределах территории Коми – зона тайги. Для этой провинции также характерны суровые климатические условия и низкая продуктивность водоемов. Особенно суровым климатом на Европейском Севере отличается восточная часть Большеземельской тундры. Продолжительность зимы здесь, при небольшом снежном покрове, превышает 240-250 дней, а амплитуда колебательной температуры достигает более 80° С.

Территорию пререзает густая сеть рек и речек. Средняя густота ее речной сети в 1,5 раза больше, чем по бывшему СССР в целом. Здесь множество водоемов озерного типа, но общая их площадь незначительна и составляет 5% площади Онежского озера. Водоемы поймы рек еще разнообразнее: среди них много эфемерных водоемов, курий и просыхающих протоков.

На характере фауны, особенно в южной и средней частях Печорской провинции, заметно ощущается связь с Камским бассейном: обитает ряд видов олигохет, широко представленных в камских и волжских водах (*N. behningi*, *Propappus volki* и др.), а также и виды, пока не встречено в других регионах.

Здесь обитают виды с средиземноморскими или понто-каспийскими ареалами, центры распространения которых находятся в Южной и Юго-Восточной Европе (*Psammoryctides albicola*, *P. barbatus*, *Isochaetides michaelsoni*). Некоторые из них (*J. newaensis*, *J. michaelsoni*) в настоящее время распространяются далее на север под влияние человеческой деятельности. Пока их ареал на севере ограничивается средней погодой (род *Hammoniensis*) или бассейном р. Усы (*J. newaensis*, *P. albicola*) в ее среднем течении.

Бореальные виды (*Bratislavia palmeni*, *A. onegensis* и др.) распределены по всей территории, включая вечномерзлотную субарктическую Тундру. Их ареал охватывает Северную Европу, Сибирь и Северную Америку.

Бореомонтанные холодолюбивые виды, имеющие более сложное географическое распространение, чем бореальные, в Печорской провинции встречаются повсеместно (*Nais alpine*, *Tatriella slovenica* и др.), но всюду, кроме *N. alpine*, малочисленны. Среди них наибольшим распространением отличается *T. slovenica*, достигающая в пресных водах на северо-востоке побережья Баренцева и Карского морей.

Помимо «сибирских» элементов (*V. macrochaeta*, *A. onegensis*) в фауне олигохет Северо-Восточной Европы широко представлен восточноазиатский вид *Stylaria fossularis*, обычный для фауны водных беспозвоночных Дальнего Востока и Сибири.

Западная граница ареала не выходит за пределы бассейна р. Печоры. На севере Коми и в Немецком национальном округе спорадически встречаются *L. alexandrovi* и *L. tetraporophorus*, известные и в Карелии. Их центр распространения мы связываем с Дальним Востоком, имеющим в составе фауны пресных вод сходные виды: *L. olgae*, *L. kolymensis*, в Печерском бассейне встречен и *Haplotaxis gordioides*. Это единственное его местонахождение на севере и северо-западе Европы.

На участке долины древнего стока в бассейне Верхней и Средней Печеры встречены виды, пока найденные в других местах земного шара – *Pristina lastotschkini*, *P. komi*, *Trichodrilus isabellae*. В этом районе существуют комплексы древних элементов фауны из числа поденок, некоторых млекопитающих, птиц, рассматриваемых как реликты рисовюрмской межледниковой эпохи [5].

Распределение олигохет на территории Печорской провинции крайне неоднородно. Видна определенная приуроченность наибольшего числа видов малощетинковых червей к водоемам древнеозерных территорий Средней Печеры, включая бассейн Щугора, что свидетельствует о возможных путях формирования здесь древней фауны бассейна [6].

Кроме того, разнообразие типов водоемов также обуславливает богатства ее фауны. Для Лебязского колена характерно сильное развитие пойменных водоемов, различного рода заливов-курий, озер, небольших озерков. Поэтому, несмотря на сильную подвижность наносов и редкую встречаемость растений, обуславливающих бедность населения в руслах Печеры. На этом участке, пойменные водоемы и их богатой фауны оказывают значительное влияние, несмотря на слабое выражение поймы, благоприятные условия для жизни олигохет создаются стабильность дна, развитием обрастаний камней и зарослей макрофитов, а также влиянием вод уральских притоков, обеспечивающих благоприятный гидрохимический режим [7].

Балтийская провинция. В пределах Европейского Севера Балтийская провинция охватывает территорию бассейнов Онежского и Ладожского озер, на западе занимает бассейны рек Балтийского и Северного морей, включая Ла-Манш, Ирландию и сильно определенные участки Финского залива. Она занята зоной тайги и изобилием водоемов, преимущественно озерами, среди которых имеются крупные олиготрофные.

Характерными физико-географическими особенностями водоемов этого региона следует считать их расположение в зоне избыточного увлажнения, сравнительно низкие температуры воды на протяжении длительного периода года, низкая минерализация и бедность биогенными элементами воды и донных отложений. Содержание же аллохтонного органического вещества, посту-

пающего в водоемы с их водосборов, высокое: особенно больших величин оно достигает в заболоченных водосборах. Все это в совокупности и определяет низкую продуктивность водных экосистем.

