

# СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2022

Тема номера: **Пространственно-временное распределение гидробионтов**

Редактор: Т. И. Добрынина

Происхождение “ледниковых реликтов” Северной и Центральной Европы: четыре волны вселения холодноводных видов из Азии (Обзор)

*А. А. Махров, И. Н. Болотов, М. В. Винарский, В. С. Артамонова* 615

Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Средней Волги

*Н. М. Минеева, С. А. Поддубный, И. Э. Степанова, А. И. Цветков* 640

Новые данные к морфологии, таксономии и распространению мелкоклеточных видов рода *Stephanodiscus* в Телецком озере и водоемах его бассейна (Алтай, Россия)

*С. И. Генкал, Е. Ю. Митрофанова* 652

Центрические диатомовые водоросли (Bacillariophyta, Coscinodiscaceae) планктона Чебоксарского водохранилища

*С. И. Генкал, А. Г. Охаткин, Е. Л. Воденеева* 654

Особенности сезонной динамики фитопланктона р. Кама (Куйбышевское водохранилище) в 2017 г.

*Л. Ю. Халиуллина, И. И. Халиуллин* 664

Водные сосудистые растения на болотах Приволжской возвышенности: распространение, встречаемость, экология

*О. Г. Гришуткин, Е. В. Еришкова, И. С. Соколова* 677

Природно-климатические закономерности распространения *Sparganium emersum* и *S. hyperboreum* (Turpaseae) на северо-востоке Азии

*О. А. Мочалова, Д. Ю. Ефимов* 689

Флористические находки и ревизия водной флоры Курильского архипелага не показали четких различий между биогеографическими районами

*П. А. Волкова, М. О. Иванова, М. Ю. Григорьян, Ю. О. Копылов-Гуськов, А. А. Бобров* 700

Пространственно-временное распределение планктонных сообществ (фито- и зоопланктона) в нижнем течении р. Северная Двина

*А. П. Новоселов, Е. Н. Имант, Ю. В. Новикова, Н. Ю. Матвеев, Н. В. Климовский, С. Н. Артемьев* 702

Состав, структура и особенности пространственного распределения зоопланктона в Шекснинском водохранилище (Верхняя Волга, Россия)

*В. И. Лазарева* 711

Вертикальная структура зоопланктона в стратифицированных озерах Беларуси с разной степенью трофии

*В. В. Вежновец, М. Д. Журавлев* 725

Видовое разнообразие, пути расселения и экология пресноводных моллюсков о. Колгуев (Баренцево море, Россия)

*Ю. В. Беспалая, О. В. Травина, А. А. Томилова, И. С. Хребтова, О. В. Аксенова, А. С. Аксенов, М. В. Винарский, А. В. Кондаков, И. О. Нехаев, Д. М. Палатов, В. М. Спицын, А. Р. Шевченко, И. Н. Болотов* 734

Сообщества макрозообентоса малых тундровых озер северо-востока Европейской части России

*О. А. Лоскутова, М. А. Батурина* 749

Пространственные аспекты организации сообществ макробеспозвоночных горных водотоков Алтая <i>Л. В. Яныгина</i>	759
Сезонные изменения пространственной структуры зообентоса в оз. Южный Волос (Беларусь) <i>И. И. Лапука</i>	766
Выживаемость и смертность в поселениях морских двустворчатых моллюсков в условиях ненарушенной среды залива (Белое море) <i>А. В. Герасимова, Н. В. Максимович, Н. А. Филиппова</i>	775
Динамика структуры сообщества поденок (Insecta, Ephemeroptera) малой лососевой реки (Южное Приморье, Россия) <i>Е. А. Горовая</i>	793
Распределение пескороек <i>Eudontomyzon</i> sp. (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) и разнообразие их местообитаний в малой равнинной реке бассейна Балтийского моря <i>А. В. Колотей, Н. В. Полякова, А. В. Кучерявый, А. О. Звездин, А. С. Демчук, В. Р. Хохряков, Д. С. Павлов</i>	803
Эколого-морфологические характеристики и особенности питания окуня ( <i>Perca fluviatilis</i> ) в осенне-зимний период в дистрофном и олиготрофном озерах Северной Карелии (Россия) <i>П. М. Терентьев, Н. А. Березина</i>	818

---

---



УДК 574.5:574.9:575.8

*Посвящается памяти выдающегося  
исследователя истории гидрофауны,  
профессора Владимира Николаевича Яковлева.  
К 90-летию со дня рождения*

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ “ЛЕДНИКОВЫХ РЕЛИКТОВ” СЕВЕРНОЙ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЕВРОПЫ: ЧЕТЫРЕ ВОЛНЫ ВСЕЛЕНИЯ ХОЛОДНОВОДНЫХ ВИДОВ ИЗ АЗИИ (ОБЗОР)

© 2022 г. А. А. Махров<sup>a, b, \*</sup>, И. Н. Болотов<sup>b, c</sup>, М. В. Винарский<sup>b</sup>, В. С. Артамонова<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

<sup>b</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Лаборатория макроэкологии и биогеографии беспозвоночных,  
Санкт-Петербург, Россия

<sup>c</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Академика Н.П. Лаверова  
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

\*e-mail: makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 05.05.2022 г.

После доработки 06.06.2022 г.

Принята к публикации 08.06.2022 г.

До последнего времени появление холодноводных видов в Европе относили к эпохе четвертичных оледенений. Однако многочисленные молекулярно-генетические и зоогеографические данные последних лет позволяют уверенно говорить, что формирование холодноводной фауны Европы было длительным процессом, в котором можно выделить несколько этапов. Так, еще в миоцене в южную, а оттуда и в среднюю Европу вселились виды, чьи предки пришли на запад с Дальнего Востока через Паратетис. Позже, уже в плиоцене, в среднюю Европу проникла первая волна вселенцев из Сибири. Сибирские виды, относящиеся ко второй волне, пришли в Европу в последнее межледниковье (видимо, пройдя через пролив, соединявший будущие Белое и Балтийское моря). В процессе отступления последнего ледника (~10 тыс. лет назад) в северо-восточную Европу проникла третья волна вселенцев из Сибири, а также небольшие группы вселенцев из Северной Америки и бассейна Тихого океана. Встречное расселение холодноводных видов (из Европы в Сибирь) происходило чрезвычайно редко. Судя по всему, столь высокая эволюционная и адаптивная пластичность многих сибирских гидробионтов связана с тем, что они происходят из обширного Сибирского моря-озера – водоема, миллионы лет существовавшего к востоку от Урала, но многократно испытывавшего колебания уровня воды, температуры и солености.

*Ключевые слова:* гидробионты, зоогеография, эволюция, филогеография, расселение, Арктика, Балтика, Фенноскандия, Британские острова, Сибирь

DOI: 10.31857/S0320965222060146

### ВВЕДЕНИЕ

Проблемой происхождения холодноводных видов, обитающих на территории Европы, ученые начали интересоваться еще в XIX в. Так, в знаменитой книге Ч. Дарвина “Происхождение видов” (Darwin, 1859) высказано предположение, что холодолюбивые виды вселились в области, климат которых в настоящее время можно охарактеризовать как умеренный, в ледниковый период, когда климат этих регионов был более холодным.

Данная гипотеза стала очень популярной, и с тех пор холодолюбивые виды, обитающие в умеренном климате, принято называть ледниковыми реликтами. Однако единого мнения, откуда пришли в Европу “ледниковые реликты”, до сих пор нет.

Некоторые исследователи, основываясь на биогеографических и палеогеографических данных, предположили, что их родиной могут быть северные районы Азии, в том числе, Сибирь. В частности, таких взглядов придерживались В.Ф. Райниг (Reinig, 1937) и Н.Я. Кузнецов (1938). В.Ф. Райниг, к примеру, выдвинул весьма

**Сокращения:** мтДНК – митохондриальная ДНК.

радикальную концепцию, согласно которой почти вся современная фауна Голарктики (и не только водная) происходит с древнего Ангарского континента, располагавшегося на территории Восточной Сибири и северного Китая, которая никогда не затоплялась морскими водами.

Другие авторы сосредоточили свое внимание на поиске видов, родственных холодолюбивым обитателям пресных и солоноватых вод севера Европы, и нашли их в Северном Ледовитом океане. На этом основании С. Ловен (Lovén, 1862) предположил, что виды данной группы пришли в Европу из Северного Ледовитого океана через пролив, соединявший его с Балтикой через Онегу и Ладогу в четвертичный период (по современным представлениям, этот период начался ~2.6 млн лет назад и продолжается до настоящего времени).

Идея об относительно недавнем происхождении “холодноводных реликтов” севера Европы от морских видов господствовала в литературе вплоть до середины XX в. (Верещагин, 1925; Екман, 1953), хотя еще И.С. Поляков (1886) высказывал предположение о самостоятельности “реликтовой” фауны Европы и формировании ее нынешнего ареала благодаря расселению по озерам, оставшимся после отступления ледника.

Однако, к концу XX в. предположение о недавнем морском происхождении “ледниковых реликтов” было окончательно опровергнуто. Выяснилось, что, хотя многие из них действительно относятся к группам организмов, морским по своему происхождению, их непосредственными предками были солоновато-водные или пресноводные формы (Bănărescu, 1991). Стало очевидно, что предки “ледниковых реликтов” прошли достаточно длинный эволюционный путь от морского к солоновато-водному образу жизни, и было необходимо понять, в каком именно водоеме мог происходить данный процесс.

В связи с этим, исследователи обратили внимание на гипотезу, появившуюся еще в 1930-е годы, согласно которой становление “реликтовой” фауны происходило в опресненном участке моря, ставшем впоследствии большим озером, располагавшемся в четвертичный период на территории Западной Сибири (Пирожников, 1937; Гурьянова, 1939; Segerstråle, 1976, 1982). Размышления о путях проникновения этой фауны на территорию современной Европы привели зоогеографов к гипотезе о расселении “реликтовой” фауны по обширной сети озер, “подпертых” южным краем ледника (Кудерский, 1971, 1987; Segerstråle, 1976, 1982). Эта гипотеза стала очень популярной во второй половине XX в. Однако ее последователи столкнулись с рядом проблем. Так, часть зоогеографов (Линдберг, 1972) и геологов (Кузин, 2013) была категорически не согласна с представления-

ми о крупных покровных оледенениях на востоке Европы.

В последние годы появились также противоречащие гипотезе расселения по приледниковым водоемам молекулярно-генетические данные. Они, в частности, указывают на древнее, еще доледниковое формирование реликтовых популяций холодноводных видов в бассейне Каспия (Väinölä, 1995; Väinölä et al., 2001; Audzijonytė et al., 2005). Появились также многочисленные находки древних и реликтовых (генетически обособленных) популяций пресноводных и наземных видов в местах, которые якобы подвергались покровному оледенению, например, на Новой Земле (Potapov et al., 2017, 2021; Spitsyn et al., 2021a, 2021b) и на п-ве Таймыр (Sukhanova et al., 2012; Borovikova, Artamonova, 2021).

Представления о возникновении ряда “ледниковых реликтов” до плейстоцена соответствуют и данным морфологии (Bousfield, 1989). Автор данной работы, основываясь на закономерностях строения ряда ракообразных, предполагает, что процессы эволюции этих таксонов происходили во времена моря Тетис, или, скорее, в плиоцене (~3 млн лет назад). Серьезные различия в экологии, и, в частности, в отношении к солености у “реликтовых” ракообразных свидетельствуют об их разновременном вселении в пресные воды севера Европы (Ярвекюльг, 1970, 1979; Кауфман, 2011). В.Н. Яковлев (1962, с. 114) при описании находки колюшки рода *Pungitius* в миоценовых отложениях Западной Сибири предположил, что некоторые арктические рыбы “проникали в пресные воды задолго до наступления четвертичного периода”.

В исследовании (Artamonova et al., 2021), связанном с проблемой происхождения холодноводных таксонов Европы, был сделан вывод о наличии нескольких “волн” вселения их предков на территорию современной Европы. Первая “волна” дошла сюда еще в миоцене—плиоцене (не позднее 2.6 млн лет назад), и представлена выходцами из Паратетиса, многие из которых ранее пришли в этот водоем по цепочке пресноводных озерно-речных систем с Дальнего Востока. Эта “волна” включает, в частности, лососей рода *Salmo*, пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera*, трехиглую колюшку, *Gasterosteus aculeatus*.

Настоящее исследование посвящено трем последующим “волнам” вселения, которые включали виды, проникшие в Европу из Сибири в плиоцене, плейстоцене и голоцене.

## МЕТОДОЛОГИЯ РАБОТЫ

**Особенности сбора информации.** В ходе данного исследования проведен поиск литературы, содержащей сведения о тех видах водной фауны Север-

**Таблица 1.** Встречаемость в районах северной Европы видов пресноводных моллюсков, широко распространенных в Сибири

Таксон	Регион Северной Европы			
	Фенноскандия	Кольский п-ов	Бассейн р. Северная Двина	Бассейн р. Печора
<b>Gastropoda</b>				
Сем. Planorbidae				
<i>Gyraulus borealis</i>	+	+	+	+
<i>G. stroemi</i>	+	+	+	+
Сем. Lymnaeidae				
<i>Ladislavella terebra</i>	–	–	?	+
<i>Peregriana dolgini</i>	–	–	–	+
<i>Stagnicola zebrella</i>	–	–	+	+
Сем. Valvatidae				
<i>Valvata sibirica</i>	+	+	+	+
<b>Bivalvia</b>				
Сем. Sphaeriidae				
<i>Euglesa hinzi</i>	+	+	+	+
<i>Lacustrina dilatata</i>	+	+	+	+
<i>Sphaerium asiaticum</i>	–	–	+	+
<i>S. nitidum</i>	+	+	+	+

Примечание. “+” – присутствие вида, “–” – отсутствие, “?” – нет точных данных.

ной Европы, которые обозначены как вселенцы из Сибири в обзорных работах (Зограф, 1895; Рылов, 1921; Домрачев, 1925; Ekman, 1940, 1953; Кудерский, 1972; Bănărescu, 1991; Spikkeland et al., 2016). Эти виды относятся к самым разным макротаксонам, среди которых, в первую очередь, следует отметить несколько отрядов рыб и ракообразных, а также кольчатых червей (пиявок, олигохет) и нематод.

Специально для данного обзора составлен список видов пресноводных моллюсков, широко распространенных в Сибири, однако в Европе встречающихся лишь на севере (табл. 1), что, по-видимому, указывает на их североазиатское происхождение. Типичным примером такого моллюска может служить катушка *Gyraulus stroemi*. Большая часть ее ареала находится в Сибири, захватывая также крайний северо-восток Азии. В Европе вид встречается исключительно на севере (рис. 1).

Материалом для создания списка, ранее отсутствовавшего в литературе, послужили обзорные работы по зоогеографии (Старобогатов, 1970; Glöer, 2002, 2019; Welter-Schultes, 2012; Vinarski, Kantor, 2016; Vinarski et al., 2021). Дополнительно использовали электронные поисковые системы баз данных “Web of Science” и “Научная электронная библиотека”, а также библиотек университетов городов Петрозаводск, Берген и Гданьск.

Проводили поиск всех видов моллюсков, включенных в табл. 1, и по ключевым словам: ледниковый реликт (glacial relict), *Acanthobdella*, *Artemiopsis bungei*, *Bdellocephala punctata*, *Branchinecta*, *Coregonus albula*, *C. autumnalis*, *C. lavaretus*, *C. nasus*, *C. pollan*, *C. sardinella*, *Cottus poecilopus*, *Cyclops lacustris*, *Halicryptus spinulosus*, *Halitholus cirratus*, *Heterocyprideis sorbyana*, *Eucyclops serrulatus*, *Eulimnogammarus*, *Eupallasella percnurus*, *Eurytemora gracilicauda*, *Eurytemora lacustris*, *Gammaracanthus*, *Gammarus lacustris*, *Hislopia*, *Lamprodrilus*, *Lepidurus arcticus*, *Leptodiptomus minutus*, *Limnocalanus grimaldii*, *Limnocalanus macrurus*, *Manayunkia*, *Monoporeia affinis*, *Myoxocephalus quadricornis*, *Mysis*, *Osmerus eperlanus*, *Nordodiptomus*, *Pallaseopsis quadrispinosa*, *Paracyprides fennica*, *Phagocata*, *Philonema*, *Phoxinus percnurus*, *Pisidium conventus*, *Planorbis stroemi*, *Polyartemia forcipata*, *Pontoporeia*, *Pseudalibrotus*, *Rhynchocypris percnurus*, *Saduria entomon*, *Salvelinus alpinus*, *S. lepechini*, *Senecella*, *Stenodus leucichthys*, *Thymallus arcticus*, *Trichodrilus*.

Данные, опубликованные в XIX–XX вв., изыскивали, используя неэлектронные каталоги в библиотеках Беломорской биологической станции Московского государственного университета и биостанции Зоологического института РАН “Картеш”, библиотеках Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии, в том числе его Полярного и Санкт-Петербургского филиа-



Рис. 1. Ареал катушки *Gyraulus stroemi* (выделен цветом) как пример типичного сибирско-североевропейского ареала. По: (Glöer, Vinarski, 2009) с изменениями.

лов, Зоологического института РАН, Карельского научного центра РАН, Отделения биологических наук РАН, Северного НИИ рыбного хозяйства Петрозаводского государственного университета, Архангельской областной научной библиотеки им. Н.А. Добролюбова, Мурманской государственной областной универсальной научной библиотеки, Национальной библиотеки Карелии.

К сожалению, несмотря на масштабные поиски, для ряда видов не удалось найти информации, достаточной для проводимого анализа. Кроме того, из-за ограниченного объема статьи в некоторых случаях приходилось отказываться от рассмотрения взглядов авторов цитируемых работ и анализировать только сообщаемые ими факты.

**Приемы, использованные для оценки времени дивергенции различных таксонов.** Во многих современных работах для оценки времени дивергенции и даже времени возникновения таксонов используют так называемую теорию молекулярных часов, основным достоинством которой использующие ее авторы считают возможность получить оценки времени дивергенции непосредственно в цифрах. Однако приходится учитывать, что гипотеза молекулярных часов (Zuckermandl, Pauling, 1962) до настоящего времени опирается только на формальные и исключительно теоретиче-

ские построения М. Кимуры (1985): при самом тщательном поиске в “Web of Science” не удалось обнаружить каких-либо работ, посвященных строгому экспериментальному подтверждению данной теории, несмотря на то, что использование ее математического аппарата получило очень широкое распространение.

Более того, в последние годы стали накапливаться многочисленные факты, свидетельствующие, что формальные выводы, сделанные на основании данной концепции, могут противоречить данным палеонтологии и филогеографии. Так, показано, что при заселении севера Европы или отдельных водных систем этого региона у целого ряда видов гидробионтов имело место ускорение молекулярной эволюции. Это явление отмечено у мизиды *Mysis salemaai* (Audzijonyte, Väinölä, 2006), балтийского прудовика *Ampullaceana balthica* (Bolotov et al., 2017), атлантического лосося *Salmo salar* (Артамонова и др., 2020a) и ряпушки *Coregonus albula* (Borovikova, Artamonova, 2021). Все это дало основание отказаться от использования оценок, полученных с помощью теории “молекулярных часов” при анализе процессов формирования холодноводной фауны Европы.

Более надежным базисом для оценок представляются палеогеографические реконструкции, подкрепленные радиоизотопными датировками. Они позволяют оценить время появления и разрушения географических преград, повлиявших на особенности расселения конкретных видов с учетом их биологических особенностей.

**Особенности использования терминологии.** Многие десятилетия при реконструкции эволюции холодноводных видов биологи опираются на представления о гигантских покровных ледниках, длительное время занимавших огромные территории северного полушария. Однако, мнения палеогеографов о покровных ледниках оказываются порой диаметрально противоположными. С одной стороны, находим в литературе поражающую воображение картину Панарктического ледника — гигантского ледяного колпака, накрывающего северные широты нашей планеты (Гросвальд, 1999). С другой стороны, существуют весьма обстоятельные монографии, обосновывающие отсутствие крупных оледенений на территории Евразии (Линдберг, 1972; Кузин, 2013). Учитывая эту неоднозначность, в настоящей работе использовано понятие “ледниковый период” условно, как устоявшееся название периодов сильного глобального похолодания, которые сменяются затем относительно теплыми эпохами межледниковий.

Вслед за Spikkeland et al. (2016, p. 52), которые пишут: “Мы продолжаем использовать термины “реликт” и “ледниковый реликт” не в их прямом значении, но как удобные и устоявшиеся обозначения определенного зоогеографического комплекса, использовавшиеся в течение всей истории исследований” (“Here we shall keep to using the terms “relict” and “glacial relict”, not because of semantics, but as representing convenient and established labels for the distinct zoogeographical assemblage, used through the history of investigations”), в настоящей работе также использован устоявшийся термин “ледниковые реликты”.

Граница Европы с Азией приведена согласно “Британской энциклопедии” (<https://www.britannica.com/place/Europe>): она проходит по Средиземному и Черному морям, Кумо-Манычской впадине, Каспийскому морю, р. Эмба и Уральским горам.

Русские и латинские названия видов рыб, а также их классификация соответствуют приведенным в Атласе пресноводных рыб России (2002)<sup>1</sup>. Названия моллюсков приведены по MolluscaBase: <https://www.molluscabase.org/index.php>. Русские и латинские названия других гидробионтов указаны как в оригинальных публикациях.

<sup>1</sup> Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 1. Москва: Наука.

## АРЕАЛЫ ЛЕДНИКОВЫХ РЕЛИКТОВ И ИХ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

**Арктический голец *Salvelinus alpinus*.** Этот вид лососевых рыб широко распространен в бассейне Северного Ледовитого океана. На севере Евразии проходная форма *S. alpinus* встречается от Кольского п-ова до Чукотки. Северные озера населяют представители жилой формы этого вида<sup>1</sup>. В то же время, в Западной Европе проходная форма арктического гольца отсутствует, в горных районах Фенноскандии, Альп и Британских островов арктический голец обитает исключительно в озерах, где образует огромное количество локальных форм. Хотя часть из них предложено считать особыми видами на основании имеющихся в литературе данных об их некоторой морфологической обособленности (Kottelat, Freyhof, 2007), убедительных фактов, свидетельствующих о видовой самостоятельности форм гольцов Британских островов (Adams, Maitland, 2007) и Фенноскандии (Махров и др., 2019), по-прежнему нет. Гораздо более обоснованной выглядит точка зрения, согласно которой всю Европу населяет один вид рода *Salvelinus* — *S. alpinus*.

Анализ двух участков мтДНК — контрольного региона и гена *COI*, — показывает, что все европейские популяции арктического гольца, и жилые, и проходные, принадлежат к так называемой Атлантической группе гаплотипов. Ее носители встречаются вплоть до п-ова Таймыр, причем на этом полуострове, наряду с ними, обитают носители и другой, Сибирской группы гаплотипов, широко распространенной на востоке Азии (Brunner et al., 2001; Гордеева и др., 2018; Махров и др., 2019; Osinov et al., 2021, 2022). Поскольку, согласно, в том числе и палеонтологическим данным (Stearley, Smith, 2016), род *Salvelinus* зародился в бассейне Тихого океана и расселился по северу Евразии на запад (Есин, Маркевич, 2017), почти нет сомнений, что Атлантическая группа гольцов происходит от Сибирской, а не наоборот.

Носители Атлантической группы гаплотипов не только заселили континентальную Европу, но и проникли в Исландию, Гренландию, на Ньюфаундленд и Лабрадор (Brunner et al., 2001; Moore et al., 2015; Salisbury et al., 2019; Jacobsen et al., 2022). Более того, в Гренландии выявлено две подгруппы гаплотипов Атлантической группы, которые значительно дивергировали друг от друга. Это свидетельствует о возникновении условий для расселения носителей гаплотипов этой группы в западном направлении, как минимум, дважды (Jacobsen et al., 2022). Обе волны расселения происходили после того, как Атлантическая и Сибирская группы гаплотипов разделились и в течение длительного времени не контактировали друг с другом.



**Таймень *Hucho taimen*.** Представитель сем. Salmonidae, которого иногда называют сибирским тайменем, чтобы отличить от родственного вида *Hucho hucho*, обитающего исключительно в бассейне р. Дунай. Широко распространен в Северной Азии, в Европе встречается только в бассейнах рек Волга и Печора (Сидоров, Решетников, 2014; Новоселов, 2021), хотя имеются непроверенные данные об обитании вида и в р. Урал (Навозов, 1912). Ограниченный ареал *H. taimen* в Восточной Европе и его полное отсутствие в Западной Европе косвенно свидетельствует об относительно недавнем вселении вида в бассейны европейских рек. Более того, анализ последовательности трех митохондриальных генов показывает, что представители данного вида из рек Волга и Печора образуют единый кластер с особями из рек Обь, Енисей и Хатанга, а таймени из рек Восточной Сибири относятся к другому кластеру (Marić et al., 2014). Таким образом, генетические данные полностью подтверждают гипотезу о недавнем вселении *Hucho taimen* на территорию Европы.

**Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus*.** В отличие от тайменя, обыкновенный сиг широко распространен не только в Сибири, но и в Европе. Вид обитает на Британских островах, в Альпах, на территории Фенноскандии, в бассейнах Белого и Балтийского морей. При этом попытки придать некоторым европейским популяциям сига статус самостоятельных видов успехом не увенчались: сопоставление морфологических особенностей с генетическими характеристиками особой убедительно показало, что морфологические “отклонения” — проявление высокой фенотипической пластичности представителей вида *C. lavaretus* (Etheridge et al., 2012; Боровикова, Махров, 2013).

Обширный ареал вида на территории Европы позволяет предполагать его древность, и палеонтологические данные это подтверждают. Так, отолиты сига были найдены в межледниковых отложениях в бассейне оз. Ильмень, расположенного в бассейне Балтики (Даниловский, 1955). Анализ фрагмента митохондриального гена *ND1* показал, что позвонок рыбы возрастом ~500 тыс. лет, найденный в Польше, также принадлежал особи, относящейся к виду *Coregonus lavaretus* (Brzuzan et al., 2004b).

Филогенетические исследования, базирующиеся на разнообразии последовательности митохондриального гена *cyt b*, позволяют утверждать, что сиг, как и многие другие ледниковые реликты, происходит из Сибири: гаплотип, предковый для всех представителей *Coregonus lavaretus*, проанализированных в работе (Sukhanova et al., 2012), обнаружен в популяции оз. Хантайское, расположенном на плато Путорана и относящемся к бассейну р. Енисей.

Это обстоятельство дает основание предполагать, что вселение сига в Европу могло начаться с низовьев р. Енисей, что полностью согласуется с данными широкомасштабного исследования разнообразия двух митохондриальных генов (*cyt b* и *ND3*) в популяциях обыкновенного сига Европы и п-ова Таймыр (Østbye et al., 2005). Оказалось, что в популяциях п-ова Таймыр преобладает гаплотип, который встречается в Европе достаточно редко, однако, именно от него происходят две группы гаплотипов, широко распространенные на территории Европы.

Анализ разнообразия митохондриального гена *ND1* также подтверждает вселение сига в Европу из Сибири (Боровикова, Будин, 2020), и позволяет говорить, что такое вселение имело место задолго до последнего оледенения: в Европе обнаружено несколько линий сигов, значительно дивергировавших друг от друга (Боровикова, Малина, 2018).

Результаты еще одного филогенетического исследования, базирующегося на анализе последовательностей пяти митохондриальных генов (Sendek et al., 2017), свидетельствуют, что вселение сига из Сибири в Европу происходило, как минимум, дважды. При изучении выборок *C. lavaretus* из восточной части бассейна Балтийского моря и из Сибири выявлены две относительно самостоятельные группы гаплотипов, причем первая включала в себя только гаплотипы, обнаруженные у сига Балтики, вторая — гаплотипы, которые встречались и у сигов Сибири, и у рыб Балтийского бассейна.

**Ряпушка *Coregonus albula*, пелядь *C. peled*.** До недавнего времени большинство исследователей выделяли два вида ряпушек: европейскую (*C. albula*) и сибирскую (*C. sardinella*). Считалось, что ареал первого вида включает Британские острова, бассейн Балтики, Европейский Север России и верховья р. Волга, ареал второго вида охватывает весь север России и Северной Америки. Многие популяции в зоне перекрытия ареалов видов считали гибридными (Sendek, 2021). Однако недавнее комплексное исследование показало, что морфологические признаки обеих форм ряпушек перекрываются, а по последовательности *COI* мтДНК эти две группы не дифференцированы (Borovikova, Artamonova, 2021). При этом анализ последовательности митохондриального гена *ND1* продемонстрировал, что и ряпушка европейской части ареала, и ряпушка Сибири представляют собой полифилетичные группы, причем степень внутривидовой дифференциации последовательностей *C. albula* превышает генетические различия между ней и *C. sardinella*. На основании совокупности морфологических и генетических данных предложено объединить два вида ряпушек в один, который по правилу приоритета дол-

жен называться *Coregonus albula* (Borovikova, Artamonova, 2021).

Особенности генетической дифференциации этого объединенного евразийского вида заставляют предполагать, что вселение ряпушки в Европу происходило, как минимум, дважды, причем на основании палеогеографических реконструкций и с учетом дистанций, отделяющих наиболее дивергировавшие линии ALBP2 и L от пула гаплотипов, характерных для ряпушки современного типа, широко распространенной в Европе, можно утверждать, что впервые ряпушка (или ее предок) появилась в Европе >90 тыс. лет назад. В настоящее время гаплотипы “древней” линии ALBP2 встречаются только в оз. Плещеево, расположенном в бассейне р. Волга (наряду с гаплотипами других филогенетических линий), а гаплотипы линии L – в бассейне р. Волга и юго-западной части бассейна Белого моря (Borovikova, Artamonova, 2021).

Вторая волна вселения ряпушки в Европу связана с ее проникновением из Сибири в бассейн р. Печора, где 90–80 тыс. лет назад располагалось обширное приледниковое палеозеро Коми. Из этого региона ряпушка, относящаяся к наиболее молодому филогенетическому кластеру E, расселялась по Европе: в разные исторические эпохи данный район оказывался связанным системой водоемов с Балтикой, Беломорским бассейном и бассейном р. Волга. Кроме того, гаплотипы, относящиеся к линии E, встречаются на п-ове Таймыр и даже в р. Енисей наряду с гаплотипами сибирского кластера S, что, в соответствии с палеогеографическими реконструкциями, также согласуется с возможностью расселения ряпушки из бассейна р. Печора. Это могло произойти ~60 тыс. лет назад, когда опресненный приледниковый водоем охватывал обширную акваторию между Югорским п-овом и п-овом Таймыр, а современный п-ов Ямал почти полностью находился под водой.

Надо отметить, что к линии E относятся также гаплотипы пеляди (*C. peled*) (Borovikova, Artamonova, 2021) – вида, широко распространенного в Сибири и на северо-востоке Европейской России (Решетников, Мухачев, 1989). Сведения о присутствии пеляди в бассейне Балтики (Svärdson, 1979, 1998) опровергнуты результатами кариологического анализа (Боровикова, Махров, 2009). Поскольку распространение пеляди в Европе ограничено северо-восточными районами, есть основания предполагать, что этот вид вселился на территорию Европы относительно недавно.

**Омуль *Coregonus autumnalis*.** Вид широко распространен в бассейне Северного Ледовитого океана, на западе его сплошной ареал доходит до р. Мезень (Сидоров, Решетников, 2014). Кроме того, сначала морфологические (Gasowska, 1964; Behnke, 1972), а потом и генетические

(Ferguson et al., 1978; Bodaly et al., 1991; Sukhanova et al., 2004) исследования показали, что эндемичная форма сига, обитающая на Британских островах (поллан), относится к виду *C. autumnalis*.

Существует мнение, что некоторые генетические особенности ряпушки (Brzuzan et al., 2004a) и сига (Sendek et al., 2017), обитающих в восточной части бассейна Балтийского моря можно трактовать как генетические “следы” интрогрессивной гибридизации с представителями рода *Coregonus*, близкими по своим характеристиками к *C. autumnalis*. Однако, следует учитывать, что в данный регион в середине XX века вселяли омуля из оз. Байкал (Бурмакин, 1963), и даже если предположение об интрогрессивной гибридизации справедливо, то такая гибридизация может оказаться следствием вселения в данный регион чужеродных рыб.

**Чир *Coregonus nasus*.** Один из распространенных видов рыб на севере Сибири доходит на западе Европы до р. Волонга в Чешской губе (Сидоров, Решетников, 2014). Сведения о находках представителей этого вида в бассейне Балтийского моря генетическими исследованиями не подтверждаются (Боровикова, Махров, 2009).

**Нельма *Stenodus leucichthys*.** Крупная рыба, широко распространена на севере России – в ее европейской части и в Сибири, встречается также в бассейне Каспийского моря (Козьмин, 2011; Сидоров, Решетников, 2014). К сожалению, данные о генетических особенностях различных популяций вида очень ограничены (Голованова, 2005), поэтому время его появления на севере Европы можно обсуждать только на уровне предположений.

**Сибирский хариус *Thymallus arcticus*.** Его ареал охватывает север Сибири, Аляску, Канаду (Weiss et al., 2021). По-видимому, представители этого вида также проникали на территорию Европы, но в отличие от большинства других вселенцев из Сибири, *Th. arcticus* столкнулся в Европе с родственным видом – европейским хариусом (*Th. thymallus*), предки которого, судя по всему, проникли в Европу из Азии значительно раньше, еще в период существования Паратетиса (Artamonova et al., 2021). Возможно, поэтому генетические “следы” сибирского хариуса обнаруживают только на севере Европейской части России, который, по-видимому, представляет зону интрогрессивной гибридизации этого вида с европейским хариусом. В бассейне р. Печора гибридизация двух видов хариусов выявлена в ходе анализа морфологии и ядерных генов, кодирующих белки (Шубин, Захаров, 1984); митохондриальные гаплотипы, обнаруженные в выборках их этого бассейна, относятся к группе гаплотипов, характерных для европейского хариуса (Юницына и др., 2021). Западнее, на Кольском п-ове и в бассейне р. Северная Двина, обитают популяции, сходные

по морфологическим признакам с европейским хариусом, однако, среди особей из этих популяций встречаются носители митохондриальных гаплотипов, относящихся к группе гаплотипов, характерных для сибирского хариуса (Koskinen et al., 2000; Ponomareva et al., 2019).

**Корюшки *Osmerus*: европейская *O. eperlanus* и азиатская *O. mordax*.** Ареал европейской корюшки тянется широкой полосой от севера Франции через бассейн Балтики до верховьев р. Волга и бассейна р. Печора. Азиатская корюшка широко распространена в северном полушарии; на Дальнем Востоке и реках арктического побережья России от Берингова пролива до Белого моря обитает подвид *O. mordax dentex*, в Северной Америке – подвид *O. mordax mordax*<sup>1</sup>.

Генетическая дивергенция двух видов корюшек высока: их полные митохондриальные геномы различаются на 6.86% (Balakirev et al., 2018). Интересно, что европейская корюшка генетически более сходна с подвидом *O. mordax mordax*, чем с подвидом *O. mordax dentex*, поэтому нельзя исключить, что предки европейской корюшки пришли в Европу из Америки, а не из Сибири.

Анализ разнообразия нескольких митохондриальных генов показал, что азиатские корюшки из различных акваторий Тихого океана, а также из Белого, Баренцева и Карского морей очень сходны друг с другом (Скурихина и др., 2015).

**Четырехрогий бычок *Myoxocephalus quadricornis*.** Бычок считается типичным “ледниковым реликтом”. Населяет пресные и морские воды, распространен вдоль побережий Северного Ледовитого океана, Балтийского и Берингова морей. Пресноводные формы обитают в озерах Фенноскандии и в Великих озерах Северной Америки (Берг, 1916).

К сожалению, данные о генетических особенностях популяций *Myoxocephalus quadricornis* очень ограничены. Однако сравнение нескольких особей из бассейна Балтики, с одной стороны, и нескольких особей с севера Канады и Гренландии, с другой стороны, по последовательностям трех генов мтДНК показало, что наборы гаплотипов у бычка этих регионов различаются, а генетическая дистанция между двумя группами гаплотипов – 0.49%, что характерно для достаточно полиморфных видов (Kontula, Väinölä, 2003).

**Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*.** Широко распространена в северной части Евразии и Северной Америки, в основном, в бассейне Северного Ледовитого океана. Помимо этого, многочисленные популяции встречаются на Дальнем Востоке, в бассейне Балтики, в Западной Европе. Также обитает в р. Рона, в бассейне Средиземного моря (Зюганов, 1991). Генетический анализ с использованием большого набора SNP показал, что европейские популяции *P. pungitius* наиболее близки к сибирским, но генетическая дистанция

между двумя группами популяций достаточно велика (Guo et al., 2019).

При изучении распространения девятииглой колюшки исследователи не обходят вниманием и родственные ей эндемичные виды рода *Pungitius*. Так, на основании генетических и морфологических особенностей рыб показано, что некоторые водные системы Франции и Британских островов населяет не *P. pungitius*, а эндемичные виды *P. vulgaris* и *P. laevis*, которые, судя по всему, дивергировали от *P. pungitius* уже в раннем плиоцене (Denys et al., 2018). Столь давнее присутствие девятииглой колюшки на территории Европы выглядит вполне реалистичным с учетом факта, что в миоценовых (~23–5.3 млн лет назад) отложениях бассейна р. Обь (Западная Сибирь) обнаружены ископаемые остатки колюшки *Pungitius hexacanthus*, очень сходной с современной *Pungitius pungitius* (Штылько, 1934; Лебедев, 1959; Яковлев, 1962, 1964).

Данные о распространении представителей рода *Pungitius* и филогенетических взаимоотношениях между видами внутри этого рода (Guo et al., 2019) позволяют предположить, что общий предок всех девятииглых колюшек впервые появился в бассейне Тихого океана, откуда он проник в Европу по Паратетису, дав начало двум южноевропейским видам *P. platygaster* и *P. hellenicus*. Вселение этого предкового вида на территорию Сибири привело к появлению здесь *P. pungitius*, который распространился по всему побережью Северного Ледовитого океана, в том числе, по его европейской части.

Генетические исследования с применением ряда ядерных и митохондриальных маркеров показали, что европейские популяции *P. pungitius* представлены двумя филогенетическими линиями, западно-европейской и восточно-европейской, и их ареалы перекрываются в бассейне Балтийского моря. Анализ полногеномных сиквентов дает основание предполагать, что бассейн Балтики первоначально заселяли представители западноевропейской линии, но впоследствии их заменили представители восточно-европейской линии, которая имеет примесь относительно недавних вселенцев из Сибири (Feng et al., 2021, и ссылки в этой работе). Все это свидетельствует о вселении *P. pungitius* на территорию Европы, как минимум, дважды, причем одними и теми же или сходными путями.

**Пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*.** Этот пресноводный вид, широко распространен в северных районах Азии и Европы, включая Скандинавию и п-ов Таймыр. Также встречается в южной части бассейна Балтийского моря и в северо-западной части бассейна Черного моря (в бассейнах рек Дунай и Днестр) (Берг, 1949; Головнюк, 2017).



Исследования контрольного региона мтДНК показали, что внутривидовая дифференциация *S. poecilopus* весьма велика. Линия, представители которой обитают в бассейне Балтики, находится вне кластера, образуемого линиями мтДНК бычков, обитающих восточнее Урала, причем отличия в последовательности контрольного региона были для нее  $\geq 3.6\%$  (Yokoyma et al., 2008). Группы популяций, относящихся к разным филогенетическим линиям, в последние годы рассматривают как разные виды (Сиделева, Гото, 2009) или подвиды (Богданов и др., 2013).

Исследование разнообразия трех митохондриальных генов выявило высокий уровень генетической дифференциации *S. poecilopus* и на территории самой Европы, причем, сравнение выборок из Карпат и Скандинавии позволило прийти к выводу, что представители второй группы имеют большее сходство с *S. poecilopus* из Сибири по сравнению с таковыми первой (Kontula, 2003). Эти результаты дают основания предположить, что пестроногий подкаменщик проникал на территорию Европы из Сибири, как минимум, дважды.

**Озерный голянь *Phoxinus phoxinus*.** Вид распространен по всей Северной Евразии – от бассейнов Балтики и Черного моря до Тихого океана (Kusznierz et al., 2011). Внутривидовая генетическая дифференциация этого вида не изучена, однако имеющиеся генетические данные вызывают сомнения в принадлежности озерного голяня к роду *Phoxinus*: они указывают на то, что это представитель рода *Rhynchocypris*, распространенного на Дальнем Востоке (Zhang et al., 2019).

**Тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum*.** Некоторые исследователи (например, Кудерский, 1987) указывают сибирскую миногу (*Lethenteron kessleri*) в числе вселенцев из Сибири на Европейский Север. Однако генетические исследования (в частности, анализ разнообразия митохондриального гена COI) показали, что сибирская минога – это жилая форма тихоокеанской миноги, причем жилая форма возникает независимо в каждой водной системе от проходной формы. Сопоставление генетических и палеогеографических данных позволяет предположить, что тихоокеанская минога проникла в бассейн Северного Ледовитого океана из Тихого океана в голоцене (Artamonova et al., 2015).

**Акантобделла *Acanthobdella peledina*.** Обширный евразийский ареал паразита лососеобразных рыб из кланды Acanthobdellidea (близка к кланде настоящих пиявок Euhirudinea), делится на две части: западная включает северные районы бассейна Балтики и Кольский п-ов, восточная – бассейн р. Печора и Сибирь (Пронин, 1971). Вид обнаружен также на Аляске (Holmquist, 1974; Nauck et al., 1979). Для Фенноскандии акантоб-

делла рассматривается как “реликт ледниковой эпохи” (Пронин, 1971). В Онежском озере, где ранее отмечали этого паразита, в настоящее время не обнаружен (Барская и др., 2008).

**Нематода – филонема сибирская *Philonema sibirica*.** Этот паразит рыб широко распространен в северной Азии, встречается в водоемах Кольского полуострова и в бассейне беломорской р. Кемь (Барская и др., 2008), изредка его находили в южной Финляндии (бассейн Балтийского моря) (Fagerholm, 1982). В бассейне р. Печора он отмечен только в одном небольшом озере в бассейне р. Шугор (Доровских, 2011).

**Моллюски.** В монографии Я.И. Старобогатова (1970) высказана гипотеза, что большинство видов пресноводных моллюсков вселялись из Азии на север Европы в межледниковые периоды, что представляется вполне реалистичным сценарием с учетом палеогеографической обстановки в эти периоды. Однако, в этой же работе указано и на вселение некоторых видов в северную Европу из Сибири “в начале послеледникового времени”. Так, автор предполагает, что “в это время в водоемы севера европейской части СССР проникли *Valvata sibirica* Midd., *Lacustrina dilatata* (West.), *Amesoda asiatica* (Mts.)” (Старобогатов, 1970, с. 136).

В ходе настоящей работы был составлен список видов пресноводных моллюсков, распространение которых ограничено Фенноскандией, севером Европейской части России и Сибирью (табл. 1) и проведен поиск работ по биогеографии и палеонтологии, где упоминаются данные виды.

Анализ найденных литературных источников приводит к тому, что, по крайней мере, некоторые из этих видов появились в Европе значительно раньше, чем предполагали Я.И. Старобогатов и другие исследователи, считавшие возможным вселение моллюсков из Сибири в Европу после отступления последнего ледника.

Так, моллюск *Valvata sibirica*, упоминаемый Я.И. Старобогатовым как послеледниковый вселенец в Европу, впоследствии обнаружен в отложениях Лихвинского межледниковья в бассейне Балтики, точнее, в Литве (Sanko et al., 2006), а также в бассейне р. Волга, точнее, в Татарстане (Аськеев и др., 2011). Также найден в плейстоценовых отложениях на территории Германии (Glöer, 2002), а в отложениях раннего плейстоцена в Нидерландах обнаружен близкий к *V. sibirica*, но самостоятельный вид *V. salebrosa* (Meijer, 1990; Glöer, 2002).

Еще два вида из Списка сибирских вселенцев найдены в последние годы в бассейне р. Кама (приток р. Волга) – *Lacustrina dilatata* (Овчанкова и др., 2015) и *Sphaerium asiaticum* (Овчанкова, 2019).

Вид *Sphaerium nitidum*, описанный первоначально на территории Сибири, еще сто лет назад обнаружен в северной Швеции. В работе (Odhner,

1921) *S. nitidum* указан как вид, который проник в Швецию с востока, причем совсем недавно. “It is entirely wanting in south Sweden, even in the deep and cool lakes where arctic relics are recorded (e.g. Vattern), and it therefore seems likely that *S. nitidum* is a rather late immigrant to the Swedish fauna, and that it has a direct eastern origin” (“Он полностью отсутствует в южной Швеции, даже в глубоких и холодных озерах, где обнаружены арктические реликты (пример – Веттерн), и поэтому кажется вероятным, что *S. nitidum* относительно недавний иммигрант в фауну Швеции, и происходит напрямую с востока”). Однако, впоследствии этот вид обнаружили и в Норвегии (Kuiper et al., 1989). Кроме того, он присутствует в плейстоценовых отложениях долины р. Днепр в пределах современной Белоруссии (Мотуз, 1975) и бассейна р. Волга на территории современного Татарстана (Аськеев и др., 2011).

Относительно моллюсков, которые широко распространены в Сибири и Европе, разногласий между специалистами нет: обширный европейский ареал вида обычно считается хорошим аргументом в пользу его длительного обитания на соответствующих территориях.

Так, сибирский вселенец *Gyraulus stroemi*, согласно недавнему обзору (Glöer, Vinarski, 2009), распространен на огромной территории – почти по всей азиатской части России и прилегающим к ней районам Казахстана и Монголии, на севере Европейской части России (включая северные области бассейна р. Волга) и по всей Скандинавии (рис. 1). Есть указание на находки этого вида и на Британских островах (Cooper, 1924), но, к сожалению, в упомянутой работе нет рисунка объекта исследования, поэтому проводить ареал вида, включая эти острова, все-таки преждевременно.

*Ladislavella terebra* – прудовик, широко распространенный по всей Сибири и на крайнем северо-востоке Европы. Имеет сестринский (викарирующий) вид *L. occulta*, известный из Центральной и Восточной Европы. Ранее последний вид считался реликтом ледникового периода (Vinarski, 2020), но вполне возможно, что его вселение из Сибири в Европу произошло в плиоцене. Другой викариант – *L. liogyra* – обитает в бассейне р. Амур, Приморье и на Сахалине (Vinarski, Kantor, 2016). Геологический возраст этого вида не известен, хотя он хорошо обособлен от европейских и сибирских *Ladislavella* по молекулярно-генетическим данным (Aksenova et al., 2018).

Таким образом, по крайней мере, некоторые сибирские пресноводные моллюски, достигшие Финноскандии, имеют или имели раньше достаточно широкое распространение в Европе, и, по всем признакам, попали в этот регион до последнего оледенения. К сожалению, для части видов, включенных в табл. 1, надежная палеонтологиче-

ская или молекулярно-генетическая информация отсутствует, что не позволяет датировать их проникновение в водоемы севера Европы.

Следует отметить, что и виды пресноводных моллюсков, обитающие только на крайнем северо-востоке Европы, не обязательно вселились в этот регион по завершении последнего оледенения. Так, на о. Вайгач обнаружен моллюск рода *Sphaerium*, который по результатам анализа последовательности 16S rRNA оказался наиболее близок к североамериканским видам (Bespalaya et al., 2015), поэтому весьма вероятно, что это реликт вселения, произошедшего еще до последнего оледенения.

**Планарии рода *Bdellocephala*.** Большинство видов этого рода распространены в Азии – четыре вида встречаются на Дальнем Востоке, семь – эндемики оз. Байкал. Однако ареал еще одного представителя данного рода достаточно необычен: вид *Bdellocephala punctata* широко распространен на севере Европы и в бассейнах рек Волга и Днепр, но встречается также в бассейне р. Амур (Naumova et al., 2006). Авторы этой работы вполне обоснованно полагают, что род *Bdellocephala* возник в Азии, а по территории Европы один из его представителей – вид *Bdellocephala punctata* – распространился еще до эпохи оледенений.

**Олигохеты.** На основе анализа распространения водных малошешетинковых червей на территории северной Европы Т. Тимм (1987) пришел к выводу, что часть холодолюбивых представителей этой группы обитала в Европе еще в плиоцене, часть – мигрировала из Сибири по приледниковым водоемам.

В частности, к представителям второй группы этот исследователь относил олигохету *Lamprodrius isoporus*, о распространении которой имеются репрезентативные данные в работах В.И. Попченко (1988) и Т. Тимма (Timm, 2016). Этот вид отмечен в оз. Байкал, водоемах верховьев рек Лена и Енисей, оз. Таймыр, северной части бассейна Балтийского моря и южной части бассейна Белого моря. Следует отметить, что поиски этого вида во многих других водоемах севера Евразии были безуспешны (Timm, 2016).

Однако выводы, сделанные только на основании особенностей ареала *L. isoporus*, представляются достаточно спорными. Более того, в случае расселения вида по приледниковым водоемам он должен был бы обнаруживаться в составе современных экосистем значительно чаще. Поэтому с той же долей вероятности можно предполагать, что *L. isoporus*, как и ряд видов, рассмотренных выше, – реликт доледникового времени, сохранившийся в древнем оз. Байкал, и в не затронутых ледниками рефугиумах на п-ове Таймыр и в восточной части Балтики. К сожалению, исследований по филогеографии малошешетинковых червей Европы, которые могли прояснить их

происхождение и позволили сделать выбор в пользу той или иной гипотезы, пока не имеется.

**Ракообразные.** Еще в процессе исследования генетического разнообразия аллозимов в европейских популяциях озерного бокоплава *Gammarus lacustris* было выявлено две “расы” – западная и восточная. Показано, что популяции восточной “расы” обитают на севере Норвегии, побережье Белого моря, в Сибири и на юге Финляндии, остальную часть Фенноскандии и Польшу населяет западная “раса” (Vainio, Väinölä, 2003).

Другой представитель реликтовых амфипод *Gammaracanthus lacustris* распространен на севере Европы и Западной Сибири, включая п-ов Таймыр, но есть данные и о его присутствии в водоемах Камчатки (Тахтеев, 1999). Этот вид, согласно исследованиям разнообразия аллозимов и последовательностей митохондриального гена *COI*, хорошо обособлен генетически от других видов рода *Gammaracanthus*, обитающих в бассейнах Северного Ледовитого океана и Каспия (Väinölä et al., 2001).

Ситуация с видами рода *Mysis*, которые хорошо отличаются друг от друга по последовательности гена *COI*, выглядит сложнее. Так, в бассейне Балтики встречается эндемичный вид *M. relicta*, в бассейне Северного Ледовитого океана широко распространен *M. segerstralei*, вид *M. salemaai* встречается на Британских островах, в бассейне Балтики и в западной Сибири (Audzijonyte, Väinölä, 2005, 2006). В то же время, эти особенности распространения представителей рода *Mysis* свидетельствуют об их длительном существовании на территории Европы и заставляют предполагать, что *M. relicta* и *M. salemaai* возникли от общего солоновато-водного предка, причем первый вид появился, судя по всему, непосредственно на территории Европы, а второй мог возникнуть и в Европе, и в Западной Сибири, и уже впоследствии, при возникновении благоприятных условий для расселения, расширить свой ареал.

К сожалению, генетические данные о представителях еще одного рода реликтовых бокоплавов *Pontoporeia* или, по классификации (Bousfield, 1989), *Monoporeia* очень ограничены (Väinölä, Varvio, 1989), а значит судить о месте их возникновения, а также путях расселения и эволюции пока не представляется возможным.

Для циркумполярного листоногого рака *Branchinecta paludosa* (Anostraca) при исследовании митохондриального гена *COI* среди раков, обитающих на территории Евразии, выявлены носители гаплотипов, относящихся к двум самостоятельным кладам – Северной Палеарктической (North Palaearctic clade), распространенной в бассейне Балтики и в Сибири (Lindholm et al., 2016), и Юго-Фенноскандинавской (South Fennoscandian clade), известной только в Скандина-

вии. Последняя представляется более молодой, если судить по ее положению на сети гаплотипов, где помимо двух упомянут клад присутствует также значительно удаленный от них североамериканский кластер.

Представитель веслоногих раков *Limnocalanus macrurus* широко распространен вдоль побережья Северного Ледовитого океана, в пресных водах арктических районов Североамериканского континента и Евразии, а также в бассейне Балтики и на Британских островах (Holmquist, 1970). Изучение последовательностей гена *COI* этого вида показало, что все особи из самых разных частей Евразии относятся к одной и той же филогенетической линии, представители которой населяют, в том числе, и арктические районы Северной Америки. Представители двух других филогенетических линий обнаруживаются только на территории Канады (Dooh et al., 2006; Гордеева и др., 2019).

Еще один веслоногий рак, пресноводный *Eurytemora lacustris*, широко распространен в Скандинавии, обнаружен в водоемах на побережье Белого моря и вблизи устья р. Печора, встречается в южных и восточных районах бассейна Балтики, в бассейнах рек Дунай и Волга (Sługoński et al., 2019; Fefilova et al., 2020). Анализ последовательностей митохондриального гена *COI* показал, что этот вид значительно отличается от других представителей рода *Eurytemora* (Sługoński et al., 2019). Не исключено, что данный вид возник непосредственно в Европе от солоноватоводного предка.

Другой вид рода *Eurytemora* – *E. gracilicauda* – распространен по всему арктическому побережью России (Фефилова и др., 2020).

Что касается других групп веслоногих раков, высказано предположение, что к числу ледниковых реликтов относится и *Cyclops lacustris* (Spikeland et al., 2016). Действительно, этот вид распространен в Сибири (бассейны рек Обь и Колыма), Скандинавии, восточной части бассейна Балтийского моря, в бассейне р. Волга. Имеются сообщения о находках *C. lacustris* и в других регионах, но они нуждаются в подтверждении (Hołyńska, Dimante-Deimantovica, 2016).

Следует отметить, что список веслоногих раков, которые могут оказаться “ледниковыми реликтами”, постоянно расширяется по мере исследования европейских водоемов. Так, недавно в бассейнах рек Волга (Podshivalina, Sheveleva, 2018) и Северная Двина (Фефилова, 2020) обнаружены представители рода *Nordodiptomus*, ранее известные только в водоемах севера Азии.

Разумеется, значение находок такого рода нельзя переоценивать, поскольку мелкие планктонные организмы очень легко расселяются, и обычно их считают плохими зоогеографически-

ми индикаторами. Однако случаи неоднократных находок носителей разных гаплотипов определенной филогенетической линии в том или ином регионе могут указывать на неслучайный характер находок.

Так, носители гаплотипов клады D митохондриального гена *COI* кладоцер рода *Alonella* распространены, в основном, на севере Азии, но встречаются также в Северной Америке и на севере Европы – в бассейнах Баренцева моря и р. Волга (Neretina et al., 2021).

Анализ последовательностей митохондриального гена *COI* ветвистоусого рака *Chydorus sphaericus* (Cladocera) показал, что гаплотипы, относящиеся к кладе A2\_1, встречаются, в основном, у представителей этого вида, обитающих в северной Европе, на о. Гренландия и в Сибири, причем “базовый” гаплотип этой клады, H76, встречается на территории Архангельской обл. (Kotov et al., 2016). В сочетании с другими аргументами, это обстоятельство может послужить косвенным аргументом в пользу гипотезы о вселении представителей данной клады из северной Европы в Сибирь.

Значительное богатство фауны ракообразных островов Новая Земля и Вайгач позволило Н.В. Вехову (1997) выдвинуть предположение о наличии рефугиума в этом регионе в четвертичный период, и это предположение полностью подтверждается современными работами (Potapov et al., 2017, 2021; Spitsyn et al., 2021a, 2021b).

### ТРИ ВОЛНЫ ВСЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ ИЗ СИБИРИ В ЕВРОПУ

Анализ приведенных выше данных показывает, что достаточно хорошо изученные холодноводные виды, вселившиеся в Европу из Сибири в плиоцене–голоцене, можно разделить на три группы, которые, с высокой степенью вероятности, соответствуют трем волнам вселения. В тех случаях, когда у вида имеются несколько филогенетических линий, они, как правило, принадлежат разным группам, и соответственно разным волнам вселения (табл. 2). Организмам, вселившимся на территорию Европы в более ранние периоды, в олигоцене–начале плиоцена (30–5 млн лет назад) посвящены предыдущие работы авторов (Артамонова и др., 2020a; Artamonova et al., 2021).

**Первая группа вселенцев из Сибири.** Группа включает виды (или филогенетические линии), которые широко распространены (или были широко распространены) в северной и средней Европе. Некоторые из них (сиги, гольцы, девятииглая колюшка) проникли в бассейн р. Рона (Berg, 1932) в процессе перехвата бассейнов северных рек, который имел место в конце плиоцена (Win-

terberg, Willett, 2019). Арктические гольцы из Европы добрались даже до Северной Америки. Эти формы, как правило, значительно обособились генетически от своих родственников из Сибири.

В некоторых случаях “древние” вселенцы из Сибири даже образовали в Европе эндемичные виды (*Pungitius vulgaris*, *P. laevis*, *Valvata salebrosa*, *Eurytemora lacustris*, *Mysis relicta*). В то же время, необходимо отметить, что некоторые интересные гипотезы о недавнем видообразовании, выдвигавшиеся для ряда видов рыб, обитающих на территории Европы (Svärdson, 1961), в частности – сиговых, не нашли подтверждения в ходе последних морфологических и генетических исследований (Боровикова и др., 2020; Borovikova, Artamonova, 2021).

Считать первую группу видов плиоценовыми вселенцами из Сибири позволяет существование на протяжении длительного времени в плиоцене на севере Европы и Западной Сибири моря, частично отделенного от центральной части бассейна Северного Ледовитого океана архипелагом крупных островов<sup>2</sup>. По мнению палеогеографов, в конце плиоцена–начале плейстоцена существовало прямое соединение этого моря с бассейном Каспия. Для этого периода отмечено повышение уровня Акчагыльского водоема, существовавшего в конце плиоцена на месте современного Каспия, и это повышение уровня сопровождалось увеличением солености воды и изменением состава фауны (Krijgsman et al., 2019).

Предположительно, в этот период в Каспийское море проник ряд гидробионтов северного происхождения (Махров и др., 2020), и тогда же ряпушка проникла в бассейн р. Волга, где до сих пор обитают представители наиболее дивергировавшей линии этого вида ALBP2.

В позднем плиоцене один из заливов Северного Ледовитого океана (судя по всему, сильно опресненный) достигал современного бассейна Балтийского моря (Чочиа, Евдокимов, 1993), поэтому у холодноводных гидробионтов, изначально обитавших на территории Сибири, была возможность попасть и в бассейн современной Балтики, хотя о том, существовало ли Балтийское море в этот период, доподлинно неизвестно. Если оно и существовало, этот период был кратковременным, поскольку известно, что большую часть плиоцена на месте будущей Балтики текла с востока на запад огромная р. Эридан, впадавшая в меньшее по размерам, чем сейчас, но, видимо, более опресненное Северное море (Gibbard, Lewin, 2016).

<sup>2</sup> Атлас палеогеографических карт. Шельфы Евразии в мезозое и кайнозое. 1992. Т. 2. Карты. Москва: Робертсон групп плк; Геологический институт АН СССР.

**Таблица 2.** Наиболее вероятный таксономический состав трех волн вселения холодноводных видов из Сибири в Европу в плиоцене—голоцене

Волна I (плиоцен)	Волна II (плейстоцен)	Волна III (голоцен)
<b>Рыбы</b>		
<i>Salvelinus alpinus</i> , <i>Coregonus lavaretus</i> , <i>Coregonus albula</i> (линии ALBP2 и L – бассейн р. Волга), <i>Coregonus autumnalis</i> (поллан; Британские о-ва), <i>Osmerus eperlanus</i> , <i>Pungitius vulgaris</i> <i>P. laevis</i> <i>P. pungitius</i> , западно-европейская линия <i>Cottus poecilopus</i> (Карпаты)	<i>Hucho taimen</i> , <i>Coregonus lavaretus</i> , <i>Coregonus albula</i> (линия E – Балтика, Британские о-ва), <i>Coregonus autumnalis</i> (восток Балтики)*, <i>Thymallus arcticus</i> , <i>Myoxocephalus quadricornis</i> , <i>Pungitius pungitius</i> , восточно-европейская линия <i>Cottus poecilopus</i> (Скандинавия), <i>Phoxinus phoxinus</i>	<i>Coregonus peled</i> <i>C. autumnalis</i> (крайний северо-восток Европы) <i>C. nasus</i> <i>Stenodus leucichthys</i> <i>Osmerus mordax</i>
<b>Аннелиды</b>		
	<i>Acanthobdella peledina</i> <i>Lamprodrilus isoporus</i>	
<b>Нематоды</b>		
	<i>Philonema sibirica</i>	
<b>Моллюски</b>		
<i>Sphaerium nitidum</i> <i>Valvata sibirica</i> <i>Gyraulus stroemi</i> <i>Ladislavella terebra</i>	<i>Lacustrina dilatata</i> <i>Sphaerium asiaticum</i>	<i>Peregriana dolgini</i>
<b>Ракообразные</b>		
<i>Gammarus lacustris</i> (западная “раса”) <i>Gammaracanthus lacustris</i> , <i>Mysis relicta</i> , <i>Branchinecta paludosa</i> (Юго-Фенноскандинавская клада), <i>Eurytemora lacustris</i>	<i>Gammarus lacustris</i> (восточная “раса”), <i>Mysis salemaai</i> <i>Branchinecta paludosa</i> (Северная Палеарктическая клада), <i>Limnocalanus macrurus</i> , <i>Cyclops lacustris</i>	<i>Gammaracanthus aestuariorum</i> , <i>Mysis segerstralei</i> , <i>Eurytemora gracilicauda</i>

\* Вероятность участия человека во вселении этого вида.

Наличие морских моллюсков, типичных для Атлантического океана, в отложениях плиоцена и эоплейстоцена морского бассейна, располагавшегося между п-овом Канин и Северной Землей, указывает на существование морского сообщения между указанными бассейнами в этот период (Крылов, 2014). Независимо от того, проходили ли морские моллюски через Балтику или огибали Скандинавию с севера, этот путь могли использовать для достижения Балтики и Британских островов вселенцы “первой волны”.

**Вторая группа видов/филогенетических линий, вселившихся из Сибири.** Группа включает преимущественно современных обитателей восточной части бассейна Балтики (территории Финляндии, стран Прибалтики и России) и севера Европейской части России.

Ограниченность распространения этой группы видов необъяснима в рамках традиционной гипотезы расселения “реликтов” по приледниковым водоемам (цепочки которых, как считается, существовали вдоль всего края ледника).

Более вероятно, что эта группа видов расселялась по северу Западной Сибири и Европейской России, используя частично или полностью распресненные участки моря, которое до позднего плейстоцена занимало значительные площади этих регионов<sup>2</sup> (Брызгалова, Биджиев, 1986; Чочиа, Евдокимов, 1993). Причем в плейстоцене, когда шло расселение видов “второй волны”, это море, по крайней мере, один раз соединялось с Балтийским морем.

Вопрос о проливе (проливах), соединявших Балтийское и Белое моря в плейстоцене, обсуждается в литературе уже многие десятки лет (Сви-

точ, 2003). В настоящее время достаточно хорошо обосновано существование такого пролива в последнее межледниковье (Miettinen et al., 2014, и ссылки в этой работе). Важно отметить, что, по данным палеогеографов, этот пролив (“Карельское море”) в течение некоторого времени был довольно глубоким, и по нему в Балтику поступала холодная вода. Есть веские основания полагать, что вместе с потоком холодной воды в бассейн Балтийского моря вселялись и холодноводные гидробионты. В то же время, сама Балтика в этот период была уже довольно теплой (Miettinen et al., 2014), поэтому большинство вселенцев второй волны достигли только восточной части Балтийского бассейна, пережили последнее оледенение в располагавшемся в этом регионе рефугиуме и живут здесь до настоящего времени.

Следует отметить, что кроме рассматриваемой здесь группы видов в Балтике обитают и некоторые морские организмы, родственные обитателям Северного Ледовитого океана (Ekman, 1953). Более того, некоторые из них явно проникли в Балтику с Дальнего Востока, расселяясь вдоль арктического побережья Евразии. В частности, тихоокеанский двустворчатый моллюск *Mytilus trossulus* встречается и в Балтике, и на некоторых участках побережья Кольского полуострова, хотя в других акваториях северной Европы его почти нет — там преобладает близкий вид *M. edulis* (Väinölä, Strelkov, 2011). Кроме того, в Балтийском, Белом и Баренцевом морях обитает тихоокеанский подвид моллюска макамы *Macoma balthica balthica*, а на остальном побережье северной Европы — европейский подвид *Macoma balthica rubra* (Nikula et al., 2007). По-видимому, эти тихоокеанские моллюски сумели обогнуть п-ов Таймыр, попасть в Сибирское море-озеро, отсюда — на Европейский Север и через существовавший в последнее межледниковье пролив в Балтику. Подтверждением этой гипотезы могут служить ископаемые морские моллюски тихоокеанского происхождения, известные в плейстоценовых отложениях российской Арктики (Крылов, 2014).

**Третья группа сибирских вселенцев.** Группа населяет только северо-восток Европы в пределах бассейна Северного Ледовитого океана. Судя по всему, они попали в этот регион уже после окончания ледникового периода и не имели возможности проникнуть в бассейны Балтийского и Каспийского морей.

С предположением о недавнем вселении в Европу одного из представителей “третьей волны” — пеляди — хорошо согласуется эволюционная история этого вида. Вероятно, данный вид в результате хромосомных перестроек, приведших к изменению системы определения пола, произошел в Сибири от ряпушки филогенетической ли-

нии Е, которая пришла из Европы в Сибирь (Vogovikova, Artamonova, 2021).

Примечательно, что все виды “третьей группы” выносят высокую соленость воды, и это служит веским аргументом того, что они расселились по морю, поскольку опресненных “морей-озер” на Европейском Севере в голоцене уже не было.

Однако, не все вселенцы из Сибири, которые обитают только на северо-востоке Европы, принадлежат к “третьей” группе. Некоторые попали в этот регион во время одной из предшествующих волн вселения, и выжили в рефугиумах. Например, существование рефугиума в районе островов Новая Земля и Вайгач в настоящее время подтверждено данными фаунистических и молекулярно-генетических исследований, которыми охвачены и водные, и наземные группы животных (Вехов, 1997; Potapov et al., 2017, 2021; Spitsyn et al., 2021a, 2021b). Весьма вероятно, что еще один рефугиум существовал в бассейне р. Печора (Кудерский, 1987; Пономарев, 2022). Однако, как показано ниже, малые рефугиумы не сыграли большой роли в послеледниковом заселении севера Европы гидробионтами.

#### Послеледниковое заселение севера европы

Процесс освоения севера Европы холодноводными видами после отступления последнего ледника, т.е. в голоцене, подробно рассмотрен в нескольких обзорных работах (Карри-Линдаль, 1964; Махров, Болотов, 2006; Kochanova et al., 2021). Основная закономерность, выявленная исследователями, заключается в том, что заселение Фенноскандии осуществлялось в основном из двух крупных рефугиумов, один из них располагался в Западной Европе (вероятно, в южной части Британских островов и на территории современной Франции), а второй — в юго-восточной части бассейна Балтики. В обоих рефугиумах обитали холодноводные формы, пришедшие на север Европы из района Средиземноморья — благородные лососи, пресноводные жемчужницы, трехглая колюшка (история их расселения по Европе дана в работах (Артамонова и др., 2020a; Artamonova et al., 2021)), а также потомки вселенцев из Сибири, относящихся к первой волне.

Потомки второй “сибирской” волны, попавшие в восточную часть бассейна Балтики в межледниковье по проливу из Белого моря, обитали в основном в “Балтийском” рефугиуме. Из этого рефугиума, как и из других районов, где пережила эпоху оледенений водная фауна, шло впоследствии заселение бассейна Белого моря, полностью покрытого в ледниковую эпоху ледяным щитом (Махров, Болотов, 2006). По-видимому, именно из “Балтийского” рефугиума вторично попали в бассейн Белого моря некоторые виды

сибирского происхождения, например олигохета *Lamprodrilus isoporus*, паразиты рыб *Acanthobdella peledina* и *Philonema sibirica*.

Интересно, что *Philonema sibirica*, по данным (Доровских, 2011), присутствовала и в небольшом плейстоценовом рефугиуме в бассейне р. Печора, но не смогла выйти за его пределы. Возможные причины ослабленной способности к расселению обитателей небольших рефугиумов рассмотрим далее.

Отступление ледника с территории Северной Европы шло таким образом, что Кольский п-ов освободился ото льда раньше, чем Скандинавия (Елина и др., 2000; Stroeven et al., 2016), поэтому гидробионтам из рефугиумов на территории Европы было сложно добраться до этого полуострова. Зато на Кольский п-ов в начальный период отступления ледника вселился из Северной Америки атлантический лосось (Makhrov et al., 2005). Видимо, на жабрах этой рыбы пересекли Атлантический океан глохидии пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera*, успешно заселившей Кольский п-ов (Vikhrev et al., 2022).

В теплый послеледниковый период до Кольского п-ова с востока добрались и некоторые андромные/морские рыбы (Махров, Лайус, 2018; Новоселов и др., 2019), а также минога (Artamonova et al., 2015) из бассейна Тихого океана. Все эти переселенцы генетически очень сходны с обитателями восточных районов Евразии, что свидетельствует об их недавнем проникновении в Европу. Показательно также, что один из этих видов, минтай (*Gadus chalcogrammus*), в последние теплые годы появился в морях Сибири (Orlov et al., 2021).

По нашему мнению, к группе послеледниковых вселенцев из Тихого океана, в числе прочих, относится и малоротая корюшка, хотя авторы работы (Скурихина и др., 2019), посвященной генетическим особенностям этого вида, допускают, что она проникла на Европейский Север еще в межледниковый период. Однако, наличие в популяциях севера Европы гаплотипов гена *cutb*, идентичных таковым на Камчатке (Новоселов и др., 2019), больше согласуется с гипотезой о послеледниковом расселении корюшки.

Итак, после отступления ледника на северо-восток Европы проникла “третья волна” вселенцев из Сибири. Однако, встречного вселения гидробионтов из Европы в Сибирь после отступления ледника, по-видимому, не было (если не считать инвазий, происходивших в историческое время (Интересова, 2016; Yanygina, 2017; Попов, 2020; Babushkin et al., 2021).

## РАССЕЛЕНИЕ ХОЛОДНОВОДНЫХ ФОРМ ИЗ ЕВРОПЫ В СИБИРЬ

Холодноводные виды, возникшие в южной и западной Европе, и вселившиеся после отступления ледника в европейскую часть бассейна Северного Ледовитого океана, не проникают дальше на восток, в Сибирь, причем некоторые из них останавливаются буквально на границе Европы и Азии. Так, ареал европейского хариуса доходит до р. Нгосавэйяха на Полярном Урале (Богданов, Мельниченко, 2010), атлантического лосося – до р. Кара (Пробатов, 1934), кумжи (*Salmo trutta*) – судя по всему, до прол. Югорский шар (Махров, 2013), европейской корюшки – до о. Колгуев (Артамонова и др., 2020б).

Однако анализ имеющихся данных показывает, что в какое-то из межледниковий носители гаплотипов некоторых филогенетических линий, расселившихся по Европе и обособившихся от предка, вернулись “на историческую родину”, в Западную Сибирь. Это показано, в частности, для арктического гольца (Махров и др., 2019) и ряпушки (Borovikova, Artamonova, 2021). По-видимому, с севера Европы в Западную Сибирь мигрировали также носители гаплотипов клады A2\_1 (митохондриального гена *COI*) рачка *Chydorus sphaericus* (Kotov et al., 2016).

Важно отметить, что вселение европейских форм в Азию было ограничено, в основном, Западной Сибирью, где, как указано выше, в течение длительного времени существовало Сибирское море – озеро, по которому они могли легко расселяться. Расселение по Восточной Сибири было затруднено, поскольку там не существовало подобных водоемов. Кроме того, “практически весь плейстоцен восточно-сибирские моря находились в режиме высокоарктических бассейнов” (Свиточ, 2003, с. 195), т.е. расселение гидробионтов по этим морям было затруднено. Однако, вселение европейских по происхождению холодноводных видов даже в Западную Сибирь, было, в значительной мере, ограничено. Причина, по которой вселения из Сибири в Европу были гораздо более успешными, чем расселение гидробионтов в обратном направлении, видится в особенностях их эволюционной истории.

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРИЧИНЫ УСПЕШНОГО ВСЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ В ЕВРОПУ ИЗ АЗИИ И ЕГО ОГРАНИЧЕННОСТИ В ПРОТИВОПОЛОЖНОМ НАПРАВЛЕНИИ

Воссозданная картина неоднократных, масштабных и успешных вселений холодноводной фауны в Европу из Азии при относительно небольшом потоке видов, расселявшихся в противоположном направлении, заставляет задуматься

о некоторых фундаментальных проблемах. И в первую очередь здесь целесообразно задать два вопроса. Во-первых, почему почти все холодноводные европейские виды имеют более или менее отдаленных предков в горах или тундрах Азии? Во-вторых, почему европейские по происхождению холодноводные виды почти не заселили Сибирь (например, в теплый послеледниковый период)?

Анализируя имеющиеся факты, можно предположить, что успех первой волны вселения в Европу из Азии отчасти объясняется относительной молодостью пресноводных экосистем севера Европы. Так, подъем Скандинавии занял весьма длительное время, и только к концу олигоцена она соединилась с остальной Европой. Кроме того, в эоцене климат всей Европы был очень теплым, и это, несомненно, мешало возникновению и расселению холодолюбивых видов. Только в олигоцене началось охлаждение возвышенных областей Европы (Gibbard, Lewin, 2016), поэтому к плиоцену холодноводные виды местного происхождения в фауне Европы еще не возникли, и вселенцы первой волны занимали свободные экологические ниши, не испытывая конкуренции.

Однако последующие волны вселения также были вполне успешными. Более того, в некоторых случаях (примером может служить ряпушка), при столкновении с вселенцами более позднего периода потомки первой волны уцелели только в виде реликтовых популяций, в большинстве местообитаний они полностью проиграли “битву за существование” вселенцам второй волны. Аналогичным образом, восточноевропейская линия девятииглой колюшки (относящаяся ко второй волне вселения) почти вытеснила из бассейна Балтики западноевропейскую линию (относящуюся к первой волне).

Третья, послеледниковая волна выходцев из Сибири заселила только крайний северо-восток Европы, но это произошло, возможно, из-за того, что, достигнув водораздела между бассейнами Северного Ледовитого океана, р. Волга и Балтики, эти виды не смогли преодолеть соответствующие географические препятствия. Вселение гидробионтов на север через эти водоразделы было возможно только сразу после отступления ледника (Махров и др., 2020), а в период расселения гидробионтов третьей волны соединения этих бассейнов уже не было. Эта гипотеза подтверждается тем, что представитель “третьей волны”, пелядь, после ее вселения в Центральную Европу человеком успешно там прижилась (Решетников, Мухачев, 1989). Полихета с характерным названием *Marenzelleria arctica* несколько лет назад попала из Северного Ледовитого океана в Финский залив, где “вызвала кардинальную перестройку всей экосистемы” (Максимов, 2013, с. 161). Со-

всем недавно, по-видимому, именно этот представитель рода *Marenzelleria* обнаружен в Каспийском море (Михайлова и др., 2021).

Следует отметить, что тенденция, в соответствии с которой расселение различных организмов с востока на запад Евразии оказывается более успешным, чем в противоположном направлении, характерна не только для гидробионтов (Межжерин, 1997), хотя именно на примере водных организмов она проявляется особенно отчетливо.

Ключом к решению проблемы может стать закономерность, отмеченная, в том числе, при исследовании гидробионтов севера Европы (Боровикова, Махров, 2014; Боровикова, Малина, 2018): чем меньше приледниковый рефугиум, тем меньшую территорию способны заселить выходцы из этого рефугиума после отступления ледника. По нашему мнению, это может быть связано с более или менее однородными условиями обитания внутри небольшого рефугиума — стабильность условий на протяжении длительного времени ведет к сужению адаптивного потенциала у дочерних форм обитателей рефугиумов. Есть основания полагать, что в ограниченных по площади рефугиумах происходил процесс филогенетической иммобилизации, т.е. потери их обитателями адаптивного и эволюционного потенциала (Шмальгаузен, 1945; Махров, 2019).

В качестве иллюстрации можно привести живую форму арктического гольца: при пересадке в морскую воду молоди пресноводной формы в течение 27 сут погибло 92% рыб, а при посадке в морскую воду молоди, относящейся к анадромной форме этого вида, смертность не наблюдали вовсе (Eliassen et al., 1998). Вид с характерным названием *Mysis relicta* обитает только в пресных озерах и побережье Балтики с соленостью <6–7‰ (Audzijonyte, Väinölä, 2005).

По-видимому, подобная иммобилизация часто приводит к тому, что популяции, сохранившиеся в небольших рефугиумах, уступают по конкурентоспособности представителям новой волны вселенцев из местообитаний с большим разнообразием экологических ниш. Так, низкая адаптивная пластичность характерна для *Eurytemora lacustris* (Вежновец и др., 2012), а ослабленная конкурентоспособность — для *Gammarus lacustris* (Meßner, Zettler, 2021).

Напротив, в условиях очень крупных и длительно существующих водоемов с нестабильным солевым и температурным режимами, а также колебаниями уровня воды (Паратетис, гигантские миоценовые озера Европы и Сибирское мореозеро), возникают таксоны (как правило, в ранге рода), представителей которых характеризует высокое фенотипическое разнообразие. В популяциях представителей некоторых из этих родов, обитающих в центрах происхождения, обнаруживают даже



полные “гомологические ряды” признаков (Гурьянова, 1939; Махров, Болотов, 2019) – в соответствии с закономерностью, выявленной Н.И. Вавиловым (1926).

Группы видов из крупных водоемов с нестабильными условиями среды обладают высоким адаптивным потенциалом, причем, в значительной степени, за счет высокой фенотипической пластичности. Примерами могут служить роды рыб: *Salmo* (благородные лососи), *Lota* (налимы), *Coregonus* (сиги). В качестве дополнительных примеров следует упомянуть пресноводных моллюсков из семейства Lymnaeidae: *Radix* (s. str.), *Ampullaceana* и *Valenciennius* (вымершие гигантские колпачковидные прудовики Паратетиса).

Сибирское море-озеро существовало в течение длительного периода: еще в олигоцене в этом месте был опресненный водоем, имевший связь с Паратетисом (Kazmin, Natarov, 1998). Более того, в тот район Западной Сибири, где длительно существовало Сибирское море-озеро, регулярно и в значительном количестве вселялись животные из оз. Байкал – древнейшего очага холодноводной фауны (Кожов, 1956; Мартинсон, Попова, 1959). Еще в миоцене в Западной Сибири существовала богатая фауна рыб, в том числе, здесь обитали сиговые рыбы и колюшки рода *Pungitius* (Штылько, 1934; Лебедев, 1959; Яковлев, 1964).

Яркий след Сибирского моря-озера представляют собой “очаги” разнообразных реликтовых гидробионтов в глубоких холодных озерах п-ова Таймыр и плато Путорана. Происхождение и возраст этих реликтов долго обсуждали в литературе (Рогожин, 1967; Троицкий, 1970), но только недавно, уже в XXI в., с помощью молекулярно-генетических исследований (Sukhanova et al., 2012) удалось показать, что эти очаги действительно очень древние. В них отмечены даже реликтовые организмы морского происхождения, отсутствующие в европейских пресноводных водоемах (Дубовская, Глушенко, 2018).

В некоторых случаях (хариусы, гольцы, сиги) в этих озерах симпатрично обитают представители сильно дивергировавших филогенетических линий соответствующих видов (Weiss et al., 2007; Махров и др., 2019; Бочкарев и др., 2020; Osinov et al., 2022). По-видимому, подобные глубокие озера стали рефугиумом для холодноводных видов в период климатического оптимума голоцена, а в мелких равнинных водоемах Западной Сибири эти виды вымерли. Приуроченность реликтовых ракообразных к глубоким озерам четко проявляется и в Карелии (Калинкина, 2015).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ распространения, а также морфологических и генетических особенностей холодновод-

ных видов севера Европы позволяет, помимо группы таксонов, происходящих из Паратетиса, выделить на территории Европы три группы вселенцев из Сибири (плиоценовых, плейстоценовых и голоценовых), а также небольшие группы голоценовых мигрантов из Северной Америки и Тихого океана. Расселение холодноводных видов происходило не в ледниковые периоды, как обычно считается, а в межледниковья. Несмотря на значительную древность европейской холодноводной фауны (она появилась еще в плиоцене), ее представители вселяются в Сибирь очень редко.

Проведенный анализ особенностей расселения гидробионтов показал, что эволюционный и адаптивный потенциалы холодноводных форм зависят от размеров и стабильности водоема, где они возникли. Эти потенциалы наиболее высоки у представителей тех таксонов, которые возникли в огромных водоемах с нестабильными водным, солевым и температурным режимами – Паратетисе, Понто-Каспии, Сибирском море-озере. Значительно ниже эти потенциалы у форм, возникших в водных системах Западной и Центральной Европы, и наиболее низкие – у популяций, длительное время существовавших в небольших ледниковых рефугиумах.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за продуктивное обсуждение затронутых в статье вопросов и полученные публикации Е.А. Боровиковой, В.Н. Яковлеву (Институт биологии внутренних вод РАН), А.А. Котову, А.Н. Неретиной, Ю.С. Решетникову (Институт проблем экологии и эволюции РАН), Е.П. Иешко, С.П. Китаеву, Д.И. Лебедевой, В.Я. Первозванскому (Институт биологии Карельского НЦ РАН), Н.В. Вехову (Российский НИИ культурного и природного наследия), А.К. Козьмину (Северное отделение Полярного института морского рыбного хозяйства и океанографии), Л.А. Кудерскому (Институт озераведения РАН), А.Г. Осинovu, Е.В. Пономаревой (Московский Государственный университет), В.М. Спицыну (Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики), Е.Б. Фефиловой (Институт биологии Коми НЦ РАН), А. Audzijonytė и R. Väinölä (University of Helsinki).

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 19-14-00066, <https://rscf.ru/project/19-14-00066>.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артамонова В.С., Афанасьев С.А., Бардуков Н.В. и др. 2020а. Центр происхождения и пути расселения благородных лососей *Salmo* (Salmonidae, Actinopterygii) //

- Доклады РАН. Науки о жизни. Т. 493. С. 333.  
<https://doi.org/10.1134/S160767292004002X>
- Артамонова В.С., Махров А.А., Попов И.Ю., Спицын В.М. 2020б. Европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) на острове Колгуев (Баренцево море) и причины, ограничивающие распространение этого вида в Арктике // Сиб. экол. журн. № 2. С. 160.  
<https://doi.org/10.1134/S199542552002002X>
- Аськеев И.В., Аськеев О.В., Монахов С.П., Галимова Д.Н. 2011. Палеоихтиологические и палеомалакологические исследования местонахождения “Бима” (Республика Татарстан) // Георесурсы. № 2. С. 2.
- Барская Ю.Ю., Иешко Е.П., Лебедева Д.И. 2008. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Берг Л.С. 1916. О распространении рыбы *Myoxocephalus quadricornis* (L.) из семейства Cottidae и о связанных с этим вопросах // Изв. Импер. Академии наук. № 15. С. 1343.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. Москва: Изд-во АН СССР.
- Богданов В.Д., Мельниченко И.П. 2010. Граница пресноводной европейской и азиатской ихтиофауны в арктической части Полярного Урала // Экология. № 5. С. 372.
- Богданов Б.Э., Свердлова Т.В., Книжнин И.Б. 2013. Изменчивость и таксономический статус сибирских популяций пестроногого подкаменщика *Cottus roesilopus* complex (Scorpaeniformes: Cottidae) // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология Т. 1. С. 18.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2009. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) Европы. Генетический подход // Успехи соврем. биол. Т. 129. № 1. С. 58.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2013. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: Морфоэкологический подход // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 6. С. 105.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2014. Адаптивные возможности популяций и история их формирования: успех в расселении лососевидных рыб зависит от размеров приледниковых рефугиумов // Любичевские чтения – 2014. Современные проблемы экологии и эволюции: Сб. матер. межд. конф. Ульяновск, 7–9 апреля 2014 г.). Ульяновск. С. 70.
- Боровикова Е.А., Малина Ю.И. 2018. Филогеография сига (*Coregonus lavaretus* L.) водоемов северо-запада европейской территории России // Сиб. экол. журн. № 3. С. 311.
- Боровикова Е.А., Будин Ю.В. 2020. Морфологическое и генетическое разнообразие двух форм муксуна *Coregonus muksun* (Salmonidae) бассейна реки Хатанга как ключ для понимания филогенетических взаимоотношений муксуна и сига *C. lavaretus* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 707.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875220060016>
- Боровикова Е.А., Кодухова Ю.В., Семенова А.В. 2020. Фенотипическая пластичность и аллометрия кра-
- ниологических признаков проходной и озерной форм обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (L., 1758) как указание на неправомочность выделения вида *Coregonus pidschian* // Сиб. экол. журнал. № 6. С. 741.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Романов В.И. и др. 2020. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы (п-ов Таймыр) // Генетика. Т. 56. № 5. С. 571.
- Брызгалова М.М., Биджиев Р.А. 1986. История морских бассейнов севера Западной Сибири в плейстоцене // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 1. С. 81.
- Бурмакин Е.В. 1963. Аклиматизация пресноводных рыб в СССР // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хозяйства. Т. 53. С. 1.
- Вавилов Н.И. 1926. Центры происхождения культурных растений. Ленинград: Всесоюз. ин-т прикладной ботаники и новых культур и Государственный ин-т опытной агрономии.
- Вежновец В.В., Зайдыков И.Ю., Наумова Е.Ю., Сысова Е.А. 2012. Особенности биологии двух видов копепоид (Crustacea, Sorepoda, Calanoida) как возможные причины изменения их ареалов // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 16.
- Верещагин Г.Ю. 1925. К вопросу об элементах морской фауны и флоры в пресных водах Европейской России // Труды первого Всерос. гидр. съезда в Ленинграде. 7–14 мая 1924 г. Ленинград. С. 462.
- Вехов Н.В. 1997. Фауна и распространение ракообразных в пресных и солоноватых водоемах островов восточной части Баренцева региона // Зоол. журн. Т. 76. № 6. С. 657.
- Голованова Т.С. 2005. Анализ генетической изменчивости белорыбицы и нельмы *Stenodus leucichthys* (Güldenstädt, 1772) в связи с задачами искусственного воспроизводства: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Москва: Межвед. ихтиол. комиссия.
- Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б. 2017. Находки некоторых видов позвоночных на краях ареалов в низовьях реки Хатанга (юго-восточный Таймыр) // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 48.
- Гордеева Н.В., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. и др. 2018. Распространение, состав и родственные отношения филогенетических групп арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Европейской части России и Сибири по данным анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 659.  
<https://doi.org/10.1134/S0042875218050107>
- Гордеева Н.В., Дриц А.В., Флинт М.В. 2019. Генетическое разнообразие копепоиды *Limnocalanus macrurus* Арктических морей России // Океанология. Т. 59. № 6. С. 998.
- Гросвальд М.Г. 1999. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. Москва: Научный мир.
- Гурьянова Е.Ф. 1939. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна (на ос-

- нове анализа фауны Amphipoda и Isopoda) // Изв. АН СССР. Отд. биол. наук. № 5. С. 679.
- Даниловский И.В. 1955. Опорный литолого-стратиграфический разрез отложений скандинавского оледенения Русской равнины и руководящие четвертичные моллюски. Москва: Гос. науч.-техн. изд-во литературы по геологии и охране недр.
- Домрачев П.Ф. 1925. К вопросу о ледниковых реликтах в фауне озерных рыб // Изв. отд. прикл. ихтиологии и научно-пром. исследований. Т. 3. Вып. 2. С. 210.
- Доровских Г.Н. 2011. Зоогеография паразитов рыб главных рек северо-востока Европы. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та.
- Дубовская О.П., Глущенко Л.А. 2018. Первые находки *Senecella siberica* Vyshkvartzeva 1994 (Copepoda, Calanoida) в больших Норильских озерах (бассейн реки Пясины, Центральная Сибирь) // Зоол. журн. Т. 97. № 10. С. 1264.
- Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. 2000. Позднеледниковые и голоцен восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс.
- Зограф Н. 1895. Опыт объяснения происхождения фауны озер Европейской России // Изв. Император. Академии наук. Т. III. № 2. С. 173.
- Зюганов В.В. 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Ленинград: Наука.
- Интересова Е.А. 2016. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 7. № 1. С. 83.
- Калинкина Н.М. 2015. Распространение реликтовых ракообразных в глубоководных озерах Карелии в связи с геологическими особенностями региона // Принципы экологии. Т. 4. № 2. С. 38.
- Карри-Линдаль К. 1964. История заселения Скандинавии позвоночными животными // Изв. АН СССР. Серия геогр. № 1. С. 123.
- Кауфман З.С. 2011. Некоторые вопросы формирования фауны Онежского и Ладожского озер (краткий обзор) // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 4. С. 64.
- Кимура М. 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. Москва: Мир. (Kimura M. 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge: Cambridge University Press.)
- Кожов М.М. 1956. О распространении современной байкальской фауны вне Байкала // Тр. Карельск. филиала АН СССР. Вып. 5. С. 39.
- Козьмин А.К. 2011. Рыбные ресурсы рек и озер европейского северо-востока России: их сохранение и использование. Мурманск: Изд-во Полярного ин-та морского рыб. хоз-ва и океаногр.
- Крылов А.В. 2014. Новые данные по бореальным моллюскам из отложений плиоцена–эоплейстоцена западной части Российской Арктики // Изв. Рос. гидробиол. об-ва. Т. 146. Вып. 1. С. 56.
- Кудерский Л.А. 1971. О происхождении реликтовой фауны в озерах северо-запада Европейской части СССР // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 76. С. 113.
- Кудерский Л.А. 1972. Распространение реликтовых ракообразных в водоемах северо-запада Европейской части РСФСР, Белоруссии и Прибалтики // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 71. С. 34.
- Кудерский Л.А. 1987. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сб. научн. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 258. С. 102.
- Кузин И.Л. 2013. Мифы и реалии учения о материковых оледенениях. Санкт-Петербург: “Наследие”.
- Кузнецов Н.Я. 1938. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 5. Вып. 1. С. 1.
- Лебедев В.Д. 1959. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности // Вопр. ихтиологии. Вып. 12. С. 28.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотезы. Ленинград: Наука.
- Максимов А.А. 2013. Биологическая инвазия в зоне критической солёности: интродукция полихет *Marenzelleria arctica* в восточную часть Финского залива Балтийского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Приложение № 3. С. 161.
- Мартинсон Г.Г., Попова С.М. 1959. Третичные моллюски байкальского типа из озерных отложений юга Западной Сибири // Палеонтол. журн. № 4. С. 105.
- Махров А.А. 2013. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала // Принципы экологии. Т. 2. № 1. С. 5.
- Махров А.А. 2019. Снижение эволюционной пластичности в результате филогенетической иммобилизации и его экологическое значение // Сиб. экол. журнал. № 5. С. 491.  
<https://doi.org/10.1134/S199542551905007X>
- Махров А.А., Болотов И.Н. 2006. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. Т. 42. № 10. С. 1319.
- Махров А.А., Лайус Д.Л. 2018. Послеледниковое вселение рыб и миноги из Тихого океана в моря севера Европы // Сиб. экол. журнал. № 3. С. 265.
- Махров А.А., Болотов И.Н. 2019. Экологические причины высокой морфологической пластичности представителей таксона, обитающих в центре его происхождения (на примере благородных лососей *Salmo*) // Изв. РАН. Серия биол. № 1. С. 43.
- Махров А.А., Болотов И.Н., Спицын В.М. и др. 2019. Жилые и проходные формы арктического гольца (*Salvelinus alpinus*) Европейского Севера России – пример высокой экологической пластичности без видообразования // Докл. РАН. Т. 485. № 2. С. 242.
- Махров А.А., Винарский М.В., Гоффаров М.Ю. и др. 2020. Фаунистические обмены между бассейнами Се-

- верного Ледовитого океана и Каспия: История и современные процессы // Зоол. журн. Т. 99. № 10. С. 1124  
<https://doi.org/10.1134/S1062359021070190>
- Межжерин С.В. 1997. Мыши (Muridae) северной Евразии: систематика и сравнительная молекулярная эволюция: Дис. ... докт. биол. наук. Киев: Ин-т зоологии НАН Украины.
- Михайлова А.В., Попова Е.В., Шупулин С.В. и др. 2021. О вселении представителей рода *Marenzelleria* (Polychaeta, Spionidae) в бассейн Каспийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 45.
- Мотуз В.М. 1975. Четвертичные моллюски долины Днепра в пределах БССР // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. № 43. С. 54.
- Навозов Н. 1912. Материалы к ихтиофауне бассейна р. Урала // Вест. рыбопром-ти. № 8–10. С. 252.
- Новоселов А.П. 2021. Видовое и экологическое разнообразие ихтиофауны бассейна р. Печоры // Биология внутр. вод. № 3. С. 216.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221030116>
- Новоселов А.П., Кондаков А.В., Гофаров М.Ю., Болотов И.Н. 2019. Обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Osmeridae) – новый вид для фауны Баренцева моря // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 28
- Овчанкова Н.Б., Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю. 2015. Фауна и зоогеографическая характеристика моллюсков надсемейства Pisidioidea севера и востока Европейской России // Вестн. Удмуртск. ун-та. Биология. Науки о земле. Т. 25. Вып. 2. С. 126.
- Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): Систематика, морфология, экология, продуктивность. 1989. Москва: Наука.
- Пирожников П.Л. 1937. К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия // Докл. АН СССР. Т. 15. № 8. С. 513.
- Поляков И.С. 1886. Физико-географическое описание юго-восточной части Олонецкой губернии // Зап. Импер. Русск. Геогр. об-ва по общей географии. Т. 16. № 2. С. 1–69.
- Пономарев В.И. 2022. Высотное распределение рыбного населения озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Биология внутр. вод. № 2. С. 158.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965222020097>
- Попченко В.И. 1988. Водные малощетинковые черви [Oligochaeta limicola] Севера Европы. Ленинград: Наука.
- Пробатов А.Н. 1934. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары // Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. Москва. С. 1.
- Пронин Н.М. 1971. Распространение *Acanthobdella peledina* Grube, 1851 (Hirudinea) – паразита пресноводных рыб в водоемах СССР // Паразитология. Т. 5. № 1. С. 92.
- Рогожин В.В. 1967. Реликтовая фауна Норильских озер и ее палеогеографическое значение // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 3. Киев: Наукова думка. С. 77.
- Рылов В.М. 1921. К вопросу о ледниковых реликтах в пресноводной фауне // Изв. Рос. гидрол. ин-та. № 1–3. С. 97.
- Свиточ А.А. 2003. Морской плейстоцен побережий России. Москва: ГЕОС. (Svitoch A.A. 2003. Marine pleistocene of the Russian coasts. Moscow: GEOS.)
- Сиделева В.Г., Гото А. 2009. Видовой статус и переопределение трех видов группы *Cottus poecilopus* (Cottidae) Евразии // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 617.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.
- Скурихина Л.А., Олейник А.Г., Кухлевский А.Д. и др. 2015. Генетическая дифференциация тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* по данным анализа митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 51. № 12. С. 1410.
- Скурихина Л.А., Олейник А.Г., Кухлевский А.Д. и др. 2019. Молекулярно-генетический анализ родственных связей и происхождения малоротой корюшки (*Hypomesus*, Osmeridae) – нового представителя фауны Баренцева моря // Генетика. Т. 55. № 9. С. 1031.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Ленинград: Наука.
- Тахтеев В.В. 1999. К вопросу о предполагаемых элементах общего генезиса в байкальской и ледовитоморской фаунах бокоплавов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 4. С. 3.
- Тимм Т. 1987. Малощетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин: “Валгус”.
- Троицкий С.Л. 1970. О времени появления реликтовых поселений солоноватоводных и байкальских элементов в озерах Енисейского Севера // Докл. АН СССР. Т. 194. № 6. С. 1405.
- Фефилова Е.Б. 2020. Находки сибирско-берингийского рода *Nordodiptomus* Wilson (Copepoda, Calanoida) в Европейской части России // Зоол. журн. Т. 99. № 11. С. 1258.
- Фефилова Е.Б., Сухих Н.М., Расова Е.Е. и др. 2020. Новые данные о расселении *Eurytemora* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida) в Российской Арктике // Докл. РАН. Науки о жизни. Т. 492. С. 242.
- Чочиа Н.Г., Евдокимов С.П. 1993. Палеогеография позднего кайнозоя Восточной Европы и Западной Сибири (ледниковая и ледово-морская концепции). Саранск: Изд-во Мордовск. ун-та.
- Шмальгаузен И.И. 1945. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биол. Т. 6. № 1. С. 3.
- Штылько Б.А. 1934. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Всесоюз. геолог.-разведочн. объединения НКТП СССР. Вып. 359. С. 1.
- Шубин П.Н., Захаров А.Б. 1984. Гибридизация европейского *Thymallus thymallus* (L.) и сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas) хариусов (Thymallidae) в зоне

- вторичного контакта видов // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 3. С. 502.
- Юницына О.А., Новоселов А.П., Кондаков А.В. 2021. Сибирский хариус *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в реках европейского севера России: миф или реальность? // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность. Межд. науч. конференция, посвященная 150-летию Севастопольской биол. станции — Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского и 45-летию НИС “Профессор Воляницкий”. 13–18 сентября 2021 г. Севастополь, РФ. Тезисы докладов. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. С. 207.
- Яковлев В.Н. 1962. История пресноводной ихтиофауны СССР и некоторые вопросы зоогеографии: Дис. ... канд. биол. наук. Листвничное: Лимнологический ин-т Сиб. отд-ния АН СССР.
- Яковлев В.Н. 1964. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 1. С. 10.
- Яркевюльг А. 1970. Распределение, рефугиумы и обособленные популяции бентических гляциальных реликтов в восточной части Балтийского моря // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Сборник 7. Рига: “Звайгзне”. С. 24.
- Яркевюльг А. 1979. Донная фауна восточной части Балтийского моря. Таллин: “Валгус”.
- Adams C.E., Maitland P.S. 2007. Arctic charr in Britain and Ireland – 15 species or one? // Ecology of Freshwater Fish. V. 16. P. 20.
- Aksenova O.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Yu. et al. 2018. Species Richness, Molecular Taxonomy and Biogeography of the Radicine Pond Snails (Gastropoda: Lymnaeidae) in the Old World // Scientific Reports. V. 8. P. 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29451-1>
- Artamonova V.S., Kucheryavyy A.V., Makhrov A.A. 2015. Nucleotide sequence diversity of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of the Arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) in the Eurasian part of the range // Hydrobiologia. V. 757. P. 197.
- Artamonova V.S., Bolotov I.N., Vinarski M.V., Makhrov A.A. 2021. Fresh- and Brackish-Water Cold-Tolerant Species of Southern Europe: Migrants from the Paratethys That Colonized the Arctic // Water. V. 13. P. 1161. <https://doi.org/10.3390/w13091161>
- Audzijonytė A., Damgaard J., Varvio S.-L. et al. 2005. Phylogeny of *Mysis* (Crustacea, Mysida): history of continental invasions inferred from molecular and morphological data // Cladistics. V. 21. P. 575.
- Audzijonytė A., Väinölä R. 2005. Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water *Mysis* (Crustacea: Mysida): descriptions of *M. relicta* Loven, 1862, *M. salemaai* n. sp., *M. segerstralei* n. sp. and *M. diluviana* n. sp., based on molecular and morphological characters // Hydrobiologia. V. 544. P. 89.
- Audzijonytė A., Väinölä R. 2006. Phylogeographic analyses of a circumpolar coastal and a boreal lacustrine mysid crustacean, and evidence of fast postglacial mtDNA rates // Mol. Ecol. V. 15. P. 3287.
- Babushkin E.S., Vinarski M.V., Kondakov A.V. et al. 2021. European freshwater mussels (*Unio* spp., Unionidae) in Siberia and Kazakhstan: Pleistocene relicts or recent invaders? // Limnologia. V. 90. № 125903. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2021.125903>
- Balakirev E.S., Kravchenko A.Yu., Romanov N.S., Ayala F.J. 2018. Complete mitochondrial genome of the Arctic rainbow smelt *Osmerus dentex* (Osmeriformes, Osmeridae) // Mitochondrial DNA Part B. V. 3. P. 879.
- Bănărescu P. 1991. Zoogeography of Fresh Waters. V. 2. Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. Wiesbaden: AULA-Verlag.
- Behnke R.J. 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // J. Fish. Res. Board Canada. V. 29. P. 639.
- Berg L.S. 1932. Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas // Zoogeographica. Bd 1. P. 107.
- Bespalaya Yu., Bolotov I., Aksenova O. et al. 2015. Occurrence of a *Sphaerium* species (Bivalvia: Sphaeriidae) of Nearctic origin in European Arctic Russia (Vaigach Island) indicates an ancient exchange between freshwater faunas across the Arctic // Polar Biol. V. 38. P. 1545.
- Bodaly R.A., Vuorinen J., Ward R.D. et al. 1991. Genetic comparison of New and Old World coregonid fishes // J. Fish Biol. V. 38. P. 37.
- Bolotov I.N., Aksenova O.V., Bespalaya Y.V. et al. 2017. Origin of a divergent mtDNA lineage of a freshwater snail species, *Radix balthica*, in Iceland: cryptic glacial refugia or a postglacial founder event? // Hydrobiologia. V. 787. P. 73.
- Borovikova E.A., Artamonova V.S. 2021. Vendace (*Coregonus albula*) and least cisco (*Coregonus sardinella*) are a single species: evidence from revised data on mitochondrial and nuclear DNA polymorphism // Hydrobiologia. V. 848. P. 4241.
- Bousfield E.L. 1989. Revised morphological relationships within the Amphipod genera *Pontoporeia* and *Gammarracanthus* and the “Glacial Relict” significance of their postglacial distributions // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 46. P. 1714.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. P. 573.
- Brzuzan P., Barchanowicz B.S., Ciesielski S. 2004a. Taxonomic implications for the ripus, *Coregonus albula* infrasp. *ladogensis* from mitochondrial DNA analysis // Arch. Pol. Fish. V. 12. P. 31.
- Brzuzan P., Ciesielski S., Kuszniarz J., Jurczyk L. 2004b. Identification of whitefish remains by mtDNA analysis // Ann. Zool. Fenn. V. 41. P. 61.
- Cooper J.E. 1924. Note on *Planorbis stroemi*, Westerlund (= *Acrornicus*, Férussac), living in the Thames // Proceedings of the Malacological Society of London. V. 16. P. 15.
- Darwin C. 1859. The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray.
- Denys G.P.J., Persat H., Dettai A. et al. 2018. Genetic and morphological discrimination of three species of nine-

- spined stickleback *Pungitius* spp. (Teleostei, Gasterosteidae) in France with the revalidation of *Pungitius vulgaris* (Mauduyt, 1848) // J. Zool. Syst. Evol. Res. V. 56. P. 77.
- Dooh R.T., Adamowicz S.J., Hebert P.D.N. 2006. Comparative phylogeography of two North American 'glacial relict' crustaceans // Mol. Ecol. V. 15. P. 4459.
- Ekman S. 1940. Die Schwedische Verbreitung de glazialmarinen Relikte // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. V. 9. P. 37.
- Ekman S. 1953. Zoogeography of the Sea. London: Sidgwick and Jackson Limited.
- Etheridge E.C., Adams C.E., Bean C.W. 2012. Are phenotypic traits useful for differentiating among *a priori* *Coregonus* taxa? // J. Fish Biol. V. 80. P. 387.
- Eliassen R.A., Johnsen H.K., Mayer I., Jobling M. 1998. Contrasts in osmoregulatory capacity of two Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), strains from northern Norway // Aquaculture. V. 168. P. 255.
- Fagerholm H.-P. 1982. Parasites of fish in Finland. VI. Nematodes. Abo: Abo Akademi.
- Fefilova E., Sukhikh N., Abramova E., Velegzhaninov I. 2020. About the systematics of Palearctic *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) based on morphological analysis, with focus on *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 // Crustaceana. V. 93. P. 299.
- Feng X., Merilä J., Löytynoja A. 2021. Complex population history of admixed stickleback lineages // bioRxiv preprint. <https://doi.org/10.1101/2021.07.16.452636>
- Ferguson A., Himberg K.-J.M., Svärdsön G. 1978. Systematics of the Irish pollan (*Coregonus pollan* Thompson): an electrophoretic comparison with other Holarctic Coregoninae // J. Fish Biol. V. 12. P. 221.
- Gasowska M. 1964. Coregonids classification discussed on the basis of *Coregonus pollan* Thompson from Lough Neagh (Northern Ireland) // Ann. Zool. V. 22. P. 413.
- Gibbard P.L., Lewin J. 2016. Filling the North Sea Basin: Cenozoic sediment sources and river styles // Geologica Belgica. V. 19. P. 201.
- Glöer P. 2002. Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks.
- Glöer P. 2019. The freshwater gastropods of the West-Palaeartics. V. 1. Fresh- and brakish waters except spring and subterranean snails. Identification key, anatomy, ecology, distribution. Published by the author.
- Glöer P., Vinarski M.V. 2009. Taxonomical notes on Euro-Siberian freshwater molluscs: 2. Redescription of *Planorbis* (*Gyraulus*) *stroemi* Westerlund, 1881 (Mollusca: Gastropoda: Planorbidae) // J. Conchol. V. 39. P. 717.
- Guo B., Fang B., Shikano T. et al. 2019. A phylogenomic perspective on diversity, hybridization and evolutionary affinities in the stickleback genus *Pungitius* // Molecular Ecology. V. 28. P. 4046.
- Hauck A.K., Fallon M.J., Burger C.V. 1979. New Host and Geographical Records for the Leech *Acanthobdella peledina* Grube 1851 (Hirudinea, Acanthobdellidae) // J. Parasitol. V. 65. P. 989.
- Holmquist C. 1970. The Genus *Limnocalanus* (Crustacea, Copepoda) // J. Zool. Syst. Evol. Res. V. 8. P. 273.
- Holmquist C. 1974. A fish leech of the genus *Acanthobdella* found in North America // Hydrobiologia. V. 44. P. 241.
- Hołyńska 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 // European J. Taxonomy. V. 212. P. 1.
- Jacobsen M.W., Jensen N.W., Nygaard R. et al. 2022. A melting pot in the Arctic: Analysis of mitogenome variation in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) reveals a 1000-km contact zone between highly divergent lineages // Ecol. Freshwater Fish. V. 31. P. 330.
- Kazmin V.G., Natapov L.M. 1998. The paleogeographic atlas of Northern Eurasia. Moscow: Institute of Tectonics of Lithospheric Plates – Russian Academy of Natural Sciences.
- Kochanova E., Nair A., Sukhikh N. et al. 2021. Patterns of Cryptic Diversity and Phylogeography in Four Freshwater Copepod Crustaceans in European Lakes // Diversity. V. 13. P. 448.
- Kontula T. 2003. Phylogeography and evolution of freshwater cottid fishes. Academic dissertation. Helsinki: University of Helsinki.
- Kontula T., Väinölä R. 2003. Relationships of Palearctic and Nearctic 'glacial relict' *Myoxocephalis* sculpins from mitochondrial DNA data // Mol. Ecol. V. 12. P. 3179.
- Koskinen M.T., Ranta E., Piironen J. et al. 2000. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses // Mol. Ecol. V. 9. P. 1609.
- Kotov A.A., Karabanov D.P., Bekker E.I. et al. 2016. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* Group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic // PLoS ONE. V. 11. e0168711.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof.
- Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T. et al. 2019. Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: Interbasinal connectivity and faunal evolution // Earth-Science Reviews. V. 188. P. 1.
- Kuiper J.G.J., Økland K.A., Knudsen J. et al. 1989. Geographical distribution of the small mussels (Sphaeriidae) in North Europe (Denmark, Faroes, Finland, Iceland, Norway and Sweden) // Ann. Zool. Fenn. V. 26. P. 73.
- Kusznierz J., Paško Ł., Tagayev D. 2011. On the variation and distribution of the lake minnow, *Eupallaseella pechurus* (Pall.) // Arch. Pol. Fish. V. 19. P. 161.
- Lindholm M., d'Auriac M.A., Thaulow J., Hobæk A. 2016. Dancing around the pole: holarctic phylogeography of the Arctic fairy shrimp *Branchinecta paludosa* (Anostraca, Branchiopoda) // Hydrobiologia. V. 772. P. 189.