Здесь обнаружено всего 148 видов малощетинковых червей. Наиболее широко представлены олигохеты с обширными ареалами, составляющие 80%: космополиты, или биполярные (28%), голарктические (26%) и палеоарктические (26%). Из них особенно многочисленны *A. hemprichi*, *S. lacustris*, *N. communis*, *Ophidonais serpentina*, *T. tubifex*, *S. ferox* и др. Сравнительно небольшую часть в фауне провинции занимают виды понто-каспийского, бореального и бореомонтанного ареалов.

Распространение понто-каспийских видов (из родов *Jsechaetides* и *Potamothrix*) по территории неодинаково. Более равномерно представлены *P. barbatus* и *P. albicola* – они обитают во всех озерных и речных системах Ладожского и Онежского бассейнов. Ареал *P. bedoti*, *P. moldiviensis*, *J. newaensis* связан с Ладожским озером и единичными водоемами его бассейна в пределах Ленинградской области и южной части Карелии. Значительно далее на север, запад и восток продвинулись *J. newaensis*, *P. bedoti*, *P. hammoniensis*, используя также судоходные пути. Они заселили озера, водохранилища и реки, сообщаемые с судоходной трассой систем Волго-Балтийского и Беломорско-Балтийского каналов, и прежде всего Ладожское и Онежское озера. Ближе всего с судоходной трассой связан *J. newaensis*. За пределами этой системы он отсутствует.

В Балтийской провинции больше чем в других провинциях сконцентрированы олигохеты родов *Psammoryctides*, *Jsochaetides*, *Aulodrilus*, *Potamothrix*. Большинство из них связано со своим центром распространения – Южной и Юго-Восточной Европой. Основную роль в их передвижении сыграли крупные южные реки Днепр, Дон, Дунай; р. Волга не играла большой роли как путь расселения (она приняла современный характер сравнительно поздно, лишь с рисовюрмского оледенения, кроме того, изменение ее орографии шло в сторону присоединения к Волжскому бассейну водоемов, ранее бывших в системе Балтийского моря [8, 9]).

Бореальные (*Bratislavia palmeni*, *Peipsidrilus saamieus*, *T. smirnowi* и др.) и бореомонтанные виды представлены здесь шире, чем в других провинциях. Среди них известны реликтовые популяции *Lamprodrilus isoporus variabilis*. Распространение пресноводно-гляциального реликта *L. i. variabilis* в Балтийской провинции связано с великими Ладожским и Онежским озерами и небольшим числом ультраолиготрофных и олиготрофных озер в их бассейнах: на северо-западе его ареал ограничивается озерами Пяйянье (Финляндия), Вуртсъярв (Эстония) и Псковско-

Чудским. Ареал *Tatriella slovenica* – в Татрах, ограниченно в Эстонии, Карелии, на Кольском полуострове и на Северо-Востоке Европы. Очевидно, на север и восток за отступившим ледником продвигалась *Tatriella*, населяя холодные воды с твердым субстратом, сходные по гидрологическим условиям с горными водоемами ее родины.

Фауна малощетинковых червей Балтийской провинции по своему составу и происхождению очень мозаична. Преобладающее большинство ее родов и видов распространено в Онежском озере, чуть меньше – в Ладожском. Эти великие озера представляют собой природные лимнологические лаборатории с уникальной фауной и особыми абиотическими условиями. Здесь можно встретить элементы байкальской, охридской, средиземноморской и других фаун. Интенсивность протекания биологических процессов у олигохет этих водоемов заметно отличается от таковой у их сородичей из других водоемов, расположенных даже в одних с ними географическими зонами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., 1970. 372 с.
2. *Тимм Т.Э., Попченко В.И.* Малощетинковые черви (oligochaeta) водоемов Мурманской области // Гидробиол. исследования. Тарту, 1978. Т. 7. С. 71-132.
3. *Финогенова Н.П., Стрельцов В.Е.* Два новых вида олигохет рода *Lumbricillus* литорали Восточного Мурмана // Журн. биол. моря. 1975. Т. 35, № 6. С. 17-23.
4. *Новосельцев Г.Е.* Микробентос озер западной части Архангельской области и использование его рыбами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 21 с.
5. *Зверева О.С.* Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Л., 1969. 279 с.
6. *Зверева О.С.* Общая характеристика бентоса Средней Печоры и ее левых притоков в связи с особенностями гидрографии // Тр. Коми фил. АН СССР. 1971. Т. 22. С. 44-70.
7. *Попченко В.И.* Малощетинковые черви р. Печоры на участках Лебяжское колено и Войские излучины // Тр. Коми фил. АН СССР. 1971. Т. 22. С. 83-96.
8. *Квасов Д.Д.* Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1975. 278 с.
9. *Шульман С.С.* Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза // Основные проблемы паразитологии. Л., 1958. С. 184-231.

ZOOGEOGRAPHY OLIGOCHAETES OF HEARTS OF THE EUROPEAN NORTH

© 2012 V.I. Popchenko, T.V. Popchenko

Institute of Ecology of the Volga River Basin Academy of Sciences, Togliatti

Genetically the fauna oligochaetes the North of Europe is non-uniform. On zoogeographical shape it can be subdivided into 6 groups: kinds with the most extensive area (cosmopolitans or living in not-skolkih zoogeographical units on southern and northern hemispheres); holarctics kinds; a pas-learkticheskie; the kinds meeting only in reservoirs of northern Europe; kinds with faltering an area-breakage.

Key words: oligochaetes, fauna, the European north.