- Lovén S. 1862. Om några i Vettern och Venern funna Crustaceer // Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. Årg. V. 18. S. 285.
- Makhrov A.A., Verspoor E., Artamonova V.S., O'Sullivan M. 2005. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America // J. Fish Biol. V. 67. Suppl. A. P. 68.
- Marić S., Alekseyev S., Snoj A. et al. 2014. First mtDNA sequencing of Volga and Ob basin taimen *Hucho taimen*: European populations stem from a late Pleistocene expansion of *H. taimen* out of western Siberia and are not intermediate to *Hucho hucho* // J. Fish Biol. V. 85. P. 530.
- Miettinen A., Head M.J., Knudsen K.L. 2014. Eemian sea-level highstand in the eastern Baltic Sea linked to long-duration White Sea connection // Quat. Sci. Rev. V. 86. P. 158.
- Meijer T. 1990. Two new freshwater molluscan species from the Early Quaternary of The Netherlands // Contr. Tert. Quat. Geol. V. 27. P. 107.
- Meßner U., Zettler M.L. 2021. Drastic changes of the amphipod fauna in northern Germany and the displacement of *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1864 to relict habitats/status // Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. V. 422. P. 17.
- Moore J.S., Bajno R., Reist J.D., Taylor E.B. 2015. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic char (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // J. Biogeography. V. 42. P. 2089.
- Naumova T.V., Novikova O.A., Timoshkin O.A. 2006. Zoogeographical analysis of the distribution of *Bdellocephala* species (Plathelminthes, Tricladida: Paludicola) // Hydrobiologia. V. 568(S). P. 177.
- Neretina A.N., Karabanov D.P., Sacherova V., Kotov A.A. 2021. Unexpected mitochondrial lineage diversity within the genus *Alonella* Sars, 1862 (Crustacea: Cladocera) across the Northern Hemisphere // Peer J. V. 9. e10804.
- Nikula R., Strelkov P., Väinölä R. 2007. Diversity and trans-arctic invasion history of mitochondrial lineages in the North Atlantic *Macoma balthica* complex (Bivalvia, Tellinidae) // Evolution. V. 61. P. 928.
- Odhner N.Hj. 1921. *Sphaerium nitidum*, Cl., a Siberian freshwater mussel, in Sweden // Proceedings of the Malacological Society of London. V. 14. P. 124.
- Orlov A.M., Rybakov M.O., Vedishcheva E.V. et al. 2021. Walleye Pollock *Gadus chalcogrammus*, a Species with Continuous Range from the Norwegian Sea to Korea, Japan, and California: New Records from the Siberian Arctic // J. Mar. Sci. Eng. V. 9. P. 1141.
- Osinov A.G., Volkov A.A., Mugue N.S. 2021. Charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae): hybridization, phylogeny and evolution // Hydrobiologia. V. 848. P. 705.
- Osinov A.G., Volkov A.A., Pavlov D.A. 2022. Secondary contact, hybridization, and diversification in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) from lakes of the Norilo-Pyasinskaya water system, Taimyr: how many forms exist there? // Hydrobiologia. V. 849. P. 2521.
- Østbye K., Bernatchez L., Næsje T.F. et al. 2005. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. V. 14. P. 4371.
- Ovchankova N.B. 2019. Bivalve molluscs of the subfamily Sphaeriinae in the Kama region waterbodies (the Middle Urals, Russia) // Ruthenica. V. 29. P. 129.
- Podshivalina V.N., Sheveleva N.G. 2018. Record of the Far Eastern species *Nordodiaptomus siberiensis* (Wilson, 1951) (Copepoda: Calanoida) in the European Part of Russia // Invert. Zool. V. 15. P. 292.
- Ponomareva E., Volkov A., Ponomareva M. et al. 2019. European grayling (*Thymallus thymallus*) mtDNA control region haplotypes diversity and postglacial colonization of Russian European North // XVI European Congress of Ichthyology. September 2–6, 2019. Aquatis Hotel, Aquatis Aquarium, Lausanne, Switzerland. P. 194.
- Popov I. 2020. The expansion of freshwater crayfish range to the center of Eurasia // Nauplius. V. 28. e2020016
- Potapov G.S., Kondakov A.V., Spitsyn V.M. et al. 2017. An integrative taxonomic approach confirms the valid status of *Bombus glacialis*, an endemic bumblebee species of the High Arctic // Polar Biol. V. 41. P. 629.
- Potapov G.S., Berezin M.V., Kolosova Y.S. et al. 2021. The last refugia for a polar relict pollinator: isolates of *Bombus glacialis* on Novaya Zemlya and Wrangel Island indicate its broader former range in the Pleistocene // Polar Biol. V. 44. P. 1691.
- Reinig W.F. 1937. Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florengebiete. Jena: Gustav Fischer. VIII+124 p.
- Salisbury S.J., McCracken G.R., Keefe D. et al. 2019. Extensive secondary contact among three glacial lineages of Arctic Char (*Salvelinus alpinus*) in Labrador and Newfoundland // Ecology and Evolution. V. 9. P. 2031.
- Sanko A., Gaigalas A., Velichkevich F., Melešytė M. 2006. Malacofauna and seed flora of Butėnai Interglacial in deposits of the Neravai outcrop, South Lithuania // Geologija (Vilnius). № 54. P. 31.
- Segerstråle S.G. 1976. Proglacial lakes and the dispersal of glacial relicts // Commentat. Biol. V. 83. P. 1.
- Segestråle S.G. 1982. The immigration of glacial relicts into Northern Europe in the light of recent geological research // Fennia. V. 160. P. 303.
- Sendek D.S. 2021. Phylogenetic relationships in vendace and least cisco, and their distribution areas in western Eurasia // Ann. Zool. Fenn. V. 58. P. 289.
- Sendek D.S., Bochkarev N.A., Zuykova E.I. et al. 2017. Signs of introgression of Baikal omul (*Coregonus migratorius*) or Arctic cisco (*C. autumnalis*) into European whitefish (*C. lavaretus*) in the eastern Baltic Sea // Fundam. Appl. Limnol. V. 189. P. 209.
- Sługocki L., Rymaszewska A., Kirczuk L. 2019. Insights into the morphology and molecular characterisation of glacial relict *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Temoridae) // ZooKeys. V. 864. P. 15.

- Spikkeland I., Kinsten B., Kjellberg G. et al.* 2016. The aquatic glacial relict fauna of Norway – an update of distribution and conservation status // *Fauna Norvegica*. V. 36. P. 51.
- Spitsyn V.M., Bolotov I.N., Kondakov A.V. et al.* 2021a. A new Norwegian Lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia // *Ecologica Montenegrina*. V. 40. P. 93.
- Spitsyn V.M., Kondakov A.V., Froufe E. et al.* 2021b. Complete mitochondrial genome of an Arctic Collared Lemming subspecies endemic to the Novaya Zemlya Archipelago, Russia // *Ecologica Montenegrina*. V. 40. P. 133.
- Stearley R.F., Smith G.R.* 2016. Salmonid fishes from miopliocene lake sediments in the Western Snake River plain and the Great Basin // *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan*. № 204. P. 1.
- Stroeven A.P., Hättestrand C., Kleman J. et al.* 2016. Deglaciation of Fennoscandia // *Quat. Sci. Rev.* V. 147. 91e121
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al.* 2004. Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker // *Ann. Zool. Fenn.* V. 41. P. 41.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al.* 2012. Molecular Phylogeography of Lake Baikal Coregonid Fishes // *Advanc. Limnol.* V. 63. P. 261.
- Svärdson G.* 1961. Young sibling fish species in northwestern Europe // *Vertebrate Speciation*. Austin: University of Texas Press. P. 498.
- Svärdson G.* 1979. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // *Rep. Institute of Freshwater Research Drottningholm*. № 57. P. 1. В тексте
- Svärdson G.* 1998. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids // *Nordic J. Freshwater Res.* V. 74. P. 3.
- Timm T.* 2016. Fate of *Lamprodrilus isoporus* (Oligochaeta: Lumbriculidae) in eutrophic lakes // *Biologia*. V. 71. P. 5.
- Vainio J.K., Väinölä R.* 2003. Refugial races and postglacial colonization history of the freshwater amphipod *Gammarus lacustris* in Northern Europe // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 79. P. 523.
- Väinölä R.* 1995. Origin and recent endemic divergence of a Caspian *Mysis* species flock with affinities to the “glacial relict” crustaceans in boreal lakes // *Evolution*. V. 49. P. 1215.
- Väinölä R., Varvio S.-L.* 1989. Molecular divergence and evolutionary relationships in *Pontoporeia* (Crustacea: Amphipoda) // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 46. P. 1705.
- Väinölä R., Strelkov P.* 2011. *Mytilus trossulus* in Northern Europe // *Mar. Biol.* V. 158. P. 817.
- Väinölä R., Vainio J.K., Palo J.U.* 2001. Phylogeography of “glacial relict” *Gammaracanthus* (Crustacea, Amphipoda) from boreal lakes and the Caspian and White seas // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 58. P. 2247.
- Vikhrev I.V., Ieshko E.P., Kondakov A.V. et al.* 2022. Postglacial Expansion Routes and Mitochondrial Genetic Diversification of the Freshwater Pearl Mussel in Europe and North America // *Diversity*. V. 14, 477. <https://doi.org/10.3390/d14060477>
- Vinarski M.V.* 2020. *Ladislavella occulta* (Jackiewicz, 1959) – a species of aquatic snails new for Hungary, with remarks on its distribution in Central and Eastern Europe // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. V. 66. P. 369.
- Vinarski M.V., Kantor Yu.I.* 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS.
- Vinarski M.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al.* 2021. Freshwater Mollusca of the Circumpolar Arctic: a review on their taxonomy, diversity and biogeography // *Hydrobiologia*. V. 848. P. 2891.
- Weiss S., Knizhin I., Romanov V., Kopun T.* 2007. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications // *J. Fish Biology*. V. 71 (Suppl. C). P. 371.
- Weiss S.J., Gonçalves D.V., Secci-Petretto G. et al.* 2021. Global systematic diversity, range distributions, conservation and taxonomic assessments of graylings (Teleostei: Salmonidae; *Thymallus* spp.) // *Organisms Diversity & Evolution*. V. 21. P. 25.
- Welter-Schultes F.W.* 2012. European non-marine molluscs, a guide for species identification. Göttingen: Planet Poster Editions.
- Winterberg S., Willett S.D.* 2019. Greater Alpine river network evolution, interpretations based on novel drainage analysis // *Swiss J. Geosciences*. V. 112. P. 3.
- Yanygina L.V.* 2017. Pathways of macroinvertebrate invasions in the Ob River basin (West Siberia) // *Limnology*. V. 18. P. 243.
- Yokoyama R., Sideleva V.G., Shedko S.V., Goto A.* 2008. Broad-scale phylogeography of the Palearctic freshwater fish *Cottus poecilopus* complex (Pisces: Cottidae) // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 48. P. 1244.
- Zhang Z., Cheng Q., Ge Y.* 2019. The complete mitochondrial genome of *Rhynchocypris oxycephalus* (Teleostei: Cyprinidae) and its phylogenetic implications // *Ecology and Evolution*. V. 9. P. 7819.
- Zuckerlandl E., Pauling L.* 1962. Molecular disease, evolution, and genic heterogeneity // *Horizons in Biochemistry*. New York: Acad. Press. P. 189.

## Origin of North and Central European Cold-Water Species Glacial Relicts: Four Dispersal Waves from Asia

A. A. Makhrov<sup>1, 2, \*</sup>, I. N. Bolotov<sup>2, 3</sup>, M. V. Vinarski<sup>2</sup>, and V. S. Artamonova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*



<sup>2</sup> *Laboratory of Macroecology & Biogeography of Invertebrates, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

<sup>3</sup> *Federal Center for Integrated Arctic Research, Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

*\*e-mail: makhrov12@mail.ru*

Cold-water species were believed until recently to appear in Europe during the Quaternary glaciations. However, based on ample molecular genetic and zoogeographic evidence obtained in recent years, the formation of the European cold-water fauna was most likely a long-term process with several distinct steps. Species whose ancestors migrated westwards from the Far East through the Paratethys invaded southern and then central Europe as early as the Miocene. A first wave of invaders from Siberia found its way into central Europe later, in the Pliocene. A second wave of Siberian species entered Europe in an interglacial period (possibly through a strait that connected the future White Sea to the future Baltic Sea). A third wave of invaders from Siberia entered northeastern Europe during the last deglaciation (approximately 10 thousand years ago), along with small groups of migrants from North America and the Pacific basin. It is of interest to note that migrations of cold-water species in the opposite direction (from Europe to Siberia) occurred only on very rare occasions. Such high evolutionary and adaptive plasticity of many Siberian hydrobionts is apparently related to the fact that they originate from the giant Siberian lake-sea, a water body that existed east of the Urals over several millions of years and experienced many fluctuations in water stage, temperature, and salinity.

*Keywords:* hydrobionts, zoogeography, evolution, phylogeography, distribution, Arctic, Baltic, Fenno-Scandinavia, British Islands, Siberia

УДК 556.551+574.583(28):581

## АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ИХ РОЛЬ В РАЗВИТИИ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

© 2022 г. Н. М. Минеева<sup>а</sup>, \*, С. А. Поддубный<sup>а</sup>, И. Э. Степанова<sup>а</sup>, А. И. Цветков<sup>а</sup><sup>а</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

\*e-mail: mineeva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 22.08.2021 г.

После доработки 19.04.2022 г.

Принята к публикации 21.04.2022 г.

По данным полевых наблюдений в летний период 2015–2020 гг. рассмотрена межгодовая и многолетняя изменчивость абиотических характеристик и содержания хлорофилла в водохранилищах Средней Волги. Выявлено увеличение прозрачности воды от  $1.2 \pm 0.1$  м в Горьковском водохранилище до  $1.5 \pm 0.1$  м в Куйбышевском, электропроводности – с  $206 \pm 2$  до  $315 \pm 7$  мкСм/см и снижение цветности с  $53 \pm 1$  до  $38 \pm 1$  град, отражающие зональные особенности волжского каскада. Температура воды зависит от локальных погодных условий. Концентрация  $P_{\text{общ}}$  увеличивается с  $68 \pm 3$  мкг/л в Горьковском водохранилище до  $145 \pm 7$  мкг/л в Куйбышевском, концентрация  $N_{\text{общ}}$  ( $1.08 \pm 0.05$ – $1.14 \pm 0.06$  мг/л) изменяется незначительно. Содержание Хл *a* в Горьковском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах достигает в среднем  $10.9 \pm 0.7$ ,  $26.7 \pm 3.9$  и  $9.2 \pm 1.0$  мкг/л соответственно, характеризуется широким диапазоном величин и их межгодовой изменчивостью. Трофический статус Горьковского и Куйбышевского водохранилищ в разные годы меняется от мезотрофного до умеренно эвтрофного и эвтрофного, Чебоксарское водохранилище на протяжении всего шестилетнего периода характеризуется как эвтрофное. Невысокие коэффициенты корреляции между содержанием Хл *a* и абиотическими характеристиками свидетельствуют о сложном и многокомпонентном влиянии внешних условий на развитие фитопланктона.

**Ключевые слова:** водохранилища Средней Волги, гидрологические и гидрохимические факторы, хлорофилл, фитопланктон

**DOI:** 10.31857/S0320965222060158

### ВВЕДЕНИЕ

Пространственно-временная динамика биологических сообществ находится в тесной связи с условиями внешней среды, влияние которой по-разному проявляется в водоемах разного типа. Изучение взаимосвязи биотических и абиотических факторов, необходимое для характеристики состояния водоемов, формирования их биологической продуктивности и изменения трофического статуса, становится особенно актуальным в период климатических изменений (Второй..., 2014), затронувших водные экосистемы мира (Adrian et al., 2009; Vertani et al., 2016; Özkan et al., 2016).

В комплексную оценку состояния водных экосистем входит обязательное изучение автотроф-

ного звена. В крупных озерах и водохранилищах, в том числе и водохранилищах р. Волги, водоросли планктона продуцируют основной фонд автотрофного органического вещества, выполняя индикаторную и средообразующую функции (Романенко, 1985; Минеева, 2009). К приоритетным показателям развития и функционирования фитопланктона относится содержание основного пигмента зеленых растений Хл *a* – универсального эколого-функционального маркера, позволяющего оценивать также трофический статус водоема и качество воды (Китаев, 2007).

Для анализа и прогноза изменений, происходящих в биологических сообществах, необходимы регулярные наблюдения, которыми охвачены многие водоемы мира (Ruggiu et al., 1998; Kangur et al., 2002; Chen et al., 2003; Babanazarova, Lyashenko, 2007; Canfield et al., 2018; Lamont et al., 2019; Gao et al., 2020 и др.). На водохранилищах Средней Волги ведутся многолетние экологические исследования гидрологического и гидрохимического режима, а также продуктивности фитопланктона, в том

**Сокращения:** БЭ – биогенные элементы; Хл *a* – хлорофилл *a*; *F* – критерий Фишера, *n* – число наблюдений;  $N_{\text{общ}}$  – общий азот;  $N\text{-NO}_3^-$  – азот нитратов; *p* – уровень значимости,  $P_{\text{общ}}$  – общий фосфор;  $P\text{-PO}_4^{3-}$  – фосфор фосфатов; *r* – коэффициент корреляции Пирсона;  $r_s$  – коэффициент ранговой корреляции Спирмена,  $R^2$  – коэффициент детерминации;  $C_v$  – коэффициент вариации.



Рис. 1. Карта-схема водохранилищ Средней Волги. 1 – станции наблюдения, 2 – границы водохранилищ.

числе – фотосинтетических пигментов (Охупкин, 1994; Паутова, Номоконова, 1994; Охупкин и др., 1997; Экология..., 1989; Минеева, 2004; Куйбышевское..., 2008). Полученные материалы дают представление о состоянии и развитии экосистем, демонстрируя стабильный трофический статус Чебоксарского водохранилища и его межгодовые изменения в Горьковском и Куйбышевском. Однако исследования связи продуктивности фитопланктона водохранилищ с абиотическими факторами единичны (Минеева, 2004; Минеева, и др., 2008; Копылов и др., 2020). В последние годы в ходе комплексных волжских экспедиций Института биологии внутренних вод РАН получены новые данные, которые дополняют наблюдения предыдущих лет и лежат в основе многолетнего мониторинга экосистем крупных искусственных водоемов.

Цель работы – анализ связи содержания Хл *a* с факторами среды в водохранилищах Средней Волги в современных условиях глобальных климатических изменений.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в августе 2015–2020 гг. на 13 станциях Горьковского, 9 станциях Чебоксарского и 14 станциях Куйбышевского водохрани-

лищ, большинство которых расположено по руслу р. Волги (рис. 1). Хл *a* определяли стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966) в пробах воды, отобранных батометром длиной 1 м интегрировано от поверхности до дна. Прозрачность воды измеряли диском Секки, цветность – по стандартной хром-кобальтовой шкале. Температуру и электропроводность определяли с помощью многопараметрического зонда YSI ProPlus (YSI Inc., USA, 2016) по всей водной толще от поверхности до дна с шагом 1 м. Содержание БЭ определяли в пробах воды из верхнего 0.5-метрового слоя, согласно методикам в работе (Минеева и др., 2021). Данные по притоку в водохранилища взяты с сайта<sup>1</sup>, по температуре воздуха и количеству осадков – из архива погоды <https://rp5.ru/>. Средние многолетние климатические, гидрофизические и гидрохимические характеристики водохранилищ приведены по материалам работ (Охупкин, 1994; Охупкин и др., 1997; Куйбышевское..., 2008).

Для статистической обработки данных (дисперсионного, регрессионного, парного и множественного корреляционного анализов), а также построения графиков использовали стандартные компьютерные программы. Вариабельность при-

<sup>1</sup> <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/?date>

знаков оценивали с помощью  $C_v$ , значения которого  $<0.3$ ,  $0.3-0.7$  и  $>0.7$  отражали соответственно слабую, умеренную или сильную степень изменчивости. При сравнении малых выборок ( $n < 30$ ) использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища, общая протяженность которых  $\sim 1280$  км (от  $58^{\circ}03'$  с.ш.,  $38^{\circ}50'$  в.д. до  $53^{\circ}31'$  с.ш.,  $49^{\circ}25'$  в.д), занимают внутрикаскадное положение, относятся к очень крупным неглубоким проточным водоёмам (площадь зеркала соответственно 1591, 1270 и 6150 км<sup>2</sup>, объем 8.70, 12.60 и 57.30 км<sup>3</sup>, средняя глубина 5.5, 4.7, 9.3 м, коэффициент условного водообмена 6.1, 20.9 и 4.2 год<sup>-1</sup>) (Авакян и др., 1987). Горьковское водохранилище и левый берег Чебоксарского расположены в подзоне южной тайги в условиях избыточной увлажненности, правый берег Чебоксарского и верхняя часть Куйбышевского водохранилища – в подзоне смешанных хвойных и широколиственных лесов, основная акватории последнего южнее г. Казань – в лесостепной зоне (Гидрометеорологический..., 1975, 1978; Волга..., 1978).

Среднегодовой объем притока в Горьковском водохранилище равен 55.4 км<sup>3</sup> и на 70–90% сформирован волжскими водами, поступающими из вышележащего Рыбинского водохранилища. В Чебоксарском водохранилище  $\sim 44\%$  притока, общий объем которого 119 км<sup>3</sup>, приходится на сток р. Волги, 40% – р. Оки и 13.5% – рек Ветлуга и Сура. Более минерализованный окский поток, не смешивающийся с волжским, прижат к правому берегу и прослеживается на большом протяжении ниже устья р. Оки. В Куйбышевском водохранилище при среднем объеме притока 254 км<sup>3</sup> сток р. Камы составляет 41.2% и близок к волжскому (45.5%). Средняя за многолетний период температура воды в июле–августе в Горьковском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах достигает соответственно 19.7, 18.5–19.5 и 20.6°C (Гидрометеорологический..., 1978; Литвинов, Законнова, 1994; Охупкин, 1994; Охупкин и др., 1997; Куйбышевское..., 2008). Водоохранилища расположены в густонаселенных промышленных регионах Европейской России и испытывают значительную антропогенную нагрузку (Rivers..., 2021).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Шестилетний период наблюдения в многолетнем ряду в целом характеризовался как теплый, однако региональные климатические условия определили межгодовые погодные различия. В бассейне Средней Волги температура воздуха летом была выше средней многолетней в 2016 и 2018 гг. и ниже этого показателя в 2019 г. для всего региона, а в 2017 г. – для района Горьковского водохра-

нилища (пункт г. Кострома). Локальное количество осадков за летние месяцы и вегетационный сезон (май–октябрь) в 2015–2017, 2019, 2020 гг. превышало норму в 1.2–1.9 раза и составляло 62–85% нормы в 2018 г. Годы исследования характеризовались различной водностью. Объем притока в мае–октябре был ниже среднего многолетнего (65–84% нормы) для Горьковского водохранилища в 2015 г., Чебоксарского в 2015 и 2019 гг., Куйбышевского – в 2019 г., на 25–30% превышал норму в 2017 и 2020 гг. в Горьковском водохранилище, в 2017 г. – в Куйбышевском и был близок к средним показателям в остальные сроки.

В годы с различными погодными условиями в водохранилищах выявлены различия гидрологических и гидрохимических характеристик. Средняя температура воды в августе 2015, 2019 и 2020 гг. ( $18.3-18.6^{\circ}\text{C}$ ) была ниже многолетних показателей и существенно ниже, чем в 2016–2018 гг. ( $21.2-23.2^{\circ}\text{C}$ ). При близких предельных значениях и невысокой изменчивости в каждом водохранилище (табл. 1) ход температуры на всем исследованном участке в годы наблюдения различен. В 2015 и 2018 гг. температура мало менялась в трех водохранилищах; в 2016, 2017 гг. возрасла, а в 2020 г. снижалась вниз по течению; в 2019 г. увеличивалась от Горьковского водохранилища к Чебоксарскому и снижалась в Куйбышевском. Межгодовые различия нарушают осредненный температурный ход, для которого получен невысокий  $R^2$  (рис. 2а).

Прозрачность воды увеличивалась от 1.2 м в Горьковском водохранилище до 1.5 м в Куйбышевском. Четкий линейный тренд прозрачности выявлен для отдельных лет и при осреднении данных за весь период исследования. Цветность воды монотонно снижалась от Горьковского водохранилища к Куйбышевскому, изменяясь в среднем от  $<40$  град в 2015, 2016 и 2019 гг. до  $>50$  град в 2017 и 2020 гг. Электропроводность, средние величины которой достигали 250–290 мкСм/см, резко возрасла в Чебоксарском водохранилище за счет поступления высокоминерализованных окских вод и незначительно снижалась в Куйбышевском, куда поступает второй крупнейший волжский приток – р. Кама (рис. 2б–2г). Величины  $C_v$  были 10–12% для температуры воды, не превышали 34% для прозрачности и цветности, а в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах – для электропроводности, более изменчивой в Чебоксарском (табл. 1).

Основные биогенные элементы по-разному распределялись в водохранилищах Средней Волги. Количество  $N_{\text{общ}}$  сохранялось на относительно стабильном уровне – в среднем для всего участка 1.1–1.3 мг/л. При близких средних показателях верхний предел  $N_{\text{общ}}$  увеличивался в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах.

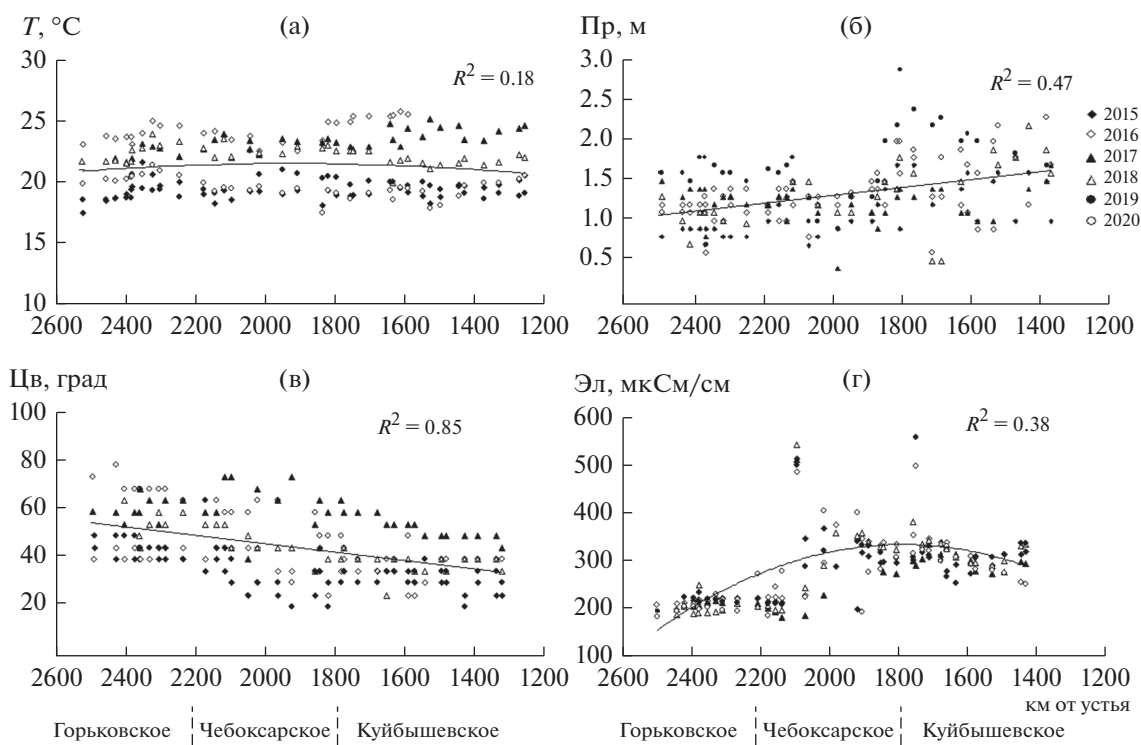
**Таблица 1.** Содержание хлорофилла и абиотические характеристики водохранилищ Средней Волги за шестилетний период исследований

Показатель	Горьковское ( <i>n</i> = 78)			Чебоксарское ( <i>n</i> = 61)			Куйбышевское ( <i>n</i> = 82)		
	min–max	<i>M</i> ± <i>SE</i>	<i>C<sub>v</sub></i>	min–max	<i>M</i> ± <i>SE</i>	<i>C<sub>v</sub></i>	min–max	<i>M</i> ± <i>SE</i>	<i>C<sub>v</sub></i>
Хлорофилл, мкг/л	3.2–25.8	10.9 ± 0.7	53	3.2–155	26.7 ± 3.9	113	2.1–59.0	9.2 ± 1.0	101
Температура, °С	16.5–24.0	20.3 ± 0.2	10	16.5–24.4	20.5 ± 0.3	10	16.9–25.4	20.5 ± 0.3	12
Прозрачность, м	0.2–1.8	1.2 ± 0.1	25	0.4–2.2	1.2 ± 0.1	32	0.5–3.0	1.5 ± 0.1	30
Цветность, град	35–80	53 ± 1.0	22	20–75	42 ± 2.0	34	20–60	38 ± 1.0	23
Электропроводность, мкСм/см	181–269	206 ± 2.0	7	177–930	355 ± 25.0	53	247–736	315 ± 7.0	20
N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг/л	0.00–0.20	0.06 ± 0.01	68	0.00–0.17	0.08 ± 0.01	56	0.01–0.24	0.09 ± 0.01	64
N <sub>общ</sub> , мг/л	0.20–2.99	1.09 ± 0.05	40	0.62–3.35	1.14 ± 0.06	35	0.40–3.28	1.08 ± 0.05	38
P-PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> , мкг/л	12–71	35 ± 1.0	34	24–176	87 ± 5.0	38	30–342	107 ± 5.0	38
P <sub>общ</sub> , мкг/л	26–195	68 ± 3.0	39	47–270	124 ± 6.0	36	54–460	145 ± 7.0	38
N <sub>общ</sub> /P <sub>общ</sub>	4–43	17 ± 1.0	40	3–24	10 ± 1.0	47	3–35	8 ± 1.0	52

Примечание: *M* – среднее значение за период отбора проб, *SE* – стандартная ошибка среднего; *n* – число наблюдений (выборка).

Единичные подъемы N<sub>общ</sub> > 2 мг/л отмечены в Горьковском водохранилище (табл. 1, рис. 3а). Среднее для всего участка содержание P<sub>общ</sub> менялось от 80 мкг/л в 2016 и 2019 гг. до ~120 мкг/л в

2015, 2017 и 2018 гг. В Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах оно в 1.8 и 2.1 раза превышало таковое в Горьковском (табл. 1). В 2018 и 2019 гг. содержание P<sub>общ</sub> линейно от Горьковско-



**Рис. 2.** Изменение температуры воды (*T*) (а), прозрачности (Пр) (б), цветности (Цв) (в) и электропроводности (Эл) (г) в водохранилищах Средней Волги в годы исследования. Сплошная линия – линия тренда для осредненного за 2015–2020 гг. показателя.

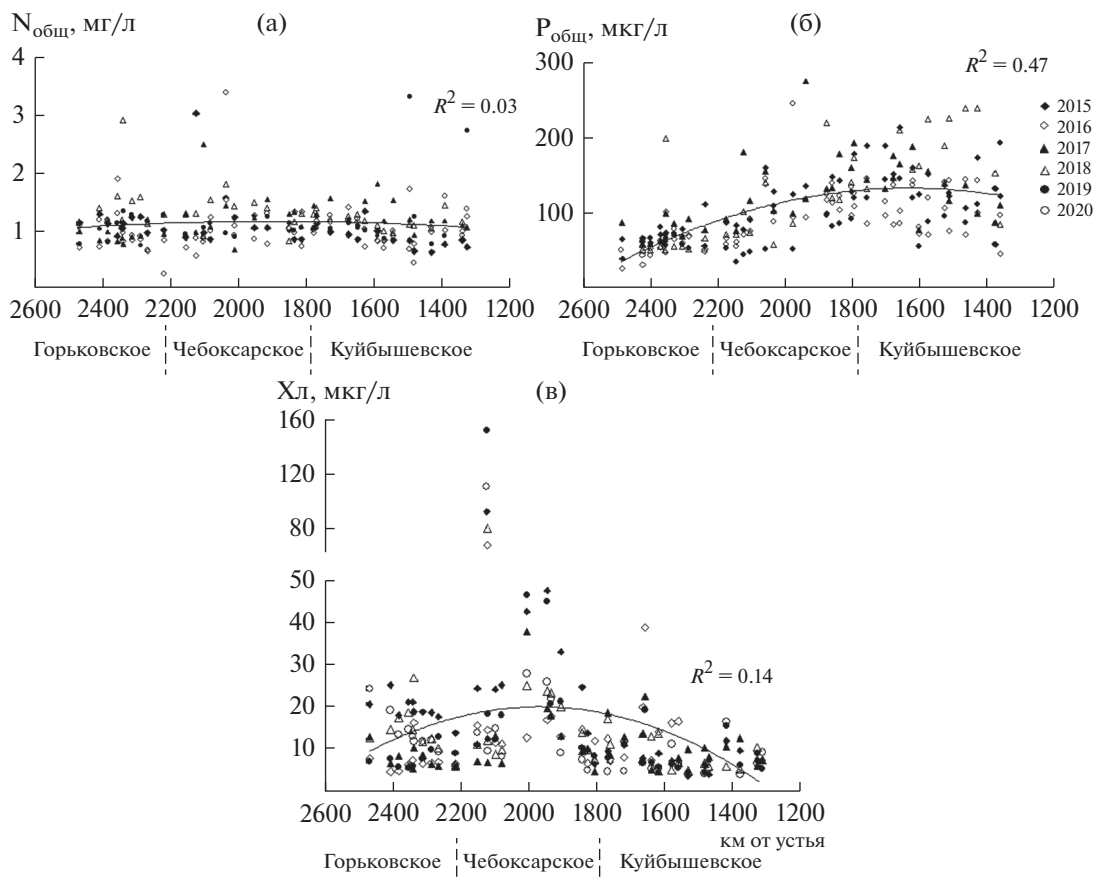


Рис. 3. Содержание  $N_{\text{общ}}$  (а),  $P_{\text{общ}}$  (б) и хлорофилла (в) в водохранилищах Средней Волги в годы исследования. Сплошная линия – линия тренда для осредненного за 2015–2020 гг. показателя.

го водохранилища увеличивалось к Куйбышевскому, в остальные годы отмечен его значительный рост в Чебоксарском водохранилище по сравнению с Горьковским, и затем небольшое снижение в Куйбышевском (рис. 3б). Локальный подъем  $P_{\text{общ}}$  зафиксирован ниже впадения крупных и средних притоков – рек Ока, Кама, Ветлуга, Сура, Свияга. Отношение  $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$  (по массе) во всех водохранилищах характеризовалось широким диапазоном, но средние для отдельных лет величины снижались от 12–23 в Горьковском водохранилище до 8–13 в Чебоксарском и 6–11 в Куйбышевском. Вклад  $N-NO_3^-$  в фонд  $N_{\text{общ}}$  не превышал 6–8%, средняя доля  $P-PO_4^{3-}$  достигала ~50%  $P_{\text{общ}}$  в Горьковском водохранилище и 70–74% в Чебоксарском и Куйбышевском. Судя по величинам  $C_v$  (34–68%), содержание общих и минеральных форм биогенов во всех водохранилищах характеризуется умеренной изменчивостью (табл. 1).

Результаты дисперсионного анализа свидетельствуют о значимых различиях температуры, а также цветности, содержания  $N-NO_3^-$  и  $P_{\text{общ}}$  в го-

ды наблюдения в каждом из трех водохранилищ ( $F > F_{кр}$ ). Межгодовые изменения прозрачности и содержания  $N_{\text{общ}}$  не выявлены в Чебоксарском водохранилище, электропроводности – в Чебоксарском и Куйбышевском, содержания  $P-PO_4^{3-}$  – в Куйбышевском ( $F < F_{кр}$ ) (табл. 2).

Концентрация Хл *a* в каждом водохранилище изменялась в широком диапазоне (табл. 1). При этом, судя по величинам  $C_v$ , изменчивость Хл *a* была умеренной в Горьковском водохранилище и высокой в двух других ( $C_v$  53% и >100%, соответственно). В каждом водохранилище выявлены межгодовые различия Хл *a*, однако по результатам дисперсионного анализа (табл. 2) они значимы в Горьковском водохранилище, но не существенны в Чебоксарском и Куйбышевском. Самая высокая средняя величина в Горьковском водохранилище (18.4 мкг/л) получена в 2015 г., в Чебоксарском – в 2019 г. (44.0 мкг/л), в Куйбышевском – в 2016 г. (14.8 мкг/л) (рис. 4).

Распределение фитопланктона по акватории каждого водохранилища в годы наблюдения не менялось. Подъем Хл *a*, как правило, отмечен в

**Таблица 2.** Межгодовые различия содержания хлорофилла и абиотических характеристик в водохранилищах Средней Волги с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA

Показатель	Горьковское		Чебоксарское		Куйбышевское	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Хлорофилл	13.5	0.00	0.59	0.71	1.41	0.23
Температура	52.10	0.00	111.00	0.00	202.00	0.00
Прозрачность	13.40	0.00	1.52	0.20	8.58	0.00
Цветность	80.30	0.00	28.50	0.00	38.00	0.00
Электропроводность	2.96	0.02	1.01	0.42	1.75	0.13
N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	7.44	0.00	7.92	0.00	17.10	0.00
N <sub>общ</sub>	2.71	0.04	0.55	0.70	2.43	0.06
P-PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	4.05	0.01	7.75	0.00	1.68	0.16
P <sub>общ</sub>	2.86	0.03	3.61	0.01	5.20	0.00
N <sub>общ</sub> /P <sub>общ</sub>	5.27	0.00	3.06	0.03	4.14	0.00

Примечание. *F* – критерий Фишера; *F* критическое > 2.40.

мелководном Костромском расширении Горьковского водохранилища и повсеместно – ниже впадения притоков. Максимум Хл *a* постоянно фиксируется в устьевом участке р. Оки и в окской водной массе Чебоксарского водохранилища. В целом, на протяжении всего периода исследований наблюдали увеличение Хл *a* в Чебоксарском водохранилище по сравнению с Горьковским, и снижение в Куйбышевском (рис. 3в). Трофический статус Горьковского водохранилища, оцененный по среднему содержанию Хл *a*, варьировал от эвтрофного в 2015 г. до мезотрофного в 2016, 2017 гг. и умеренно эвтрофного в 2018–2020 гг.; Куйбышевского – от умеренно эвтрофного в 2016, 2020 гг. до мезотрофного в остальные годы; Чебоксарское водохранилище оставалось эвтрофным на протяжении всего шестилетнего периода (рис. 4).

Теснота и направленность связи содержания Хл *a* с факторами среды изменялись в разные годы (рис. 5а–5е). Парный корреляционный анализ показал, что Хл *a* постоянно коррелирует с прозрачностью воды, в пяти случаях из шести – с электропроводностью, в двух случаях – с N<sub>общ</sub> (2018 и 2020 гг.) и P<sub>общ</sub> (2016 и 2018 гг.), в 2015 г. – с N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, в 2016 г. – с P-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, в 2020 г. – с отношением N<sub>общ</sub>/P<sub>общ</sub>. Теснота связи в основном умеренная (абсолютные значения *r* = 0.38–0.68) и только для N<sub>общ</sub> в 2020 г. – сильная (*r* = 0.75).

По совокупности шестилетних данных, связь содержания Хл *a* с абиотическими факторами в каждом водохранилище слабая или умеренная (*r* < 0.70), лишь в Куйбышевском водохранилище отмечена более тесная сопряженность Хл *a* с

электропроводностью (*r* = 0.75). Во всех водохранилищах развитие фитопланктона (содержание Хл *a*) отрицательно связано с прозрачностью воды, в Горьковском водохранилище – отрицательно с температурой, содержанием N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> и P-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, положительно – с N<sub>общ</sub>. В Чебоксарском водохранилище выявлено самое большое количество достоверных связей: обратных с цветностью, содержанием N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> и P-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, прямых – с электропроводностью, N<sub>общ</sub> и N<sub>общ</sub>/P<sub>общ</sub>. В Куйбышевском водохранилище содержание Хл *a* положительно связано с электропроводностью, P<sub>общ</sub> и P-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> (рис. 5ж–5и).

Результаты множественного корреляционного анализа показывали, что совокупность рассмотренных абиотических параметров обуславливает высокую долю вариации Хл *a* в водохранилищах Средней Волги (*R*<sup>2</sup> = 0.71–0.75). Из результатов пошаговой регрессии следует, что в число приоритетных факторов развития фитопланктона во всех водохранилищах входит прозрачность, в Горьковском водохранилище – также температура и содержание N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, в Чебоксарском – электропроводность, минеральные формы N и P, соотношение их общих форм; в Куйбышевском – цветность и электропроводность (табл. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

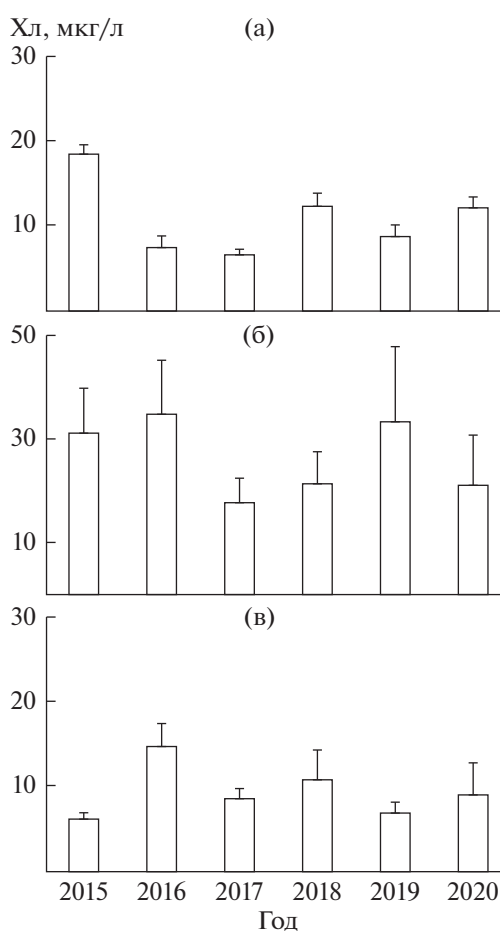
Бассейн Средней Волги расположен в разных географических зонах, что определяет специфику климатических условий, водосборной площади водохранилищ и возможность проследить влияние зональных, а зональных и региональных фак-



торов на формирование их режима и элементы экосистемы. При большой протяженности и сложной морфометрии водохранилищ абиотические характеристики, от которых зависит развитие и распределение гидробионтов, изменчивы во времени и пространстве. Региональные погодные особенности лет наблюдения обуславливают межгодовые температурные различия и нарушают общий температурный ход, который можно было бы ожидать при географической зональности в каскаде по мере продвижения с севера на юг. Температура в данном случае выступает аazonальным фактором и определяется локальными условиями.

Прозрачность, цветность и электропроводность представлены типичными для водохранилищ величинами. Их динамика отражает зональные особенности волжского каскада, наглядно проявляющиеся при сравнении с аналогичными показателями на Верхней Волге (Минеева и др., 2021). Четкий линейный тренд прослеживается для прозрачности воды, растущей с увеличением глубины водохранилищ, и для цветности, уменьшающейся со снижением заболоченности водосборного бассейна (Гидрометеорологический..., 1975, 1978). Зависимость межгодовых изменений цветности от климатических условий (Рассе, Cole, 2002) объясняет ее увеличение в дождливом 2017 г. за счет выноса с водосборной площади окрашенных органических веществ.

Сток р. Волги в основном формируется в лесной зоне при избыточной увлажненности и содержит относительно низкое количество солей. Рост электропроводности в Чебоксарском водохранилище обусловлен поступлением высокоминерализованных вод р. Оки, водосбор которой характеризуется залеганием карбонатных пород и наличием карста. Повышенная электропроводность присуща и другим правобережным притокам р. Волги (в частности, рекам Сура, Свияга). Верхняя часть Куйбышевского водохранилища принимает воды Чебоксарского водохранилища, а далее – р. Камы, сток которой формируется на Урале и тоже более минерализован, чем волжские воды. Колебания ионного стока в зависимости от водности года, а также от гидрологических и метеорологических условий на разных реках бас-



**Рис. 4.** Содержание хлорофилла (мкг/л) в Горьковском (а), Чебоксарском (б) и Куйбышевском (в) водохранилище в годы исследования. Даны средние величины со стандартной ошибкой.

сейна обуславливает межгодовые изменения электропроводности (Волга..., 1978).

Содержание биогенных веществ, которое относят к аazonальным факторам, в водохранилищах Средней Волги характеризуется высокими величинами, типичными для эвтрофных водоемов (Китаев, 2007). Оно более вариабельно, чем гидрологические показатели (табл. 1), особенно –

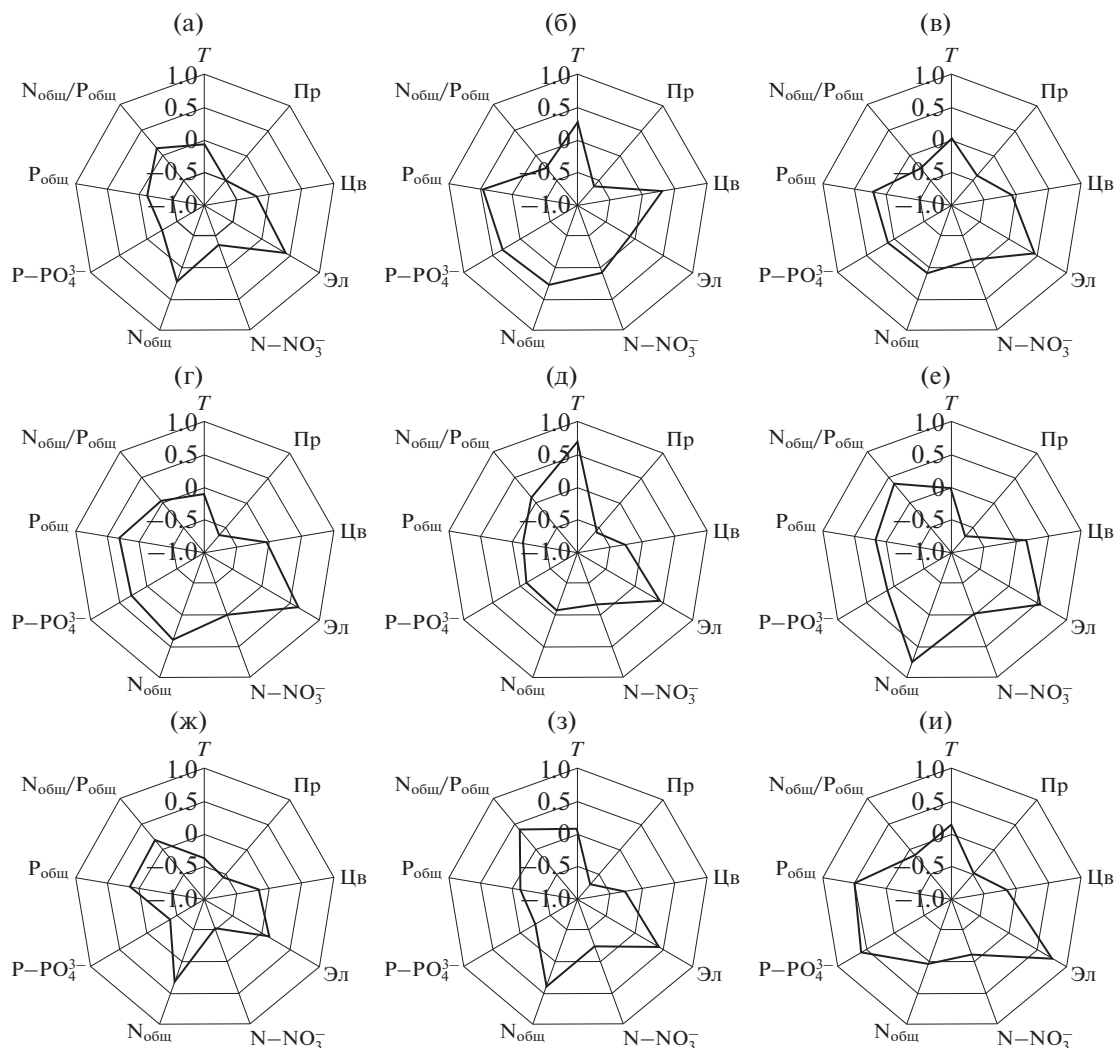
**Таблица 3.** Связь хлорофилла с абиотическими факторами в водохранилищах Средней Волги

Водохранилище	$R^{2*}$	Приоритетные факторы **
Горьковское	0.72	Прозрачность (–0.59), N-NO <sub>3</sub> <sup>–</sup> (–0.32), температура (–0.26)
Чебоксарское	0.75	Прозрачность (–0.72), N <sub>общ</sub> /P <sub>общ</sub> (0.46), электропроводность (0.46), P-PO <sub>4</sub> <sup>3–</sup> (–0.35), N-NO <sub>3</sub> <sup>–</sup> (0.35)
Куйбышевское	0.71	Электропроводность (0.72), прозрачность (–0.29)

\* Для совокупности факторов, приведенных в табл. 1.

\*\* По данным пошаговой регрессии, в скобках – частный коэффициент корреляции.





**Рис. 5.** Коэффициенты корреляции Пирсона между содержанием хлорофилла и факторами среды для трех водохранилищ Средней Волги в годы исследования (2015–2020 гг. а–е соответственно) и для каждого водохранилища (ж – Горьковское, з – Чебоксарское, и – Куйбышевское) за указанный период, ( $r_{0,05} < 0.21$ ). Факторы среды: Т – температура, Пр – прозрачность; Цв – цветность; Эл – электропроводность.

содержание  $N-NO_3^-$ , потребляемого водорослями. Среднее количество  $N_{общ}$  в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах сопоставимо с полученным во второй половине XX в., а в Горьковском оно повысилось. Среднее количество  $P_{общ}$  осталось на прежнем уровне в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, но стало выше в Куйбышевском (Охупкин, 1994; Охупкин и др., 1997; Минеева, 2004; Куйбышевское, 2008). Содержание  $N_{общ}$  в водохранилищах Средней Волги мало меняется по сравнению с водохранилищами Верхней Волги (Минеева и др., 2021), а количество  $P_{общ}$  становится выше в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах. Доля минеральных форм в общем фонде БЭ также увеличивается: незначительно для  $N-NO_3^-$  (от 4 до 8%) и

существенно для  $P-PO_4^{3-}$  (48–70%). Увеличение содержания биогенных веществ обусловлено высокой антропогенной нагрузкой на экосистему водохранилищ, расположенных в густонаселенных промышленных регионах Европейской России (Rivers..., 2021). Отношение  $N_{общ}/P_{общ}$  служит не только показателем биогенного лимитирования фитопланктона (Sakamoto, 1966; Claesson, 1978), но и самостоятельным фактором, регулирующим развитие водорослей (Булгаков, Левич, 1995). Средняя величина  $N_{общ}/P_{общ}$  указывает на возможный дефицит фосфора в Горьковском водохранилище, дефицит азота в Куйбышевском и сбалансированное для развития фитопланктона соотношение этих элементов в Чебоксарском.

Развитие летних планктонных сообществ отражает состояние водоема, поскольку в условиях

наибольшего прогрева проявляются негативные тенденции, вызванные эвтрофированием или изменениями климата. В период исследования содержание Хл *a* было типичным для летнего максимума фитопланктона Средней Волги. Оно характеризовалось широким диапазоном величин и их межгодовой изменчивостью, сохраняя особенности пространственного распределения по акватории отдельных водоемов, а также в масштабах всего каскада. На фоне незначительной изменчивости гидрологических условий в каждый период наблюдений и достаточной обеспеченности клеток минеральным питанием, неоднородность распределения фитопланктона по акватории водохранилищ (высокие величины  $C_v$ ) обусловлена их морфометрическими особенностями и наличием разнородных водных масс. Повышенные концентрации Хл *a*, как и в других водохранилищах каскада (Минеева, 2004), отмечены на мелководных участках (Костромское расширение в Горьковском водохранилище), в устьях рек (Сура, Ветлуга, Свияга), в водах самих притоков, фитопланктон которых формируется в специфических условиях (Охапкин и др., 2013). Максимальным количеством Хл *a*, как и в предыдущие годы (Минеева, 2004; Минеева и др., 2008), характеризуется акватория в черте г. Нижний Новгород ниже впадения р. Оки. Согласно многолетним данным (Минеева, 2004), количество Хл *a* увеличивается в Чебоксарском водохранилище, по сравнению с Горьковским, и снижается в Куйбышевском. Развитие фитопланктона в трех водохранилищах, каждое из которых представляет собой уникальный водный объект со своими условиями, контролирующими биоту, чаще происходит независимо. Лишь в 2015 и 2018 гг., при близкой температуре воды содержание Хл *a* скоррелировано в сопредельных Горьковском и Чебоксарском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах ( $r_s = 0.54-0.88$ ,  $p < 0.05$ ).

Межгодовые изменения условий формирования биологических сообществ определяют различия в развитии и состоянии альгоценозов, а также вариации трофического статуса водохранилищах. Последний меняется от мезотрофного до умеренно эвтрофного и эвтрофного в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, в Чебоксарском остается эвтрофным на протяжении не только последних шести лет, но и всего периода его существования (Минеева, 2004; Минеева и др., 2008). Межгодовые колебания трофии в зависимости от глобальных и региональных гидроклиматических факторов выявлены для водоемов разных регионов (Ruggiu et al., 1998; Kangur et al., 2002; Babanazarova, Lyashenko, 2007 и др.) и особенно наглядны на фоне многолетних наблюдений (Жукова, 2013; Минеева, 2016; Структура..., 2018).

Биота водохранилищ, водный режим которых регулируется не только погодными условиями и климатом, но и работой гидросооружений, испытывает комплексное внешнее воздействие, в том числе – неконтролируемое или неучтенное. Поэтому в водохранилищах Средней Волги отмечена лишь умеренная теснота связи Хл *a* с факторами среды, которая меняется в разные годы, а высокую долю вариации Хл *a* обуславливает разный набор абиотических показателей. Для фитопланктона основными факторами могут быть водность, гидроклиматический режим, внутриводоемные процессы, биогенные элементы, температура, подводный световой режим (Chen et al., 2003; Reynolds, 2006; Yang et al., 2016). Многокомпонентное и комплексное внешнее влияние зависит от морфометрии водоема, гидрологической структуры, биотопического разнообразия. Самое большое число достоверных связей Хл *a* с факторами среды получено для фитопланктона Чебоксарского водохранилища, в котором присутствуют водные массы с контрастными характеристиками, обусловленными пространственными изменениями физико-химических условий на водосборе. Повидимому, при максимальных для волжского каскада проточности и степени антропогенной нагрузки (Минеева, 2004) здесь формируется автотрофное сообщество, в значительной степени зависящее от внешнего влияния.

Современный период характеризуется продолжающимся повышением приземной температуры воздуха и температуры воды (Второй ..., 2014). Повышение температуры влияет на доступность питательных веществ, способствует росту внутренней фосфорной нагрузки, эвтрофированию и развитию цианопрокариот, меняет конкурентные отношения между видами этого отдела (Jeppesen et al., 2005; Chu et al., 2007; Winder, Hunter, 2008). Увеличение обилия цианопрокариот и продолжительности их вегетации в настоящее время наблюдается и в волжских водохранилищах (Корнева, 2015; Минеева, 2016; Минеева и др., 2021). Из трех исследованных водохранилищ только в Горьковском выявлена связь Хл *a* с температурой, которая, как и в водохранилищах Верхней Волги, оказывает лишь умеренное влияние на фитопланктон, хотя и входит в число приоритетных факторов его развития. Водосбор Верхней Волги, водохранилища которой характеризуются высокой степенью сходства планктонных альгоценозов (Корнева, 2015), расположен в пределах лесной зоны с избыточной увлажненностью и относительно низким содержанием солей в воде водоемов. При изменении условий водосборного бассейна, для которого на Средней Волге характерно наличие горных пород, актуальным фактором развития фитопланктона становится электропроводность. Это наблюдается в более минерализованных Чебоксарском и Куйбышев-

ском водохранилищах, фитопланктон которых имеет высокое флористическое сходство (Корнева, 2015).

Во всех водохранилищах содержание хлорофилла достоверно и отрицательно связано с прозрачностью воды. Это подтверждает заметную роль водорослевой взвеси в формировании подводного светового режима (Минеева, 2009), а также служит полезным инструментом при анализе спутниковых данных (Bohn et al., 2018). Поскольку хлорофилл относится к оптически активным компонентам водной среды, прозрачность снижается при избыточном развитии водорослей.

Волжские водохранилища характеризуются высоким содержанием БЭ, типичным для эвтрофных вод. Концентрации минеральных форм N и P превосходят порог, необходимый для развития водорослей (Reynolds, 2012). При небольшой вариативности общих и минеральных форм БЭ в отдельные сроки наблюдения, фитопланктон на всей акватории водохранилищ в достаточной степени должен быть обеспечен минеральным питанием. Однако, в зависимости от наличия доступных форм N и P, световых условий (Torgemorell et al., 2018), гидрологической фазы водности (Cardoso et al., 2017), связь Хла с БЭ прослеживается не всегда и при невысоких значениях коэффициента корреляции. Обратная связь Хла с минеральными формами N и P в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах свидетельствует об их активном потреблении клетками водорослей, а прямая зависимость от  $P-PO_4^{3-}$  в Куйбышевском водохранилище — о нехватке этого элемента, несмотря на соответствие величин  $N_{общ}/P_{общ}$  дефициту азота. Однако, это отношение не всегда точно отражает биогенное лимитирование, особенно при концентрациях  $P_{общ}$  до 200 мкг/л (Seip et al., 2000), характерных для водохранилищ р. Волги. Тот факт, что по совокупности шестилетних данных в каждом водохранилище выявлена лишь умеренная связь содержания Хла с абиотическими показателями, включая БЭ, свидетельствует о существенном влиянии на развитие фитопланктона других факторов: климата, гидрологических условий, динамики вод, интенсивности водообмена, особенностей водосборной территории.

**Выводы.** Бассейн Средней Волги представляет интерес как регион с меняющимися условиями водосборной территории при смене природных зон и характеризуется высокой антропогенной нагрузкой на экосистемы водохранилищ. Изменение прозрачности, цветности и электропроводности воды от Горьковского водохранилища к Куйбышевскому отражает зональные особенности волжского каскада. Температура воды и содержание биогенных веществ относятся к азональным факторам. Величины  $N_{общ}/P_{общ}$  указы-

вают на возможный дефицит фосфора в Горьковском водохранилище, дефицит азота в Куйбышевском и сбалансированное для развития фитопланктона соотношение этих элементов в Чебоксарском. Содержание Хла типично для летнего максимума фитопланктона Средней Волги, характеризуется широким диапазоном величин и их межгодовой изменчивостью. Трофический статус Горьковского и Куйбышевского водохранилищ, оцененный по среднему содержанию Хла, в разные годы меняется от мезотрофного до умеренно эвтрофного и эвтрофного, а Чебоксарское водохранилище на протяжении всего периода существования относится к эвтрофному типу. Невысокие коэффициенты корреляции между содержанием Хла и абиотическими характеристиками свидетельствуют о сложном и многокомпонентном влиянии внешних условий на развитие фитопланктона.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 121051100099-5 и 121051100104-6.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Салтанкини В.П., Шаранов В.А. 1987. Водохранилища. Москва: Мысль.
- Булгаков Н.Г., Левич А.П. 1995. Биогенные элементы в среде и фитопланктон: соотношение азота и фосфора как самостоятельный фактор регулирования структуры альгоценоза // Успехи совр. биол. Т. 115. № 1. С. 13.
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2014. Москва: Росгидромет.
- Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги. 1975. Ленинград: Гидрометеоиздат.
- Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Куйбышевское и Саратовское водохранилища. 1978. Ленинград: Гидрометеоиздат.
- Жукова Т.В. 2013. Многолетняя динамика фосфора в Нарочанских озерах и факторы, ее определяющие // Водные ресурсы. Т. 40. № 5. С. 468. <https://doi.org/10.7868/S0321059613050088>
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Зоботкина Е.А. 2020. Планктонное сообщество крупного эвтрофного водохранилища в период аномально высокой температуры воды // Биология внутр. вод. № 4. С. 315. <https://doi.org/10.31857/S0320965220040099>
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.

- Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник). 2008. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. 1994. Характеристика гидрологических условий в Чебоксарском водохранилище в первые годы заполнения // Водные ресурсы. Т. 21. № 3. С. 365.
- Минеева Н.М., Литвинов А.С., Степанова И.Э., Кочеткова М.Ю. 2008. Содержание хлорофилла и факторы его пространственного распределения в водохранилищах Средней Волги // Биология внутр. вод. № 1. С. 68.
- Минеева Н.М., Степанова И.Э., Семадени И.В. 2021. Биогенные элементы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 1. С. 24. <https://doi.org/10.31857/S0320965221010095>
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.
- Минеева Н.М. 2009. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус.
- Минеева Н.М. 2016. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Систематика, морфология и экология водных растений. Тр. Ин-та биол. внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 76(79). Ярославль: Филигрань. С. 75.
- Охапкин А.Г. 1994. Фитопланктон Волги. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Охапкин А.Г., Микучлик И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. 1997. Фитопланктон Волги. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Охапкин А.Г., Шарagina Е.М., Бондарев О.О. 2013. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища на современном этапе его существования // Поволжский экол. журн. № 2. С. 190.
- Паутова В.Н., Номоконова В.И. 1994. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Ленинград: Наука.
- Структура и функционированием экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. Москва: РАН.
- Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. 1989. Ленинград: Наука.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. 2009. Lakes as sentinels of climate change // *Limnol., Oceanogr.* V. 54. № 6. Pt 2. P. 2283.
- Babanazarova O.V., Lyashenko O.A. 2007. Inferring long-term changes in the physical-chemical environment of the shallow, enriched Lake Nero from statistical and functional analyses of its phytoplankton // *J. Plankton Research*. V. 29. № 9. P. 747. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbm055>
- Bertani I., Primicerio R., Rossetti G. 2016. Extreme climatic event triggers a lake regime shift that propagates across multiple trophic levels // *Ecosystems*. V. 19. Is 1. P. 16. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9914-5>
- Bohn V.Y., Carmona F., Rivas R. et al. 2018. Development of an empirical model for chlorophyll-a and Secchi disk depth estimation for a Pampean shallow lake (Argentina) // *The Egyptian Journal of Remote Sensing and Space Sciences*. V. 21. P. 183. <https://doi.org/10.1016/j.ejrs.2017.04.005>
- Canfield D.E., Bachmann R.W., Hoyer M.V. 2018. Long-term chlorophyll trends in Florida lakes // *J. Aquat. Plant Manage.* V. 56. P. 47.
- Cardoso S.J., Nabout J.C., Farjalla V.F. et al. 2017. Environmental factors driving phytoplankton taxonomic and functional diversity in Amazonian floodplain lakes // *Hydrobiologia*. V. 802. P. 115. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3244-x>
- Chen Y., Qin B., Teubner K., Dokulil M.T. 2003. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis* domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China // *J. Plankton Research*. V. 25. № 1. P. 445.
- Chu Z., Jin X., Iwami N., Inamori Y. 2007. The effect of temperature on growth characteristics and competitions of *Microcystis aeruginosa* and *Oscillatoria mougeotii* in a shallow, eutrophic lake simulator system // *Hydrobiologia*. V. 581. P. 217. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0506-4>
- Claesson A. 1978. Research on recovery of polluted lakes. Algal growth potential and the availability of limiting nutrients // *Acta University Uppsala*. № 461. P. 1.
- Gao N., Ma Y., Zhao M. et al. 2020. Quantile analysis of long-term trends of near-surface chlorophyll-a in the Pearl River Plume // *Water*. V. 12. P. 1662. <https://doi.org/10.3390/w12061662>
- Jeppesen E., Sondergaard M., Jensen J.P. et al. 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies // *Freshwater Biol.* V. 50. № 9. P. 1747. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x>
- Kangur K., Milius A., Mols T. et al. 2002. Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade // *Aquatic Ecosystem Health & Management*. V. 5. № 3. P. 363. <https://doi.org/10.1080/14634980290001913>
- Lamont T., Barlow R.G., Brewin R.J.W. 2019. Long-term trends in phytoplankton chlorophyll-a and size structure in the Benguela upwelling system // *JGR Oceans*. V. 124. № 2. P. 1170. <https://doi.org/10.1029/2018JC014334>
- Özkan K., Jeppesen E., Davidson T.A. et al. 2016. Long-term trends and temporal synchrony in plankton richness, diversity and biomass driven by re-oligotrophication and climate across 17 Danish Lakes // *Water*. V. 8. № 10. P. 427. <https://doi.org/10.3390/w8100427>
- Pace M.L., Cole J.J. 2002. Synchronous variation of dissolved organic carbon and color in lakes // *Limnol., Oceanogr.* V. 47. № 2. P. 333.
- Rivers of Europe. 2021. 2nd Edition. Amsterdam: Elsevier.
- Reynolds C.S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Reynolds C.S. 2012. Environmental requirements and habitat preferences of phytoplankton: chance and certainty in species selection // *Botanica Marina*. V. 55. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1515/bot.2011.121>
- Ruggiu D., Morabito G., Panzani P., Puggnetti A. 1998. Trends and relations among basic phytoplankton characteristics

- in the course of the long-term oligotrophication of Lake Maggiore (Italy) // *Hydrobiologia*. V. 369/370. P. 243.
- Sakamoto M.* 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // *Arch. Hydrobiol.* V. 62. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095757>
- SCOR-UNESCO Working Group № 17. 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Mono-graphs on Oceanographic Methodology*. Montreux: UNESCO. P. 9.
- Seip K.L., Jeppesen E., Jensen J.P., Faafeng B.* 2000. Is trophic state or regional location the strongest determinant for Chl-*a*/TP relationships in lakes? // *Aquat. Sci.* V. 62. P. 195. <https://doi.org/10.1007/PL00001331>
- Torremorell A.M., Dieguez C., Queimalinos C. et al.* 2018. Phytoplankton limitation in Patagonian and Pampean shallow lakes: effect of phosphorus and light // *Hydrobiologia*. V. 816. P. 91. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3181-8>
- Winder M., Hunter D.A.* 2008. Temporal organization of phytoplankton communities linked to physical forcing // *Oecologia*. V. 156. P. 179. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-0964-7>
- Yang Y., Pettersson K., Padisák J.* 2016. Repetitive baselines of phytoplankton succession in an unstably stratified temperate lake (Lake Erken, Sweden): a long-term analysis // *Hydrobiologia*. V. 764. Is 1. P. 211. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2314-1>

## Abiotic Factors and Their Role in the Development of Phytoplankton in Reservoirs of the Middle Volga

N. M. Mineeva<sup>1</sup>, \*, S. A. Poddubny<sup>1</sup>, I. E. Stepanova<sup>1</sup>, and A. I. Tsvetkov<sup>1</sup>

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

\*e-mail: mineeva@ibiw.ru

According to field observations during the summer 2015–2020, the interannual and long-term variability of abiotic characteristics and chlorophyll content in the reservoirs of the Middle Volga is considered. An increase in water transparency from  $1.2 \pm 0.1$  m in the Gorky reservoir to  $1.5 \pm 0.1$  m in the Kuibyshev reservoir, increase in electrical conductivity from  $206 \pm 2$  to  $315 \pm 7$   $\mu\text{S}/\text{cm}$  and decrease in water color from  $53 \pm 1$  to  $38 \pm 1$  deg was revealed reflecting the zonal features of the Volga cascade. The water temperature depends on local weather conditions. The  $P_{\text{tot}}$  concentration increases from  $68 \pm 3$   $\mu\text{g}/\text{L}$  in the Gorky reservoir to  $145 \pm 7$   $\mu\text{g}/\text{L}$  in the Kuibyshev reservoir, the  $N_{\text{tot}}$  concentration ( $1.08 \pm 0.05$ – $1.14 \pm 0.06$  mg/L) changes insignificantly. Chl *a* content is characterized by a wide range of values and their interannual variability, while retaining the features of the spatial distribution over the water area of individual water bodies and on the scale of the entire cascade. It averages  $10.9 \pm 0.7$ ,  $26.7 \pm 3.9$ , and  $9.2 \pm 1.0$   $\mu\text{g}/\text{L}$  in the Gorky, Cheboksary, and Kuibyshev reservoirs respectively. The trophic state of the Gorky and Kuibyshev reservoirs in different years varies from mesotrophic to moderately eutrophic and eutrophic, the Cheboksary reservoir is characterized as eutrophic throughout the six-year period. The low correlation coefficients between Chl *a* content and abiotic parameters indicate a complex and multicomponent influence of external conditions on the development of phytoplankton.

*Keywords:* chlorophyll, phytoplankton, hydrological and hydrochemical factors, reservoirs of the Middle Volga

УДК 582.26:581.4

## НОВЫЕ ДАННЫЕ К МОРФОЛОГИИ, ТАКСОНОМИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ МЕЛКОКЛЕТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *Stephanodiscus* В ТЕЛЕЦКОМ ОЗЕРЕ И ВОДОЕМАХ ЕГО БАССЕЙНА (АЛТАЙ, РОССИЯ)<sup>1</sup>

© 2022 г. С. И. Генкал<sup>a</sup>, \*, Е. Ю. Митрофанова<sup>b</sup><sup>a</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия<sup>b</sup>Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук, Барнаул, Россия

\*e-mail: genkal@ibiw.ru

\*\*e-mail: emit@iwep.ru

Поступила в редакцию 29.09.2021 г.

После доработки 16.06.2022 г.

Принята к публикации 28.06.2022 г.

Изучение центрических диатомовых водорослей в Телецком озере и водоемах его бассейна с помощью сканирующей электронной микроскопии по материалам 1989–2020 гг. выявило три мелкоразмерных вида рода *Stephanodiscus* (*S. binatus*, *S. makarovae* и *S. minutulus*), два из которых (*S. makarovae* и *S. binatus*) оказались новыми для изучаемой территории. Исследованы морфологические особенности этих видов, некоторые из которых отличаются от литературных данных по ряду количественных (диаметр створки, частота расположения краевых выростов) и качественных (расположение шипов) признаков. Распространение изученных видов по озеру весьма различно. *S. binatus* встречается в мелководных и глубоких водах южной (у устья р. Чулышман) и северных широт Телецкого озера, а *S. minutulus* приурочен преимущественно к северной части водоема. *S. makarovae* в озере вообще не встречается, хотя все три вида были зарегистрированы в фитопланктоне оз. Джулукуль, расположенного в истоке р. Чулышман, главного притока Телецкого озера. Они обнаружены в фитопланктоне верхней, средней и нижней части оз. Джулукуль. Кроме того, *S. binatus* и *S. minutulus* встречаются в истоке р. Чулышман, а *S. makarovae* там не отмечена.

**Ключевые слова:** Телецкое озеро, Bacillariophyta, *Stephanodiscus binatus*, *S. makarovae* и *S. minutulus*, морфология, электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0320965222060043

## New data on the Morphology, Taxonomy and Distribution of Small-Celled Species of the Genus *Stephanodiscus* in Lake Teletskoye and the Water Bodies of Its Basin (Altai, Russia)<sup>1</sup>

S. I. Genkal<sup>a</sup>, \* and E. Yu. Mitrofanova<sup>b</sup>, \*\*<sup>a</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia<sup>b</sup>Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Barnaul, Russia

\*e-mail: genkal@ibiw.ru

\*\*e-mail: emit@iwep.ru

Received September 29, 2021, revised June 16, 2022, accepted June 28, 2022

<sup>1</sup> Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

As a result of this scanning electron microscopy study of centric diatoms, collected from Lake Teletskoye and water bodies of its catchment basin in 1989–2020, three small celled species of the genus *Stephanodiscus* (*S. binatus*, *S. makarovae* and *S. minutulus*), including two (*S. makarovae* and *S. binatus*) new for the study area, have been recorded. The morphological analysis of these species has shown that some of them differ in a number of quantitative (valve diameter, frequency of marginal fultoportulae) and qualitative (arrangement of spines) characteristics from the literature data. The distribution of the studied species throughout the lake is quite different. *S. binatus* is met in the shallow and deep waters in the south (near Chulyshman River mouth) and north latitudinal parts of Lake Teletskoye, while *S. minutulus* is confined mainly to the northern part of the waterbody. *S. makarovae* is not found in the lake at all, though all the three species have been recorded in the phytoplankton of Lake Dzhulukul, located at the head of the Chulyshman River, the main tributary of Lake Teletskoye. They are revealed either in the phytoplankton of the upper, middle or lower parts of Lake Dzhulukul. Besides, *S. binatus* and *S. minutulus* are found in the source of the Chulyshman River, while *S. makarovae* is not recorded there.

*Keywords:* Lake Teletskoye, Bacillariophyta, *Stephanodiscus binatus*, *S. makarovae* and *S. minutulus*, morphology, electron microscopy

УДК 574.583/582.26

## ЦЕНТРИЧЕСКИЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (Bacillariophyta, Coscinodiscaceae) ПЛАНКТОНА ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2022 г. С. И. Генкал<sup>а, \*</sup>, А. Г. Охапкин<sup>б</sup>, Е. Л. Воденеева<sup>б, с</sup><sup>а</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия<sup>б</sup>Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,  
Институт биологии и биомедицины, Нижний Новгород, Россия<sup>с</sup>Нижегородский филиал “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии”,  
Нижний Новгород, Россия

\*e-mail: genkal@ibiw.ru

Поступила в редакцию 14.04.2022 г.

После доработки 07.06.2022 г.

Принята к публикации 15.06.2022 г.

В ходе изучения современных материалов (2013–2020 гг.) по фитопланктону Чебоксарского водохранилища с помощью сканирующей электронной микроскопии было выявлено всего 29 видов и разновидностей центрических диатомовых водорослей из 28 родов: *Actinocyclus* – 1, *Aulacoseira* – 5, *Conticribra* – 1, *Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 6, *Discostella* – 1, *Melosira* – 1, *Skeletonema* – 1, *Stephanodiscus* – 8, *Thalassiosira* – 3. Зафиксированы три вида новых для альгофлоры водохранилища: *Aulacoseira pusilla*, *Cyclotella cryptica* и *Stephanodiscus lacustris*. Уточнено систематическое положение ряда таксонов из родов *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus* и *Thalassiosira* и на основе проведенной ревизии представлен скорректированный видовой состав Coscinodiscaceae – 35 таксонов. Охарактеризованы роль центрических диатомовых водорослей в фитопланктоне водохранилища и тенденции изменений состава и обилия этой группы за период 1970–2020 гг. в условиях потепления климата и усиления инвазионных процессов.

**Ключевые слова:** Чебоксарское водохранилище, фитопланктон, диатомовые водоросли, Coscinodiscaceae, электронная микроскопия, состав, численность, биомасса, многолетний ряд наблюдений

DOI: 10.31857/S0320965222060031

### ВВЕДЕНИЕ

Чебоксарское водохранилище образовано в декабре 1980 г. Диатомовые водоросли относили к доминирующей группе фитопланктона водоема и его основных притоков в период его заполнения (25–62% численности и 49–89% биомассы водорослей), что наблюдали и в незарегулированной Волге (Кузьмин, Охапкин, 1975; Юлова, 1982; Охапкин, 1984). Среди доминантов отмечены представители Coscinodiscaceae из родов *Cyclotella*, *Melosira*, *Skeletonema*, *Stephanodiscus* (Охапкин, Генкал, 1989). Обобщенные данные по водорослям, в том числе центрическим диатомовым, по трассе строящегося Чебоксарского водохранилища приведены Г.В. Кузьминым (1978) – 51 таксон видового и внутривидового ранга (*Melosira* – 18, *Cyclotella* – 14, *Stephanodiscus* – 14, *Coscinodiscus* – 2, *Thalassiosira* – 3). По результатам изучения фитопланктона на 16 станциях основной акватории водохранилища и системы его боковой приточ-

ности (1985 год: май, июль, октябрь) выявлено 25 таксонов Coscinodiscaceae (*Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 3, *Melosira* – 7, *Skeletonema* – 2, *Stephanodiscus* – 9, *Thalassiosira* – 3), в том числе девять новых для флоры водоема (Охапкин, Генкал, 1989).

В первом атласе по Bacillariophyta планктона р. Волги (материалы 1970–1989 гг.) для водохранилища опубликованы краткие диагнозы и электронные иллюстрации 31 вида и разновидности из 8 родов: *Actinocyclus* – 2, *Aulacosira* – 4, *Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 5, *Melosira* – 1, *Skeletonema* – 2, *Stephanodiscus* – 11, *Thalassiosira* – 4 (Генкал, 1992). Позднее, на основе изучения материалов 1981–1990 гг., выявлено 35 видов, подвидов, разновидностей и форм из 8 родов: *Attheya* – 1, *Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 5, *Melosira* – 13, *Rhizosolenia* – 1, *Skeletonema* – 2, *Stephanodiscus* – 9, *Thalassiosira* – 3 (Охапкин, 1994). В 2000 г. для каскада волжских водохранилищ по литератур-



ным данным и результатам собственных исследований (1953–1999 гг.) приведен перечень водорослей, в том числе и диатомовых (Bacillariophyta, Coscinodiscaceae), в котором для Чебоксарского водохранилища указаны 37 видов и разновидностей (*Acanthoceras* – 1, *Actinocyclus* – 1, *Aulacoseira* – 5, *Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 8, *Melosira* – 1, *Rhizosolenia* – 1, *Skeletonema* – 2, *Stephanodiscus* – 10, *Thalassiosira* – 7 (Корнева, Генкал, 2000). Почти аналогичный список опубликован и в последней обобщающей работе по волжским водохранилищам на основе оригинальных и литературных данных и современной таксономии (1976–2005 гг.) – 38 таксонов видового и внутривидового ранга: *Acanthoceras* – 1, *Actinocyclus* – 1, *Aulacoseira* – 6, *Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 8, *Melosira* – 1, *Rhizosolenia* – 1, *Skeletonema* – 2, *Stephanodiscus* – 11, *Thalassiosira* – 6 (Корнева, 2015). Количественные показатели фитопланктона водоема и диатомовых в его составе обсуждаются в целом ряде работ (Охапкин, 1994); Корнева, 2015), при этом Coscinodiscaceae по-прежнему доминируют в его альгоценозах.

Цель работы – на основе данных многолетних исследований первых десятилетий XXI в. охарактеризовать современный состав, показатели обилия центрических диатомовых водорослей, оценить динамику и роль этой группы в формировании планктонных фитоценозов водохранилища и выявить тенденции их изменений за пятидесятилетний период.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили пробы фитопланктона, собранные в 2000–2020 гг. на 87 станциях Чебоксарского водохранилища и устьевых участках его крупных притоков (Ока, Узола, Кудьма, Сура, Ветлуга, Керженец и др.), из них в верхнем речном районе (до г. Нижнего Новгорода) – 22 станции, среднем речном (до устья р. Сура) – 37, озерном – 28. Отбор проб из фотического слоя воды, их качественный и количественный анализ проводили стандартными методами (Методика..., 1975) в местах нереста и нагула рыб при осуществлении рыбохозяйственного мониторинга (Государственное задание Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии). Материалы 2013–2020 гг. изучены с применением сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) JSM-6510LV. Освобождение створок диатомей от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Для характеристики тенденций изменения количественных показателей альгоценозов привлечены данные предыдущих исследований (1969–1990 гг. (Охапкин, 1994)). Проведен стандартный статистический анализ полученных данных.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованном материале обнаружено 29 видов и разновидностей центрических диатомовых водорослей, в том числе новые для альгофлоры Чебоксарского водохранилища. Ниже приведены их краткие диагнозы и оригинальные иллюстрации.

*Actinocyclus normanii* (Gregory ex Greville) Hustedt (рис. 1а). Створки диаметром 13–16.6 мкм, высотой 9.3–11.5 мкм, рядов ареол 16–20 в 10 мкм, ареол в ряду 18–22 в 10 мкм.

*Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen (рис. 1б). Створки диаметром 13–28.7 мкм, ареол в ряду 10–14 в 10 мкм.

*A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen (рис. 1в). Створки диаметром 8.2–30.5 мкм, высотой 11.4–43.3 мкм, рядов ареол 4–14 в 10 мкм, ареол в ряду 4–14 в 10 мкм.

*A. islandica* (O. Müller) Simonsen (рис. 1г). Створки диаметром 9.2–21.2 мкм, высотой 8.7–12.5 мкм, рядов ареол 12–16 в 10 мкм, ареол в ряду 10–20 в 10 мкм.

\**A. pusilla* (F. Meister) Tuji et Houki (рис. 1д). Створки диаметром 5.2–6.9 мкм, высотой 2.4–5.2 мкм, рядов ареол 25–30 в 10 мкм, ареол в ряду 30–40 в 10 мкм.

*A. subarctica* (O. Müller) Haworth (рис. 1е). Створки диаметром 6–6.6 мкм, высотой 6.8–11.3 мкм, рядов ареол 20 в 10 мкм, ареол в ряду 20–25 в 10 мкм.

*Conticribra weissflogii* (Grunow) K. Stachura-Suchoples et D.M. Williams (рис. 1ж). Створка диаметром 15.6 мкм, краевых выростов 14 в 10 мкм.

*Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round (рис. 1з, 1и). Створки диаметром 9.7–10 мкм, штрихов 10–14 в 10 мкм.

*C. invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson (рис. 1к, 1л). Створки диаметром 8.3–12 мкм, штрихов 15–20 в 10 мкм.

*Cyclotella atomus* Hustedt var. *atomus* (рис. 1м). Створки диаметром 5.0–6.4 мкм, штрихов 12–15 в 10 мкм.

*C. atomus* var. *gracilis* Genkal et Kiss (рис. 1н). Створки диаметром 5.0–6.4 мкм, штрихов 16–20 в 10 мкм.

\**C. cryptica* Reimann, Lewin et Guillard (рис. 1о). Створка диаметром 5.9 мкм, штрихов 8 в 10 мкм.

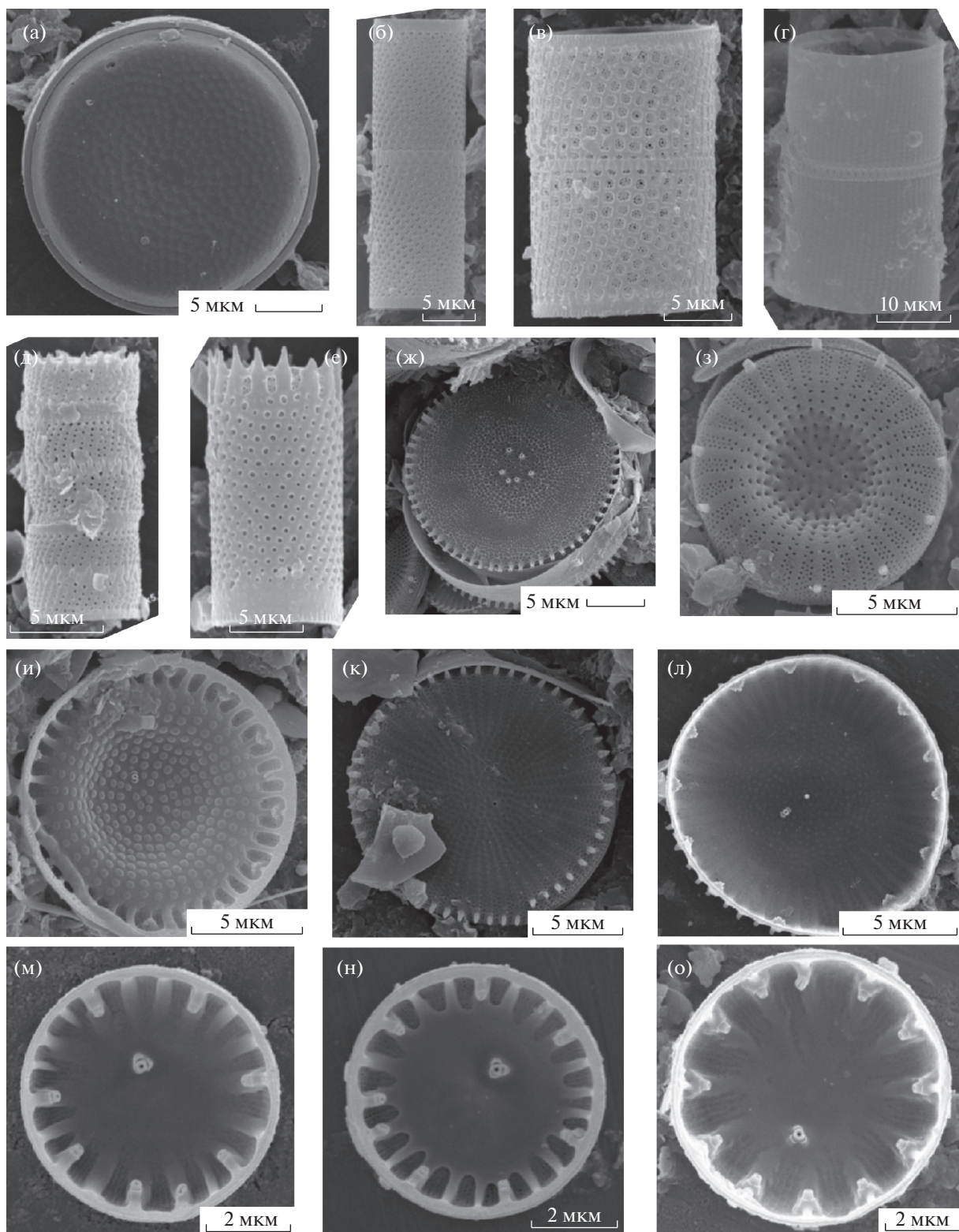
*C. distinguenda* Hustedt (рис. 2а). Створки диаметром 11.6–18.7 мкм, штрихов 10–18 в 10 мкм.

*C. meduanae* Germain emend. Genkal (рис. 2б, 2в). Створки диаметром 6.6–7.7 мкм, штрихов 10–12 в 10 мкм.

*C. meneghiniana* Kützing (рис. 2г, 2д). Створки диаметром 8.3–23.4 мкм, штрихов 8–9 в 10 мкм.

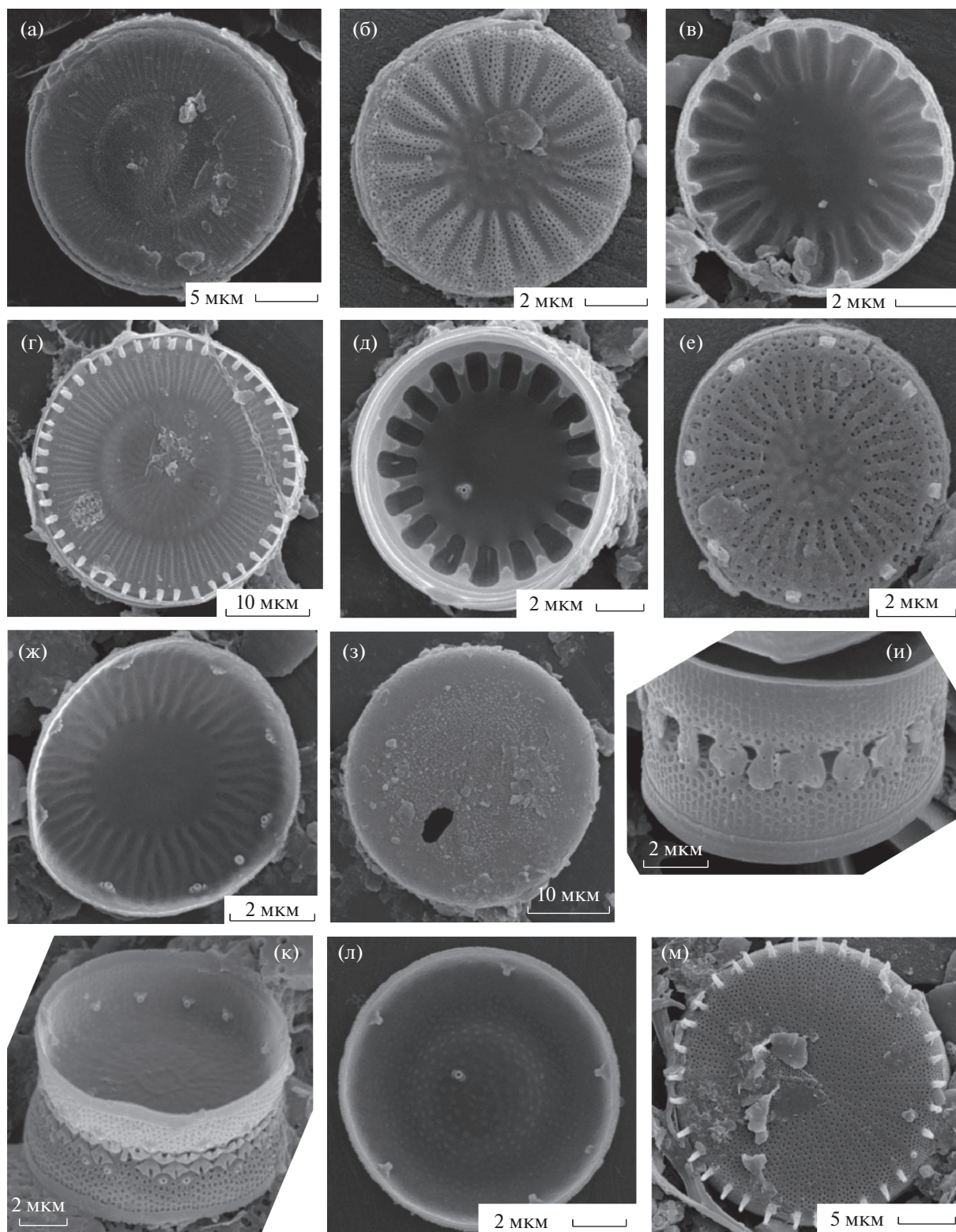
*Discostella pseudostelligera* (Hustedt) Houk et Klee (рис. 2е, 2ж). Створки диаметром 3.6–6.8 мкм, штрихов 25–35 в 10 мкм.

*Melosira varians* Agardh (рис. 2з). Створки диаметром 11.8–27 мкм, высотой 11–14.3 мкм.



**Рис. 1.** Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а – *Actinocyclus normanii*, б – *Aulacoseira ambigua*, в – *A. granulata*, г – *A. islandica*, д – *A. pusilla*, е – *A. subarctica*, ж – *Conticribra weissflogii*, з, и – *Cyclostephanos dubius*, к, л – *C. invisitatus*, м – *Cyclotella atomus* var. *atomus*, н – *C. atomus* var. *gracilis*, о – *C. cryptic*. а–з, к – наружная поверхность створок; и, л–о – внутренняя.





**Рис. 2.** Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а – *Cyclotella distinguenda*, б, в – *C. meduanae*, г, д – *C. meneghiniana*, е, ж – *Discostella pseudostelligera*, з – *Melosira varians*, и – *Skeletonema subsalsum*, к – *Stephanodiscus binderanus*, л – *S. delicatus*, м – *S. hantzschii*. а, б, г, е, з, и, м – наружная поверхность створок; в, д, ж, к, л – внутренняя.

*Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge (рис. 2и). Створки диаметром 4.8–9.5 мкм, высотой 1.5–1.7 мкм.

*Stephanodiscus binderanus* (Kützing) Krieger (рис. 2к). Створки диаметром 4.8–9.5 мкм, высотой штрихов 15 в 10 мкм.

*S. delicatus* Genkal (рис. 2л). Створки диаметром 8.8–9 мкм, штрихов 15 в 10 мкм.

*S. hantzschii* Grunow (рис. 2м, 3а). Створки диаметром 9.7–20 мкм, штрихов 6–9 в 10 мкм.

\**S. lacustris* Klee et Houk (рис. 3б). Створки диаметром 4.2–7.2 мкм, штрихов 17–25 в 10 мкм.

*S. makarovae* Genkal (рис. 3в). Створки диаметром 6.4–7.7 мкм, штрихов 20–25 в 10 мкм.

*S. minutulus* (Kützing) Cleve et Möller (рис. 3г, 3д). Створки диаметром 7.1–8.9 мкм, штрихов 12–16 в 10 мкм.

*S. neoastraea* Håkansson et Nickell emend. Casper, Scheffler et Augsten (рис. 3е, 3ж). Створки диаметром 12.7–28.5 мкм, штрихов 8–10 в 10 мкм.

*S. triporus* Genkal et Kuzmin emend. Genkal, K.T. Kiss et Ács (рис. 3з). Створки диаметром 5.0–8.3 мкм, штрихов 15–20 в 10 мкм.

*Thalassiosira faurii* (Gasse) Hasle emend. Genkal (рис. 3и). Створки диаметром 17.7–19.3 мкм, краевых выростов 12–14 в 10 мкм.

*T. lacustris* (Grunow) Hasle (рис. 3к, 3л). Створки диаметром 18.7–33.6 мкм, краевых выростов 6–8 в 10 мкм.

*T. pseudonana* Hasle et Heimdal (рис. 3м). Створки диаметром 4.1–5.6 мкм, на створке 9–11 краевых выростов.

В последнем опубликованном списке приводится 38 видов, разновидностей и форм центрических диатомовых водорослей (Корнева, 2015), в настоящем исследовании. Обнаружено отсутствие следующих таксонов: *Acanthoceras zachariasii* (Brun) Simonsen, *Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen, *A. muzzanensis* (Meister) Krammer, *Cyclotella bodanica* Eulenstein ex Grunow, *C. planctonica* Brunthaler, *C. radiosa* (Grunow) Lemmerman, *Rhizosolenia longiseta* Zacharias, *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle, *Stephanodiscus invisitatus* f. *hakanssoniae* Genkal et Kiss, *S. triporus* var. *volgensis* Genkal, *S. cf. skabitshevskiyi* Popovskaya, *Thalassiosira incerta* Makarova.

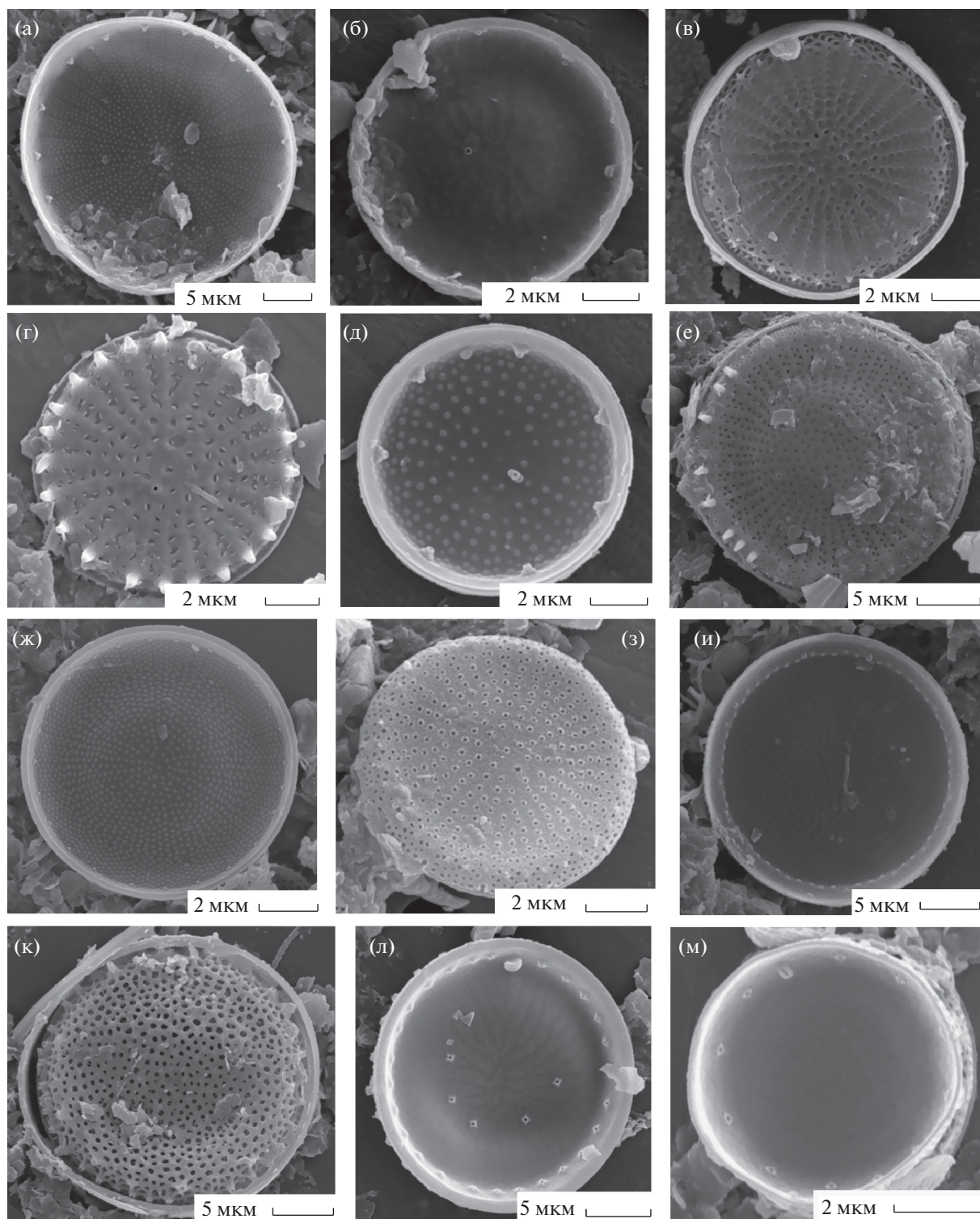
*Acanthoceras zachariasii* и *Rhizosolenia longiseta* имеют нежную структуру панциря, и возможно, что по этой причине, после подготовки водорослей к электронной микроскопии в процессе изучения препаратов в СЭМ, их фиксация не удалась, кроме того они не отмечены при количественной обработке проб. *Aulacoseira distans* относится к ископаемым видам (Houk et al., 2017), в водоемах и водотоках России по данным электронной микроскопии не зафиксирована (Генкал и др., 2020). Идентифицированная в р. Волга с помощью световой микроскопии *A. distans* по результатам электронно-микроскопического изучения, по нашему мнению, относится к другому сходному низкопанцирному виду – *A. subarctica*.

Ряд видов Coscinodiscaceae сведен в синонимику: *Aulacoseira muzzanensis* к *A. granulata* (Genkal, Trifonova, 2020), *Cyclotella planctonica* к *C. schroeteri* (Schröter) Lemmermann (Houk et al., 2017), которая по данным электронной микроскопии не выявлена в водных объектах России (Генкал и др., 2020), *C. radiosa* – к *Handmannia comta* (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich (Генкал и др., 2020), *Stephanodiscus triporus* var. *volgensis* – к типовой разновидности (Kiss et al., 2013; Генкал и др., 2020), а *S. cf. skabitshevskiyi* – к *Cyclostephanos dubius* (Генкал и др., 2020). *Cyclotella bodanica* переведена в другой род *Handmannia* – *H. bodanica* (Eulenstein ex Grunow) Kociolek et Khursevich (Khursevich, Kociolek, 2012; Генкал и др., 2020). По современным представлениям, у *Stephanodiscus invisitatus* рядность штрихов варьирует от двухрядных до трехрядных (Генкал и др., 2020), поэтому форму с трехрядными штрихами (*S. invisitatus* f. *hakanssoniae* Genkal et Kiss) не учитывали в качестве самостоятельной таксономической единицы.

Для трассы строящегося Чебоксарского водохранилища указаны два сходных по морфологии вида *Cyclotella stelligera* и *C. pseudostelligera* и в качестве одного из типичных представителей планктона р. Волга опубликована трансмиссионная электронная микрофотография последнего (Кузьмин, 1978, рис. 41: 12). Позднее для р. Волга был приведен только один вид *C. stelligera*, а *C. pseudostelligera* указан как синоним первого, а на ТЭМ и СЭМ иллюстрациях показан последний (Генкал, 1992: табл. XVII, 3–6; XVIII, XIX; XX, 1–5). Вероятно, именно по этой причине в последующих публикациях (Генкал и др., 2020) в списке по водохранилищу приводится *C. stelligera*. Отсутствие в них иллюстраций этого вида и его находок при изучении нашего многолетнего материала из разных участков водоема требует подтверждения присутствия *C. stelligera*. В работе (Корнева, 2015) также приводится *Thalassiosira weissflogii* (Grunow) Fryxell et Hasle, которая переведена в род *Conticribra* – *C. weissflogii* (Grunow) K. Stachura-Suchoples et D.M. Williams (Генкал и др., 2020).

Ниже приводится список Coscinodiscaceae фитопланктона Чебоксарского водохранилища с учетом результатов нашего изучения и новых данных по их таксономии: *Actinocyclus normanii*, *Acanthoceras zachariasii*, *Aulacoseira ambigua*, *A. granulata*, *A. islandica*, *A. pusilla*, *A. subarctica*, *Conticribra weissflogii*, *Cyclostephanos dubius*, *C. invisitatus*, *Cyclotella atomus* var. *atomus*, *C. atomus* var. *gracilis*, *C. cryptica*, *C. distinguishenda*, *C. meduanae*, *C. meneghiniana*, *Discostella pseudostelligera*, *Handmannia bodanica*, *H. comta*, *M. varians*, *Rhizosolenia longiseta*, *Skeletonema potamos*, *S. subsalsum*, *Stephanodiscus binderanus*, *S. delicatus*, *S. hantzschii*, *S. lacustris*, *S. makarovae*, *S. minutulus*, *S. neoastraea*, *S. volgensis* Genkal et Korneva, *Thalassiosira faurii*, *T. incerta*, *T. lacustris*, *T. pseudonana* (Kobayasi et al., 1985; Theriot et al., 1987a, 1987b; Kiss, 1988; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Casper et al. 1992; Håkansson, 2002; Houk, Klee, 2004; Stachura-





**Рис. 3.** Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а – *Stephanodiscus hantzschii*, б – *S. lacustris*, в – *S. makarovae*, г, д – *S. minutulus*, е, ж – *S. neoastraeae*, з – *S. triporus*, и – *Thalassiosira faurii*, к, л – *T. lacustris*, м – *T. pseudonana*. а, б, д, ж, и, л, м – внутренняя поверхность створок; в, г, е, з, к – наружная.

Suchoples, Williams, 2009; Houk et al, 2010, 2014, 2017; Kiss et al., 2012; Генкал и др., 2020).

В современный период диатомовые водоросли (в основном центрические) по-прежнему относятся к доминирующей группе водорослей в планктон-

**Таблица 1.** Доля (%) диатомовых водорослей и *Centrophyceae* в численности ( $N$ ) и биомассе ( $B$ ) летнего фитопланктона в разных районах водохранилища до и после аномально жаркого 2010 г.

Показатели обилия	ВР		Р		О		УО		УКУ	УС	УК	УВ
	I	II	I	II	I	II	I	II	II	II	II	II
$N_{\text{диат}}/N_{\text{общ}}$	17.3	2.9	9.9	18.2	22.9	3.4	29.8	45.9	11.4	13.5	23.7	6.9
$N_{\text{центр}}/N_{\text{общ}}$	12.4	1.7	9.3	17.3	15.0	2.0	29.3	45.4	10.8	13.1	21.1	6.3
$N_{\text{центр}}/N_{\text{диат}}$	71.4	59.0	94.4	95.1	65.8	58.7	98.1	98.9	94.3	97.4	92.0	91.4
$B_{\text{диат}}/B_{\text{общ}}$	60.4	33.7	71.8	80.2	62.3	40.1	80.1	85.8	72.8	32.2	93.3	72.2
$B_{\text{центр}}/B_{\text{общ}}$	39.6	26.0	66.1	78.0	33.8	26.6	78.9	84.4	69.1	31.5	92.0	70.7
$B_{\text{центр}}/B_{\text{диат}}$	65.5	77.1	92.1	97.3	54.2	66.2	98.5	98.3	94.9	97.8	98.6	97.9

Примечание. Районы водохранилища: ВР – верхний речной; Р – речной; О – озерный; УО – устье р. Ока; УКУ – устье р. Кудьма; УС – устье р. Сура; УК – устье р. Керженец; УВ – устье р. Ветлуга. I – 2000–2010 гг.; II – 2011–2020 гг. Подстрочные сокращения: диат. – диатомовые водоросли, центр. – центрические. Даны средние значения за исследованные периоды.

ных альгоценозах водохранилища (табл. 1). После аномально жаркого 2010 г. продуктивность фитопланктона и диатомовых водорослей в его составе по сравнению с первым десятилетием XXI в. сильно выросла. Так, общие показатели биомассы в озерном районе водохранилища возросли в пять раз, в верхнем речном – в девять, тогда как показатели численности в каждом из этих районов водоема увеличились в >25 раз. Биомасса диатомовых водорослей, в том числе и центрических, также выросла, но менее заметно (в 5–6 раз в озерном и 3–4 раза в верхнем речном). Меньшие изменения общих показателей численности (рост в 1.8 раз) и биомассы (в 2 раза) фитопланктона отмечены в районе от устья р. Ока до устья р. Сура, где обилие диатомовых также увеличилось в 2–3 раза. Резкий рост общей численности фитопланктона на фоне менее значительных изменений обилия диатомей в летнем фитопланктоне водоема, по-видимому, – следствие усиления процессов “цветения” воды в Горьковском водохранилище и в озерном районе Чебоксарского. При активизации роста альгоценозов планктона после аномально жаркого 2010 г. роль диатомей, и среди них центрических, в летних сообществах в общей численности заметно снизилась в верхнем речном (в 6.0–7.3 раза) и общей биомассе в 1.5–1.8 раз) и озерном районах (в 6.7–7.5 и 1.3–1.6 раз соответственно) водоема. При этом, центрические диатомей уменьшили относительное обилие и в общих его показателях для всего фитопланктона, и для таксоценоза *Vacillariophyta*.

В речном отделе диатомовые, в том числе и центрические водоросли, до 2010 г. достигали 9–10% численности и 66–72% биомассы фитопланктона, в следующем десятилетии относительная их численность возросла почти в 2 раза, относительная биомасса существенно (увеличение лишь в 1.1–1.2 раза) не изменилась. При этом средний ценооточеский объем клетки диатомовых, судя по отношению биомассы к их численности, в 1.43 раза стал меньше, чем в первую половину периода наблюдений. Роль центрических

водорослей в формировании численности таксоценоза диатомовых водорослей в зоне воздействия вод Горьковского водохранилища (до устья р. Ока) снизилась на ~10% во второй половине периода наблюдений (с 71 до 59%), однако их относительная биомасса выросла с 66 до 77%. В речном районе доля этой группы в общей биомассе фитопланктона достигала максимальных значений для водоема (78% во второй половине ряда наблюдений). Их роль в организации таксоценоза диатомей оставалась максимальной в зоне воздействия окских вод (92–97%) и несколько ниже в районах до устья р. Ока (66–77%) и в озерном (54–66%). Таким образом, в этих районах примерно треть численности и треть биомассы диатомовых водорослей образовано пеннатными формами (*Asterionella*, *Diatoma*, *Synedra* и др.) Максимальные численность этой группы (473.0 и 439.0 млн кл./л в верхнем речном и озерном районах соответственно) и биомасса (30.0–31.0 г/м<sup>3</sup>) отмечали в речном и озерном участках, их значения свойственны эвтрофно-гипертрофным водным объектам.

По сравнению с периодом до создания водохранилища (1969–1980 гг.), на участке до устья р. Ока интегральная биомасса фитопланктона после 2010 г. выросла в 1.5 раза, доля диатомовых в ее составе незначительно снизилась (табл. 2). Уровень развития планктонных альгоценозов от устья р. Ока до впадения р. Сура в современный период лишь в 1.2 раза ниже, чем в 1969–1980 гг., когда этот участок р. Волги подвергался самому мощному влиянию загрязнения и эвтрофирования. Роль диатомовых (в основном центрических) в этом районе за пятьдесят лет наблюдений не изменилась, оставаясь максимально высокой (80–83%) из всех охарактеризованных временных интервалов в результате следствием воздействия окских вод на этот район р. Волги. Более существенные изменения общей продуктивности фитопланктона и относительной биомассы *Vacillariophyta* отмечены ниже устья р. Сура (озерный район), где интегральные показатели вегетации

**Таблица 2.** Средняя биомасса (г/м<sup>3</sup>), летнего фитопланктона (над чертой) и доля (%) диатомовых водорослей в ней (под чертой) за разные периоды наблюдений

Период наблюдений, гг.	Плотина Горьковской ГЭС – устье р. Ока	Устье р. Ока – устье р. Сура	Устье р. Сура – Чебоксары
1969–1980	<u>2.81</u>	<u>9.35</u>	<u>11.35</u>
	40	83	88
1981–1990	<u>2.04</u>	<u>6.55</u>	<u>2.72</u>
	36	76	58
2000–2010	<u>0.48</u>	<u>3.86</u>	<u>0.77</u>
	60	72	62
2011–2020	<u>4.15</u>	<u>7.82</u>	<u>3.69</u>
	34	80	40

летних фитоценозов и доля диатомей в них, по сравнению с незарегулированным состоянием, снизились в 3.1 и 2.2 раза соответственно. После периода резкой депрессии биомассы планктонных водорослей, вследствие перестройки структуры сообществ на лимнофильные, здесь во вторую декаду XXI в. вновь отмечается подъем вегетации фитопланктона, но в летних ценозах диатомовые уже уступают преимущество другим группам водорослей, в основном, цианопрокариотам.

В устьевом районе р. Ока динамика развития фитопланктона и, в частности, диатомовых водорослей, в XXI в. более стабильна, чем на основной акватории водохранилища (рис. 4). Количественные показатели альгоценозов здесь свойственны мезотрофно-эвтрофным водным объектам, а значение диатомовых, в том числе и центрических водорослей, в общих величинах обилия фитопланктона максимально из всех выделенных районов водоема. В альгоценозах планктона других притоков при определяющей роли центрических диатомовых водорослей (>90–99% обилия диатомей) их вклад в общие характеристики вегетации фитопланктона в разных реках колебался от 6.3 (р. Ветлуга) до 21.1% (р. Керженец) (по численности) и от 31.5% (р. Сура) до 92.0% (р. Керженец) (по биомассе) и был минимален в устье р. Сура. В р. Керженец их роль была более заметна, а в р. Сура – диатомовые и центрические (1/3 треть биомассы и 13.1–13.5% численности) уступали другим группам водорослей. Таким образом, летом наблюдали постепенное снижение значимости (вклада) диатомовых водорослей и в их составе центрических в структуре количественных показателей фитопланктона. Эти изменения менее заметны в верховьях водохранилища и более значимы в озерном расширении. Кроме того, отмечены низкие значения относительной численности диатомовых водорослей, включая и центрические, в устьях притоков. По-видимому, это связано с возрастом роли мелкоклеточных фракций (в основном, цианопрокариот), особенно в устье р. Ветлуга, или других групп (зеленых, динофитовых, эвгленовых) в р. Сура.

Постепенное измельчение клеток водорослей планктона в современный период существования водохранилища, особенно сильно выраженное в верхнем речном районе (в 3.2 раза) и озерном (в >5 раз), в том числе и диатомовых (в 1.43 раза в речном, 1.32 раза в озерном) по сравнению с первым десятилетием века, – еще один показатель мощных перестроек структуры фитопланктона водоема при росте его трофического статуса с мезотрофного уровня в 2000–2010 гг. до мезотрофно-эвтрофного и эвтрофного на современном этапе. Уменьшение размерных характеристик водорослей по многолетним данным (2001–2019 гг.) отмечено и в Волгоградском водохранилище (Шашуловская и др., 2021).

Среди доминирующих компонентов альгоценозов по-прежнему лидируют виды родов *Stephanodiscus*, *Aulacoseira*, *Melosira* и *Cyclotella*. Средние и максимальные значения их численности и биомассы после 2010 г. зарегистрированы в речном районе водохранилища от устья р. Ока до устья р. Сура. Например, биомасса *Aulacoseira granulata* в первые годы существования водоема достигала в летние пики ее развития 2.9–5.6 г/м<sup>3</sup>, а в современный период – до 11.1 г/м<sup>3</sup>. У *Aulacoseira ambigua* максимальные значения обилия в 1980-х гг. обычно были 0.4–0.6 г/м<sup>3</sup>, единично – до 5.8 г/м<sup>3</sup>, сейчас – до 18.1 г/м<sup>3</sup>. В то же время, биомасса *Aulacoseira subarctica* остается примерно на уровне 1980-х годов (до 0.3–0.4 г/м<sup>3</sup> реже более, до 0.45 г/м<sup>3</sup> в современный период). *Melosira varians* в летних альгоценозах водоема в первое десятилетие после зарегулирования стока (≤0.9 г/м<sup>3</sup>) не играла ведущей роли в летних фитоценозах. На современном этапе сукцессии фитопланктона она, по-видимому, усиливает свои позиции (≤3.1 г/м<sup>3</sup> в речном и ≤2.75 г/м<sup>3</sup> в озерном), иногда достигая массового развития (в устье р. Керженец – ≤32.6 г/м<sup>3</sup>). Максимальное обилие важнейшего компонента фитопланктона *Stephanodiscus hantzschii* в сравнительном аспекте изменилось незначительно (с 2.3–5.7 и до 4.0–5.4 г/м<sup>3</sup>), у *Cyclotella meneghiniana* выросло с 1.3–14.7 до 18.2 г/м<sup>3</sup>. Другие виды рода *Stephanodiscus* (*S. invisitatus*, *S. minutulus*,

*S. neoastraea* и др.) либо мало изменили уровень максимальной продуктивности, либо наблюдалась тенденция к его снижению.

Среди инвазивных видов в современный период наиболее заметен *Actinocyclus normanii* (до 2.31 г/м<sup>3</sup> верхнем речном участке, 1.1 г/м<sup>3</sup> в устье р. Ока, 0.87 г/м<sup>3</sup> в р. Кудьма и 0.49 г/м<sup>3</sup> в р. Сура). *Thalassiosira incerta* на основной акватории водоема встречалась с незначительной биомассой, развиваясь в р. Кудьме (до 2.69 г/м<sup>3</sup>) и р. Керженец (до 1.33 г/м<sup>3</sup>). *Skeletonema subsalsum* после периода подъема обилия в 1980-х гг. (7.4 г/м<sup>3</sup>) стабилизировала развитие на уровне 0.12–0.16 г/м<sup>3</sup> в верхнем речном и озерном районах водоема и до 0.10–0.19 г/м<sup>3</sup> в устьях его притоков. Кроме перечисленных планктонных видов, в системе боковой приточности левобережья отмечен солоноватоводный бентосный *Plagiotropis lepidoptera* (Gregory) Kuntze (Кулизин и др., 2021).

Таким образом, на фоне макроклиматических изменений в бассейне р. Волга во второй декаде XXI в. можно отметить мощную сукцессию в альгоценозах Чебоксарского водохранилища, заключающуюся в масштабных изменениях общей динамики фитопланктона и развития диатомовых водорослей (включая центрические). В доминирующем комплексе диатомей отмечено усиление позиций представителей рода *Aulacoseira*, *Melosira varians*, *Cyclotella meneghiniana*, стабилизация *Stephanodiscus hantzschii* и тенденция к снижению роли других видов этого рода. При этом изменялось соотношение показателей обилия и относительного участия диатомовых в структуре фитопланктона, развитие и укрепление позиций одних инвазивных видов (*Actinocyclus*, *Thalassiosira*), относительная стабилизация других (*Skeletonema*) и появление новых (*Plagiotropis* и др.).

**Выводы.** Современный состав Coscinodiscaceae Чебоксарского водохранилища включает 29 видов и разновидностей родов *Aulacoseira*, *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, три из них — новые для альгофлоры водоема. Уточнены систематическое положение ряда таксонов и видовой состав этой группы диатомей. В первые два десятилетия XXI в. в водохранилище наблюдается резкое возрастание продуктивности фитопланктона летом с мезотрофного уровня в 2000–2010 гг. до мезотрофно-эвтрофного и эвтрофного на современном этапе, и заметное уменьшение относительной роли диатомовых (и среди них центрических) в формировании показателей его обилия. Так, установленные в последней четверти XX в. относительные численность (25–62%) и биомасса (40–90%) диатомовых летнего фитопланктона водохранилища в современный период его существования заметно снизились (соответственно 3–18 и 34–80%), что косвенно свидетельствует об усилении после 2010 г. процессов “цветения воды” цианопрокариотами и перестройке размерной структуры сообществ. На фоне существенных макроклиматических изменений в бассейне р. Волга наблюдается

тенденция к исчезновению ряда представителей центрических диатомовых водорослей из летних альгоценозов водохранилища и обеднению его состава, а также появление новых, не встречавшихся ранее видов. Эти изменения вызваны продолжающимся эвтрофированием, влияние которого заметно увеличилось после аномально жаркого и маловодного 2010 г.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 20-04-01005А и в рамках государственного задания по теме № 121051100099-5.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонев И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биоценозов. Москва: Наука. С. 87.
- Генкал С.И. 1992. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. Санкт-Петербург: Гидрометеоздат.
- Генкал С.И., Куликовский М.С., Кузнецова И.В. 2020. Современные пресноводные центрические диатомовые водоросли России. Ярославль: Филигрань.
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Корнева Л.Г., Генкал С.И. 2000. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. С. 5.
- Кузьмин Г.В. 1978. Водоросли // Волга и ее жизнь. Ленинград: Наука. С. 299.
- Кузьмин Г.В., Охалкин А.Г. 1975. Фитопланктон р. Волги на трассе строительства Чебоксарского водохранилища и прогноз его альгологического режима // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Ленинград: Наука. С. 32.
- Кулизин П.В., Воденеева Е.Л., Охалкин А.Г. 2021. Фитопланктон некоторых рек юга подзоны хвойно-широколиственных лесов бассейна Средней Волги в многолетнем аспекте // Самарск. науч. вестник. Т. 10. № 2. С. 45.  
<https://doi.org/10.17816/snv2021102106>
- Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Охалкин А.Г. 1994. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр. РАН.
- Охалкин А.Г., Генкал С.И. 1989. Центрические диатомовые водоросли в планктоне Чебоксарского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Ленинград. № 83. С. 12.
- Шашуловская Е.А., Мосияш С.А., Далечина И.Н. 2021. Многолетние изменения основных показателей трофического состояния крупного равнинного водохранилища под влиянием климатической трансформации и сукцессионных процессов // Биология внутр. вод. № 6. Р. 547.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221060164>



- Юлова Г.А. 1982. Фитопланктон р. Волги от Городца до Чебоксар: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: Ботан. ин-т РАН.
- Casper S.J., Scheffler W., Håkansson H. 1992. *Stephanodiscus neoastreae* Håkansson et Hickel (Bacillariophyta, Centrales) in norddeutschen Seen und Flüssen // Arch. Protistenkd. V. 142 (3–4). S. 193. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(11\)80084-9](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(11)80084-9)
- Genkal S.I., Trifonova I.S. 2020. Morphology and taxonomy of *Aulacoseira muzzanensis* (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. Т. 54. № 2. P. 355. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.355>
- Håkansson H. 2002. A compilation and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family Stephanodiscaceae // Diatom Res. V. 17 (1). P. 1. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2002.9705534>
- Houk V., Klee R. 2004. The stelligeroid taxa of the genus *Cyclotella* (Kütz.) Brébisson (Bacillariophyceae) and their transfer into the genus *Discostella* gen.nov. // Diatom Res. V. 19 (2). P. 204. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2004.9705871>
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2010. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part III. Stephanodiscaceae. A. *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella* // Fottea. Suppl. V. 10. P. 1.
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2014. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part IV. Stephanodiscaceae B. *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos*, *Pliocaenicus*, *Hemistephanos*, *Stephanocostis*, *Mesodictyon* & *Spaticribra* // Fottea. Suppl. V. 14. P. 1.
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae // Fottea. Suppl. 17. P. 1.
- Khursevich G., Kociolek J.P. 2012. A preliminary, worldwide inventory of the extinct, freshwater fossil diatoms from the orders Thalassiosirales, Stephanodiscales, Paraliaceae, Aulacoseirales, Melosirales, Coscinodiscales, and Biddulphiales // Nova Hedwigia. V. 141. P. 315.
- Kiss K.T. 1988. The Morphology and Taxonomy of *Stephanodiscus invistatus* Hohn et Hellerman (Bacillariophyceae) // Arch. Protistenkd. V. 135. P. 187.
- Kiss K.T., Genkal S.I., Ector L. et al. 2013. Morphology, taxonomy and distribution of *Stephanodiscus triporus* (Bacillariophyceae) and related taxa // Eur. J. Phycol. V. 48 (4). P. 363. <https://doi.org/10.1080/09670262.2013.843204>
- Kiss K.T., R. Klee, L. Ector, É. Ács. 2012. Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: morphology and biogeographic distribution // Acta Bot. Croat. V. 71 (2). P. 311.
- Kobayashi H., Kobayashi H., Masahiko I. 1985. Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan. 3. Co-occurrence of *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Round and *S. parvus* Stoerm. et Håk. // Jap. Phycol. V. 33 (4). P. 293.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. Bd 2. H. 3.
- Theriot E., Håkansson H., Kociolek J.P., Round F.E., Stoermer E.F. 1987a. Validation of the centric diatom genus name *Cyclostephanos* // Br. Phycol. J. V. 22 (4). P. 345. <https://doi.org/10.1080/00071618700650411>
- Theriot E., Stoermer E.F., Håkansson H. 1987b. Taxonomic interoretation of the rimoportula of freshwater genera in the centric diatom family Thalassiosiraceae // Diatom Res. V. 2 (2). P. 251. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1987.9705003>
- Stachura-Suchoples K., Williams D.M. 2009. Description of *Conticribra tricircularis*, a new genus and species of Thalassiosirales, with a discussion on its relationship to other continuous cribra species of *Thalassiosira* Cleve (Bacillariophyta) and freshwater origin // Eur. J. Phycology. V. 44 (4). P. 477.

## Centric Diatoms (Bacillariophyta, Coscinodiscaceae) of Plankton of the Cheboksary Reservoir

S. I. Genkal<sup>1</sup>\*, A. G. Okhapkin<sup>2</sup>, and E. L. Vodeneeva<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

<sup>2</sup>Lobachevsky University, Institute of Biology and Biomedicine, Department of Botany and Zoology, Nizhny Novgorod, Russia

<sup>3</sup>Nizhny Novgorod Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution "Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography", Nizhny Novgorod, Russia

\*e-mail: genkal@ibiw.ru

The study of modern materials (2013–2020) on the phytoplankton of the Cheboksary Reservoir using scanning electron microscopy revealed 29 species and varieties of centric diatoms from the genera *Actinocyclus* – 1, *Aulacoseira* – 5, *Conticribra* – 1, *Cyclostephanos* – 1, *Cyclotella* – 6, *Discostella* – 1, *Melosira* – 1, *Skeletonema* – 1, *Stephanodiscus* – 8, *Thalassiosira* – 3. Three species new to the algoflora of the reservoir were recorded: *Aulacoseira pusilla*, *Cyclotella cryptica*, and *Stephanodiscus lacustris*. The systematic position of a number of taxa from the genera *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, and *Thalassiosira* has been clarified, and based on the revision, the corrected species composition of Coscinodiscaceae (35 taxa) has been presented. The role of centric diatoms in the phytoplankton of the reservoir and the trends in changes in the composition and abundance of this group over the period of the 1970s–2020s under the conditions of climate warming and intensification of invasive processes are characterized.

**Keywords:** Cheboksary Reservoir, phytoplankton, diatoms, Coscinodiscaceae, electron microscopy, composition, abundance, biomass, long-term investigation

УДК 574.52

## ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ФИТОПЛАНКТОНА р. КАМА (КУЙБЫШЕВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ) В 2017 г.

© 2022 г. Л. Ю. Халиуллина<sup>а</sup>, \*, И. И. Халиуллин<sup>а</sup><sup>а</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, Институт фундаментальной медицины и биологии, Казань, Россия

\*e-mail: liliya-kh@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.06.2022 г.

После доработки 07.07.2022 г.

Принята к публикации 15.07.2022 г.

Исследовано влияние абиотических факторов на сезонную динамику фитопланктона. Дана оценка трофического состояния р. Кама (Камский залив Куйбышевского водохранилища) в 2017 г. Проанализированы сезонные значения основных факторов среды, оказывающих влияние на динамику фитопланктона (уровенный режим, интенсивность падающей солнечной радиации, ряд основных гидрохимических и гидрофизических показателей). Воды исследуемого участка р. Кама в течение большей части вегетационного сезона соответствовали мезосапробному типу и умеренно-загрязненной зоне.

*Ключевые слова:* фитопланктон, структура, биомасса, численность, водоросли, сезонные и межгодовые изменения, река Кама, Куйбышевское водохранилище, уровень воды

DOI: 10.31857/S0320965222060092

### ВВЕДЕНИЕ

Река Кама – левый и самый крупный приток р. Волга, имеет важное рыбохозяйственное значение (Водные..., 2006; Куйбышевское..., 2008). Также на реке осуществляется судоходство и активно добываются песчано-гравийные смеси. В настоящее время река сильно загрязняется промышленными сточными водами. Значительный вклад в загрязнение реки приносят также крупные притоки, речной транспорт, локальные промышленные, сельскохозяйственные и коммунально-бытовые стоки и т.п. Все это свидетельствует о необходимости проведения постоянного мониторинга экологического состояния вод реки.

Один из основных показателей, определяющих трофическое состояние и потенциал биологической продуктивности водоемов, – структурная организация планктонных водорослей. Состояние сообществ фитопланктона водохранилищ определяется многими факторами (Даценко, 2007; Корнева, 2015; Джаяни, 2020). К настоящему времени большинство выявленных закономерностей получены в результате непродолжительных экспедиционных наблюдений. Однако, хорошо известно, что количественные и качественные характе-

ристики фитопланктона крупных водохранилищ чрезвычайно лабильны и неоднородны не только в пространственном отношении, а и во времени (Даценко и др., 2017).

Цель работы – исследовать структуру сообществ и особенностей формирования сезонной динамики фитопланктона под действием абиотических факторов, дать оценку трофического состояния р. Кама.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Кама берет свое начало в центральной части Верхнекамской возвышенности, протекает между возвышенностями Высокого Заволжья и впадает в Камский залив Куйбышевского водохранилища. В месте слияния рек Волги и Кама Куйбышевское водохранилище образует озеровидное расширение – Волжско-Камский плес (Куйбышевское..., 2008). Длина реки достигает 1805 км. В реку впадает 73718 притоков, из них 94.5% – мелкие реки длиной <10 км. Правые и частично левые притоки р. Кама представлены равнинными реками, текущими с севера, слева впадают холодные горные реки с Уральских гор. Поскольку уровень воды в Куйбышевском водохранилище имеет годовое, сезонное и суточное регулирование плотиной ГЭС, колебания уровня воды ска-

Сокращения: БС – Балтийская система высот; ITS – индекс трофности;  $S_B$  – индекс сапробности по биомассе фитопланктона;  $W$  – Критерий Шапиро-Уилка.

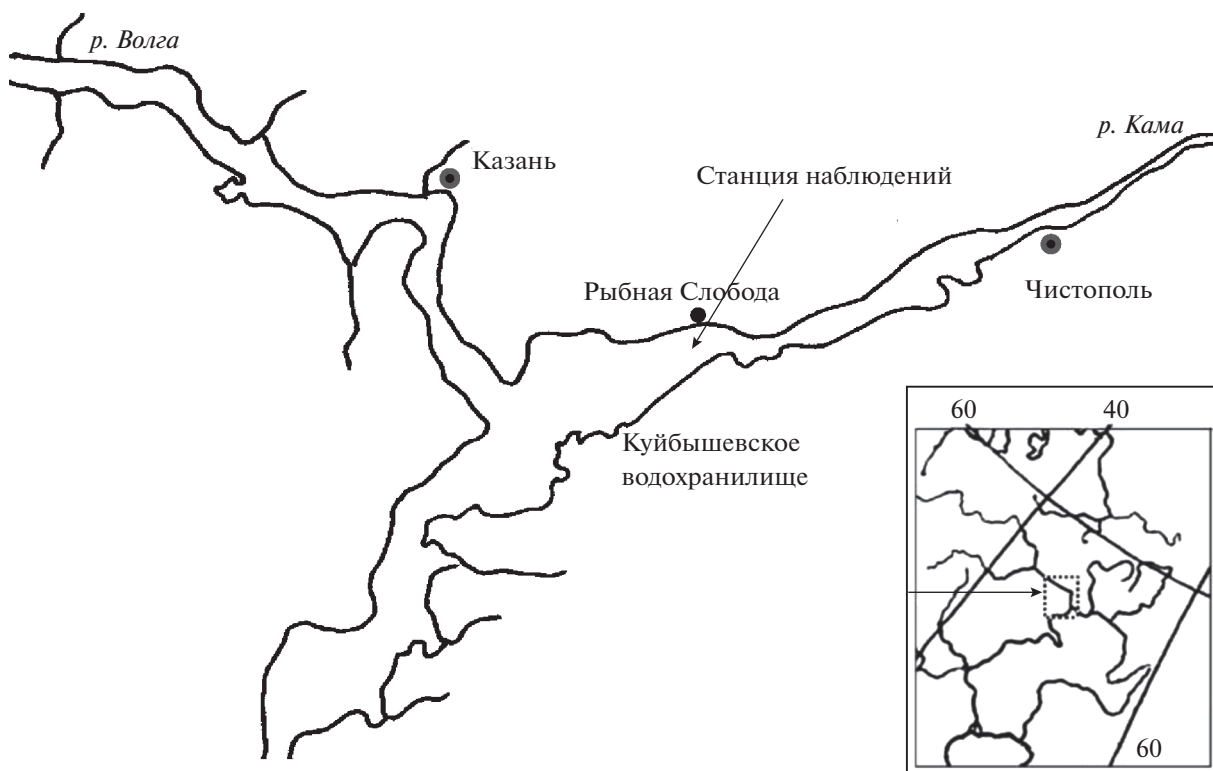


Рис. 1. Карта-схема расположения района исследований на р. Кама в 2017 г.

зываются и на гидрологических особенностях р. Кама, подверженной подпору в нижней части.

Питание реки преимущественно снеговое, также подземное и дождевое; за весеннее половодье (март–июнь) проходит >62.6% годового стока, летом и осенью – 28.3%, зимой – 9.1%. Размах колебаний уровня воды до 8 м в верховьях и 7 м в низовьях. Ледостав с начала ноября в верховьях и конца ноября в низовьях до апреля. В ионном составе камских вод часто преобладают сульфаты, минерализация колеблется от 168 до 674 мг/л (Водные..., 2006; Куйбышевское..., 2008).

Исследования планктонных водорослей проводили с май по октябрь 2017 г. на р. Кама (Камский залив Куйбышевского водохранилища). Станция постоянных наблюдений располагалась у правого берега на русле (фарватер) у населенного пункта Рыбная Слобода (рис. 1). В отличие от левого, берег на этом участке крут, и русло реки прижимается к коренному берегу. Берег изрезан оврагами, заросшими хвойными и лиственными лесами. На месте отбора проб глубина была 15–20 м.

Пробы отбирали один раз в неделю с борта маломерного судна с помощью батометра Молчанова ГР-18 (с объемом 4 л). Исследовали пробы с поверхности и интегрированные (смещение проб воды с поверхности и до 0.5 м, с границы зоны фотосинтеза, определенной с помощью диска Секки, и 0.5 м от дна). Отбор и обработку проб

проводили в соответствии с общепринятыми гидробиологическими методиками (Голлербах и др., 1953; Методика..., 1975; Водоросли..., 1989; Algae-Base, 2000; Садчиков, 2003). Для количественного и качественного учета монадных и амeboидных форм, разрушающихся или деформирующихся при фиксации, пробы в день отбора фильтровали через мембранный фильтр и просматривали в живом состоянии. При этом, для сгущения фитопланктона применяли прибор вакуумного фильтрования для гидробиологических исследований в воде ПВФ-35/НБ. Для концентрирования фитопланктона использовали мембранные фильтры Владипор типа МФАС – ОС-2 и МФАС – ОС-3 с размером пор 0.45 и 0.8 мкм. Также параллельно отбирали пробы объемом 0.5 л, которые фиксировали 4%-ным раствором формалина. Фиксированные пробы концентрировали осадочным методом до 7–10 мл для качественного и количественного учета фитопланктона. Для изучения водорослей применяли микроскоп Axio imager 2 (Carl Zeiss). Диатомовых водорослей идентифицировали в постоянных препаратах, используя автоэмиссионный микроскоп СЭМ MERLIN (Carl Zeiss). Подсчет организмов проводили по общепринятой методике в камере Горяева. Для определения биомассы использовали счетно-объемный метод. К доминирующим относили

виды с численностью или биомассой  $\geq 10\%$  общих показателей.

Для каждой пробы вычисляли индекс трофности (ITS) по блоку Милиуса по формуле (Андронникова, 1993).

$$ITS = 44.87 + 23.22 \log B$$

Для определения степени сапробности рассчитывали индекс сапробности ( $S_B$ ) Пантле и Букка в модификации Сладечека (Sladecsek, 1973). За весь период исследований ежедневно регистрировали метеоусловия и гидрологические особенности района отбора проб. Также в ходе ежедневных наблюдений фиксировали и анализировали химический состав воды (анализы выполнены сотрудниками гидрохимической лаборатории Федерального государственного бюджетного учреждения «Средволгаводхоз»), измеряли уровень освещенности и солнечной радиации (данные получены в метеорологической обсерватории Казанского федерального университета), температуру и прозрачность воды.

В ходе работы проводили статистический анализ первичных данных. Для проверки нормальности полученных данных использован критерий Шапиро–Уилка ( $W$ ). При этом было выявлено, что в интегрированных пробах некоторые показатели фитопланктона, такие как общая численность ( $W = 0.94, p = 0.32$ ), численность ( $W = 0.95, p = 0.46$ ) и биомасса ( $W = 0.98, p = 0.93$ ) диатомовых водорослей имеют нормальное распределение. Также нормальное распределение было у следующих химических и физических показателей воды: уровень воды ( $W = 0.91, p = 0.07$ ), прозрачность ( $W = 0.98, p = 0.87$ ) и температура воды ( $W = 0.94, p = 0.28$ ), взвешенные вещества ( $W = 0.94, p = 0.28$ ), водородный показатель ( $W = 0.91, p = 0.09$ ), растворенный кислород ( $W = 0.95, p = 0.36$ ), азот аммонийный ( $W = 0.93, p = 0.16$ ), ХПК ( $W = 0.97, p = 0.84$ ) и общая жесткость ( $W = 0.91, p = 0.08$ ). Поскольку остальные количественные признаки не имели нормального распределения, при исследовании взаимосвязи исследуемых признаков в большинстве случаев использовали непараметрические методы и критерии для статистической обработки результатов. Расчеты проводили с помощью пакета анализа в Microsoft Excel и 12 версии системы STATISTICA.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рассматриваемый 2017 г. выдался холодным и многоводным. Обзор погодных условий приведен по данным Метеорологической обсерватории Казанского федерального университета (Обзор..., 2018). Хотя переход к весне был ранним и стремительным, и сильно опережал климатический график, весенние процессы в апреле замедлились. Май также оказался холодным и дождливым. По-

сле аномально холодного мая наблюдался аномально холодный июнь, который со среднемесячной температурой  $16.4^\circ\text{C}$  с самого начала был холодный и дождливый. Июль финишировал очень жаркой погодой, средняя месячная температура воздуха достигала  $20.4^\circ\text{C}$  и соответствовала многолетним значениям. Месяц выдался дождливым, выпало 63 мм осадков (92% многолетней месячной суммы). В первой декаде июля дожди разной интенсивности наблюдались ежедневно, сумма осадков превысила половину месячной суммы (55%). Вторая декада за исключением 18 июля выдалась сухой. Третья декада началась и завершилась прохождением через регион холодного фронта, сопровождаемого ливнями и грозами. Август был сухим и теплым, средняя месячная температура воздуха достигала  $20.4^\circ\text{C}$  (на  $2.6^\circ$  выше климатической нормы). Осадков выпало 29.5 мм (49% многолетней месячной суммы), основной вклад внесли ливень первого августа и продолжительный дождь 29 августа. Начиная со второй декады августа и почти до конца месяца, сохранялась устойчивая жаркая и сухая погода. В сентябре первые дни также были теплыми, а с четвертого сентября наступила климатическая осень. В регионе произошел устойчивый переход средней температуры через  $15^\circ\text{C}$  в сторону более низких значений и установилась осенняя погода. Октябрь выдался несколько теплее обычного, средняя температура воздуха была  $5.3^\circ\text{C}$  (на  $1^\circ$  выше климатической нормы).

Гидрологическая обстановка в Куйбышевском водохранилище сложилась таким образом, что весеннее половодье перешло в дождевой. Подъем уровня воды при весеннем наполнении начался 23 марта с отметки 48.92 м БС. Уже в конце апреля уровень воды был  $\sim 52.5$  м, далее, после небольшого снижения в течение мая до 52 м, уровень стал подниматься и с небольшими колебаниями продержался на отметке 53.5 м с середины июня до конца июля. В дальнейшем уровень воды начал постепенно снижаться, и к концу сентября достиг 52.1 м. Затем, опять поднимаясь вплоть до зимних месяцев и начала 2018 г., оставался высоким. Такой гидрологический режим в течение большей части лета был обусловлен фактическим боковым притоком, причиной которого стали обильные осадки в бассейне Верхней Волги и р. Кама. Холостой сброс воды осуществляли в течение четырех месяцев – с 21 апреля по 24 августа 2017 г., в результате чего расходы воды в летнюю межень значительно выросли превысили многолетнюю норму на  $>50\%$ . Таких высоких летних расходов не наблюдали за все время эксплуатации Куйбышевского водохранилища.

Столь существенное изменение водного режима в сочетании с погодными условиями не могло не повлиять на развитие фитопланктона. Увеличение биомассы водорослей лимитируется гидро-

**Таблица 1.** Физико-химические параметры поверхностных вод р. Кама в 2017 г.

Показатель	$M \pm SE$	min–max	$m$
Компонентный состав главных ионов			
Гидрокарбонаты, мг/л	126.57 ± 3.18	91.50–314.90	27.76
Общая жесткость, мг-экв/л	2.94 ± 0.19	1.92–16.50	1.69
Физические показатели			
Цветность, градус	68.09 ± 4.55	17.60–206.67	39.66
Взвешенные вещества, мг/л	12.76 ± 0.73	5.00–36.00	6.33
Прозрачность, см	130.00 ± 2.96	85.00–185.00	25.82
Температура воздуха, °С	16.68 ± 1.07	1.00–28.00	9.31
Температура воды, °С	17.93 ± 0.46	8.90–24.00	4.01
Водородный показатель	7.85 ± 0.03	7.00–8.42	0.25
Газовый режим			
Растворенный кислород, мг/л	8.55 ± 0.21	5.40–12.49	1.79
Биогенные и органические вещества			
Азот аммонийный, мг/л	0.58 ± 0.02	0.26–0.92	0.15
БПК 5, мг/л	1.94 ± 0.12	1.00–6.46	1.05
ХПК, мг/л	36.83 ± 1.41	5.30–61.00	12.26
Марганец, мг/л	0.03 ± 0.01	0.00–0.31	0.07
Азот нитратный, мг/л	1.60 ± 0.27	0.20–11.16	2.32
Азот нитритный, мг/л	0.03 ± 0.00	0.02–0.07	0.02
Фосфор общий, мг/л	0.03 ± 0.00	0.02–0.09	0.01

Примечание. Здесь и в табл. 2:  $M$  – среднее значение за период отбора проб,  $SE$  – стандартная ошибка среднего;  $m$  – средне-квадратическое отклонение показателей.

динамическим фактором в том случае, если скорость удвоения биомассы оказывается меньше скорости водообмена в водоеме (Даценко, 2007; Рахуба, 2020). Таким образом, в летний период 2017 г. в результате высокого пропуска воды на Жигулевском гидроузле условия для развития фитопланктона сложились более чем неблагоприятные.

Средние значения результатов гидрохимического анализа и абиотических параметров за сезон приведены в табл. 1.

В составе флоры р. Кама за период исследований выявлено 224 вида, разновидностей и форм водорослей: *Cyanophyta* – 23, *Chrysoophyta* – 8, *Bacillariophyta* – 75, *Xanthophyta* – 5, *Cryptophyta* – 4, *Dinophyta* – 9, *Euglenophyta* – 14, *Chlorophyta* – 86 (рис. 2). Флористически наиболее богато представлены отделы диатомовых (38% общего списка) и зеленых (34%) водорослей. Такое соотношение в целом характерно флоре планктона Куйбышевского водохранилища (Корнева, 2015), однако р. Кама выделяется несколько большим разнообразием и обилием именно диатомовых водорослей.

Удельное видовое богатство фитопланктона варьировало за период наблюдений от 6 до 28 видовых и внутривидовых таксонов в пробе (рис. 3).

С повышением температуры воды и воздуха флористическое богатство фитопланктона увеличивалось. Поскольку в ходе исследований анализировали, главным образом, планктонные пробы воды в русловой глубоководной части реки, выявленные виды водорослей относятся в большей части к фитопланктону.

Возрастание видового разнообразия происходило каждый раз при значительных колебаниях уровня воды, а также после обильных ливней и гроз. В эти периоды в воде можно было наблюдать не свойственных для русловой части реки бентосных диатомовых водорослей в большом количестве, а также представителей разных групп, которые обычно обитают в мелководных и заросших макрофитами заливах водохранилища (Халиуллина, Яковлев, 2015; Khaliullina, Demina, 2015). В такие моменты в воде становилось много видов жгутиковых водорослей отделов эвгленовых, динофитовых, золотистых и зеленых. По-видимому, их вымывало и приносило в русловые участки реки течением при снижении уровня воды и обильных осадках. В более стабильные периоды уровня воды в воде, в основном, содержались реофильные планктонные виды центрических диатомовых и сфероплеевых зеленых водорослей. Их постоянное присутствие в толще воды не прерывалось даже при самых ин-

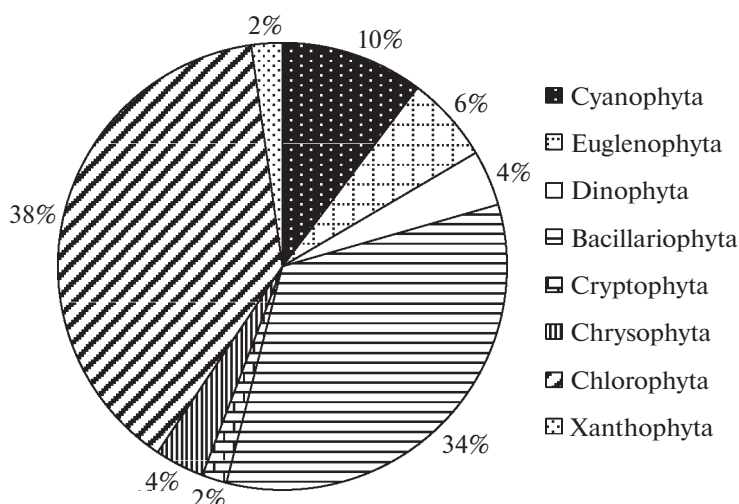


Рис. 2. Количество таксонов (% общего) в отдельных группах фитопланктона р. Кама (Камский залив Куйбышевского водохранилища) в 2017 г.

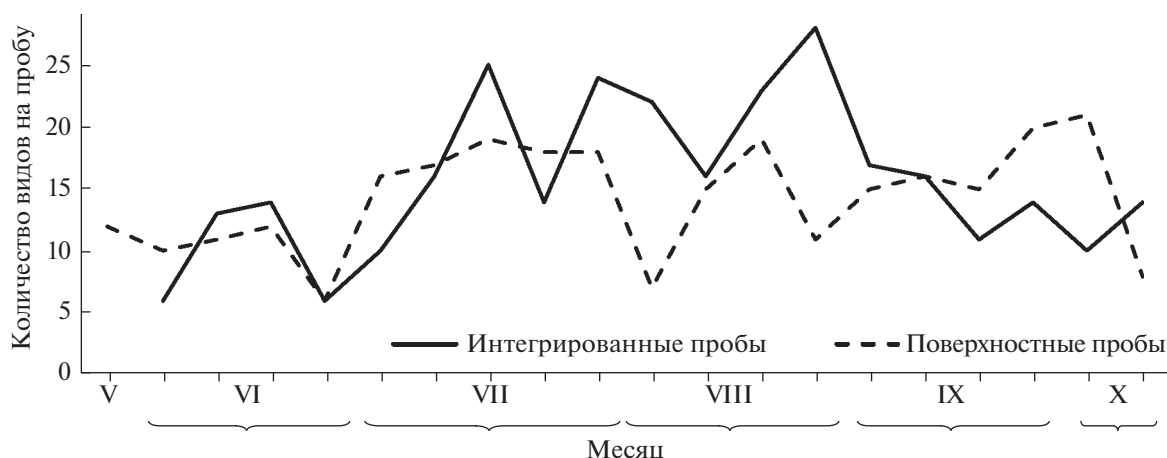


Рис. 3. Сезонная динамика количества таксонов фитопланктона на пробу р. Кама (Камский залив Куйбышевского водохранилища) в 2017 г.

тенсивных проявлениях “цветения” воды цианобактериями. Многие водоросли из всего списка встречались единично и были выявлены лишь в качественных пробах.

Для исследования качественных и количественных характеристик планктонных водорослей более информативны интегрированные пробы. Однако, если рассматривать лишь интегрированные пробы, то можно упустить из виду периоды “цветения” воды цианобактериями. Когда цианобактерии образуют массовые скопления на поверхности воды, в интегрированных пробах их количественные показатели могут оказаться невысокими (табл. 2).

Средняя общая численность фитопланктона в интегрированных пробах за период исследований достигала  $1.89 \pm 2.65$  млн кл./л и варьировала в

пределах 0.22–4.41 млн кл./л. Средняя общая биомасса была  $1.49 \pm 0.20$  мг/л, минимальные и максимальные значения колебались в пределах 0.32–4.25 мг/л (рис. 4). Весь период исследований в количественном отношении также доминировали диатомовые водоросли, уступая цианобактериям лишь в периоды интенсивного цветения воды. В процентном соотношении диатомовые составляли 32.79–98.70% общей численности и 51.18–97.64% общей биомассы. Лидировали типичные для Куйбышевского водохранилища центрические диатомеи *Aulacoseira italica* (Ehrenb.) Simonsen, *A. granulata* (Ehrenb.) Simonsen, *A. islandica* (O. Müll.) Simonsen, *A. distans* (Ehrenb.) Simonsen, *A. ambigua* (Grunow) Simonsen, *A. subarctica* (O. Müll.) E.Y. Haw, *Cyclotella meneghiniana* Kützing., *C. atomus* Hust., *Stephanodiscus astra*

**Таблица 2.** Средние значения показателей фитопланктона

Показатель	$M \pm SE$	min–max	$m$
<b>Интегрированные пробы</b>			
$N_{\text{общ}}$ , млн кл./л:	$1.88 \pm 0.27$	0.22–4.41	1.16
Cyanophyta	$0.41 \pm 0.13$	0.00–1.70	0.55
Euglenophyta	$0.01 \pm 0.00$	0.00–0.03	0.01
Dinophyta	$0.02 \pm 0.01$	0.00–0.10	0.03
Bacillariophyta	$1.07 \pm 0.12$	0.07–1.77	0.51
Cryptophyta	$0.00 \pm 0.00$	0.00–0.03	0.01
Chrysophyta	$0.03 \pm 0.02$	0.00–0.34	0.08
Chlorophyta	$0.34 \pm 0.07$	0.02–1.06	0.30
$B_{\text{общ}}$ , мг/л:	$1.49 \pm 0.20$	0.32–4.25	0.87
Cyanophyta	$0.04 \pm 0.01$	0.00–0.16	0.05
Euglenophyta	$0.05 \pm 0.02$	0.00–0.26	0.09
Dinophyta	$0.17 \pm 0.07$	0.00–1.11	0.29
Bacillariophyta	$1.04 \pm 0.10$	0.22–1.81	0.43
Cryptophyta	$0.00 \pm 0.00$	0.00–0.03	0.01
Chrysophyta	$0.01 \pm 0.01$	0.00–0.14	0.03
Chlorophyta	$0.18 \pm 0.07$	0.00–1.32	0.30
$S_B$	$1.68 \pm 0.06$	1.21–1.97	0.24
ITS	$47.28 \pm 1.40$	33.50–59.47	6.11
<b>Поверхностные пробы</b>			
$N_{\text{общ}}$ , млн кл./л:	$12.56 \pm 10.80$	0.19–206.77	47.07
Cyanophyta	$11.42 \pm 10.73$	0.00–204.53	46.79
Euglenophyta	$0.02 \pm 0.01$	0.00–0.18	0.04
Dinophyta	$0.02 \pm 0.01$	0.00–0.16	0.04
Bacillariophyta	$0.76 \pm 0.15$	0.07–2.93	0.65
Cryptophyta	$0.00 \pm 0.00$	0.00–0.00	0.00
Chrysophyta	$0.03 \pm 0.01$	0.00–0.13	0.04
Chlorophyta	$0.32 \pm 0.07$	0.00–0.99	0.29
$B_{\text{общ}}$ , мг/л:	$2.07 \pm 0.85$	0.31–16.50	3.71
Cyanophyta	$0.76 \pm 0.71$	0.00–13.45	3.08
Euglenophyta	$0.13 \pm 0.08$	0.00–1.35	0.33
Dinophyta	$0.21 \pm 0.10$	0.00–1.72	0.45
Bacillariophyta	$0.83 \pm 0.15$	0.22–2.65	0.67
Cryptophyta	$0.00 \pm 0.00$	–	0.00
Chrysophyta	$0.01 \pm 0.00$	0.00–0.06	0.02
Chlorophyta	$0.14 \pm 0.04$	0.00–0.74	0.18
$S_B$	$1.60 \pm 0.09$	0.55–2.02	0.40
ITS	$45.30 \pm 2.38$	33.18–73.14	10.36

Примечание.  $S_B$  – индекс сапробности по биомассе фитопланктона; ITS – индекс трофности по биомассе фитопланктона;  $N_{\text{общ}}$  – общая численность;  $B_{\text{общ}}$  – общая биомасса.

(Kützing) Grunow, *S. hantzschii* Grunow, *Diatoma tenuis* C. Agardh., *Asterionella formosa* Hassal, *Synedra acus* Kützing, *S. ulna* (Nitzsch) Ehrenberg, *Achnanthes* sp. sp., *Nitzschia acicularis* (Kützing) W. Smith,

*N. palea* (Kützing) W. Smith. Часто в фитопланктоне в массе находили виды обрастаний *Melosira varians* C. Agardh., *Diatoma vulgare* Bory, *Fragilaria construens* (Ehrenberg) Grunow.

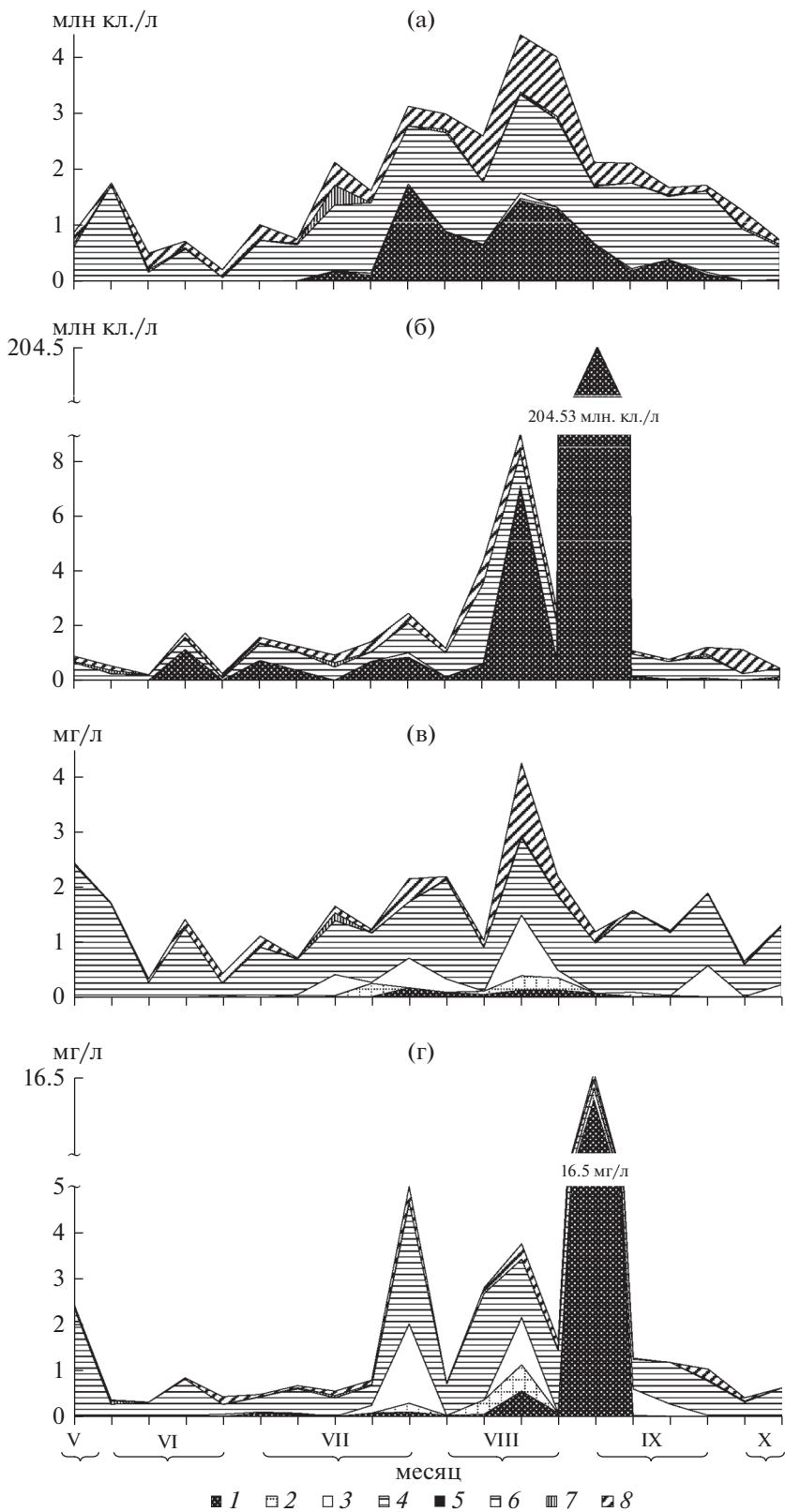
Постоянно присутствовали в воде зеленые сфероплеевые планктонные водоросли *Coelastrum microporum* Nägeli, *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *Monoraphidium arcuatum* (Korschikov) Hindak, *Scenedesmus acuminatus* (Lagerheim) Chodat, *S. denticulatus* Lagerheim, *S. disciformis* (Chodat) Fott et Komárek, *S. quadricauda* (Turpin) Brébisson, *S. brasiliensis* Bohlin, *Crucigeniella rectangularis* (Nägeli) Komárek, *Crucigenia tetrapedia* (Kirchner) W. et G.S. West, *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs, *Lagerheimia genevensis* (Chodat) Chodat, *L. ciliata* (Lagerheim) Chodat, *Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneghini, *P. duplex* Meyen, *P. simplex* Meyen, *Sphaerocystis planctonica* (Korschikov) Bourrelly, *Actinastrum hantzschii* Lagerheim. Также в доминирующий комплекс входили зеленые водоросли рода *Chlamydomonas*.

Цианобактерии в поверхностных пробах начали появляться уже со второй декады июня, однако часто не достигали значений доминирования. В периоды их появления преобладали *Aphanizomenon flos-aquae* (Linnaeus) Ralfs ex Bornet et Flahault, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *Anabaena flos-aquae* (Lyngbye) Brébisson, *A. affinis* Lemmermann, *A. planctonica* Brunthaler, *Oscillatoria planctonica* Wołoszyńska, *Gomphosphaeria lacustris* Chodat. Также довольно часто встречались *Gloeocapsa turgida* (Kützing) Hollerbach, *G. limnetica* (Lemmermann) Hollerbach, *Merismopedia elegans* A. Braun in Kützing, *M. glauca* (Ehrenberg) Kützing.

В сезонной динамике фитопланктона максимальные показатели численности и биомассы наблюдали со второй половины июля до сентября. Пока уровень воды в течение июня и июля оставался высоким и стабильным, близким к отметке 53.5 м, содержание водорослей в воде было умеренным. Большая часть суток этих месяцев были с дождями и грозами. В фитопланктоне преобладали вышеперечисленные центрические диатомовые и коккоидные зеленые водоросли. В этот период в воде также содержалось очень много трудно идентифицируемых мелких бесцветных разногугтиковых водорослей, вероятно, представителей желтозеленых водорослей. Также многочисленны были криптономановые *Cryptomonas ovata* Ehrenb., *Cryptomonas* spp. и мелкие *Chlamydomonas* spp., убывающие к середине июня. Встречена золотистая водоросль *Mallomonas* sp. Присутствовали немногочисленные цианобактерии *Microcystis aeruginosa*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Gloeocapsa turgida*, *Merismopedia elegans*.

К концу второй декады июня возрастали численность и биомассы диатомовых. В этот период отмечена вспышка размножения зоопланктонных





**Рис. 4.** Сезонная динамика численности (а, б) и биомассы (в, г) фитопланктона р. Кама (Камский залив Куйбышевского водохранилища) в 2017 г.: а, в – интегрированные пробы, б, г – пробы с поверхности. 1 – цианобактерии, 2 – эвгленовые, 3 – динофитовые, 4 – диатомовые, 5 – желтозеленые, 6 – криптофитовые, 7 – золотистые, 8 – зеленые водоросли.

организмов. К концу июня содержание криптонадовых и желтозеленых водорослей резко снизилось, далее их можно было обнаружить лишь единично и редко.

С середины июля началось интенсивное размножение цианобактерий, хотя визуально в толще воды они еще были мало заметны. Стояла жаркая погода, штиль, однако “цветения” воды на р. Кама не наблюдали. В это же время на р. Волга уже интенсивно “цвела” вода. В водах р. Кама цианобактерий, в основном, представляли *Anabaena flos-aquae*, *A. affinis*, *Aphanizomenon flos-aquae*. Эпизодически появлялась *Microcystis aeruginosa*, хотя ее доля была невысокой. Из зеленых преобладали зеленые сфероплеевые, также были многочисленны вольвоксовые крупные виды *Chlamydomonas* spp., *Pandorina morum* (O. Müller) Borgr. Появились золотистые *Dinobryon divergens* Jmhof, стало много криптонада.

В течение последней недели июля уровень воды в водохранилище стал резко падать и к началу августа достиг 53 м БС (снижение 0.5 м за неделю), на р. Кама наблюдали сильное течение. Эта ситуация мгновенно сказалась на развитии планктонных водорослей (был обусловлен первый максимум в сезонной динамике фитопланктона) и привела к существенным и резким изменениям видового состава фитопланктонного сообщества (рис. 5). В воде увеличилось содержание цианобактерий *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae* и *A. planctonica*, которые образовывали до 54.31% общей численности и 25.75% общей биомассы. На воде были видны пятна “цветения” в виде полос, но не повсеместно. По-видимому, скопления цианобактерий приносило течением в русловую часть реки из мелководий и заливов, поскольку в воде плавало много многокоренника обыкновенного (*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.) и фрагменты других высших растений. Также стало много динофитовых водорослей родов *Peridinium*, *Gymnodinium*, *Glenodinium* и зеленых вольвоксовых водорослей *Eudorina cylindrica* Korschikov, *E. elegans* Ehrenberg, *E. illinoisensis* (Kofoid) Pascher, *Pandorina morum*, *Chlamydomonas* spp., которые не характерны для глубоководных открытых участков р. Кама с быстрым течением (Халиуллина, Яковлев, 2015). Также увеличилось содержание диатомовых и возросло содержание бентосно-литоральных форм, особенно *Melosira varians*. В воде наблюдали значительное количество эвгленовых водорослей *Euglena acus* Ehrenberg, *E. viridis* Ehrenberg, *Trachelomonas* spp.

В течение следующей недели уровень воды стал подниматься (до 53.2 м БС), вследствие чего содержание водорослей всех групп пошла на убыль.

Очередная вспышка размножения фитопланктона всех представленных групп произошла

в 20-х числах августа. К этому времени уровень воды неуклонно снижался, а также перед этой вспышкой водохранилище претерпело довольно значительные колебания уровня воды. В воде опять появились водоросли обрастаний и в большом количестве обрывки высших водных растений. Судя по изменениям, происходящим в составе фитопланктона, течением принесло содержимое мелководных заливов с макрофитами. Далее на этой неделе (в последнюю неделю августа) наблюдали возрастание количественных показателей водорослей всех отделов. Были многочисленны динофитовые и эвгленовые водоросли. Заметно возросло разнообразие и биомасса зеленых водорослей, отмечено много вольвоксовых жгутиковых зеленых. Из цианобактерий преобладали *Anabaena flos-aquae*, *A. planctonica* и *Aphanizomenon flos-aquae*.

Самые интенсивные проявления размножения цианобактерий, которые привели к “цветению” воды, на р. Кама произошли на последней неделе августа (не охваченных проботором) и в первой неделе сентября. Перед этим “цветением” 29 августа в регионе прошли сильные ливни, также происходили значительные колебания уровня воды. Вода в водохранилище после некоторого подъема резко упала на 30 см, что и привело к такому интенсивному размножению цианобактерий. В это время наблюдали максимальные численность и биомассу цианобактерий, обусловленные размножением *Microcystis aeruginosa*, субдоминантами были *Anabaena flos-aquae* и *A. planctonica*. Численность и биомасса цианобактерий в поверхностных слоях достигали до 204.53 млн кл./л (98.9% общей численности) и 13.45 мг/л (81.56% общей биомассы). Также в воде появились в большом количестве зеленые вольвоксовые *Pandorina morum*, *Chlamydomonas* spp., *Phacotus lenticularis* Ehrenberg, динофитовые *Peridinium* sp. sp., *Gymnodinium* spp., эвгленовые водоросли *Trachelomonas* spp. Отмечено высокое содержание зоопланктонных организмов.

Следующее повышение численности и биомассы фитопланктона, обусловленное размножением диатомовых, динофитовых и зеленых вольвоксовых водорослей, наблюдалось в третьей декаде сентября. Цианобактерий в воде уже было немного, и в основном это были виды *Microcystis aeruginosa*.

Далее умеренное количество цианобактерий в воде наблюдали вплоть до конца октября, хотя значительных проявлений “цветения” больше не происходило. Несмотря на то, что с самого начала сентября наступила довольно холодная климатическая осень, что привело к снижению температуры воды, еще долгое время в толще воды вегетировали *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Также в первой декаде октября в водохрани-

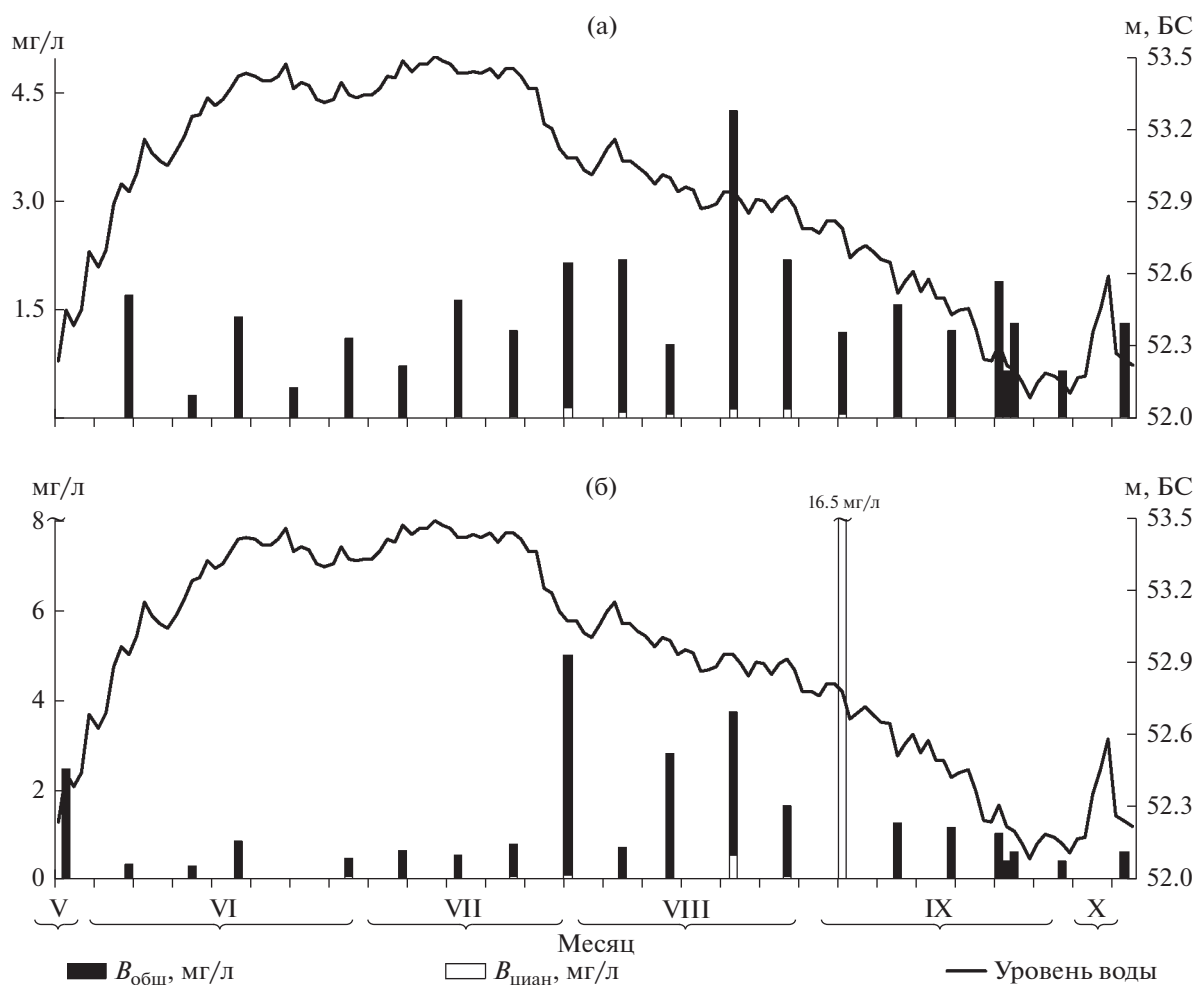


Рис. 5. Изменение биомассы ( $B$ ) фитопланктона в зависимости от динамики уровня воды (м, БС) р. Кама в 2017 г.: а – интегрированные пробы, б – пробы с поверхности.

лише резко повысился на 40 см уровень воды, который затем резко упал. Несмотря на низкие температурные условия, это событие мгновенно привело к вспышке размножения *Aphanizomenon flos-aquae*. Также до самой глубокой осени в воде продолжали вегетировать и были многочисленны виды *Chlamydomonas*.

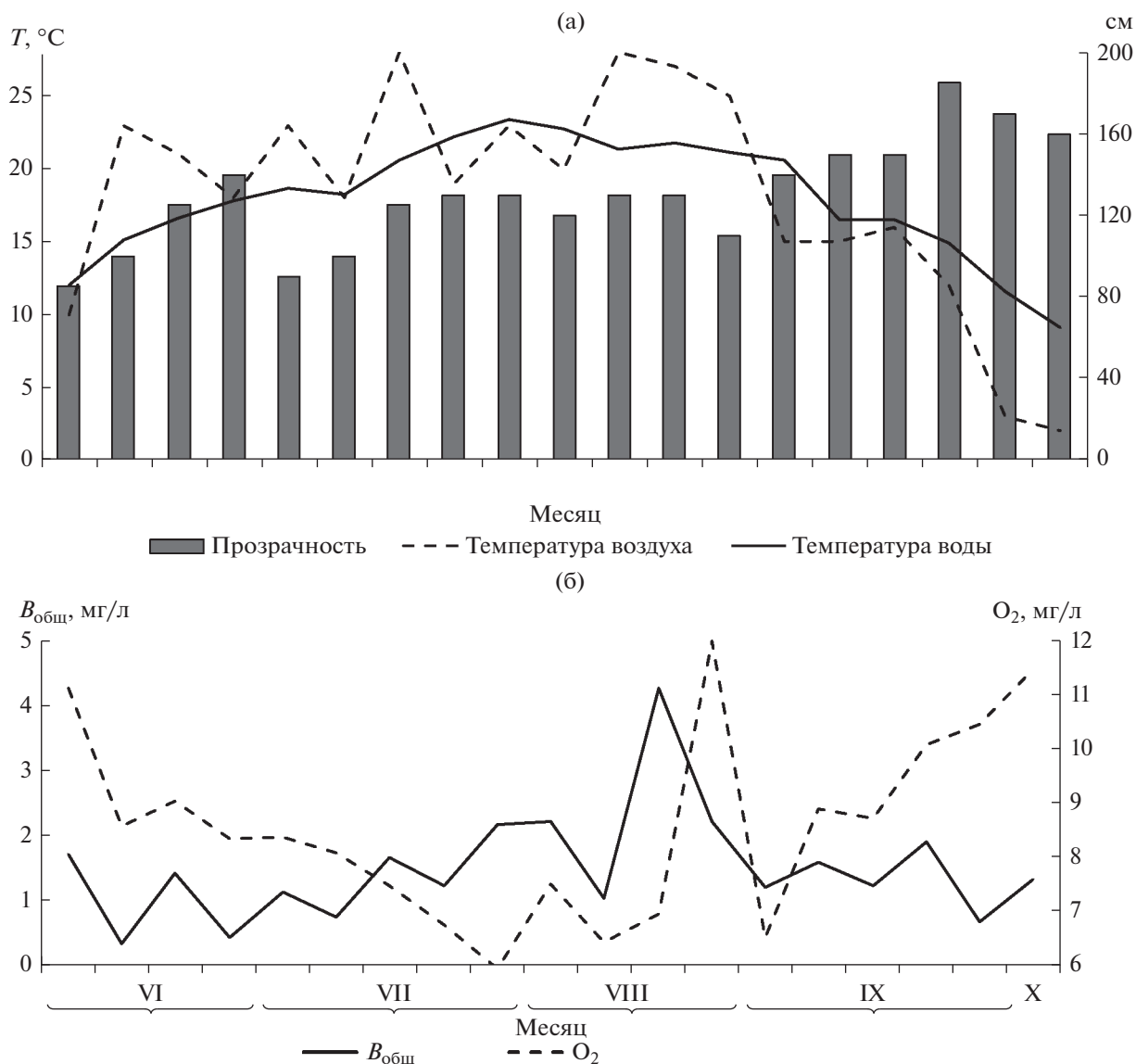
## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По данным настоящего исследования, истинно камские водоросли – это центрические диатомовые, зеленые сфероплеевые, а также цианобактерии, которые массово развиваясь, вызывают “цветение” воды при определенных условиях, таких как повышение температуры воды и воздуха, интенсивность солнечной радиации, колебания и неуклонное снижение уровня воды. Динофитовые, эвгленовые и жгутиковые колониальные зеленые водоросли привносятся течением в русловые участки при снижении и колебаниях уровня

воды, а также в результате ливней и гроз из мелководных заливов, которые вносят значительный вклад в разнообразие структуры альгоценозов.

В наблюдаемый год в сезонной динамике фитопланктона р. Кама выявлено два пика численности и биомассы – в летний и летне-осенний периоды. Как правило, “цветение” воды обусловлено массовым развитием цианобактерий родов *Microcystis*, *Aphanizomenon* и *Anabaena*, причем представители этих трех родов обычно не встречаются одновременно.

В ходе работы исследован и проанализирован ряд основных гидрохимических и гидрофизических показателей реки, динамика некоторых из них приведена на рис. 6. Также рассчитаны коэффициенты корреляции Спирмена между показателями фитопланктона, гидрохимическими и гидрофизическими показателями воды, и получены некоторые зависимости. В большинстве случаев эти зависимости подтверждены и расчетами коэффициента корреляции Пирсона. С



**Рис. 6.** Динамика основных гидрохимических и гидрофизических показателей р. Кама в 2017 г.: а – температуры воздуха и воды ( $T$ ), прозрачности воды (см); б – растворенного кислорода в воде ( $O_2$ ) и биомассы ( $B_{\text{общ}}$ ) фитопланктона в интегрированных пробах р. Кама.

уровнем воды отрицательно взаимосвязаны прозрачность воды ( $r = -0.6$ ), водородный показатель ( $r = -0.8$ ), общая жесткость ( $r = -0.9$ ), азот нитратный ( $r = -0.6$ ) и ХПК ( $r = -0.5$ ). Также уровень воды коррелирует с взвешенными веществами ( $r = 0.7$ ) и аммонийным азотом ( $r = 0.8$ ).

Численность и биомасса водорослей всех отделов растут однозначно с повышением температуры воды ( $r = 0.6$ ) и нитритным азотом ( $r = 0.7$ ), причем, изменения температуры воздуха и содержания водорослей в летне-осенний период напрямую не связаны. Прогревание воздуха ( $r = 0.6$ ) и воды ( $r = 0.7$ ) особенно положительно коррелировали на развитии коккоидных зеленых водорослей. Отрицательную корреляцию ( $r = -0.5$ )

наблюдали между количественными показателями криптофитовых водорослей и гидрокарбонатами. При увеличении биомассы диатомовых водорослей в воде растет химическое потребление кислорода ( $r = 0.5$ ). Между показателями фитопланктона и общего фосфора прямые корреляционные связи не выявлены.

Влияние гидрофизических и гидрохимических факторов на развитие водорослей в настоящее время довольно хорошо изучено и выявлены основные закономерности, однако, существует ряд мнений, что ключевым моментом начала развития фитопланктона является световой фактор (уровень солнечной радиации, попадающей в толщу водоема) (Корсак и др., 2009). В данной работе

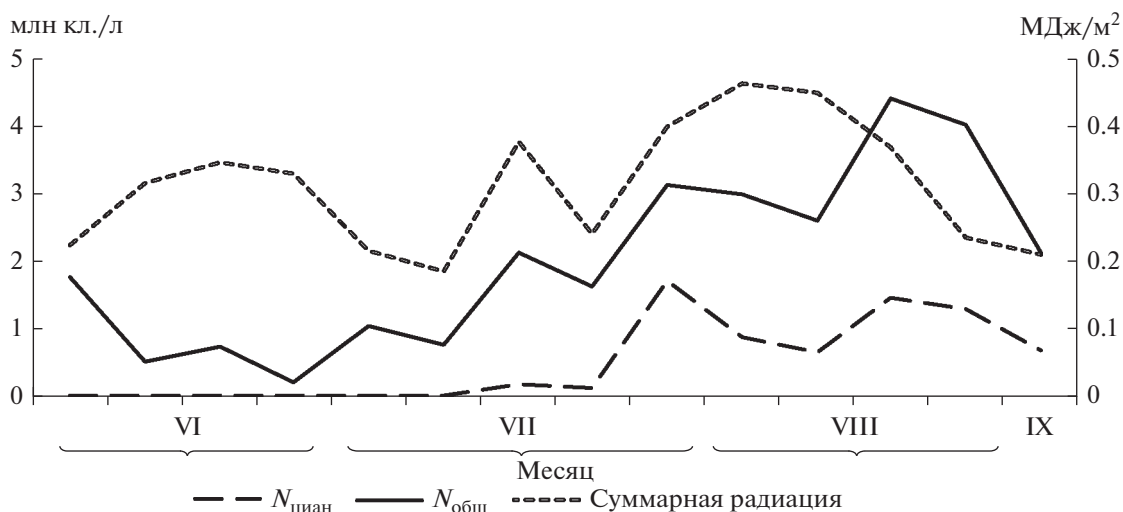


Рис. 7. Динамика суммарной солнечной радиации (МДж/м<sup>2</sup>), общей численности фитопланктона ( $N_{общ}$ ) и численности цианобактерий ( $N_{циан}$ ) (млн кл./л) в интегрированных пробах р. Кама в 2017 г.

проанализирована динамика посуточных измерений суммарной солнечной радиации (рис. 7). Хотя график, описывающий динамику солнечной радиации, в целом повторяет таковой динамики численности фитопланктона, корреляционный анализ результатов посуточных измерений солнечной радиации, показателей фитопланктона и основных биогенных элементов не обнаружил статистически значимой связи (при  $p < 0.05$ ) между исследуемыми параметрами.

Процессы формирования условий, благоприятных для массового размножения отдельных видов планктонных водорослей, носят комплексный характер и связаны и с биологическими, и с физико-гидрохимическими факторами, при этом значимость этих факторов различна (Сахарова, Корнева, 2018). Полученные в ходе настоящих исследований результаты показывают, что основное регулирующее влияние на развитие фитопланктона Камского залива Куйбышевского водохранилища оказывают уровеньный режим и солнечная радиация. Судя по гидрографу и графикам динамики водорослей, каждый эпизод колебаний уровня воды с последующим снижением, приводит к вспышке размножения планктонных водорослей. Чаще всего это происходит за счет вымывания из мелководных заливов органических соединений и видов водорослей, которые массово развиваются на мелководных участках. При этом, как показывают наблюдения, сами по себе ветра и шторма не сильно влияют на содержание водорослей в воде. В штилевую солнечную погоду цианобактерии массово скапливаются на поверхности, образуя пятна "цветения". Однако после эпизодов колебания уровня воды, если даже будут продолжительные ветра и грозы, содержание цианобактерий не снижается, они лишь

распределяются в толще воды, что наглядно показывают интегрированные пробы.

Хотя в наших исследованиях анализ показателей фитопланктона и значений основных факторов среды, оказывающих влияние на динамику фитопланктона (уровенный режим, интенсивность падающей солнечной радиации и содержание биогенных элементов – азота и фосфора), показал отсутствие статистически значимой связи между величинами этих параметров, графики, построенные по эмпирическим данным, свидетельствуют, что это взаимосвязанные процессы. В природе такого рода причинно-следственные связи бывает трудно отследить на таких малых выборках с широкой вариабельностью как наблюдения одного сезона (Выручалкина и др., 2016). Реакция фитопланктона, как и других гидробионтов, на изменяющиеся условия среды проявляется не сразу, а по прошествии довольно продолжительного периода времени (Корсак и др., 2009), и крайне сложно установить статистически достоверные зависимости между изучаемыми параметрами такого рода.

По результатам исследований, воды исследуемого участка р. Кама в течение большей части вегетационного сезона соответствовали мезосапробному типу и умеренно-загрязненной зоне (рис. 8). Трофический статус вод, определенный по биомассе фитопланктона, прозрачности воды и по содержанию общего фосфора, большей частью соответствовал мезотрофному, а в периоды максимального развития планктонных водорослей часто и эвтрофному типу.

На сегодня крайне актуально выявление наиболее значимых факторов, влияющих на процессы эвтрофикации и развитие водорослей Куйбы-

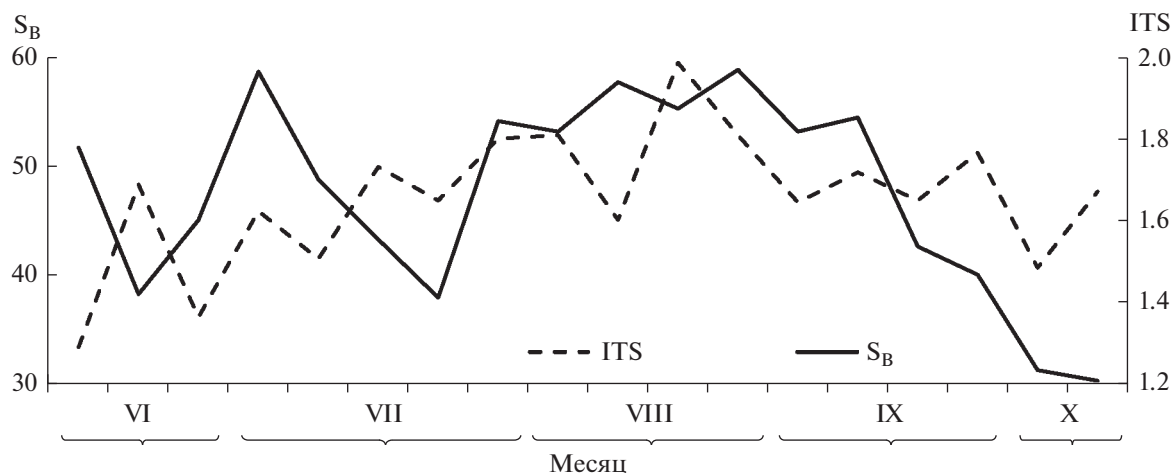


Рис. 8. Динамика индекса трофности (ITS) и сапробности ( $S_B$ ) по биомассе (B) фитопланктона в интегрированных пробах р. Кама.

шевского водохранилища. Самый же значимый фактор, которым можно управлять и который определяет внутриводоемные процессы водохранилища, – водный режим (режим водного притока и регулирование стока гидроузлом, проточность, а также морфометрические особенности водоема). Чтобы управлять этими факторами, необходимы прогностические расчеты при разных вариантах регулирования речного стока Куйбышевского водохранилища и систем уравнений, связывающих качественный и количественный состав гидробионтов с гидрохимическими, морфометрическими и гидрофизическими параметрами водохранилища, которые отражали бы поведение доминирующих видов гидробионтов и динамику водной экосистемы в целом. При исследованиях таких сложных водных экосистем, как Куйбышевское водохранилище, для получения достоверных и репрезентативных данных, их необходимо собирать в ходе непрерывного мониторинга многолетней динамики. Поэтому мониторинговые исследования фитопланктона Куйбышевского водохранилища на этой же станции р. Кама, а также на реках Волга и Казанка будут продолжены.

**Выводы.** В фитопланктоне р. Кама (Камский залив Куйбышевского водохранилища) доминируют центрические диатомовые, зеленые сфероплеевые, а также цианобактерии, которые массово развиваясь, вызывают “цветение” воды. В сезонной динамике фитопланктона выявлено два пика численности и биомассы – в летний и летне-осенний периоды. “Цветение” воды обусловлено массовым развитием цианобактерий родов *Microcystis*, *Aphanizomenon* и *Anabaena*. Наиболее значимыми факторами, которые влияют на интенсивность развития фитопланктона, являются повышение температуры воды и воздуха, интенсив-

ность солнечной радиации, колебания и неуклонное снижение уровня воды. Воды исследуемого участка реки соответствуют мезосапробному типу и умеренно-загрязненной зоне. Трофический статус вод соответствует мезотрофному, в периоды максимального развития планктонных водорослей – эвтрофному типу.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам гидрохимической лаборатории ФГБУ “Средволгаводхоз” (г. Казань) за помощь в обработке гидрохимических проб, а также сотрудникам метеорологической обсерватории Казанского федерального университета за представленные данные.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. 1993. Теоретические вопросы классификации озер. Санкт-Петербург: Наука.
- Водоросли. 1989. Справочник. Киев: Наукова думка.
- Водные объекты Республики Татарстан // Гидрографический справочник. 2006. Казань: Изд-во “Идел-пресс”. С. 35.
- Вырчалкина Т.Ю., Филатов Н.Н., Дианский Н.А., Гусев А.В. 2016. О прогнозе многолетних изменений уровня воды крупных озер // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 9. С. 3.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. 1953. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Москва: Сов. наука.

- Даценко Ю.С. 2007. Эвтрофирование водохранилищ: гидролого-гидрохимические аспекты. Москва: ГЕОС.
- Даценко Ю.С., Пуклаков В.В., Эдельштейн К.К. 2017. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище // Тр. Карельск. науч. центра РАН. Вып. 10. С. 73.
- Джаяни Е.А. 2020. Межгодовые изменения фитопланктона Ириклинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 5. С. 450. <https://doi.org/10.31857/S0320965220050022>
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Корсак М.Н., Мошаров С.А., Скоробогатов А.М. и др. 2009. Влияние суммарной солнечной радиации на весеннее "цветение" фитопланктона в Учинском водохранилище // Вест. Мос. ун-та. Сер. 16. Биология. № 1. С. 41.
- Куйбышевское водохранилище (Научно-информационный справочник). 2008. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Обзор погодных условий в г. Казани по данным метеостанции Казань-университет / Метеорологическая обсерватория КФУ. 2018. Режим доступа: <https://kpfu.ru/ecology/struktura/otdelenie-ecology-yafii-i-turizma/kafedra-meteorologii-klimatologii-i-ekologii/meteorologicheskaya-observatoriya/obzorpogody>. Дата доступа: 08.03.2018.
- Рахуба А.В. 2020. Оценка влияния гидродинамического режима на развитие фитопланктона и качество воды Куйбышевского водохранилища // Уч. зап. Казан. ун-та. Серия Естественные науки. Т. 162. Кн. 3. С. 430.
- Садчиков А.П. 2003. Методы изучения пресноводного фитопланктона. Москва: Университет и школа.
- Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г. 2018. Фитопланктон литорали и пелагиали Рыбинского водохранилища в годы с разными температурным и уровнем режимами // Биология внутр. вод. № 1. С. 11. <https://doi.org/10.7868/S0320965218010023>
- Халиуллина Л.Ю., Яковлев В.А. 2015. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Изд-во АН РТ.
- AlgaBase is a database of information on algae that includes terrestrial, marine and freshwater organisms. 2000. Режим доступа: <http://algabase.org>. Дата доступа: 16.07.2021.
- Khaliullina L.Y., Demina G.V. 2015. Seasonal dynamics of phytoplankton communities residing in different types of shallow waters in the Kuibyshev Reservoir (Russia) // Int. Aquat. Res. (IAQR). V. 7. № 4. P. 315.
- Sladeczek V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol., Beiheft., Ergebnisse der Limnol. Bd 7.

## Features of the Seasonal Dynamics of Phytoplankton in the River Kama (Kuibyshev Reservoir) in 2017

L. Y. Khaliullina<sup>1, \*</sup> and I. I. Khaliullin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Kazan (Volga Region) Federal University, Institute of Fundamental Medicine and Biology, Kazan, Russia  
\*e-mail: liliya-kh@yandex.ru

The influence of abiotic factors on the seasonal dynamics of phytoplankton has been studied. An assessment of the trophic state of the river is given. Kama (Kama Bay of the Kuibyshev Reservoir). The seasonal values of the main environmental factors influencing the dynamics of phytoplankton (level regime, intensity of incident solar radiation, a number of basic hydrochemical and hydrophysical indicators) are analyzed. The waters of the study area of the river. Kama during most of the growing season corresponded to the mesosaprobic type and moderately polluted zone.

**Keywords:** phytoplankton, structure, biomass, abundance, algae, seasonal and interannual changes, Kama River, Kuibyshev reservoir, water level



УДК 581.93(285.3:234.84)

## ВОДНЫЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ НА БОЛОТАХ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВСТРЕЧАЕМОСТЬ, ЭКОЛОГИЯ

© 2022 г. О. Г. Гришуткин<sup>а, \*</sup>, Е. В. Ершкова<sup>б, с</sup>, И. С. Соколова<sup>д</sup><sup>а</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия<sup>б</sup>Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича и национального парка “Смольный”, Саранск, Россия<sup>с</sup>Национальный исследовательский Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарева, Саранск, Россия<sup>д</sup>Мордовский государственный педагогический университет им. М.Е. Евсевьева, Саранск, Россия

\*e-mail: grog5445@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.05.2022 г.

После доработки 18.07.2022 г.

Принята к публикации 23.07.2022 г.

Приводятся сведения о 15 видах водных сосудистых растений, произрастающих на болотах Приволжской возвышенности. Выявлено, что *Lemna minor*, *Persicaria amphibia*, *Utricularia vulgaris* – обычные представители флоры низинных, и, реже, переходных болот. Менее распространены *Hydrocharis morsus-ranae* и *Potamogeton natans*, приуроченные преимущественно к нарушенным болотам. *Utricularia intermedia* и *U. minor* отнесены к редким видам в большинстве регионов Приволжской возвышенности; они произрастают преимущественно на переходных болотах, где их встречаемость оценивается как спорадическая. *Potamogeton gramineus* и *Salvinia natans* внесены в региональные Красные книги, большинство находок известны с плесов волжских водохранилищ, однако для этих видов характерны местообитания на некоторых подтипах болот. Шесть видов обычны для озер Приволжской возвышенности, но на болотах встречаются редко: *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza* можно встретить только на самых богатых минеральным питанием болотах, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida* – в прибрежных полосах внутриболотных водоемов, *Ceratophyllum demersum*, *Stratiotes aloides* – на болотах начальной стадии образования из преимущественно старичных озер.

**Ключевые слова:** гидрофиты, низинные болота, переходные болота, факторы среды, редкие виды

**DOI:** 10.31857/S0320965222060080

### ВВЕДЕНИЕ

Болота относятся к специфическим природным объектам, вода на которых может быть как полностью связана торфом или растениями, так и формировать дополнительные водные объекты – озера, реки, мочажины. Во флоре болот преобладают гидрофиты, весьма часто встречаются мезофиты (Благовещенский, 2006; Волкова, 2019). Гидрофиты на болотах приурочены в основном к внутриболотным водоемам, которые, однако, в лесостепной зоне обладают весьма переменчивым увлажнением и в теплый период года многие из них пересыхают. Труднодоступность внутриболотных водоемов и их неопределенный статус как водных объектов (Филиппов и др., 2017) препятствует глубокому изучению водного компонента флоры на болотах.

Флора Приволжской возвышенности исследована весьма хорошо. По всем регионам есть мо-

нографии с аннотированными списками сосудистых растений (Силаева и др., 2010; Саксонов, Сенатор, 2012; Гафурова, 2014; Раков и др., 2014; Васюков, Саксонов, 2020). Для Ульяновской обл. (Благовещенский, 2006), Татарстана (Бакин, 2009), Мордовии (Гришуткин, 2015) имеются списки флор болот регионов. Немалое число публикаций посвящено флорам отдельных болот, например, в Ульяновской обл. (Варгот и др., 2015; Благовещенский, 2017, 2020а), Пензенской обл. (Иванов и др., 2016; Горбушина, Куприянов, 2018).

Встречаемость и экология водных растений достаточно исследованы (Кокин, 1982; Хлызова, 1989; Матвеев и др., 2004), однако по болотам данные аспекты разработаны слабо (Goslee et al., 1997; Кириллова, 2015). На Приволжской возвышенности эта проблема частично освещается в работе по флоре и растительности болот (Благовещенский, 2006), частично в локальных флори-

стических работах (Варгот, 2009; Истомина, 2012) и по отдельным видам растений (Налимова, Кудряшова, 2014).

Цель работы – рассмотреть аспекты распространения, встречаемости и экологических предпочтений водных видов сосудистых растений на болотах Приволжской возвышенности на основе материалов собственных полевых исследований, анализа литературных источников и гербарного материала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Краткая характеристика территории исследований.** Приволжская возвышенность расположена в центральной части Русской равнины и находится преимущественно в природной зоне лесостепи. Южные отроги заняты степными ландшафтами, в центральной и северной частях по долинам крупных рек и песчаным палеогеновым и флювиогляциальным отложениям встречаются участки смешанных и лиственных лесов. Территория возвышенности почти полностью принадлежит бассейну р. Волга (крупнейшие притоки – Сура, Свияга, Медведица и др.), и лишь западные отроги – бассейну р. Дон (притоки Хопер, Ворона).

На территории Приволжской возвышенности расположено 11 регионов, некоторые из них находятся в границах возвышенности почти полностью (Чувашия, Пензенская обл.), большей частью – Мордовия, Ульяновская обл., значительными участками – Нижегородская, Саратовская, Волгоградская области), незначительными – Татарстан, Тамбовская и Самарская области) и крайне малыми – Марий Эл. В настоящей работе территория Приволжской возвышенности условно разделена на три части: северную, центральную и южную.

На Приволжской возвышенности отмечены все основные типы болот. Низинные встречаются повсеместно, на них преобладают травяные сообщества часто с доминированием *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Carex acuta* L., *C. rostrata* Stokes, *Typha latifolia* L. и несколько реже – древесно-травяные сообщества с доминированием в верхнем ярусе *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Betula pubescens* Ehrh. Низинные болота наиболее распространены по долинам рек и могут занимать площадь до 500 га. Переходные и верховые болота располагаются в основном по надпойменным террасам и водоразделам, занимая суффозионные, эоловые и карстовые котловины. Растительный покров обычно состоит из осоково-сфагновых и древесно-осоково-сфагновых сообществ с доминированием *Betula pubescens*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa* Ehrh., *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr. Их площадь редко превышает 50 га (Пьявченко, 1958; Гришуткин, 2015; Благовещенский,

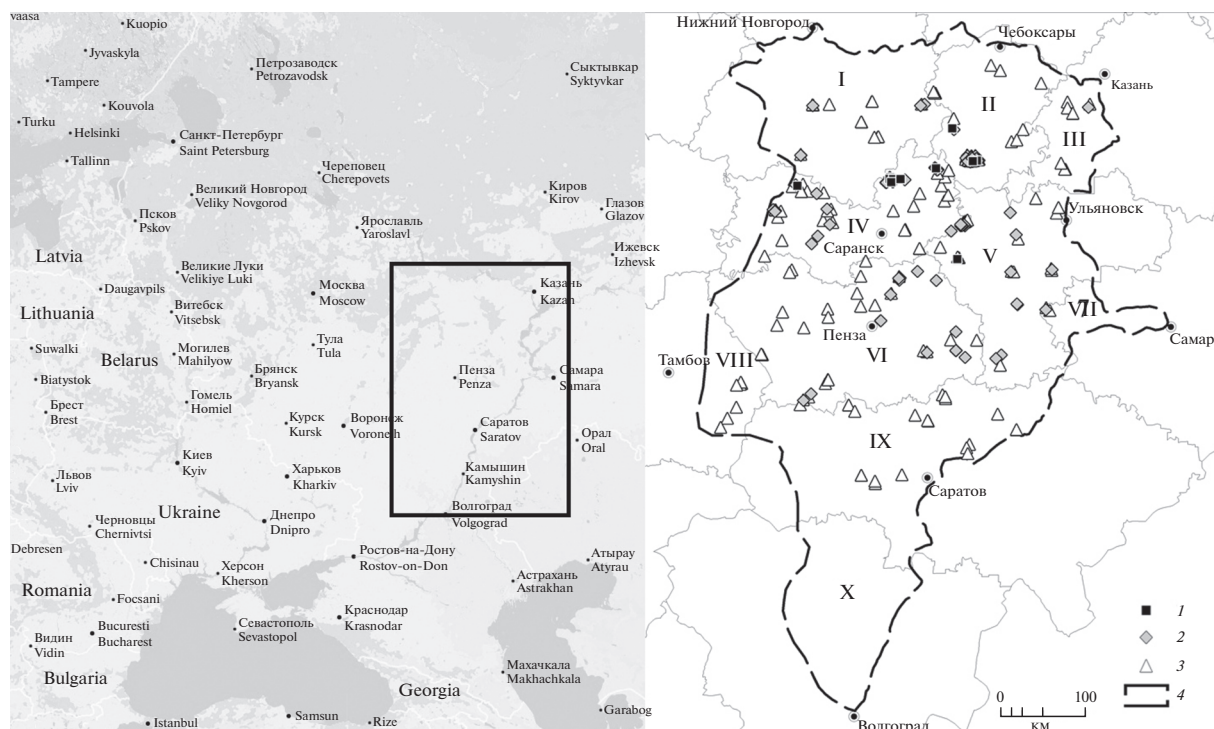
2020б). Общая заболоченность Приволжской возвышенности невысока – от 4.8 в северной части до 0.4% в южной (Гришуткин, 2021а).

**Материал исследований.** Исследования флоры болот проводили с 2010 по 2021 гг. Исследовано 713 болот (рис. 1), из них на 196 отмечены водные виды. Часть материала, касающаяся в основном распространения редких видов, опубликована ранее (Варгот и др., 2015; Гришуткин, Варгот, 2016; Гришуткин, 2021б). Собрано ~400 листов гербария, хранящихся в коллекциях IBIW, GMU, HMNR. Отдельные гербарные образцы переданы в MW, MNA, UPSU. Для анализа распространения гидрофитов на болотах использовали материалы вышеназванных гербарных коллекций, а также РКМ, NNSU, LE и литературные источники (Бакин, 2009; Варгот, 2009; Силаева и др., 2010; Истомина, 2012; Саксонов, Сенатор, 2012; Гафурова, 2014; Раков и др., 2014; Васюков, Саксонов, 2020).

**Методы исследований.** Основную территорию Приволжской возвышенности исследовали с помощью метода сеточного картирования (Серегин, 2014) по квадратам с размером сторон 1° по долготе и 0.5° по широте, что соответствовало размерам 55.6 × 62.2 км в северной части возвышенности и 55.6 × 68.3 км в южной. В каждом квадрате изучали как минимум три болота по возможности разных типов или подтипов. Не исследованными были территория Жигулевских гор, юг Саратовской обл. и Волгоградская обл. В центральной и северной частях Приволжской возвышенности изучение флоры болот было более интенсивным, особенно на территориях национального парка “Смольный” и государственного природного заповедника “Присурский”.

Полевые исследования проводили по стандартным методикам (Филиппов и др., 2017), которые включали физико-географическое описание водного объекта, составление геоботанических описаний на площадках 10 × 10 м, составление флористических списков болот и их структурных частей, сбор гербарного материала, измерения физико-химических показателей вод с помощью рН-метра Millwaukee pH600 и Hanna HI 98129 Combo анализатора рН/ЕС/TDS/°С.

Для оценки встречаемости использовали следующую шкалу: часто – виды, встречающиеся повсеместно в большинстве подходящих для них местообитаниях (встречаемость >50%); нередко – менее широко распространенные виды, встречающиеся, однако, в значительной части подходящих для них местообитаний (25–50%), спорадически – рассеянно встречающиеся виды, регулярно выявляемые в подходящих для них типах ландшафтов (10–25%), редко – виды, выявленные в ≤5–10% потенциально подходящих для них местообита-



**Рис. 1.** Карта-схема исследованных болот. I – Нижегородская обл., II – Чувашская Республика, III – Республика Татарстан, IV – Республика Мордовия, V – Ульяновская обл., VI – Пензенская обл., VII – Самарская обл., VIII – Тамбовская обл., IX – Саратовская обл., X – Волгоградская обл. Условные обозначения: 1 – верховые болота, 2 – переходные, 3 – низинные, 4 – граница Приволжской возвышенности.

ний, очень редко – виды, найденные в <5% пригодных для них местообитаний (Лапшина, 2003).

Общую встречаемость рассчитывали относительно болот с потенциально подходящими местообитаниями для произрастания водных видов, что, за некоторыми исключениями, соответствовало сумме всех болот, на которых найдены гидрофиты.

Экологические предпочтения видов определяли путем составления флористических описаний с последующей обработкой их по шкалам Цыганова (1983) с применением алгоритма Бузук, Созинова (2009). Флористические описания проводили на площадках размером ~100×100 м, которые характеризовали экологические условия либо всего болота (при его небольших размерах), либо его части, где отмечены виды водных растений. Геоботанические описания не использовали для оценки экологических условий из-за малого числа видов во внутриболотных водоемах. Для построения ординационных диаграмм вычисляли средние значения показателей среды (увлажнение, трофность, кислотность, переменность увлажнения) по флористическим описаниям для каждого вида. Работу выполняли в программе PAST 3.09 с использованием метода PCA.

Названия видов сосудистых растений приведены по базе World Flora Online (2022).

Все картографические работы даны в программе MapInfo 11.5. Граница Приволжской возвышенности проведена авторами статьи самостоятельно по топографической карте масштаба 1 : 500000 по подножиям склонов водоразделов с абсолютными отметками >200 м над уровнем моря.

**Терминология.** В работе рассмотрены **истинно-водные растения** или **гидрофиты** (экотип I по классификации В.Г. Папченкова (2001)) – растения, для нормального прохождения жизненного цикла которых необходим постоянный контакт вегетативного тела с водной средой.

Под **болотом**, в общем определении, понимается часть земной поверхности, где осуществляется закономерное формирование торфяных отложений (Панов, Галанина, 2021). Торфяные отложения формируются при наличии избыточного увлажнения и специфической влаголюбивой растительности (Богдановская-Гиенэф, 1946; Боч, Мазинг, 1979). Образование болот связано преимущественно с двумя процессами – зарастанием водоемов (и водотоков) и заболачиванием суши (Денисенков, 2000). Болото тесно связано с другими водными объектами – озерами, реками, родниками. Наиболее сложен вопрос разграничения понятий болото и озеро. Наиболее часто озеро определяют как водоем, располагающийся во впадине, образованной неравномерным распре-

делением по земной поверхности продуктов разрушения горных пород (Папченков, 2003); или природный водоем суши в котловине, постоянно или периодически наполненной до некоторого уровня водой (Эдельштейн, 2014). К признакам озера также относят: значительное влияние ветра на водные массы, при образовании донных отложений в виде сапропеля, относительно постоянстве уровня воды (Богословский и др., 1984; Захаров, 2019). Также следует добавить о преобладании гидрофитов в растительности озера. Таким образом, исходя из определений болота и озера, в состав болот предлагается включить внутриболотные водоемы, имеющие тесную функциональную связь с болотами и не имеющие основных признаков озера. Диагностическими признаками внутриболотных водоемов были размеры (преимущественно глубина  $\leq 1$  м и площадь  $\leq 1$  га), торфяное дно, простая структура растительности. К ним также относились остатки дистрифовых озер, измельчавших или затянувшихся сплавиными; водоемы, образовавшиеся после выгорания торфа; участки болот, подпруженные дорогами, бобрами. Для пересыхающих небольших водоемов используют также термин эфемерный водоем (Захаров, 2019). Подобных же принципов авторы придерживались относительно водотоков. В состав болот не включали ручьи и реки, имеющие хорошо выраженное русло с минеральным дном.

Отдельно были рассмотрены выработанные болота, на которых после изъятия торфа осталось множество водных объектов. На Приволжской возвышенности торфоразработки проводили преимущественно в 1920–1980 гг. После добычи торфа торфяники чаще всего не использовали, водоотводные каналы либо засыпали искусственно, либо они перекрывались полностью или частично в результате осыпания грунта и заполнения органикой. Все исследованные в настоящей работе выработанные болота обладали избыточным увлажнением, торфонакоплением и преимущественно болотной растительностью, т.е. полностью соответствовали определению болота. Карьеры на данных болотах находились в разной степени восстановления. Они могли быть заполненными водой с преимущественно водной растительностью, полностью или частично заросшими сплавиными, заполненными обвалившимся с перемычек торфом или обмельчавшими и заросшими болотной растительностью по типу суходольного заболачивания. На этих болотах рассматривали почти все внутриболотные водоемы, за исключением наиболее крупных, которые ближе по своей морфологии к озерным экосистемам. Кроме того, в состав болот включали и осушительные каналы, которые в настоящее время не в полной мере выполняют свои задачи и расположены непосредственно на функционирующих болотах. Термин торфяник относительно выра-

ботанных болот в данной работе не применяли из-за его неопределенности. Под торфяником понимают любое торфяное болото (Пьявченко, 1958; Инишева, 2009), торфяную залежь и особенно осушенные болота, утратившие признаки избыточного увлажнения и специфичности растительного покрова (Пьявченко, 1985), объекты, имеющие или сохранившие торфяную залежь, но в первую очередь утратившие или сильно изменившие болотный растительный покров и даже часть торфяной залежи (Торфяные..., 2001). Вместо этого предлагается термин **выработанное болото** — болото, подвергшееся торфоразработкам, но не утратившее или восстановившее признаки и свойства естественного болота.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Водные сосудистые растения зарегистрированы на 196 болотах: одно верховое, 48 переходных (из них 25 выработанных), 147 низинных (34 выработанных). Среди низинных болот — 114 травяных и 33 лесных (с развитым древесным ярусом из *Alnus glutinosa* и/или *Betula pubescens*). Помимо торфяных карьеров на болотах отмечали небольшие водоемы, образовавшиеся после пожаров в последние 20–30 лет (33 болота), осушительной мелиорации (10), подпружения автодорогами (6). Всего на болотах Приволжской возвышенности выявлено 15 видов гидрофитов из 11 родов и восьми семейств (табл. 1). Все они — многолетние водные травы с широкими ареалами (Толмачев, 1962, 1974).

Виды водных сосудистых растений встречаются не только во внутриболотных водоемах, но и в сообществах болотных и прибрежно-водных растений с уровнем болотных вод 5–30 см выше поверхности. Такие сообщества, как и небольшие внутриболотные водоемы, летом зачастую пересыхают и некоторые виды водных растений (*Salvinia natans*, *Potamogeton gramineus*, *Lemna minor*, *Nuphar lutea*, *Persicaria ambhobia*, *Utricularia intermedia*, *U. minor*, *U. vulgaris*) оказываются на высохшей поверхности болот, где сохраняют жизнеспособность довольно продолжительное время. Особенно это характерно для *Persicaria ambhobia* *Potamogeton gramineus*, для которых указаны наземные формы (Лисицына и др., 2009).

Не выявлено четких закономерностей территориального распределения видов (табл. 1). Наибольшее их число обнаружено в Республике Мордовия, Пензенской и Ульяновской областях. В этих регионах проведены наиболее подробные исследования и охвачены наиболее разнообразные сообщества болот. В Чувашской Республике, несмотря на большое количество исследованных болот, число обнаруженных видов невелико, поскольку большинство болот располагалось на надпойменных террасах р. Сура и они не отлича-

**Таблица 1.** Число находок водных видов сосудистых растений и их территориальное распределение на болотах регионов Приволжской возвышенности

Вид	ДГА	ШГА	Регион									Всего
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
<b>Сем. Salviniaceae</b>												
<i>Salvinia natans</i> (L.) All.	ГА	ПЗ	0	0	0	1	0	0	1	0	2	4
<b>Сем. Potamogetonaceae</b>												
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	ГА	ПЗ	0	1	3	0	1	0	0	1	0	6
<i>P. natans</i> L.	ГА	ПЗ	2	0	0	11	7	10	0	0	1	31
<b>Сем. Hydrocharitaceae</b>												
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	ЕС–ДСЗМ	ПЗ	4	2	0	9	0	7	0	4	2	28
<i>Stratiotes aloides</i> L.	Е–ЗС–ДСЗМ	ПЗ	0	0	0	2	0	1	0	2	0	5
<b>Сем. Lemnaceae</b>												
<i>Lemna minor</i> L.	ГК	ПЗ	4	10	3	39	9	6	1	4	4	80
<i>L. trisulca</i> L.	ГК	ПЗ	0	3	3	3	0	2	0	0	2	13
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.	К	ПЗ	0	1	0	3	1	2	0	1	0	8
<b>Сем. Ceratophyllaceae</b>												
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	ГА	ПЗ	0	1	0	1	0	1	0	0	0	3
<b>Сем. Nymphaeaceae</b>												
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	ГА	ПЗ	0	0	1	2	2	1	0	0	0	6
<i>Nymphaea candida</i> J. Presl & C. Presl	Е–ЗС	ПЗ	0	0	0	2	3	0	0	0	0	5
<b>Сем. Polygonaceae</b>												
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarbr.	ГА	ПЗ	5	12	6	16	7	10	1	2	3	62
<b>Сем. Lentibulariaceae</b>												
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	ГА	Б	0	0	0	3	2	1	0	1	1	8
<i>U. minor</i> L.	ГА	Б	1	1	0	6	2	4	0	0	1	15
<i>U. vulgaris</i> L.	ГА	ПЗ	4	11	7	24	9	7	1	0	2	65
Всего болот			28	150	9	396	42	56	3	7	22	713
с водными видами			12	31	9	76	21	32	3	6	6	196
Всего видов			6	9	6	14	10	12	4	7	9	77

Примечание. Здесь и в табл. 6: I – Нижегородская обл., II – Чувашская Республика, III – Республика Татарстан, IV – Республика Мордовия, V – Ульяновская обл., VI – Пензенская обл., VII – Самарская обл., VIII – Тамбовская обл., IX – Саратовская обл. ДГА – долготные группы видов ареалов: К – космополит, ГК – гемикосмополит, ГА – голарктический, ЕС–СА – евро-сибирско-североамериканский, ЕС–ДСЗМ – евро-сибирско-древнесредиземноморский, Е–ЗС–ДСЗМ – европейско-западно-сибирско-древнесредиземноморский, Е – европейский. ШГА – широтные группы видов ареалов: ПЗ – плюризональный, Б – бореальный.

лись большим разнообразием. Много видов отмечено в Саратовской обл., где все исследованные болота были низинными с небольшим общим количеством.

Виды *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Persicaria amphibia*, *Utricularia vulgaris* отмечены почти во всех регионах. Они встречаются повсеместно на низинных и переходных болотах различного геоморфологического положения – в поймах крупных и средних рек, надпойменных террасах, долинах малых рек, водно-ледниковых, вторичных моренных и палеогеновых равнинах.

*Utricularia minor* и *U. intermedia* встречаются преимущественно на переходных болотах, иногда на низинных, но находящихся в замкнутых котловинах суффозионного и эолового происхождения. Произрастают в основном в центральной части Приволжской возвышенности и приурочены к болотам, которые располагаются на песчаных отложениях надпойменных террас водно-ледниковых и палеогеновых равнин. *Lemna trisulca* отмечена во всех частях Приволжской возвышенности, однако вид на болотах встречается редко. Приурочен к низинным болотам, находящимся

**Таблица 2.** Встречаемость (%) видов водных сосудистых растений на болотах разного типа

Вид	Номер вида*	Тип болота			По всем типам
		низинное травяное	низинное лесное	переходное и верховое	
<i>Ceratophyllum demersum</i>	136	0.9	3.0	0.0	1.0
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	39	15.8	6.1	14.3	13.8
<i>Lemna minor</i>	13	43.9	69.7	14.3	40.1
<i>L. trisulca</i>	71	9.6	6.1	0.0	6.6
<i>Nuphar lutea</i>	111	0.9	3.0	6.1	2.5
<i>Nymphaea candida</i>	118	0.9	0.0	10.2	3.1
<i>Persicaria amphibia</i>	19	42.1	18.2	14.3	31.1
<i>Potamogeton gramineus</i>	111	4.4	0.0	2.0	3.1
<i>P. natans</i>	34	9.6	6.1	36.7	15.8
<i>Salvinia natans</i>	126	2.6	0.0	2.0	2.0
<i>Spirodela polyrhiza</i>	101	6.1	3.0	0.0	4.1
<i>Stratiotes aloides</i>	118	2.6	6.1	0.0	2.5
<i>Utricularia intermedia</i>	101	1.8	0.0	12.2	4.1
<i>U. minor</i>	62	4.4	0.0	18.4	7.1
<i>U. vulgaris</i>	18	28.1	9.1	61.2	33.2

\* Номер в Списке встречаемости всех видов сосудистых растений, отмеченных на болотах Приволжской возвышенности (всего 249). Список составлен на основе флористических описаний исследованных болот, не опубликован.

преимущественно в долинах крупных и средних рек. *Nymphaea candida* и *Potamogeton natans* отмечены преимущественно в относительно крупных внутриболотных водоемах переходных и верховых болот центральной части Приволжской возвышенности на террасах крупных и средних рек. *Potamogeton gramineus* произрастает на низинных болотах (единожды отмечен на эвтрофной окраине переходного болота), расположенных в замкнутых котловинах и логах временных водотоков на моренных и древнеаллювиальных отложениях. Чаше отмечался в северо-восточной части Приволжской возвышенности. *Spirodela polyrhiza* произрастает на низинных болотах в долинах рек и суффозионных котловинах преимущественно в центральной части Приволжской возвышенности. *Stratiotes aloides* и *Ceratophyllum demersum* встречаются на низинных болотах, преимущественно в поймах рек, единично в замкнутых котловинах на водоразделах, в основном, в центральной части Приволжской возвышенности. *Salvinia natans* произрастает на низинных и переходных болотах в торфяных карьерах и постпирогенных озерах; отмечен в центральной и южной частях на болотах в замкнутых котловинах по террасам крупных и средних рек. *Nuphar lutea* произрастает sporadically в центральной и северной частях Приволжской возвышенности в водоемах низинных и переходных болот, которые расположены в замкнутых котловинах на древнеаллювиальных и палеогеновых отложениях (Доп. мат. рис. S1–S5).

При оценке встречаемости видов водных растений на болотах Приволжской возвышенности не выявлены часто встречающиеся (в >50% подходящих местообитаний) (табл. 2). Виды *Lemna minor*, *Persicaria amphibia* и *Utricularia vulgaris* на болотах произрастают нередко (25–50%). Sporadическую встречаемость (10–25%) имеют *Hydrocharis morsus-ranae* и *Potamogeton natans*, редко (5–10%) – *Lemna trisulca*, *Utricularia minor*. Остальные виды произрастают на болотах очень редко (<5%). *Nymphaea candida*, *Potamogeton gramineus*, *Salvinia natans*, *Utricularia intermedia* являются редкими видами для большинства рассматриваемых регионов, где они внесены в Красные книги. *Ceratophyllum demersum*, *Nuphar lutea*, *Spirodela polyrhiza*, *Stratiotes aloides* являются обычными видами в регионах Приволжской возвышенности, но встречаются в других местообитаниях, в основном в озерах.

Водные растения на болотах встречаются в различных местообитаниях (табл. 3), экологические условия которых даже в однотипных внутриболотных водоемах могут значительно различаться. Виды *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea* произрастают в основном на озерах и в прибрежных болотных сообществах. *Nymphaea candida* встречается на переходных болотах с низкими значениями pH и минерализации (табл. 4), а *Nuphar lutea* отмечалась и на низинных болотах с более высокими показателями (табл. 4, рис. 2). Болота с *Nuphar lutea* характеризуются также более высо-

Таблица 3. Встречаемость видов водных растений на болотах по структурным участкам

Вид	ЭВ	М	О	Р	Рд	С	ТК	МК	ПВ	ВП
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	5	7	5	2	0	1	10	3	2	0
<i>Lemna minor</i>	16	31	4	9	4	3	18	17	6	7
<i>L. trisulca</i>	2	6	2	0	0	1	1	1	0	2
<i>Nuphar lutea</i>	0	0	3	0	0	0	1	0	1	0
<i>Nymphaea candida</i>	0	0	3	0	0	1	1	0	1	0
<i>Persicaria amphibia</i>	8	34	3	2	1	1	5	2	4	2
<i>Potamogeton gramineus</i>	3	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>P. natans</i>	7	0	5	2	0	5	8	0	2	2
<i>Salvinia natans</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0
<i>Spirodela polyrhiza</i>	2	2	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Stratiotes aloides</i>	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0
<i>Utricularia intermedia</i>	1	0	1	0	0	3	2	0	1	0
<i>U. minor</i>	1	1	0	0	0	3	7	0	2	0
<i>U. vulgaris</i>	13	17	6	1	0	12	14	1	7	3

Примечание. ЭВ – эфемерный водоем; М – межкочья и ровная поверхность болота; О – болотный участок по краю озера; Р – болотный водоток (река, ручей); Рд – родник, выходы грунтовых вод; С – сплавины, окна в сплавинах; ТК – торфяной карьер с открытой водной гладью; МК – мелиоративный канал на болоте; ПВ – постпирогенный водоем; ВП – водоем на болоте, образованный в результате подпруживания.

кой переменностью увлажнения. *Ceratophyllum demersum* и *Stratiotes aloides*, будучи озерными видами, встречаются исключительно на низинных болотах в сообществах, граничащих с озерами, и в торфяных карьерах. В отличие от кувшинковых, болота с этими видами имеют высокие значения рН, минерализации и переменности увлажнения.

В прибрежных болотных сообществах весьма часто произрастают *Utricularia vulgaris* и *Hydrocharis morsus-ranae*. Они имеют более широкое распространение на болотах – отмечаются в эфемерных водоемах, межкочьях, воде торфяных карьеров. *Utricularia vulgaris* часто встречается на переходных болотах (табл. 2), где произрастает также на сплавинах и в “окнах”. *Hydrocharis morsus-ranae* чаще отмечают на низинных болотах, на переходных болотах встречается преимущественно в воде торфяных карьеров. Болота с *Hydrocharis morsus-ranae* характеризуются более высокой трофностью, меньшей кислотностью и чуть большей переменностью увлажнения (рис. 2). По экологическим условиям, к *Hydrocharis morsus-ranae* близка *Salvinia natans*, которая наиболее часто присутствует в постпирогенных водоемах.

*Utricularia minor* и *U. intermedia* – похожие по экологии виды, отмечены преимущественно на переходных болотах, их встречаемость оценивается как спорадичная (табл. 2). Оба вида характерны для сплавины и “окон”, торфяных карьеров.

Местообитания с *Utricularia minor* имеют чуть меньшие значения рН и минерализации, чем с *Uintermedia*. Преимущественно на переходных болотах встречается *Potamogeton natans*, который произрастает в торфяных карьерах, эфемерных водоемах, прибрежной полосе озер, “окнах” сплавины. Местообитания вида, по сравнению с местообитаниями пузырчаток, с чуть более высокими значениями рН и минерализации (рис. 2).

*Lemna minor* – водный вид, который встречается на болотах наиболее часто. Произрастает преимущественно на низинных болотах во всех типах внутриболотных водоемах, на переходных болотах отмечен в межкочьях на окраинах, иногда в торфяных карьерах и мелиоративных каналах.

*Persicaria amphibia* нередко произрастает на низинных болотах и спорадично на переходных. Наиболее часто отмечен в межкочьях, причем зачастую на высохшей поверхности болота. Местообитания вида характеризуются значительно более низким увлажнением, чем других видов водных растений.

*Lemna trisulca* и *Spirodela polyrhiza* встречаются только на низинных болотах, отмечены в большинстве типов местообитаний (табл. 3) без каких-либо конкретных предпочтений. Для болот с *Lemna trisulca* характерны более высокие значения рН, минерализации и переменности увлажнения, чем болота со *Spirodela polyrhiza* (полевые-



**Таблица 4.** Значения рН и минерализации воды на болотах в местах произрастания водных сосудистых растений

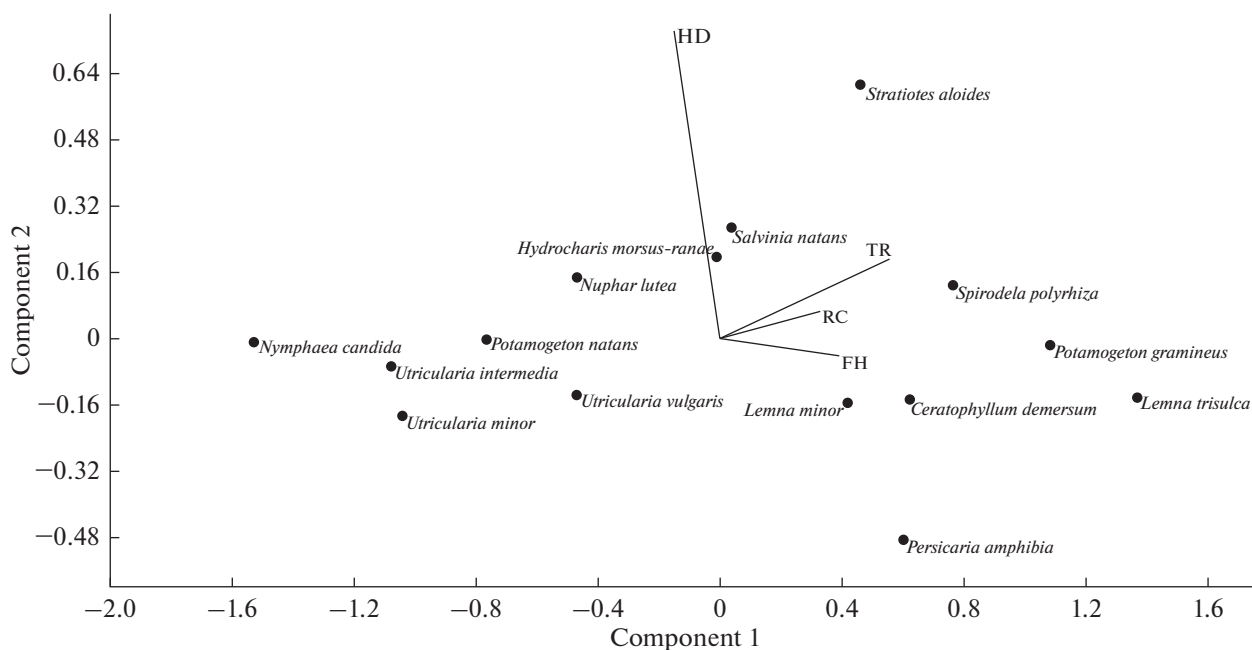
Вид	рН			Минерализация, мг/л		
	<i>n</i>	min–max	<i>M</i>	<i>n</i>	min–max	<i>M</i>
<i>Ceratophyllum demersum</i>	1	–	7.3	1	–	385.0
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	12	4.4–7.5	5.8	5	15–98	57.6
<i>Lemna minor</i>	46	4.4–8.8	6.5	24	15–380	84.3
<i>L. trisulca</i>	11	4.8–8.2	6.9	10	35–525	148.3
<i>Nuphar lutea</i>	3	5.3–7.0	6.2	1	–	112.0
<i>Nymphaea candida</i>	4	3.26.4	5.2	1	–	90.0
<i>Persicaria amphibia</i>	20	4.1–8.1	6.3	18	19–380	100.5
<i>Potamogeton gramineus</i>	4	6.9–7.8	7.2	4	35–149	93.2
<i>P. natans</i>	16	3.8–8.1	5.4	9	15–55	36.2
<i>Salvinia natans</i>	2	6.9–7.0	6.9	2	55–58	56.5
<i>Spirodela polyrhiza</i>	4	5.0–7.4	6.1	3	30–290	140.3
<i>Stratiotes aloides</i>	1	–	6.9	–	–	–
<i>Utricularia intermedia</i>	6	3.8–6.9	5.3	4	21–55	35.2
<i>U. minor</i>	12	3.8–6.9	4.9	7	12–55	32.3
<i>U. vulgaris</i>	49	3.9–7.5	5.5	36	6–290	54.1

Примечание. *n* – число измерений, *M* – средние.

ми измерения; рис. 2). Близкие экологические условия характерны для болот с *Potamogeton gramineus*, который встречается преимущественно на низинных болотах в эфемерных и подпруженных водоемах.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Болота считаются сложным природным объектом, основная часть воды в которых связана органическим веществом. Территориальная структура болота неоднородна – может включать как



**Рис. 2.** Ординационная диаграмма (PCA) видов водных сосудистых растений на болотах Приволжской возвышенности. HD – увлажнение, TR – трофность, RC – кислотность, FH – переменность увлажнения.



**Таблица 5.** Представленность видов водных растений на болотах различных регионов и территорий

Местонахождение видов	Число видов на болотах	Число видов водных растений	Литературный источник
Приволжская возвышенность	347	41	Благовещенский, 2006
Среднерусская возвышенность	601	33	Волкова, 2019
Татарстан	346	22	Бакин, 2009
Брянская обл.	352	19	Федотов, 2011
Западная Сибирь	344	13	Лапшина, 2003
Челябинская обл.	398	8	Ивченко, 2020

**Таблица 6.** Представленность водных сосудистых растений в Красных книгах регионов (I–IX) Приволжской возвышенности

Вид	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Nymphaea candida</i>	–	Б+	+	–	+	–	+	–	–
<i>Potamogeton gramineus</i>	–	Б+	+	Б+	Б+	–	–	–	–
<i>Salvinia natans</i>	Б+	+	+	Б+	+	+	–	Б–	–
<i>Utricularia intermedia</i>	–	Б+	Б–	Б+	Б+	–	–	Б+	–
<i>U. minor</i>	–	Б+	Б–, +	–	Б+	Б+	–	Б–	–

Примечание. Б+ – вид отмечен на болотах Приволжской возвышенности, Б– – отмечен на болотах, но не на Приволжской возвышенности, “+” – отмечен в Красной книге для Приволжской возвышенности, но не на болотах.

относительно сухие участки с наличием мезотрофных видов, так и открытую водную поверхность с преобладанием гидрофитов. Имеющиеся списки видов сосудистых растений на болотах и доли в них гидрофитов свидетельствуют о высокой субъективности восприятия водоемов внутри болота как самостоятельного гидрологического объекта, либо как части болота. Так, в ряде литературных источников доля водных видов во флоре болот некоторых регионов весьма значительна (табл. 5). По все видимости, данные различия объясняются не столько природными условиями, сколько разным подходом к водоемам внутри болота.

Распространение гидрофитов хорошо изучено в центральной части Приволжской возвышенности. На болотах этой территории найдено довольно много водных видов, что отражено в гербариях и литературе: в общих сводках, локальных флорах и специальных работах, посвященных болотам. Для Волжского бассейна указано десять видов непосредственно для болот и еще 10 для болотных мочажин (Лисицына и др., 2009); Республики Мордовия – 13 видов для болот (Силаева и др., 2010), бассейна р. Сура – 10 видов (Варгот, 2009), бассейна р. Инза – восемь видов (Истомина, 2012), национального парка “Смольный” – семь видов (Силаева и др., 2011), центральной части Приволжской возвышенности – 41 вид (Благовещенский, 2006). Значительно хуже исследована водная флора болот северной и южной частей Приволжской возвышенности.

Имеющиеся флористические данные свидетельствуют о высокой степени распространения водных видов сосудистых растений на болотах Приволжской возвышенности, которая, по нашему мнению, зависит от наличия собственно болот, их типа и количества.

Встречаемость видов водных растений на болотах Приволжской возвышенности в литературе отражена слабо (Благовещенский, 2006; Бакин, 2009; Гришуткин, 2015). Очень косвенно о ней можно судить по частоте упоминаний в литературе и гербарных коллекциях. Литературные сведения и гербарные образцы имеются почти по всем рассматриваемым видам, однако, с относительной регулярностью в гербариях встречаются лишь виды рода *Utricularia*, остальные представлены единично. Более полную информацию можно получить о редких растениях. Из рассматриваемых видов в Красных книгах представлены пять видов (табл. 6), которые довольно часто указывают и на болотах.

Наиболее часто на болотах встречаются *Utricularia vulgaris*, *Lemna minor*, *Persicaria amphibia*. Это массовые водные виды, распространенные повсеместно, для них болота служат обычным местобитанием. Несколько реже отмечается *Hydrocharis morsus-ranae*, упоминания о нем имеются только в работах по отдельным болотам, и его встречаемость оценивается спорадической для низинных травяных и сфагновых болот и нередкой для выработанных болот. *Potamogeton gramineus*,

*Salvinia natans*, *Utricularia intermedia*, *U. minor* – повсеместно редкие виды на Приволжской возвышенности, информации об их встречаемости на болотах довольно много. Виды *Potamogeton gramineus* и *Salvinia natans* чаще отмечают на плесах волжских водохранилищ, болота считаются менее характерным, но весьма регулярным их местообитанием. Находки *Utricularia intermedia* и *U. minor* сделаны преимущественно на сфагновых болотах, где их встречаемость можно отнести к спорадичной. Такая оценка подтверждается тем, что *Utricularia intermedia* не считается редким видом, подлежащим включению в Красную книгу Пензенской обл. (Красная книга Пензенской..., 2013), а *Utricularia minor* – Республики Мордовия (Красная книга Республики..., 2017). Виды *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton natans* – представители водоемов с открытой водой, первые два вида можно отнести к случайным для болот, третий вид имеет определенную приуроченность к болотным экосистемам, нередко встречаясь на сфагновых болотах, преимущественно в небольших “окнах” сплавины, прибрежной полосе внутриболотных озер и торфяных карьерах выработанных болот. Виды *Lemna trisulca* и *Spirodela polyrhiza*, *Ceratophyllum demersum* и *Stratiotes aloides* обычны в водных местообитаниях, но редки на болотах. *Lemna trisulca* и *Spirodela polyrhiza* характерны лишь для наиболее богатых низинных болот, *Ceratophyllum demersum* и *Stratiotes aloides*, по видимому, реликты зарастающих озер.

Определенные экологические предпочтения водных видов методами фитоиндикации хорошо коррелируют со значениями рН и минерализации болотной воды, полученными при непосредственных измерениях. По увеличению значения рН на основе полевых данных с достаточным числом измерений виды расположились в следующей последовательности: *Utricularia minor* – *U. intermedia* – *Potamogeton natans* – *Utricularia vulgaris* – *Hydrocharis morsus-ranae* – *Persicaria amphibia* – *Lemna minor* – *L. trisulca*. Ординация водных видов показала сходный результат (рис. 2) лишь с тем отличием, что значения рН в местообитаниях *Utricularia intermedia* были ниже, чем у *U. minor*.

Распределение растений по трофности имеет схожий вид лишь с тем отличием, что *Persicaria amphibia* характерна для более богатых местообитаний, нежели *Lemna minor*, что отразилось и при непосредственных измерениях, и на диаграмме. Как и для кислотности, обратный порядок размещения наблюдался только для *Utricularia intermedia* и *U. minor* – на диаграмме первый вид характерен для более бедных местообитаний, нежели второй (рис. 2).

**Выводы.** Виды водных растений отмечены на 27% исследованных болот Приволжской возвышенности. Закономерности распространения ви-

дов не выявлены, кроме исчезновения отдельных видов в южной части, приуроченных преимущественно к сфагновым болотам, которые уже в Саратовской обл. почти не встречаются. Виды *Utricularia intermedia*, *U. minor* произрастают преимущественно на болотах, *Utricularia vulgaris*, *Persicaria amphibia* и *Lemna minor* отмечаются на болотах весьма часто. *Hydrocharis morsus-ranae* – несколько реже, но довольно регулярно в малых водоемах низинных и переходных болот, часто нарушенных. Виды *Potamogeton gramineus* и *Salvinia natans* присутствовали преимущественно в эфемерных водоемах травяных болот и в большинстве регионов Приволжской возвышенности редкие. Остальные виды имеют непостоянную встречаемость и могут быть отнесены к очень редко встречающимся на болотах или случайным, приурочены в основном к внутриболотным озерам, их прибрежным полосам, торфяным карьерам, (*Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton natans*, *Stratiotes aloides*), формируют прибрежные заросли (*Ceratophyllum demersum*, *Stratiotes aloides*), а также занимают небольшие “окна”, мочажины, каналы (*Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza*).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.А. Боброву (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь в определении сосудистых растений.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института биологии внутренних вод РАН № 121051100099-5.

#### ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (рис. S1–S5) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Рис. S1. Находки *Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides* на болотах Приволжской возвышенности.

Рис. S2. Находки видов сем. Lemnaceae на болотах Приволжской возвышенности.

Рис. S3. Находки видов *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia* на болотах Приволжской возвышенности.

Рис. S4. Находки видов *Potamogeton gramineus*, *P. natans*, *Salvinia natans* на болотах Приволжской возвышенности.

Рис. S5. Находки видов рода *Utricularia* на болотах Приволжской возвышенности.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакин О.В.* 2009. Флора сосудистых растений болот Татарстана // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. Естественные науки. Т. 151. Кн. 2. С. 197.
- Благовещенский И.В.* 2006. Структура растительного покрова, систематический, географический и эколого-биологический анализ флоры болотных экосистем центральной части Приволжской возвышенности: Дис. ... докт. биол. наук. Ульяновск. 495 с.
- Благовещенский И.В.* 2017. Растительность озера Кряж (Ульяновская область): 2. Синтаксономическая структура // Ульяновский медико-биол. журн. № 2. С. 159.  
<https://doi.org/10.23648/UMBJ.2017.26.6231>
- Благовещенский И.В.* 2020а. Растительность болота Брехово (Ульяновская область). Рекомендации по режиму охраны и использования // Изв. Саратов. ун-та. Серия Химия. Биология. Экология. Т. 20. Вып. 4. С. 454.
- Благовещенский И.В.* 2020б. Структура растительности болотных экосистем центральной части Приволжской возвышенности. Ульяновск: Ульяновский гос. ун-т.
- Богдановская-Гиенэф И.Д.* 1946. О некоторых основных вопросах болотоведения // Ботан. журн. Т. 31. № 2. С. 33–44.
- Богословский Б.Б., Самохин А.А., Иванов К.Е., Соколов Д.П.* 1984. Общая гидрология (гидрология суши). Ленинград: Гидрометеиздат.
- Боч М.С., Мазинг В.В.* 1979. Экосистемы болот СССР. Ленинград: Наука.
- Бузук Г.Н., Созинов О.В.* 2009. Регрессионный анализ в фитоиндикации (на примере экологических шкал Д.Н. Цыганова) // Ботаника. Минск: Право и экономика. Вып. 37. С. 356.
- Варгот Е.В.* 2009. Флора сосудистых растений водоемов и водотоков бассейна средней Суры: Дис. ... канд. биол. наук. Саранск.
- Варгот Е.В., Гришуткин О.Г., Артаев О.Н.* 2015. Результаты исследований водно-болотных комплексов окрестностей озера Крячек (Ульяновская область) // Самар. науч. вест. № 2 (11). С. 41.
- Васюков В.М., Саксонов С.В.* 2020. Конспект флоры Пензенской области // Флора Волжского бассейна. Т. IV. Тольятти: Анна.
- Волкова Е.М.* 2019. Видовой состав сосудистых растений болот Среднерусской возвышенности // Разнообразие растительного мира. № 3(3). С. 4.  
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-3-4-20>
- Гафурова М.М.* 2014. Сосудистые растения Чувашской Республики // Флора Волжского бассейна. Т. III. Тольятти: Кассандра.
- Горбушина Т.В., Куприянов А.Н.* 2018. Растительность болота Вишневокское (Кузнецкий район Пензенской области) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 27. № 4–1. С. 206.
- Гришуткин О.Г.* 2015. Болота Мордовии: ландшафтно-экологический анализ, флора, последствия антропогенного воздействия. Саранск: Пушта.
- Гришуткин О.Г.* 2021а. Оценка заболоченности лесостепи европейской части России: от общих чисел к частным // Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее. Мат. Шестого Межд. полевого симп. Томск. С. 65.
- Гришуткин О.Г.* 2021б. Флористические находки на болотах Приволжской возвышенности // Фиторазнообразии Восточной Европы. Т. 15. № 4. С. 5.  
<https://doi.org/10.24412/2072-8816-2021-15-4-5-15>
- Гришуткин О.Г., Варгот Е.В.* 2016. Редкие виды сосудистых растений на выработанных болотах лесостепи средней России // Бот. журн. Т. 101. № 2. С. 166.
- Денисенков В.П.* 2000. Основы болотоведения: Учеб. пособие. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та.
- Захаров С.Г.* 2019. Эфемерные водные объекты как особая группа озеровидных водоемов // Географический вестник = Geographical bulletin. № 1(48). С. 56.  
<https://doi.org/10.17072/2079-7877-2019-1-56-62>
- Иванов А.И., Ильин В.Ю., Дудкин Е.А.* 2016. Водно-болотные угодья Пензенской области. Пенза: Пензенская гос. с.-х. академия.
- Ивченко Т.Г.* 2020. Флора болот горных и равнинных территорий Челябинской области // Ботан. журн. Т. 105. № 2. С. 169.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620020052>
- Инишева Л.И.* 2009. Болотоведение: учебник для вузов. Томск: Изд-во Томск. гос. пед. ун-та.
- Истомина Е.Ю.* 2012. Флора бассейна реки Инзы: Эколого-биологические особенности, антропогенная трансформация и проблемы охраны: Дис. ... канд. биол. наук. Саранск.
- Кириллова Н.Р.* 2015. Водные растения в сообществах травяных болот Мурманской области // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Восточной Фенноскандии: Тез. докл. Межд. совещ., посвященного 100-летию со дня рождения М.Л. Раменской. С. 42.
- Кокин К.А.* 1982. Экология высших водных растений. Москва: МГУ.
- Красная книга Пензенской области. 2013. Т. 1. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. Пенза.
- Красная книга Республики Мордовия. 2017. Т. 1: Редкие виды растений и грибов. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та.
- Лапшина Е.Д.* 2003. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И.* 2009. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.
- Матвеев В.И., Соловьева В.В., Саксонов С.В.* 2004. Экология водных растений. Самара: Самар. науч. центр Рос. акад. наук.
- Налимова Н.В., Кудряшова А.Г.* 2014. Экологические особенности водных растений пузырчаток Чувашии // Естественно-научные исследования в Чувашии. № 1. С. 22.
- Панов В.В., Галанина О.В.* 2021. Полуторавековая дискуссия об определении болота в России // Изв.

- Русс. географ. общ-ва. Т. 153. № 2. С. 72.  
<https://doi.org/10.31857/S0869607121020075>
- Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МуБиНТ.
- Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. 2003. Основные гидробиотические понятия и сопутствующие им термины: Проект. Рязань: Сервис. 21 с.
- Пьявченко Н.И. 1958. Торфяники Русской лесостепи. Москва: Изд-во АН СССР.
- Пьявченко Н.И. 1985. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. Москва: Наука.
- Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М. 2014. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Т. II. Тольятти: Кассандра.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А. 2012. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Флора Волжского бассейна. Т. I. Тольятти: Кассандра.
- Серегин А.П. 2014. Флора Владимирской области: анализ данных сеточного картирования. Москва: Тов-во науч. изд. КМК.
- Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Чугунов Г.Г. и др. 2010. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск: Изд-во Мордов. ун-та.
- Силаева Т.Б., Чугунов Г.Г., Кирюхин И.В. и др. 2011. Флора национального парка “Смольный”. Мхи и сосудистые растения: аннотированный список видов. Москва: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия.
- Толмачев А.И. 1962. Основы учения об ареалах. Ленинград: Изд-во ЛГУ.
- Толмачев А.И. 1974. Введение в географию растений. Ленинград: Изд-во ЛГУ.
- Торфяные болота: к анализу отраслевой информации. 2001. Москва: Геос.
- Федотов Ю.П. 2011. Флора болот Брянской области. Брянск: Группа комп. “Десяточка”.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. 2017. Методы и методики гидробиологического исследования болот: Уч. пособие. Тюмень: Изд-во Тюмен. гос. ун-та.
- Хлызова Н.Ю. 1989. Экологические особенности высшей водной растительности водоемов бассейна реки Воронеж: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Москва: Наука.
- Эдельштейн К.К. 2014. Гидрология озер и водохранилищ. Москва: “Перо”.
- Goslee S.C., Brooks R.P., Cole C.A. 1997. Plants as indicators of wetland water source // *Plant Ecology*. № 131. P. 199.
- World Flora Online. 2021. Available at: <http://www.world-floraonline.org/> (accessed: April 30, 2021).

## Aquatic Vascular Plants in the Mires of the Volga Upland: Distribution, Occurrence, Ecology

O. G. Grishutkin<sup>1, \*</sup>, E. V. Ershkova<sup>2, 3</sup>, and I. S. Sokolova<sup>4</sup>

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

<sup>2</sup>*Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park “Smolny”, Saransk, Russia*

<sup>3</sup>*Ogarev Mordovia State University, Saransk, Russia*

<sup>4</sup>*Evseyev Mordovia State Pedagogical University, Saransk, Russia*

\*e-mail: [grog5445@yandex.ru](mailto:grog5445@yandex.ru)

Information is provided on 15 species of aquatic vascular plants growing in the mires of the Volga upland. It was revealed that *Lemna minor*, *Persicaria amphibia*, *Utricularia vulgaris* are common representatives of the flora of fens, and, less often, transitional mires. *Hydrocharis morsus-ranae* and *Potamogeton natans* have a slightly smaller distribution, which are confined mainly to disturbed mires. *Utricularia intermedia* and *Utricularia minor* are rare species in most regions of the Volga upland, they grow mainly in transitional mires, where their occurrence is estimated as sporadic. *Potamogeton gramineus* and *Salvinia natans* are included in the regional Red Books, most of the finds are known from the ples of the Volga reservoirs, but these species are characterized by habitats on some subtypes of mires. Six species are common on the Volga upland for lakes, but they are rare in mires: *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza* – only in the most mineral-rich fens, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida* – in coastal strips of intracoastal reservoirs, *Ceratophyllum demersum*, *Stratiotes aloides* – in mires of the initial stage of formation from mainly ancient lakes.

**Keywords:** hydrophytes, fens, transitional mires, environmental factors, rare species

УДК 582.522.3(571)+581.9

## ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *Sparganium emersum* И *S. hyperboreum* (Typhaceae) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

© 2022 г. О. А. Мочалова<sup>а</sup>, \* , Д. Ю. Ефимов<sup>б</sup>, \*\*<sup>а</sup>Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия<sup>б</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

\*e-mail: mochalova@inbox.ru

\*\*e-mail: dnsfmv@ibiw.ru

Поступила в редакцию 26.04.2022 г.

После доработки 11.06.2022 г.

Принята к публикации 16.06.2022 г.

В пределах крупного биогеографического региона – северо-востока Азии – определены географические и биоклиматические факторы распространения широко представленных в регионе ежеголовников – *Sparganium hyperboreum* и *S. emersum*. Наиболее широко распространен *S. hyperboreum*, представлен на всем пространстве региона, проникает высоко в горы и далеко в Заполярье, занимая наиболее широкий спектр местообитаний. Морфологически варибельный *S. emersum* встречается реже, представлен двумя формами: широколистным *S. emersum* s. str. и узколистным *S. emersum* “*rothertii*”. *S. emersum* s. str. реже всего встречается, он произрастает преимущественно в западной части региона, в основном в Якутии, а *S. emersum* “*rothertii*” – в восточной, собственно на Дальнем Востоке. Оба тяготеют к низинам, равнинам, речным долинам. В градиентах биоклиматических переменных *S. emersum* s. str. и *S. hyperboreum* наиболее удалены. Промежуточное положение в регионе занимает *S. emersum* “*rothertii*”, смещаясь по многим климатическим показателям к *S. hyperboreum*. Вероятность находок *S. hyperboreum* возрастает в северо-восточном направлении и с увеличением высоты местности, *S. emersum* “*rothertii*” – в восточном, *S. emersum* s. str. – в западном. *S. emersum* s. str. наиболее требователен к теплообеспеченности и сухости климата. Распространение ежеголовников в регионе наиболее определяют средний дневной диапазон температуры, температурный годовой диапазон, средняя температура самого засушливого квартала, годовое количество осадков, сезонность осадков, осадки самого влажного квартала и осадки самого засушливого квартала. Вся территория северо-востока Азии по геопространственным и биоклиматическим параметрам пригодна для произрастания *Sparganium hyperboreum* и *S. emersum*, их отсутствие в каких-либо частях связано с комбинацией природно-климатических условий или с историческими причинами.

**Ключевые слова:** водные сосудистые растения, климатические факторы, статистический анализ, распространение, ареал, *Sparganium*

**DOI:** 10.31857/S032096522206016X

### ВВЕДЕНИЕ

Определение закономерностей распространения водных растений – важная экологическая задача и проблема при оценке эффектов климатических изменений и их последствий (Bornette, Puijalón, 2011; Hossain et al., 2017). Особо актуально исследование воздействия изменения климата на редкие, уязвимые виды водных макрофитов, поскольку мелководные и прибрежно-водные экотоны особо уязвимы (Hossain et al., 2017). Данные по влиянию изменений различных природно-климатических факторов на распространение

водных сосудистых растений, играющих исключительную роль в разнообразии биоты водоемов, для северных регионов немногочисленны (Lacoul, Fridman, 2006; Alahuhta et al., 2011; Wu et al., 2016; Бобров, Мочалова, 2017; Андриянова и др., 2019). Якутия – единственный северный регион, где японскими и российскими ботаниками проведено количественное сравнение распределения четырех видов *Sparganium* (*S. angustifolium* Michx., *S. emersum* Rehm., *S. hyperboreum* Laest., *S. natans* L.) в зависимости от некоторых климатических факторов и широтно-долготного градиента (Takahashi et al., 2001). Авторами показано, что *S. hyperboreum* и *S. emersum* демонстрируют явную разли-

**Сокращения:** СВА – северо-восток Азии.

цу в особенностях распространения в Якутии и предпочитают местообитания, характеризующиеся различными климатическими и экологическими факторами. Решено было провести анализ связей пространственного распределения видов с климатическими факторами для самых распространенных ежеголовников на большей по площади территории, используя количественные методы анализа (Gillard et al., 2017; Viana, 2017; Vanerjee et al., 2020).

Наиболее распространенные виды *Sparganium*, встречающиеся на северо-востоке Азии (СВА) — *S. emersum* и *S. hyperboreum*. Эти циркумполярктические виды произрастают от Заполярья до горных районов на сороковых широтах в арктической, субарктической и бореальной зонах (Юзепчук, 1934; Толмачев, 1960; Cook, Nicholls, 1986; Тимохина, 1988; Цвелев, 1996, Определитель..., 2020). *Sparganium emersum* характеризуется значительным полиморфизмом, для него приводятся разнообразные формы (Юзепчук, 1934; Cook, Nicholls, 1986; Цвелев, 1996).

Цель работы — проанализировать закономерности распространения *Sparganium emersum* и *S. hyperboreum* на СВА в градиенте географических и биоклиматических факторов; выявить, какое влияние оказывают географические и биоклиматические факторы на распространение видов; спрогнозировать возможность смещения границ ареалов в пределах СВА в результате природно-климатических изменений.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

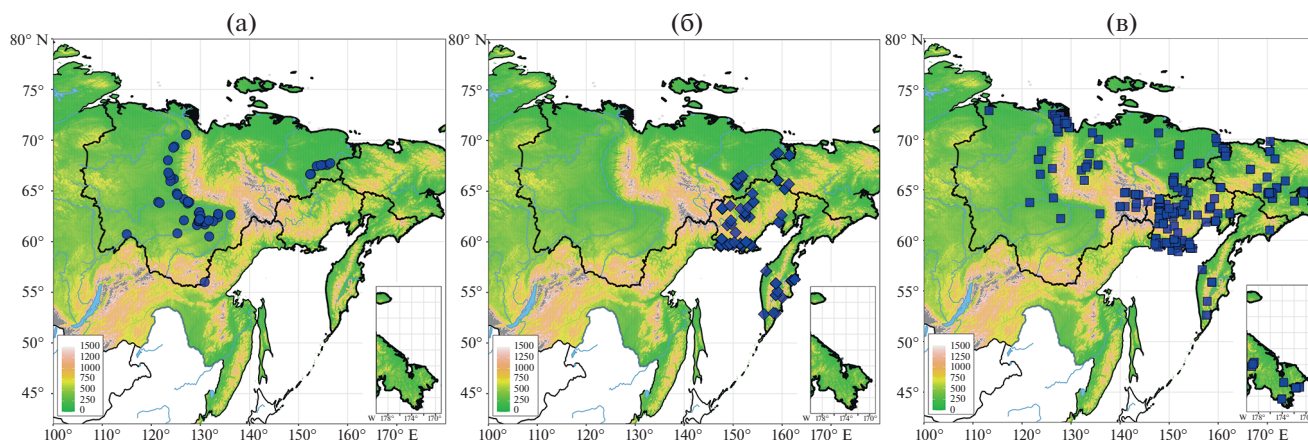
Район исследования — СВА, крупный биографический регион, охватывает территорию Якутии (Республика Саха) (3084 тыс. км<sup>2</sup>), Магаданской обл. (462 тыс. км<sup>2</sup>), Чукотского Автономного округа (721 тыс. км<sup>2</sup>) и Камчатского края (464 тыс. км<sup>2</sup>). Эта обширная территория имеет сложное геологическое строение и разнообразный рельеф: от горных массивов высотой 2000–3000 м, до обширных низин с многочисленными реками и озерами. Территория расположена в четырех климатических зонах: арктической, субарктической, субарктической морской и бореальной. Большая ее часть находится под влиянием континентального и ультраконтинентального климата, только прибрежные районы — океанического (Алисов, 1956). Значительная часть территории расположена в зоне многолетней мерзлоты. Природно-климатические особенности СВА описаны в (Пармузин, 1964; Клюкин, 1970; Chemeris et al., 2020).

Источник данных о распространении видов *Sparganium* на СВА — оригинальные сборы, критически пересмотренные коллекции гербариев (MAG, MHA, MW, IBIW, LE, NSK, SASU и др.), цифровые гербарии (<https://plant.depo.msu.ru/>;

<http://herb.csbg.nsc.ru:8081>; <http://botsad.ru/herbarium>), глобальная информационная система о биоразнообразии GBIF ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)) и сведения из литературы (Труфанова, 1972; Вехов, 1993; Takahashi et al., 1994, 2001; Бобров, Мочалова, 2014 и др.). Всего проанализировано 2134 записи о находках всех таксонов *Sparganium* с территории СВА. Для идентификации образцов использованы морфологические признаки (строение и размер соцветий, форма и размер плодов, жилкование и форма листьев); образцы без генеративных органов включены в анализ только с достаточно выраженными признаками формы и жилкования листьев.

Наиболее представленные виды на СВА — это *Sparganium emersum* и *S. hyperboreum*. Вслед за Цвелевым (1984, 1996) и Бобровым с соавт. (2021) сильно морфологически вариабельный в регионе *S. emersum* разделен в работе на две формы, таксономический статус которых пока неясен: “классический” широколистный с трехгранными листьями *S. emersum* s. str. и узколистный “нетипичный” *S. emersum* s. l. уклоняющийся к *S. rothertii* Tzvel. (далее *S. emersum* “*rothertii*”).

*Sparganium emersum* s. str. имеет широкие >5 мм листья, в сечении трехгранные с хорошо выраженной центральной жилкой; нижние прицветные листья чуть короче или немного превышают соцветия; пестичных головок 3–5, расставленные, тычиночных головок 4–7, расставленные, отчетливо отделены промежутком от пестичных головок; рыльца 1.8–2.2 мм, пыльники 1.3–1.5 мм; плоды веретеновидные с длинным столбиком. У *S. emersum* “*rothertii*” листья длинные, в сечении слегка уплощенные или нечетко трехгранные, с выраженной центральной жилкой, узкие (<5 мм); нижние прицветные листья в 1.5–2 раза превышают соцветие, обычно толще стеблевых листьев; пестичных головок 2–4, расставленные, тычиночных головок 3–5, сближенные, слабо отделены промежутком от пестичных головок; рыльца 1.3–1.5 мм, пыльники 0.8–1.1 мм, плоды широковеретеновидные с длинным столбиком. У *S. hyperboreum* — листья плоские, без выраженной центральной жилки, узкие (<5 мм); нижние прицветные листья заметно длиннее соцветия; пестичных головок 1–3, более-менее скученные, тычиночных головок 1–2, скученные, сближены с пестичными головками; рыльца 0.3–0.5 мм, пыльники 0.3–0.6 мм; плоды широковеретеновидные с едва заметным столбиком. Для *S. emersum* (обе формы) и *S. hyperboreum* после выбраковки сомнительных указаний, плохо сохранившихся экземпляров и дублетов массив данных, включенных в анализ, насчитывал 397 записей: 158 местонахождений *S. emersum* (55 — *S. emersum* s. str., 103 — *S. emersum* “*rothertii*”) и 239 местонахождений *S. hyperboreum* (рис. 1). В базу данных по местонахождениям *Sparganium* включали только записи,



**Рис. 1.** Распространение находок ежеголовников *Sparganium* по элементам рельефа на СВА: а – *S. emersum* s. str., б – *S. emersum* “*rothertii*”, в – *S. hyperboreum*.

подтвержденные гербарными образцами (Доп. мат. табл. S1).

Географические переменные основываются на геопространственных данных (широта, долгота, высота над уровнем моря) цифровой топографической модели (SRTM, [www.usgs.gov](http://www.usgs.gov)). Биоклиматические переменные (19 стандартных переменных температуры и осадков) были загружены из базы данных WorldClim ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org); Fick and Hijmans, 2017), с пространственным разрешением 30 угловых секунд.

Дисперсионный анализ (ANOVA) и множественное сравнение средних (TukeyHSD), при уровне значимости 0.05 (McDonald, 2009), применяли для определения различий между видами. Полиномиальную логистическую регрессию (MLR) использовали для определения соотношения шансов (вероятностей) находок видов в градиентах факторов среды (Engel, 2008). В регрессионных моделях данные по *S. emersum* “*rothertii*” использовались в качестве “перехвата”. Набор переменных не редуцировали, чтобы оценить связи каждого отдельного фактора с распространением видов ежеголовников на СВА (Доп. мат. txt. S1). Все статистические расчеты и подготовку визуализации проводили в среде R 4.1.2 (R Core Team, 2021)<sup>1</sup>.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Географические и экологические факторы.** *Sparganium emersum* – плюризональный голарктический вид, на СВА встречающийся в очень разнообразных экотопах, тяготея к долинам крупных рек, обширным межгорным впадинам и равни-

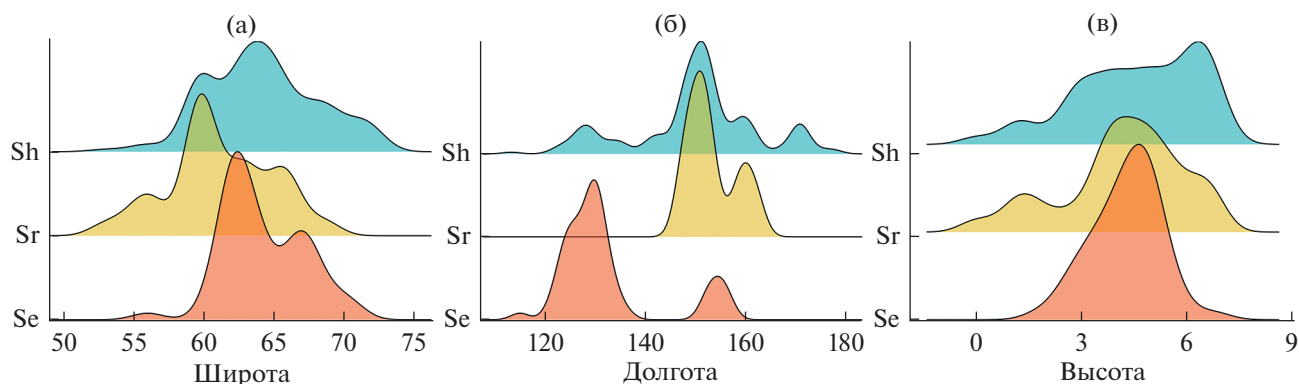
нам вдоль морского побережья, редок в горных районах. *S. hyperboreum* – арктобореальный голарктический вид, достаточно равномерно распределенный по всей территории, встречается и в горных, и на равнинных территориях (рис. 1).

*S. emersum* s. str. ( $n = 55$ ) в долготном градиенте распространен на СВА прерывисто, в широком диапазоне 115°–157° в.д. Подавляющая часть находок ( $n = 46$ ; 84%) сосредоточена в “западной” части СВА – в интервале 115°–137° в.д., и лишь небольшая часть ( $n = 9$ ; 16%) в “восточной” – 152°–157° в.д. (рис. 2). Самые восточные (157° в.д.) местонахождения *S. emersum* s. str. расположены на северо-востоке Якутии (Среднеколымский р-н, 67.73° с.ш., 156.46° в.д., протока Кружовская на правом берегу р. Колыма, старичное озеро, 24.09.1966, Г.Н. Егорова, опр. Е.Р. Труфанова (SASY)). Находки *S. emersum* s. str. в широтном градиенте на СВА распределены непрерывно между 56°–76° с.ш., с максимумом в интервале – 60.5°–64.8° с.ш. ( $n = 35$ ; 64%). Самые северные находки зарегистрированы в Якутии в низовьях р. Лена (Булунский улус, 70.55° с.ш., 127.12° в.д., правобережье р. Лена в 18 км выше пос. Кюсюр, оз. Туччахтах, северный берег, 18.07.2020, Н.П. Тихомиров, Н.А. Конотоп (IBIW)). Подавляющая часть находок сделана на высотах ≤200 м над у.м. ( $n = 49$ ; 89%), число находок >200 м резко снижается с высотой.

*S. emersum* “*rothertii*” ( $n = 103$ ) в долготном градиенте на СВА сконцентрирован в диапазоне 147°–163° в.д., с максимумом в интервале 147°–154° в.д. ( $n = 73$ ; 72%) (рис. 2). На востоке известен с Камчатки (Усть-Камчатский р-н, 56.28° с.ш., 162.58° в.д., пос. Усть-Камчатск, 1.5 км к северу от м. Погодный, побережье оз. Нерпичье, старичное слабо подсолненное озерко у дороги, 14.08.2013,

<sup>1</sup> A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>





**Рис. 2.** Плотности распределения находок ежеголовников *Sparganium* вдоль географических градиентов на СВА. Широтный и высотный (а, в) градиенты охватывают оба полушария, долготный (б) — только восточное. Высотный градиент представлен в логарифмической шкале,  $\log(m)$ . Таксоны ежеголовников: Se — *S. emersum* s. str., Sr — *S. emersum* “*rothertii*” и Sh — *S. hyperboreum*. Перекрывание ареалов по широте: Se & Sr\* — 43%, Se & Sh — 65%, Sr & Sh\* — 56%; по долготе: для Se & Sr\* — 13%, Se & Sh\* — 23%, Sr & Sh\* — 54%; по высоте над у.м.: Se & Sr — 64%, Se & Sh\* — 42%, Sr & Sh\* — 63% (\* значимые различия по результатам ANOVA, TukeyHSD —  $p_{adj} < 0.05$ ).

А.А. Бобров, О.А. Мочалова, Е.В. Чемерис (MAG)). Западная граница находится в Магаданской обл. (Ольский р-н, 59.66° с.ш., 147.22° в.д., левый берег р. Кава, термокарстовое озеро между оз. Лебяжье и р. Кава, 2.07.2017, О.А. Мочалова (MAG0003360)). Находки *S. emersum* “*rothertii*” в широтном градиенте распределены непрерывно между 52°–69° с.ш., с максимумом в узком интервале — 59.5°–60.0° с.ш. ( $n = 36$ ; 35%). Самые северные местонахождения расположены в низовье р. Колыма (Якутия, Нижнеколымский р-н, 68.51° с.ш., 161.49° в.д., 26 км к ю.-ю.-в. от пос. Черский, правый берег р. Колыма, озеро в восточной части протоки Осетровка, 24.08.2015, А.А. Бобров, О.А. Мочалова (MAG0003330)). Подавляющая часть находок отмечена на высотах  $\leq 200$  м над у.м. ( $n = 49$ ; 89%), с увеличением высоты число находок поступательно снижается. В Магаданской обл. растения собраны на 810 м над у.м. (Сусуманский р-н, 63.31° с.ш., 147.78° в.д., междуречье рек Буркандья и Малык-Сиен, оз. Харюзовое, 24.08.2012, А.А. Бобров, О.А. Мочалова (MAG0003153)). Находки этого таксона известны с СВА, из Магаданской обл., с Чукотки и Камчатки, вне СВА указан для Забайкалья, северо-восточного Китая и Японии (Цвелев, 1984, 1996).

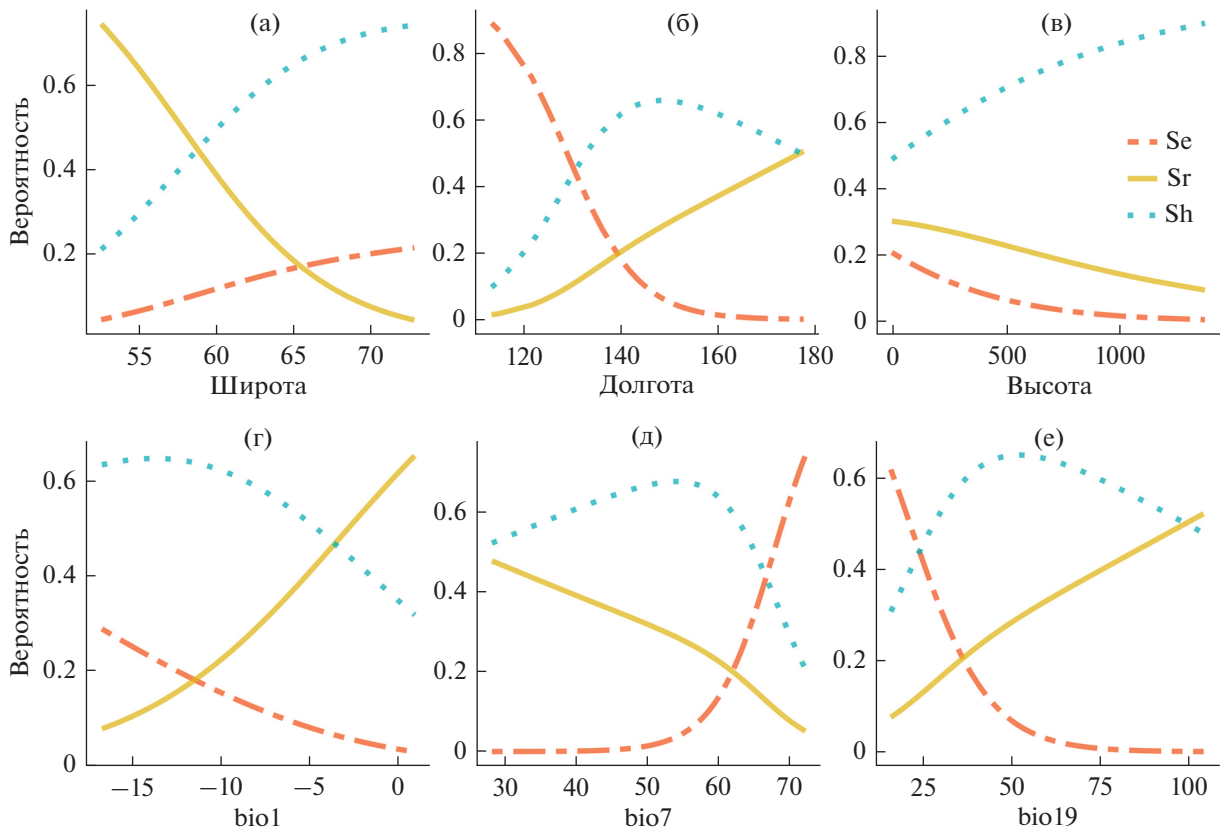
Находки *S. hyperboreum* ( $n = 239$ ) в долготном градиенте охватывают всю территорию СВА в диапазоне 110° в.д.—170° з.д. (рис. 1). Основной массив находок сосредоточен на 140°–165° в.д. ( $n = 156$ ; 65%), с максимумом на 145°–155° в.д. ( $n = 111$ ; 46%). Самые восточные среди всех ежеголовников находки сделаны в России на ее восточных границах, на 170° з.д. (Чукотка, Чукотский р-н, 66.14° с.ш., 169.97° з.д., окр. лагуны Уэлен, термокарстовое озеро, 07.08.2019, О.А. Мочалова, А.А. Бобров, Е.В. Чемерис (IBIW, MAG)), вид

обычен и на п-ове Аляска (<https://www.gbif.org/species/2702302>). Находки *S. hyperboreum* в широтном градиенте на СВА распределены сравнительно более равномерно (рис. 2), с максимумом на 62.5°–65.0° с.ш. ( $n = 79$ ; 33%). В низовьях р. Колыма вид доходит до 69° с.ш., на р. Лена собран на 72° с.ш., (Якутия, Булунский улус, 72.47° с.ш., 126.21° в.д., 2 км на запад от г. Америка-Хая, озеро в сыром понижении, 30.07.2020, Н.П. Тихомиров (IBIW)). В высотном градиенте основной массив находок ( $n = 158$ ; 73%) сосредоточен  $\leq 400$  м. Максимальная высота находок *S. hyperboreum* — 1371 м над у.м. отмечена в Магаданской обл. (Тенькинский р-н, 62.14° с.ш., 148.85° в.д., верховья р. Эльгенья, горное озеро, 28.07.2009, Н.В. Синельникова (MAG0003425)).

Ареалы этих ежеголовников в пределах СВА в значительной мере перекрываются между собой (рис. 2). В долготном направлении местонахождения *S. emersum* s. str. смещены к западу, *S. emersum* “*rothertii*” — к востоку. *S. hyperboreum* более равномерно представлен на всей территории СВА. В градиенте широты эти *Sparganium* распространены более однородно с максимумом в центральном секторе. В высотном градиенте основная часть находок была на высотах до 200–400 м, при этом, высоко в горы проникает только *S. hyperboreum*. Соответственно, наиболее значимые различия (ANOVA,  $df(2, 372)$ ,  $p < 0.05$ ) установлены для долготы ( $F = 76.8$ ), менее значимые — для широты ( $F = 20.4$ ) и высоты ( $F = 9.3$ ). Значимые различия в коэффициентах регрессии (MLR,  $p < 0.05$ ) получены для *S. emersum* “*rothertii*” в паре с *S. emersum* s. str. — по долготе и с *S. hyperboreum* — по широте и высоте.

Данные регрессионных моделей по градиенту долготы показывают, что на СВА в направлении с





**Рис. 3.** Изменчивость оценок вероятности (шансов) находок ежеголовников в градиентах географических (а–в) и биоклиматических (г–е) факторов. Обозначения переменных: Se – *S. emersum* s. str., Sr – *S. emersum* “rothertii”, Sh – *S. hyperboreum*. Биоклиматические параметры: bio1 – среднегодовая температура; bio7 – температурный годовой диапазон; bio19 – осадки самого холодного квартала.

запада на восток вероятность находок *S. emersum* “rothertii” и *S. hyperboreum* увеличивается, а *S. emersum* s. str., наоборот, снижается. Например, на западной границе СВА (113°–114° в.д.) вероятность находок в ряду *S. emersum* s. str., *S. emersum* “rothertii” и *S. hyperboreum* – 89, 1 и 10% соответственно, в восточной части СВА (177°–178° в.д.) вероятности находок этих таксонов – 0, 50 и 50%. В широтном градиенте с юга на север значительно увеличиваются шансы обнаружить только *S. hyperboreum*, для *S. emersum* “rothertii” – стремительно уменьшаются (рис. 3а, 3б).

**Биоклиматические факторы.** Различия между парами таксонов *Sparganium* по результатам ANOVA ( $df(2, 372)$ ,  $p < 0.05$ ) получены для всех биоклиматических параметров температуры и количества осадков (табл. 1). Наиболее высокие различия между ежеголовниками по температуре зарегистрированы для среднегодовой температуры (bio 1) ( $F = 22.6$ ), максимальной температуры самого теплого месяца (bio5) ( $F = 53.4$ ) и средней температуры самого теплого квартала (bio10) ( $F = 72.6$ ). По числу осадков наибольшие различия были для годового количества осадков (bio12) ( $F = 16.2$ ),

числа осадков самого засушливого квартала (bio17) ( $F = 28.4$ ) и осадков самого холодного квартала (bio19) ( $F = 37.2$ ).

Значимые различия коэффициентов в регрессионных моделях (MLR,  $p < 0.05$ ) получены для *S. emersum* “rothertii” в паре с *S. emersum* s. str. почти по всем биоклиматическим переменным температуры и осадков (Доп. мат. табл. S2), за редким исключением (изотермичность (bio3), максимальная температура самого теплого месяца (bio5), средняя температура самого влажного квартала (bio8), осадки самого засушливого месяца (bio14)). В свою очередь, значимые различия *S. emersum* “rothertii” с *S. hyperboreum* установлены только для некоторых переменных по температуре (средний дневной диапазон (bio2), максимальная температура самого теплого месяца (bio5), температурный годовой диапазон (bio7), средняя температура самого засушливого квартала (bio9)) и по осадкам (годовое количество осадков (bio12), сезонность осадков (bio15), осадки самого влажного квартала (bio16), осадки самого засушливого квартала (bio17)), т.е. *S. emersum* “rothertii” по ряду

**Таблица 1.** Основные статистические характеристики биоклиматических переменных по изученным видам ежеголовника на северо-востоке Азии

Биоклиматические переменные	<i>S. emersum</i> s. str.	<i>S. emersum</i> "rothertii"	<i>S. hyperboreum</i>
bio1	$\frac{-10.7 \pm 0.2}{-13.6 \dots -5.4}$	$\frac{-7.0 \pm 0.4}{-13-0.9}$	$\frac{-9.6 \pm 0.3}{-16 \dots 0.0}$
bio2	$\frac{10.8 \pm 0.2}{8.5-15.0}$	$\frac{10.0 \pm 0.2}{5.6-13.2}$	$\frac{9.6 \pm 0.2}{5.4-13.7}$
bio3	$\frac{16.4 \pm 0.2}{13.5-23.2}$	$\frac{19.9 \pm 0.3}{15.1-28.2}$	$\frac{18.3 \pm 0.4}{13.3-26.8}$
bio4	$\frac{2110.8 \pm 19.1}{1737.9-2337.9}$	$\frac{1539.3 \pm 39.6}{836.0-2067.3}$	$\frac{1676.4 \pm 26.5}{854.0-2378.2}$
bio5	$\frac{22.9 \pm 0.3}{17.8-26.1}$	$\frac{18.8 \pm 0.3}{14.6-23.3}$	$\frac{18.4 \pm 0.2}{10.5-24.5}$
bio6	$\frac{-42.4 \pm 0.3}{-46.9 \dots -33.4}$	$\frac{-30.1 \pm 0.9}{-42.7 \dots -13.5}$	$\frac{-34.1 \pm 0.6}{-49.7 \dots -14.3}$
bio7	$\frac{65.3 \pm 0.6}{57.6-71.9}$	$\frac{48.9 \pm 1.4}{28.9-64.1}$	$\frac{52.6 \pm 0.8}{28.3-72.1}$
bio8	$\frac{13.8 \pm 0.4}{8.0-16.6}$	$\frac{7.7 \pm 0.5}{-9.7-12.1}$	$\frac{9.2 \pm 0.2}{0.0-15.6}$
bio9	$\frac{-26.7 \pm 1.0}{-34.6 \dots -12.9}$	$\frac{-14.2 \pm 0.7}{-25.7-2.7}$	$\frac{-18.9 \pm 0.5}{-40.1-0.0}$
bio10	$\frac{14.4 \pm 0.3}{10.2-16.6}$	$\frac{11.9 \pm 0.1}{9.3-14.5}$	$\frac{11.3 \pm 0.2}{6.5-15.9}$
bio11	$\frac{-36.8 \pm 0.3}{-40.8 \dots -27.2}$	$\frac{-25.1 \pm 0.9}{-36.7 \dots -9.6}$	$\frac{-29.0 \pm 0.6}{-44.4 \dots 0.0}$
bio12	$\frac{277.2 \pm 6.2}{201.0-512.0}$	$\frac{436.4 \pm 18.0}{170.0-1025.0}$	$\frac{335.8 \pm 7.8}{154.0-613.0}$
bio13	$\frac{46.9 \pm 1.3}{37.0-101.0}$	$\frac{67.3 \pm 2.2}{32.0-130.0}$	$\frac{56.8 \pm 1.1}{28.0-97.0}$
bio14	$\frac{7.0 \pm 0.3}{4.0-13.0}$	$\frac{14.3 \pm 1.1}{5.0-68.0}$	$\frac{10.0 \pm 0.3}{3.0-46.0}$
bio15	$\frac{61.1 \pm 1.0}{49.3-81.0}$	$\frac{50.9 \pm 1.1}{15.0-85.4}$	$\frac{56.4 \pm 0.9}{30.7-89.2}$
bio16	$\frac{130.3 \pm 3.5}{93.0-273.0}$	$\frac{180.7 \pm 5.7}{82.0-347.0}$	$\frac{150.6 \pm 2.9}{72.0-258.0}$
bio17	$\frac{24.9 \pm 0.8}{15.0-43.0}$	$\frac{52.3 \pm 3.2}{20.0-213.0}$	$\frac{37.8 \pm 1.2}{15.0-154.0}$
bio18	$\frac{129.7 \pm 3.5}{90.0-273.0}$	$\frac{156.3 \pm 3.9}{77.0-307.0}$	$\frac{141.7 \pm 2.2}{29.0-291.0}$
bio19	$\frac{32.0 \pm 0.9}{19.0-55.0}$	$\frac{75.4 \pm 4.9}{25.0-252.0}$	$\frac{52.4 \pm 1.6}{16.0-216.0}$

Примечание. Биоклиматические переменные: bio1 – среднегодовая температура; bio2 – средний дневной диапазон; bio3 – изотермичность; bio4 – сезонность температуры (стандартное отклонение  $\times 100$ ); bio5 – максимальная температура самого теплого месяца; bio6 – минимальная температура самого холодного месяца; bio7 – температурный годовой диапазон; bio8 – средняя температура самого влажного квартала; bio9 – средняя температура самого засушливого квартала; bio10 – средняя температура самого теплого квартала; bio11 – средняя температура самого холодного квартала; bio12 – годовое количество осадков; bio13 – осадки самого влажного месяца; bio14 – осадки самого засушливого месяца; bio15 – сезонность осадков (коэффициент вариации); bio16 – осадки самого влажного квартала; bio17 – осадки самого засушливого квартала; bio18 – осадки самого теплого квартала; bio19 – осадки самого холодного квартала. Над чертой – среднее значение и стандартная ошибка среднего ( $M \pm SE$ ), под чертой – min–max.

показателей сопоставим с *S. hyperboreum*, по-видимому, этим можно объяснить высокую степень перекрытия находок двух таксонов в пространственных градиентах (Доп. мат. табл. S3).

Регрессионные модели по градиенту среднегодовой температуры демонстрируют, что на СВА по мере роста значений увеличивается вероятность находок *S. emersum* “*rothertii*”, в свою очередь, шансы *S. emersum* s. str. снижаются. На участках СВА со среднегодовой температурой на нижнем пределе (–16.7°C) вероятность находок в ряду *S. emersum* s. str., *S. emersum* “*rothertii*” и *S. hyperboreum* – 29, 8 и 63%. На верхнем пределе среднегодовой температуры (0.9°C) вероятность находок этих таксонов – 3, 65 и 32% соответственно. В градиенте температурного годового диапазона шансы обнаружить *S. emersum* “*rothertii*” снижаются поступательно. При этом температура 50°–60° по данному показателю представляет собой некий “критичный” участок градиента, поскольку существенно меняются направленность и динамика значений вероятностей находок *S. hyperboreum* и *S. emersum* s. str. (рис. 3г, 3д). Рост количества осадков в самый холодный квартал сопровождается снижением шансов обнаружить *S. emersum* s. str. на СВА, и увеличением вероятности произрастания *S. emersum* “*rothertii*” и *S. hyperboreum*.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Географические и экологические факторы.** Показано, что пресноводные макрофиты в Европе и Северной Америке, распределены по числу видов, биомассе и другим параметрам в географических градиентах довольно неравномерно, что объясняется неоднородностью окружающей среды (Alahuhta et al., 2017; García-Girón et al., 2021). Полученные по широко распространенным *Spartanium* на СВА данные свидетельствуют о справедливости этих наблюдений.

Большинство местонахождений ежеголовников на СВА сосредоточено в долинах крупных рек (Лена, Вилюй, Колыма, Омолон) или недалеко от морских побережий. Эти территории характеризуются прерывистым распространением многолетней мерзлоты и (или) обширными таликовыми зонами. Мощность деятельного слоя, состоящего из сезонно-талого и сезонно-мерзлого слоев на территории Якутии в основных местах произрастания всех трех таксонов от 1.5–2 до 3 м (Федоров и др., 2019).

На территории СВА только *S. hyperboreum* встречается повсеместно, в том числе и за пределами крупных речных долин, он достаточно равномерно распределен по районам водоразделов и межгорных равнин и произрастает в водоемах по-

чти на всех доступных уровнях высот. При этом большая часть находок *S. emersum* s. str. и *S. emersum* “*rothertii*” приходится на долинные местообитания и террасы речных долин.

Проведенный анализ данных по долготы, широте и высоте демонстрирует пространственную диверсификацию ежеголовников на СВА, связанную с неоднородностью современной топографии, для которой характерно чередование локальных барьеров – широких речных долин и горных систем в мелком масштабе территории и обилие однородных местообитаний и водных объектов – рек, ручьев и озер – в крупном. В этом аспекте полученные данные согласуются с наблюдаемыми региональными (Stuckey, 1993; Santamaría, 2002; Sun et al., 2022) и глобальными тенденциями (Murphy et al., 2019).

*S. emersum* произрастает по озерам и старицам, в мочажинах на болотах и в тундрах, реже в реках и протоках. Имеет широкую экологическую амплитуду, может встречаться и в олиготрофных, и в мезотрофных водоемах с pH 6–8.5. На СВА качество воды не имеет большого значения для этого вида, хотя по данным Cook, Nichols (1986) чаще он встречается в мезотрофных водах, реже в олиготрофных или сильно эвтрофных. На СВА *S. emersum* может произрастать в водоемах с часто меняющимся уровнем воды и формировать наземную форму, а также в глубоких озерах и реках, формируя погруженную, относительно узколистную и редко цветущую глубоководную форму. Именно широкая экологическая амплитуда и разнообразие экотопов обуславливают высокий внутривидовой полиморфизм.

*S. hyperboreum* встречается по тундровым, горным и долинным озерам, мочажинам, временным водоемам, реже – по медленно текущим неглубоким рекам; фоновый вид – по мелким термокарстовым озерам в горных и равнинных тундрах на СВА; для настоящей работы образцы были собраны в водоемах с pH 5.4–8.1 и минерализацией 2–65 ppm, что указывает на предпочтение вида – слабокислые неглубокие водоемы с торфянистым дном. По мнению Cook, Nicholls (1986), *S. hyperboreum* не растет ни в ультраолиготрофных, ни в эвтрофных водоемах, однако на СВА его неоднократно находили в ультраолиготрофных водоемах с очень чистой почти дистиллированной водой. Нередко вид встречается в мелких озерах и мочажинах, полностью перемерзающих зимой.

**Биоклиматические факторы.** Распространение водных растений во многом определяется влиянием климатических факторов, которые изменяют среду обитания (Woodward, Williams, 1987;

Dudgeon et al., 2006; Corlett, Westcott, 2013), тем самым обуславливают миграцию в более благоприятные местообитания, нередко на значительные расстояния (Chen et al., 2011; Viana, 2017). Santamaría (2002), напротив, считает, что климатические факторы имеют ограниченное влияние на водные растения, особенно на широко распространенные виды.

Полученные значения параметров биоклиматических факторов, на основе данных о распространении *S. emersum* s. str., *S. emersum* “*rothertii*” и *S. hyperboreum* на СВА, варьируют для этих таксонов, но по ряду показателей близки между собой (табл. 1). Они составляют биоклиматические характеристики этих видов ежеголовников для СВА.

*S. emersum* “*rothertii*” предпочитает местообитания менее контрастные по температуре и с большим обилием осадков, что свойственно территориям с климатом, находящимся под океаническим влиянием. Отчасти это позволяет *S. emersum* “*rothertii*” занимать сходные местообитания и произрастать совместно с *S. hyperboreum* в низкогорных условиях и с *S. emersum* s. str. в долинах крупных рек арктических районов СВА. По режиму увлажнения *S. emersum* s. str., сравнительно с *S. emersum* “*rothertii*” и *S. hyperboreum*, предпочитает более сухие местообитания (табл. 1).

Итак, расчеты показали, что дифференциация местообитаний *Sparganium* на СВА обуславливают в первую очередь семь факторов: средний дневной диапазон температуры (bio2), температурный годовой диапазон (bio7), средняя температура самого засушливого квартала (bio9), годовое количество осадков (bio12), сезонность осадков (bio15), осадки самого влажного квартала (bio16) и осадки самого засушливого квартала (bio17). Эти биоклиматические переменные могут быть использованы в качестве основных факторов, определяющих распространения ежеголовников на СВА. Неинформативными биоклиматическими переменными для *S. emersum* s. str., *S. emersum* “*rothertii*” и *S. hyperboreum* на СВА оказались только три из 19: изотермичность (bio3), средняя температура самого влажного квартала (bio8) и осадки самого засушливого месяца (bio14), т.е. подавляющее большинство переменных можно успешно использовать в качестве предикторов.

Известно, что водная среда оказывает нивелирующие действие на температуру, однако, наблюдается дифференциация распространения ежеголовников на СВА в градиенте биоклиматических температурных переменных. Полученные данные подтверждают важную детерминирующую роль

температуры как фактора распространения водных растений (Barko et al., 1982; Sun et al., 2022). Однако отметим, что *S. emersum* и *S. hyperboreum* чаще произрастают по мелководьям, где “нивелирование” водой температуры воздуха наиболее слабо.

Изменчивость вероятностей находок видов ежеголовников на СВА в градиентах геопространственных и биоклиматических переменных обычно имеет нелинейный вид (рис. 3). По всей видимости, это обусловлено неравномерным распространением трех таксонов вдоль экологических градиентов, редко учитываемыми важными для водных растений локальными факторами (гидрохимия воды, мерзлотный режим и колебания уровня воды в водоемах), а также историческими причинами. Геопространственная дифференциация, в свою очередь, определена экологическими характеристиками *Sparganium*. Так, *S. hyperboreum* характеризуется наиболее широким спектром местообитаний. Мощность деятельного слоя в местах его произрастания начинается от 1 м. *S. hyperboreum* может произрастать в горных озерах и мелких термокарстовых озерах, которые на крайнем северо-востоке нередко перемерзают до дна. *S. emersum* “*rothertii*” по большинству биоклиматических показателей ближе к *S. hyperboreum* (например, по изотермичности, сезонности температуры, максимальным температурам самого теплого месяца, средним температурам самого засушливого квартала и др.). *S. emersum* s. str. отличается от *S. hyperboreum* сильнее по температурному годовому диапазону, средним температурам самого влажного и самого теплого кварталов, а также осадкам самого засушливого и самого холодного кварталов.

Надо сказать, что особенности распространения ежеголовников на СВА, подтверждают результаты общего анализа воздействия окружающей среды на водные растения (Lacoul, Freedman, 2006). Авторами показано, что некоторые водные растения, с плюризональным распространением, характеризуются высокими уровнями полиморфизма и фенотипической пластичности в ответ на изменения факторов окружающей среды, и это позволяет им существовать в широком диапазоне условий среды.

**Выводы.** Среди ежеголовников наиболее широко распространен *Sparganium hyperboreum* — произрастает на всем пространстве СВА, проникает высоко в горы и далеко в Заполярье, занимает наиболее широкий спектр местообитаний. Реже встречаются *S. emersum* s. str., и *S. emersum* “*rothertii*”, локализованные в западной и восточной частях региона соответственно. Оба тяготеют к низинам, равнинам и речным долинам. При этом *S. emersum* s. str. более требователен к тепло-

обеспеченности и сухости климата по сравнению с другими. Расчеты показывают, что *S. emersum* s. str. и *S. hyperboreum* в пределах СВА располагаются на терминальных участках геопространственных и биоклиматических градиентов. В свою очередь, *S. emersum* “*rothertii*” занимает некоторое промежуточное положение, смещаясь по многим показателям в сторону *S. hyperboreum*. Перекрытие пространственных данных и близость значений отдельных биоклиматических переменных у разных таксонов *Sparganium* на СВА могут быть обусловлены локальными сложно учитываемыми для водных растений факторами — размер и тип водоема, кислотность и минерализация, глубина промерзания и др. Вся территория северо-востока Азии, с большим разнообразием водоемов и водотоков, по геопространственным и биоклиматическим параметрам пригодна для произрастания *S. emersum* и *S. hyperboreum*, а их отсутствие на каких-либо участках связано или с многофакторной комбинацией природно-климатических условий, или же с историческими причинами. Полученные количественные оценки биоклиматических параметров дают возможность прогнозировать изменение границ их ареалов на СВА при различных сценариях изменения климата и ожидать расширения ареала *S. emersum* при потеплении климата.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю благодарность за всестороннюю помощь кураторам и сотрудникам гербариев (МНА, MW, IBIW, KEM, LE, NSK, SASU и др.) во время изучения коллекций. Неоценимую помощь и консультации при подготовке статьи оказали А.А. Бобров и Е.В. Чемерис (Институт биологии внутренних вод РАН). Благодарим двух рецензентов за ценные и конструктивные замечания.

#### ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1–S3; txt. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>

Табл. S1 — Primary dataset for analysis.

Табл. S2 — Descriptive statistical characteristics of bioclimatic variables.

Табл. S3 — Polynomial regression coefficients of bioclimatic variables.

Тхт. S1 — Scripts and executable codes.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 15-29-02498-офи\_м, 19-04-01090-а, 19-05-00133-а) и в рамках госзадания (темы № 121051100099-5 (Институт биологии внутренних вод РАН), АААА-А17-

117122590002-0 (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН)).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б.П. 1956. Климат СССР. М.: Изд-во Мос. ун-та.
- Андриянова Е.А., Мочалова О.А., Мовергоз Е.А. 2019. Экология и сезонное развитие *Ranunculus nipponicus* Nakai (*Batrachium*, Ranunculaceae) в незамерзающих водотоках северного побережья Охотского моря // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 1. С. 33. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040211>
- Бобров А.А., Волкова П.А., Иванова М.О., Тихомиров Н.П. 2021. Дополнения к списку водных сосудистых растений острова Сахалин // Бот. журн. Т. 106. № 9. С. 902. <https://doi.org/10.31857/S0006813621090039>
- Бобров А.А., Мочалова О.А. 2014. Заметки о водных сосудистых растениях Якутии по материалам якутских гербариев // Новости систем. высш. раст. Т. 45. С. 122.
- Бобров А.А., Мочалова О.А. 2017. Водные сосудистые растения долины Колымы: разнообразие, распространение, условия обитания // Бот. журн. Т. 102. № 10. С. 1347. <https://doi.org/10.1134/S0006813617100015>
- Вехов Н.В. 1993. Высшие растения водоемов в низовьях рек Утавээм и Чегитун (Чукотский полуостров) // Бот. журн. Т. 78. № 7. С. 45.
- Клюкин Н.К. 1970. Климат // Север Дальнего Востока. Москва: Наука. С. 101.
- Определитель высших растений Якутии. 2020. Москва: Тов-во науч. изд. КМК; Новосибирск: Наука. С. 72.
- Пармузин Ю.П. 1964. Средняя Сибирь. Москва: Мысль.
- Тимохина С.А. 1988. *Sparganium* L. — Ежеголовник // Флора Сибири. Т. 1. Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae. Новосибирск: Наука. С. 88, 160.
- Толмачев А.И. 1960. Род *Sparganium* L. — Ежеголовник // Арктическая флора СССР. Вып. 1. Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР. С. 76.
- Труфанова Е.Р. 1972. Растительность озер долины среднего течения реки Колымы // Почвенные и ботанические исследования в Якутии. Якутск: Кн. изд-во. С. 110.
- Федоров А.Н., Шестакова А.А., Торговкин Я.И. и др. 2019. Цифровое тематическое картирование современного состояния мерзлотных ландшафтов в Якутии // Вест. Сев.-вост. фед. ун-та им. М.К. Аммосова. Сер. Науки о земле. № 2 (14). С. 36. <https://doi.org/10.25587/SVFU.2019.14.35445>
- Цвелев Н.Н. 1984. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Новости систем. высших растений. Т. 21. Ленинград: Наука. С. 232.

- Цвелев Н.Н. 1996. Род 1. Ежеголовник – *Sparganium* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. Санкт-Петербург: Наука. С. 346.
- Юзенчук С.В. 1934. Сем. Ежеголовниковые – Sparganiaceae Engl. // Флора СССР. Т. 1. Ленинград: Изд-во АН СССР. С. 216.
- Alahuhta J., Heino J., Luoto M. 2011. Climate change and the future distributions of aquatic macrophytes across boreal catchments // J. Biogeography. V. 38(2). P. 383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02412.x>
- Alahuhta J., Kosten S., Munemitsu A. et al. 2017. Global variation in the beta diversity of lake macrophytes is driven by environmental heterogeneity rather than latitude // Journal Biogeography. V. 88(8). P. 1758. <https://doi.org/10.1111/jbi.12978>
- Banerjee A.K., Harms N.E., Mukherjee A. et al. 2020. Niche dynamics and potential distribution of *Butomus umbellatus* under current and future climate scenarios in North America // Hydrobiologia. V. 847(10). P. 1505. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04205-1>
- Barko J.W., Hardin D.G., Matthews M.S. 1982. Growth and morphology of submersed freshwater macrophytes in relation to light and temperature // Can. J. Bot. V. 60(6). P. 877. <https://doi.org/10.1139/b82-113>
- Bornette G., Puijalon S. 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review // Aquat. Sci. V. 73. P. 1. <https://doi.org/10.1007/s00027-010-0162-7>
- Chemerys E.V., Romanov R.E., Kopyrina L.I. et al. 2020. How charophytes (Streptophyta, Charales) survive in severe conditions of the permafrost area in Far North-East Asia // Limnologia. V. 83. P. 125784. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2020.125784>
- Chen I.-C., Hill J.K., Ohlemüller R. et al. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming // Science. V. 333(6045). P. 1024. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Cook C.D.K., Nicholls M.S. 1986. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 1. Subgenus *Xanthosparganium* Holmberg // Bot. Helv. V. 96(2). P. 213.
- Corlett R.T., Westcott D.A. 2013. Will plant movements keep up with climate change? // Trends Ecol. Evol. V. 28(8). P. 482. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.003>
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O. et al. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges // Biol. Rev. V. 81(2). P. 163. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Engel J. 2008. Polytomous logistic regression // Statistica Neerlandica. V. 42(4). P. 233. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9574.1988.tb01238.x>
- Fick S.E., Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: new 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // Int. J. Climatology. V. 37(12). P. 4302. <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>
- García-Girón J., Heino J., Iversen L. et al. 2021. Rarity in freshwater vascular plants across Europe and North America: Patterns, mechanisms and future scenarios // Science Total Env. V. 786. 147491. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147491>
- Gillard M.B., Thiébaud G., Deleu C., Leroy B. 2017. Present and future distribution of three aquatic plants taxa across the world: decrease in native and increase in invasive ranges // Biol. Invasions. V. 19. P. 2159. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1428-y>
- Hossain K., Yadav S., Quaik S. et al. 2017. Vulnerabilities of macrophytes distribution due to climate change // Theor. Appl. Climatol. V. 129. P. 1123. <https://doi.org/10.1007/s00704-016-1837-3>
- Lacoul P., Freedman B. 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems // Env. Rev. V. 14(2). P. 89–136. <https://doi.org/10.1139/A06-001>
- McDonald J.H. 2009. Handbook of biological statistics. Baltimore: Sparky House Publ.
- Murphy K., Efremov A., Davidson T.A. et al. 2019. World distribution, diversity and endemism of aquatic macrophytes // Aquat. Bot. V. 158. 103127. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.06.006>
- Santamaría L. 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment // Acta Oecol. V. 23(3). P. 137. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01146-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01146-3)
- Stuckey R.L. 1993. Phytogeographical outline of aquatic and wetland angiosperms in continental eastern North America // Aquat. Bot. V. 44. № 2–3. P. 259. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(93\)90073-6](https://doi.org/10.1016/0304-3770(93)90073-6)
- Sun J., Doeser A., Cao Y. et al. 2022. Regional macrophyte diversity is shaped by accumulative effects across water-body types in southern China // Aquat. Bot. V. 176. 103468. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2021.103468>
- Takahashi H., Sato T., Solomonov N.G., Ivanov B.I. 1994. Phytogeographic notes on some aquatic plants in Yakutia, Eastern Siberia // Acta Phytotax. Geobot. V. 45(2). P. 111.
- Takahashi H., Volotovskiy K.A., Sato T. 2001. A quantitative comparison of distribution patterns in four common *Sparganium* species in Yakutia, Eastern Siberia // Acta Phytotax. Geobot. V. 51(2). P. 155.
- Viana D.S. 2017. Can Aquatic Plants Keep Pace with Climate Change // Front. Plant Sci. V. 8. P. 1906. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01906>
- Woodward F.I., Williams B.G. 1987. Climate and plant distribution at global and local scales // Vegetatio. V. 69. P. 189. <https://doi.org/10.1007/BF00038700>
- Wu H., Carrillo J., Ding J. 2016. Invasion by alligator weed, *Alternanthera philoxeroides*, is associated with decreased species diversity across the latitudinal gradient in China // J. Plant Ecol. V. 9 (3). P. 311. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv060>

## Environmental Patterns of Distribution of *Sparganium emersum* and *S. hyperboreum* (Typhaceae) in the North-East Asia

O. A. Mochalova<sup>1, \*</sup> and D. Yu. Efimov<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia*

<sup>2</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

\*e-mail: mochalova@inbox.ru

\*\*e-mail: dnsfmv@ibiw.ru

In the North-East Asia, in the large biogeographic region, the factors of distribution of bur-reeds widely represented in the region – *Sparganium hyperboreum* and *S. emersum* – were determined. *S. hyperboreum* is the most widespread species in the region, penetrates the highest into the mountains, far into the Arctic, and occupies the widest range of habitats. Morphologically variable *S. emersum* is less common, represented by 2 forms: broad-leaved *S. emersum* s. str. and narrow-leaved *S. emersum* “*rothertii*”. *S. emersum* s. str. is the least common, it grows mainly in the western part of the region, mainly in Yakutia, while *S. emersum* “*rothertii*” in the eastern part, in the Far East, and both tend to lowlands, plains, and river valleys. *S. emersum* s.str. and *S. hyperboreum* are most distant from each other in gradients of bioclimatic variables. *S. emersum* “*rothertii*” occupies some intermediate position in the region, shifting to *S. hyperboreum* to many climatic parameters. The probability of finding of *S. hyperboreum* increases in the northeast direction and with the elevation of the area, while *S. emersum* “*rothertii*” – on the east, *S. emersum* – on the west. *S. emersum* s. str. most of all species is requires more heat and dryness of the climate. Bioclimatic factors such as mean diurnal range of temperature, temperature annual range, mean temperature of driest quarter, annual precipitation and precipitation seasonality, precipitation of wettest quarter and precipitation of driest quarter are predictors of the distribution of species in the region. The entire territory of the North-East Asia, according to geospatial and bioclimatic parameters, is suitable for the growth of *S. hyperboreum* и *S. emersum*. Their absence in any part is due either to a combination of environmental or to historical reasons.

*Keywords:* aquatic vascular plants, climatic factors, statistical analysis, distribution, area, *Sparganium*



УДК 581.93

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ И РЕВИЗИЯ ВОДНОЙ ФЛОРЫ КУРИЛЬСКОГО АРХИПЕЛАГА НЕ ПОКАЗАЛИ ЧЕТКИХ РАЗЛИЧИЙ МЕЖДУ БИОГЕОГРАФИЧЕСКИМИ РАЙОНАМИ<sup>1</sup>

© 2022 г. П. А. Волкова<sup>a, b, \*</sup>, М. О. Иванова<sup>a, c</sup>, М. Ю. Григорьян<sup>c</sup>,  
Ю. О. Копылов-Гуськов<sup>c, d</sup>, А. А. Бобров<sup>a, e, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

<sup>b</sup>Арктический научно-исследовательский стационар Института экологии растений и животных  
Уральского отделения Российской академии наук, Лабытнанги, Россия

<sup>c</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>d</sup>Университет МГУ-ППИ в Шэньчжэне, Шэньчжэн, Китай

<sup>e</sup>Тюменский государственный университет, AquaBioSafe, Тюмень, Россия

\*e-mail: volkova@ibiw.ru

\*\*e-mail: bobrov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 20.04.2022 г.

После доработки 14.06.2022 г.

Принята к публикации 28.06.2022 г.

На примере Курил — архипелага с ярко выраженным климатическим градиентом — проверено, что влияние климата на водные сосудистые растения невелико. Водные растения составляют лишь небольшую часть флоры Курильских островов даже в тех редких случаях, когда их видовой состав выявлен полностью. Поэтому водная флора была почти не учтена при анализе биогеографии архипелага. В июле—августе 2021 г. нами исследована водная флора островов Итуруп и Уруп. Дополнительно исследована наземная флора для более объективного ее сравнения с водной флорой. Также критически проанализированы опубликованные данные и сделанные ранее гербарные сборы для всего архипелага. В результате обнаружены один новый водный таксон для флоры России (*Myriophyllum sibiricum* × *M. spicatum*), три новых таксона для всего архипелага (осоки *Carex scabrifolia* и *C. sordida*, водный *Sparganium angustifolium* × *S. hyperboreum*), по четыре новых вида для Южных Курил и Итурупа, а также 12 — для Урупа. В соответствии с нашим предположением, классификация водных флор на основании их сходства (многомерное шкалирование) не выявила четких групп островов. В то же время стало неожиданностью обнаружение на островах холодоустойчивых водных видов (например, *Lemna trisulca*), произрастающих только на Южных Курилах. Несмотря на значительный объем проделанной работы, очевидна необходимость дальнейшего исследования водной флоры Курил.

**Ключевые слова:** водные сосудистые растения, биоразнообразие, исчезающие виды, флористическое сходство, острова, Сахалинская область

DOI: 10.31857/S0320965222060201

## Floristic Findings and Revision of Aquatic Flora of the Kuril Archipelago Reveal no Clear Differences Between Biogeographical Regions<sup>1</sup>

P. A. Volkova<sup>a, b, \*</sup>, M. O. Ivanova<sup>a, c</sup>, M. Yu. Grigoryan<sup>c</sup>,  
Yu. O. Kopylov-Guskov<sup>c, d</sup>, and A. A. Bobrov<sup>a, e, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

<sup>b</sup>Arctic Research Station, Institute of Plant and Animal Ecology, Urals Branch of Russian Academy of Sciences, Labytnangi, Russia

<sup>c</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>1</sup> Полный текст статьи опубликован на английском языке в журнале *Inland Water Biology*, 2022, Vol. 15, No. 6 и доступен на сайте по ссылке <https://www.springer.com/journal/12212>.

<sup>d</sup>*Shenzhen MSU-BIT University, Shenzhen, China*  
<sup>e</sup>*Tyumen State University, AquaBioSafe, Tyumen, Russia*  
*\*e-mail: volkova@ibiw.ru*  
*\*\*e-mail: bobrov@ibiw.ru*

It is assumed that the influence of climatic factors on aquatic vascular plants is limited. We aimed to test this assumption on example of the Kuril Archipelago exhibiting prominent climatic gradient. Existing biogeographical classifications of the Kuril Archipelago almost ignored aquatic plants as they represent only tiny fraction of the island floras, even if fully revealed, which is usually not the case. In July–August 2021 we investigated the aquatic flora of Urup and Iturup islands and further critically revised published data and herbarium collections on aquatic plants across the entire archipelago to make the analysis more representative. Additionally, we explored terrestrial habitats to improve overall floristic data for adequate comparison with its aquatic part. Our study revealed one new taxon to the flora of Russia (aquatic *Myriophyllum sibiricum* × *M. spicatum*), three new taxa for the whole Kuril Archipelago (terrestrial *Carex scabrifolia* and *C. sordida*, aquatic *Sparganium angustifolium* × *S. hyperboreum*), four new species for Southern Kurils, four for Iturup Island, and 12 for Urup Island. According to our initial expectations, multidimensional scaling based on floristic similarity of aquatic vascular plants demonstrated no clear grouping of islands. At the same time, the existence of cold-tolerant aquatic species (e.g. *Lemna trisulca*) confined to southern Kurils is surprising. Considering the significant work already done, we still conclude that new inventories of aquatic Kuril flora are required.

*Keywords:* aquatic vascular plants, biodiversity, endangered species, floristic similarity, islands, Sakhalin region

УДК 574.583

## ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ (ФИТО- И ЗООПЛАНКТОНА) В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА

© 2022 г. А. П. Новоселов<sup>а</sup> \*, Е. Н. Имант<sup>а</sup>, Ю. В. Новикова<sup>а</sup>, Н. Ю. Матвеев<sup>а</sup>,  
Н. В. Климовский<sup>а</sup>, С. Н. Артемьев<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова  
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

\*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 11.04.2022 г.

После доработки 16.06.2022 г.

Принята к публикации 21.06.2022 г.

Проанализирована трехлетняя (2019–2021 гг.) динамика качественного и количественного состава планктонных сообществ нижнего течения р. Северная Двина. Приведены результаты анализа видового богатства и таксономического состава зоопланктона, а также пространственно-временного распределения количественных показателей фито- и зоопланктона. Выявлено, что среднегодовые значения биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла *a* изменялись в пределах от 0.42 г/м<sup>3</sup> и 1.04 мкг/л на участках предустьевого взморья в 2021 г. до 2.16 г/м<sup>3</sup> и 5.41 мкг/л соответственно в протоке Кузнечиха в 2020 г. Видовой перечень зоопланктона за исследуемый период включал 79 видов, их количество в пробах варьировало от 33 в 2020–2021 гг. до 75 в 2019 г. Во временном аспекте наиболее высокие количественные показатели зоопланктона выявлены в 2021 г., в пространственном – в протоках Кузнечиха и Маймакса во все годы исследований. Основной вклад в численность и биомассу зоопланктона вносили виды родов *Bosmina* и *Eurytemora*.

**Ключевые слова:** Северная Двина, планктонные сообщества, фитопланктон, зоопланктон, концентрация хлорофилла *a*, качественные и количественные показатели, пространственно-временная динамика

DOI: 10.31857/S0320965222060171

### ВВЕДЕНИЕ

Планктонные сообщества играют огромную роль в состоянии, функционировании и оценке качества вод, поскольку любые изменения условий существования гидробионтов отражаются на их видовом составе, структуре популяций и количественных показателях (Крылов, 2005; Алимов, 2010). Фитопланктон служит доминирующим первичным продуцентом в водной среде, запускающим тем самым большинство пищевых сетей, и производит огромное количество кислорода для живых существ (Yongzhen et al., 2012). Зоопланктон играет ключевую роль в формировании биоразнообразия, оказывая таким образом решающее воздействие на процессы, происходящие в водных экосистемах. Эти организмы, будучи неотъемлемой частью функционирования водных пищевых сетей, – основное звено для передачи энергии между фитопланктоном, первичными продуцентами, высшими видами и далее хищниками. Кроме того, зоопланктон может относи-

тельно быстро реагировать на увеличение численности фитопланктона, например, во время весеннего цветения (Jinhua, 2013; Song et al., 2021). Соответственно, информация о сообществах и разнообразии планктона – важный аспект понимания процессов, происходящих в водных экосистемах.

Урбанизация больших территорий может оказывать многофакторное негативное воздействие на состояние водных объектов, что вызывает необходимость непрерывного комплексного мониторинга происходящих изменений (Song et al., 2021). Планктонные сообщества служат составляющими компонентами в системе биологического мониторинга водных экосистем, поскольку они во многом определяют экологическое состояние и качество вод. Изучение изменений пигментных характеристик фитопланктона в пространственно-временном аспекте и выявление функциональных связей между биотическими и абиотическими факторами водной среды позволяют получить информацию о состоянии автотрофного звена водных экосистем. Концентрация

**Сокращения:** Хл *a* – хлорофилл *a*.

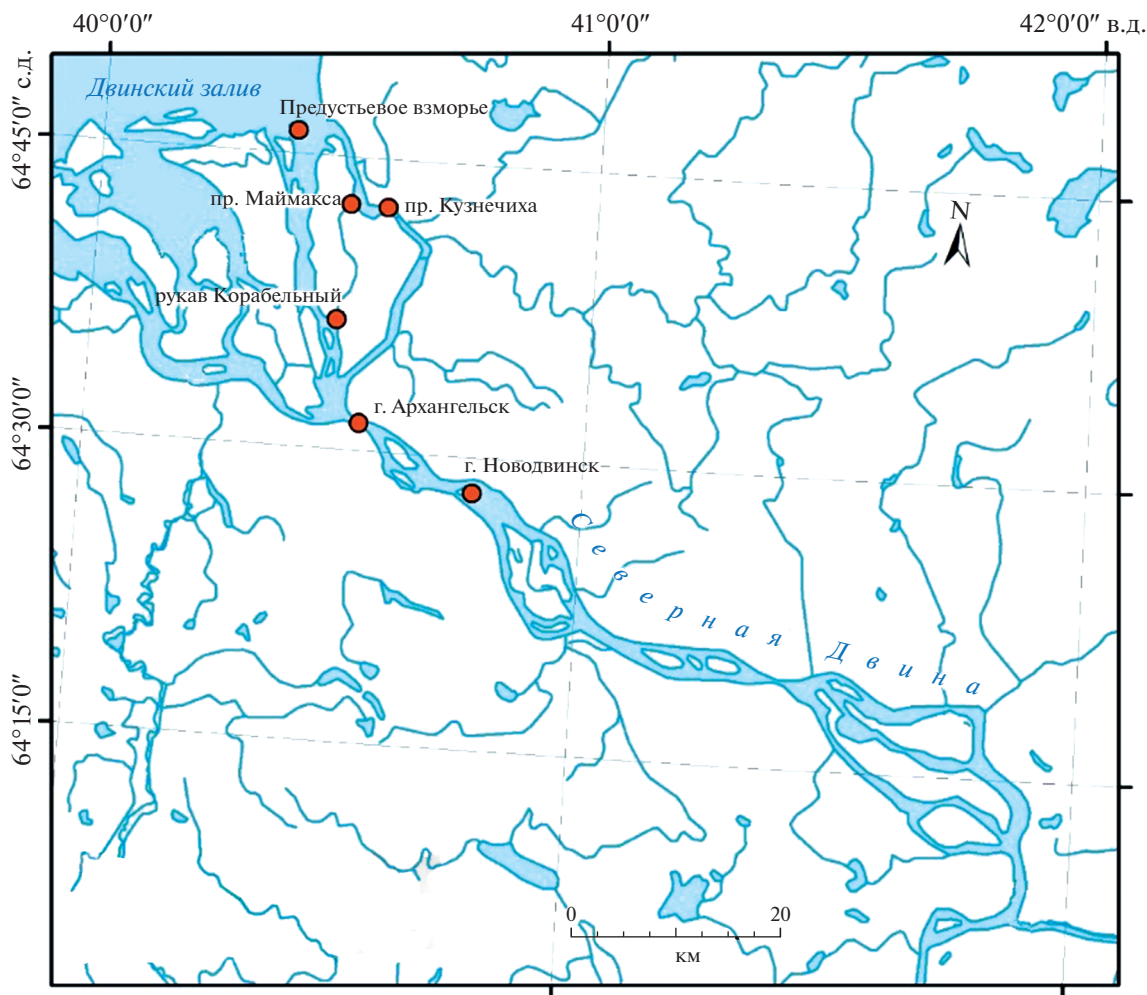


Рис. 1. Карта дельтовой части р. Северная Двина. ● — станция отбора проб на исследованном участке.

Хл *a* фитопланктона — один из основных показателей обилия и фотосинтетической активности альгоценозов (Бульон, 1983; Минеева, 2021). Исследование видового состава и количественных характеристик зоопланктона считается необходимым условием при изучении пресноводных экосистем, поскольку они определяют состояние кормовой базы для молоди всех видов рыб и рыб-планктофагов, следовательно, и уровень состояния запасов промысловых видов рыб.

Цель работы — дать анализ пространственно-временной динамики фитопланктона (биомассы, концентрации Хл *a*) и зоопланктона (таксономического состава, количественных показателей) в нижнем течении р. Северная Двина в 2019–2021 гг.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидробиологические исследования проводили в период с марта по октябрь в 2019–2021 гг. в дельтовой части р. Северная Двина (рис. 1).

Пробы фитопланктона отбирали батометром объемом 5 л с поверхностного горизонта в соответствии с руководством (Руководство..., 1992). Всего отобрано и обработано 140 проб. Мероприятия по отбору проводились (Абакумов, 1992). В лабораторных условиях с помощью вакуумной установки фитопланктон осаждали на мембранные фильтры Владисарт (диаметр пор 0.65 мкм), покрытые MgCO<sub>3</sub> диаметром 47 мм. Экстрагирование осадка, спектрофотометрирование экстракта, расчет концентрации Хл *a* (мкг/л) проводили согласно ГОСТу 17.1.4.02-90. Общую биомассу (г/м<sup>3</sup>) фитопланктона в единице объема воды выражали через концентрацию Хл *a* (Руководство..., 1992).

Пробы зоопланктона отбирали с поверхностного горизонта, процеживая 100 л воды через планктонную сеть с размером ячеей 0.072 мм с последующей их фиксацией 4%-ным формалином и обработкой в камеральных условиях. Всего за период исследований отобрано 140 проб. Сбор и обра-

ботку зоопланктонных проб проводили по руководству (Руководство ..., 1992). Численность зоопланктона пересчитывали на 1 м<sup>3</sup>; биомассу вычисляли с использованием размерно-массовых зависимостей (Кононова, 2018); видовую принадлежность беспозвоночных устанавливали при помощи определителей зоопланктона (Определитель ..., 1977; Определитель..., 2010). Зоопланктон характеризовали по видовому и таксономическому составу, количеству видов, численности (*N*) и биомассе (*B*). Доминантные виды в сообществах выделяли по относительной численности при нижнем уровне доминирования  $\geq 10\%$ .

Статистическую обработку результатов (средняя арифметическая и ее ошибка) проводили в программном продукте по обработке аналитической информации SPSS Statistics.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Фитопланктон.** Биомасса фитопланктона и концентрация Хл *a* исследуемой акватории за весь период наблюдений изменялись в достаточно широком диапазоне (табл. 1). Минимальные их значения отмечены в период зимней межени в 2019 г. в Корабельном рукаве (биомасса 0.1 г/м<sup>3</sup>, концентрация Хл *a* 0.26 мкг/л) и в 2021 г. в протоке Кузнечиха (соответственно 0.1 г/м<sup>3</sup> и 0.24 мкг/л). Максимальные значения зарегистрированы в осенний период в 2020 г. в протоке Кузнечиха (биомасса 2.46 г/м<sup>3</sup>, концентрация Хл *a* 6.15 мкг/л). Среднегодовые значения биомассы и концентрации Хл *a* изменялись от 0.42 г/м<sup>3</sup> и 1.04 мкг/л в предустьевом взморье 2021 г. до 2.16 г/м<sup>3</sup> и 5.41 мкг/л соответственно в протоке Кузнечиха 2020 г.

Известно, что массовое развитие фитопланктона в водотоках происходит после вскрытия льда под влиянием комплекса метеорологических, гидрологических и гидрохимических факторов. Минимальные значения биомассы фитопланктона и концентрации Хл *a* исследуемой акватории за весь период наблюдений отмечены в период зимней межени. Сезонная динамика фитопланктона в 2019 г. характеризовалась весенним пиком развития на всей обследованной акватории. В 2020 и 2021 гг. фитопланктон достигал максимального развития в летний период, кроме станции в протоке Кузнечиха, на которой биомасса и концентрация Хл *a* увеличивались в осенний период (табл. 1).

Зоопланктон нижнего течения р. Северная Двина в 2019–2021 гг. был представлен тремя крупными таксономическими группами микро- и мезозоопланктона – Rotifera, Cladocera и Copepoda. За весь период исследований идентифицировано 79 видов, среди которых 26.6% видов относятся к типу Rotifera, 40.5% к надотряду Cladocera и 32.9% к подклассу Copepoda. Количество

видов варьировало от 33 в 2020–2021 гг. до 75 в 2019 г., наибольшего развития во все годы наблюдений достигали ветвистоусые ракообразные (табл. 2).

Максимальное видовое богатство зоопланктона в 2019 г. могло быть связано с большим количеством проб, отобранных в этот год, по сравнению с 2020 и 2021 гг. Снижение роли коловраток в видовом составе зоопланктона реки в 2020 г. объясняется сложностями с отбором проб в период весеннего половодья, когда коловратки достигают максимального развития.

Среди Rotifera наибольшим таксономическим богатством представлены два семейства – Brachionidae (4 рода) и Synchaetidae (3 рода), среди Cladocera – семейство Chydoridae (9 родов), среди Copepoda – семейство Cyclopidae (10 родов).

В исследуемый период основной экологический фон зоопланктонной фауны образовал комплекс широко распространенных палеарктических эври-термных и эвритопных видов. При этом, зоопланктон представляли организмы, принадлежащие к различным экологическим группам, что объясняется, прежде всего, гидрохимической особенностью вод, в том числе поступлением соленых морских вод Белого моря и их последующим смешением с пресными водами устья реки. Так, в составе зоопланктона присутствовали солоновато-водные виды рода *Eurytemora*, которые количественно преобладали в протоках реки в летний период (Imant, Novoselov, 2021).

На основании объединенных трофических и топических классификаций, А.В. Крылов (Крылов, 2005) выделил обособленные экологические группы зоопланктеров (табл. 3).

Используя эту классификацию гидробионтов, выявлено, что в нижнем течении р. Северная Двина преобладают организмы, добывающие пищу из толщи воды и с поверхности субстрата. По способу питания и перемещению в пространстве доминируют плавающие первичные фильтраторы, представленные преимущественно эврибионтным видом *Bosmina (B. longirostris)* – показателем загрязнения среды обитания, а также плавающими фильтраторами *Eurytemora*.

Установлено (Алимов, 2000), что в водоемах существуют преемственность и взаимодействие между зоопланктоном на разных подсистемах (участках), однако в водотоках, по мнению некоторых ученых (Маргалеф, 1992), она отсутствует. При этом предполагается, что жизнедеятельность реофильного планктона представляет собой направленный процесс из-за “слабых” взаимодействий между организмами в результате нестабильных гидрологических и химических условий обитания гидробионтов (Крылов, 2005).

Тем не менее, на каждом конкретном участке реки немаловажное значение имеют взаимодей-

**Таблица 1.** Пространственно-временная динамика значений биомассы ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) и концентрации Хл  $a$  (мкг/л) фитопланктона в нижнем течении р. Северная Двина в 2019–2021 г.

Станция отбора проб	Показатель	Год	Зимняя межень	Весеннее половодье	Летняя межень	Осенний период	В среднем за год
В черте г. Новодвинск	$B$	2019	0.21 ± 0.12	1.00 ± 0.21	1.78 ± 0.29	1.44 ± 0.31	1.11 ± 0.16
		2020	–	–	1.30 ± 0.39	–	–
		2021	0.15 ± 0.02	0.34 ± 0.02	0.9 ± 0.04	0.32 ± 0.04	0.43 ± 0.09
	Хл $a$	2019	0.52 ± 0.29	2.50 ± 0.53	4.45 ± 0.73	3.59 ± 0.77	2.76 ± 0.41
		2020	–	–	3.28 ± 0.98	–	–
		2021	0.36 ± 0.06	0.85 ± 0.04	2.25 ± 0.11	0.79 ± 0.1	1.06 ± 0.22
В черте г. Архангельск у ж/д моста	$B$	2019	–	0.66 ± 0.30	2.10 ± 0.67	2.27 ± 2.23	1.68 ± 0.48
		2020	0.30	–	1.54 ± 0.77	0.86	0.91 ± 0.42
		2021	0.16	0.59 ± 0.09	1.06 ± 0.32	0.32 ± 0.07	0.53 ± 0.36
	Хл $a$	2019	–	1.66 ± 0.74	5.26 ± 1.67	5.69 ± 5.57	4.2 ± 1.21
		2020	0.83	–	3.85 ± 1.9	2.17	2.28 ± 1.03
		2021	0.41	1.47 ± 0.23	2.65 ± 0.8	0.81 ± 0.17	1.34 ± 0.89
Рукав Корабельный	$B$	2019	0.10 ± 0.01	0.88 ± 0.25	1.64 ± 0.43	0.82 ± 0.14	0.86 ± 0.17
		2020	–	–	2.17 ± 0.19	0.88 ± 0.002	1.53 ± 0.27
		2021	0.13 ± 0.04	0.48 ± 0.04	1.09 ± 0.1	0.49 ± 0.1	0.55 ± 0.11
	Хл $a$	2019	0.26 ± 0.01	2.19 ± 0.64	4.10 ± 1.08	2.04 ± 0.36	2.15 ± 0.41
		2020	–	–	4.95 ± 0.46	2.21 ± 0.005	3.58 ± 0.27
		2021	0.33 ± 0.11	1.19 ± 0.1	2.72 ± 0.25	1.24 ± 0.26	1.37 ± 0.29
Протока Кузнечиха	$B$	2019	–	0.85 ± 0.21	1.65 ± 0.4	0.55 ± 0.47	1.02 ± 0.19
		2020	–	–	1.86	2.46	2.16 ± 0.58
		2021	0.10 ± 0.02	0.38 ± 0.01	1.24 ± 0.2	0.57 ± 0.02	0.57 ± 0.17
	Хл $a$	2019	–	2.12 ± 0.53	4.13 ± 1.01	1.36 ± 1.17	2.54 ± 0.48
		2020	–	–	4.66	6.15	5.41 ± 1.44
		2021	0.24 ± 0.06	0.96 ± 0.03	3.9 ± 0.5	1.42 ± 0.04	1.63 ± 0.43
Предустьевое взморье	$B$	2019	–	0.98 ± 0.40	1.33 ± 0.44	0.71 ± 0.7	1.01 ± 0.24
		2020	–	–	1.7 ± 0.291	–	–
		2021	0.11	0.59 ± 0.08	0.55 ± 0.39	–	0.42 ± 0.14
	Хл $a$	2019	–	2.45 ± 1.01	3.34 ± 1.11	1.78 ± 1.77	2.52 ± 0.6
		2020	–	–	4.30 ± 0.73	–	–
		2021	0.27	1.46 ± 0.20	1,8 ± 0.98	–	1.04 ± 0.36

Примечание. Даны средняя арифметическая и ошибка средней, “–” – отбор проб не проводили.

ствия гидробионтов, осуществляемые за счет обильного дрефта организмов. Благодаря этому, в определенной точке водотока плотность особей, несмотря на интенсивный дрефт, может продолжительное время оставаться стабильной (Алимов, 2010). Соответственно, возникает вопрос относительно стабильности и вариабельности качественного состава и количественных характеристик зоопланктона лотических систем. Для зоопланктона реки характерно значительное разнообразие, связанное не только с дрефтом, а также с множеством экологических факторов и/или их различных комбинаций.

В период проведения исследования численность зоопланктона изменялась от 809 в 2019 г. до 2063 экз./м<sup>3</sup> в 2021 г., биомасса – от 14.41 до 52.44 мг/м<sup>3</sup> соответственно (табл. 4). В трехлетней динамике наиболее высокие показатели обилия зоопланктона наблюдали в 2021 г., вероятно, вследствие благоприятного комбинированного эффекта воздействия факторов на развитие планктонных животных. Наибольшего количественного развития достигали *Soraperoda*; общими для всех трех лет исследований были ракообразные рода *Eurytemora*, способные обитать в солоноватых водах. В видовой структуре зоопланкто-

**Таблица 2.** Таксономический состав и экологическая характеристика зоопланктона в нижнем течении р. Северная Двина в 2019–2021 г.

Таксон	Экотип, распространение, трофическая группа, зона, (индекс сапробности)	2019 г.	2020 г.	2021 г.
<b>Тип Rotifera</b>				
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	Пл, К, ХВ–ВС, $\beta$ –о, (1.55)	+	+	+
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888	Пл, К, ХВ–ВС, о, (1.0)	+	+	+
<i>Asplanchna</i> sp.		+	–	–
<i>Brachionus calyciflorus calyciflorus</i> Pallas, 1776	Пл, К, В, $\beta$ – $\alpha$ , (2.5)	+	+	+
<i>B. diversicornis</i> (Daday, 1883)	Пл, К, В, $\beta$ , (2.0)	–	+	–
<i>B.</i> sp.	Пл, П, В, о– $\beta$ , (1.25)	+	–	–
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)		+	–	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	Пл, К, В, о– $\beta$ , (1.15)	+	–	+
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	Пл, К, В, $\beta$ –о, (1.55)	+	–	+
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	Пл, К, В	–	–	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	Пл, К, В, $\beta$ –о, (1.5)	+	–	+
<i>Lecane</i> sp.		+	–	–
<i>Lepadella</i> sp.	Пл, ХВ–ВС, о, (1.0)	+	–	–
<i>Ploesoma hudsoni</i> (Imhof, 1891)		+	–	–
<i>P.</i> sp.	Пл, Г, В, $\beta$ –о, (1.8)	+	–	–
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943		+	–	+
<i>P. dolichoptera</i> Idelson, 1925	Пл, П, В, о– $\beta$ , (1.1)	+	–	–
<i>Synchaeta</i> sp.		+	–	+
<i>Trichocerca</i> sp.	Пл, К, о, (1.3)	+	–	–
<i>Conochilus unicornis</i> Rousset, 1892		+	–	–
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	Пл, К, В, $\beta$ , (2.35)	+	–	–
<b>Надогряд Cladocera</b>				
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	Г, Ф, о– $\beta$ , (1.4)	+	+	+
<i>Alona affinis</i> (Lydig, 1860)	М, П, Ф, о– $\beta$ , (1.1)	+	–	–
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1776)	М, Ф, о– $\beta$ , (1.4)	+	+	+
<i>Alona</i> sp.		+	–	–
<i>Alonopsis elongatus</i> G.O. Sars, 1862	М, П, Ф, о, (0.8)	+	–	–
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	Пл, К, Ф, $\beta$ –о, (1.75)	+	+	+
<i>Coronatella rectangula</i> (G.O. Sars, 1862)	М, П, Ф, о– $\beta$ , (1.3)	+	+	–
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	М, П, Ф, о, (1.3)	+	+	+
<i>Disparalona</i> sp.		+	–	–
<i>Peracantha truncata</i> (O.F. Müller, 1785)	М, П, Ф, о, (1.3)	+	–	–
<i>Leydigia leydigi</i> (Schödler, 1863)	М, Г, С, $\beta$ , (2.0)	+	–	–
<i>Pleuroxus uncinatus</i> (Baird, 1850)	М, Г, Ф, о– $\beta$ , (1.4)	+	+	–
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	М, П, Ф, о, (1.2)	+	–	–
<i>Bosmina (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1857	Пл, К, Ф, о, (0.95)	+	+	+
<i>B. (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	Пл, К, Ф, о– $\beta$ , (1.55)	+	+	+
<i>Bosminopsis</i> sp.		–	+	–
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> G.O. Sars, 1862	Ф, о– $\beta$ , (1.40)	–	+	+
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	К, Ф, о, (1.15)	+	–	+
<i>Ceriodaphnia</i> sp.		+	+	+
<i>Daphnia (Daphnia) cucullata</i> G.O. Sars, 1862	Пл, П, Ф, $\beta$ –о, (1.75)	+	–	+
<i>D. (D.) cristata</i> G.O. Sars, 1862	Пл, П, Ф	+	–	–



Таблица 2. Окончание

Таксон	Экотип, распространение, трофическая группа, зона, (индекс сапробности)	2019 г.	2020 г.	2021 г.
<i>D. (D.) longispina</i> (O.F. Müller, 1776)	Пл, К, Ф, β, (2.0)	+	–	–
<i>Daphnia</i> sp.		+	–	–
<i>Alonella nana</i> (Baird, 1843)	М, Ф, о–β, (1.4)	+	+	–
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	Ф, β, (2.0)	+	–	–
<i>Плюсскриптус асифронс</i> G.O. Sars, 1862	Г, С, β–α, (2.1)	+	–	–
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	М, К, С, β, (1.7)	–	+	–
<i>M. hirsuticornis</i> Norman & Brady, 1867		+	–	–
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	Г, Хв, о–β, (1.3)	+	–	–
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	Пл, П, Ф, о–β, (1.3)	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	о, (1.4)	+	+	+
<i>Limnospida frontosa</i> G.O. Sars, 1862	Ф, о, (1.3)	–	–	+
<b>Подкласс Соперода</b>				
<i>Acanthocyclops vernalis vernalis</i> (Fischer, 1853)	М, П, Хв, β–о, (1.85)	+	+	+
<i>A.</i> sp.		+	+	–
<i>Cyclops scutifer scutifer</i> Sars G.O., 1863	Пл, П, Хв	+	+	+
<i>C. strenuus strenuus</i> Fischer, 1851	М, П, Хв, β–α, (2.25)	+	+	+
<i>C. vicinus vicinus</i> Uljanin, 1875	Пл, П, Хв, β–α, (2.15)	+	–	–
<i>Cyclops</i> sp.		+	–	–
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)		+	–	–
<i>Diacyclops</i> sp.		+	–	–
<i>Eucyclops serrulatus serrulatus</i> (Fischer, 1851)	М, К, С, β–о, (1.85)	+	+	–
<i>Megacyclops viridis viridis</i> (Jurine, 1820)	П, К, Хв, β–о, (1.65)	+	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti leuckarti</i> (Claus, 1857)	М, К, Хв, о–β, (1.25)	+	+	+
<i>Macrocyclus albidus albidus</i> (Jurine, 1820)	Хв, β, (2.0)	+	–	–
<i>Paracyclops affinis</i> (Sars G.O., 1863)	М, К, С, о, (1.0)	+	+	–
<i>P. fimbriatus fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	К	+	+	+
<i>Paracyclops</i> sp.		+	–	–
<i>Platycyclops phaleratus</i> (Koch, 1838)	П, β–о, (1.5)	+	+	–
<i>Thermocyclops crassus crassus</i> (Fischer, 1853)	Пл, К, Хв	+	–	–
<i>Th. oithonoides</i> (Sars G.O., 1863)	Пл, К, Хв, о–β, (1.3)	+	+	+
<i>Haracticoida</i> sp.		+	–	+
<i>Ectinosoma</i> sp.		+	–	–
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars G.O., 1863)		+	–	–
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)		+	–	–
<i>E.</i> sp.		+	–	–
<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)	Пл, Г, Ф	+	+	+
<i>E. gracilis</i> (Sars G.O., 1898)	Пл, Г, Ф	+	+	–
<i>E. lacustris</i> (Poppe, 1887)	Пл, Г, Ф	+	+	–
Rotifera		19	4	11
Cladocera		30	15	13
Соперода		26	14	9
Итого		75	33	33

Примечание. Экотип: Пл – планктонный, М – мейобентосный. Распространение: К – космополит, П – палеаркт, Г – голаркт. Трофическая группа: С – собиратели, Ф – фильтраторы, Хв – хвататели, Хв–вс – хвататели-всасыватели, В – вертикатеры. “+” – присутствие в пробах, “–” – отсутствие.

**Таблица 3.** Трофическая структура руководящего комплекса зоопланктонных организмов лотической системы Северной Двины

Трофическая группа	Экологическая подгруппа по способу питания и передвижения	Вид
Организмы, добывающие пищу из толщи воды		
Хвататели-всасыватели	Плывание/захват + всасывание	<i>Asplanchna priodonta</i>
Фильтраторы первичные	Плывание/первичная фильтрация	<i>Bosmina coregoni</i>
		<i>Bosmina longirostris</i>
Фильтраторы	Плывание/фильтрация + захват	<i>Eurytemora affinis</i>
		<i>Eurytemora gracilis</i>
Организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата		
Вертикаторы	Плывание + ползание/вертикация	<i>Brachionus calyciflorus</i>

**Таблица 4.** Пространственное распределение количественных показателей зоопланктона в нижнем течении р. Северная Двина

Показатели	Станция отбора проб					В среднем по реке
	в черте г. Новодвинск	в черте г. Архангельск у ж/д моста	протока Кузнечиха	рукав Корабельный	протока Маймакса	
2019 г.						
<i>N</i>	678 ± 322	450 ± 240	2004 ± 1281	180 ± 143	734 ± 506	809 ± 314
<i>B</i>	10.56 ± 6.28	7.63 ± 4.34	40.87 ± 28.82	2.23 ± 1.76	10.77 ± 6.50	14.41 ± 6.79
2020 г.						
<i>N</i>	516 ± 411	351 ± 299	2413 ± 1543	233 ± 151	1509 ± 1418	1004 ± 418
<i>B</i>	5.99 ± 2.99	6.02 ± 4.57	132.65 ± 86.57	4.87 ± 4.41	61.06 ± 60.08	42.12 ± 25.05
2021 г.						
<i>N</i>	1970 ± 819	2289 ± 1811	2700 ± 1199	1305 ± 702	2051 ± 645	2063 ± 228
<i>B</i>	46.89 ± 25.73	62.31 ± 51.11	82.71 ± 37.03	23.41 ± 16.61	46.87 ± 19.85	52.44 ± 9.79

Примечание. *N* – численность, экз./м<sup>3</sup>, *B* – биомасса, мг/м<sup>3</sup>. Даны средние арифметические и ошибка средней.

на в 2019 г. наблюдали перестройку, выраженную в смене доминантного вида *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) и, в целом, таксономической группы зоопланктона. Численным ядром планктона в этот год оказался эврибионтный вид, имеющий всесветное распространение и являющийся показателем эвтрофных условий – *Bosmina (B.) longirostris* (Imant, Novoselov, 2021).

В пространственном аспекте количественные показатели организмов на станциях в черте г. Новодвинск и г. Архангельск у ж/д моста в 2020 г. были снижены по сравнению с 2019 и 2021 гг. В протоках Кузнечиха и Маймакса во все годы исследований зафиксированы наибольшие значения показателей. В этих протоках основной вклад в численность и биомассу вносили эврибионтные первичные фильтраторы – виды рода *Bosmina* и солоновато-водные фильтраторы – виды рода *Eurytemora*. В протоке Маймакса доминировали преимущественно *Bosmina*, которые спо-

собны переносить незначительные колебания солености; в протоке Кузнечиха – виды рода *Eurytemora*, что указывает на значительное влияние прибрежных вод на речную систему в этих протоках. С другой стороны, эти протоки отличаются по морфометрическим характеристикам по сравнению с крупными рукавами реки, и в них создается благоприятный термический режим в период летней межени, что положительно сказывается на количественном развитии вышеперечисленных организмов (Новоселов и др., 2022).

Индикаторные виды зоопланктона обследованной акватории достигали 60.8% общего числа видов, из них 44.3% – показатели β-мезосапробных условий и переходных о-β-, β-о-, β-α-мезосапробных зон, оставшиеся 16.5% – олигосапробной зоны.

**Выводы.** Трехлетний мониторинг планктонных сообществ нижнего течения р. Северная Двина, проведенный в период 2019–2021 гг. поз-

волил выявить основные характеристики их современного состояния. Содержание Хл *a* и количество биомассы фитопланктона представлены диапазоном величин, типичных для соответствующего периода сезонного цикла фитопланктона. Массовое развитие водорослей начиналось в период весеннего половодья, достигая максимума в летнюю межень с последующим снижением количественных показателей в осенний период. В то же время, интенсивность развития фитопланктона имела различия в межгодовом аспекте. В 2019 г. в черте г. Архангельск у ж/д моста после летнего скачка развития фитопланктона не происходило снижения биомассы, и в осенний период отмечались высокие значения количественных показателей. В 2021 г. в районе предустьевых взморья отмечены наиболее низкие значения биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла *a* на протяжении всего вегетационного периода. Невысокий продукционный потенциал альгоценозов планктона мог быть обусловлен как сезонной сукцессией (сменой групп, доминирующих в летнем планктоне, на осенний комплекс), так и поступлением загрязняющих веществ, снижающих скорость роста и фотосинтетическую активность фитопланктона.

Видовой перечень зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина в период исследования был достаточно широк и включал в общей сложности 79 видов, наибольшего видового богатства достигали ветвистоусые ракообразные. Индикаторные виды зоопланктона исследуемого участка реки составляли более половины общего числа, виды-индикаторы полисапробных вод не обнаружены. В трехлетней динамике наиболее высокие показатели обилия зоопланктона наблюдали в 2021 г. Основной количественный фон планктона — копепоидный, общими для всех лет исследований были ракообразные рода *Eurytemora*, способные обитать в солоноватых водах. В 2019 г. происходила перестройка в структуре зоопланктона. Наиболее продуктивные по количественным показателям зоопланктона — связанные между собой водообменом протоки Кузнечиха и Маймакса (Пидгайко и др., 1968), что позволяет отнести их к районам с наиболее благоприятной кормовой базой для откорма молоди рыб независимо от их дальнейшей трофической специализации.

Состояние биотической части экосистемы (фито-, зоопланктон) по качественному (видовой состав и таксономическое разнообразие) и по количественному (численность и биомасса) составу можно считать удовлетворительным. Пространственная (различные участки нижнего течения реки) и сезонно-временная динамика количественных показателей находятся в соответствии с климатическими и экологическими особенностями региона.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания “Изучение изменений в экосистеме р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Европейского северо-востока России в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов” (№ 122011800593-4).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. Санкт-Петербург: Наука.
- Алимов А.Ф. 2010. Изменения структуры сообществ животных при эвтрофировании и загрязнении водных экосистем // Докл. РАН. Т. 433. № 2. С. 1.
- Бульон В.В. 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Ленинград: Наука.
- Кононова О.Н. 2018. Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России. Сыктывкар: Коми Науч. центр УрО РАН.
- Крылов А.В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. Москва: Наука.
- Маргалев Р. 1992. Облик биосферы. Москва: Наука.
- Минеева Н.М. 2021. Многолетняя динамика хлорофилла в планктоне различных участков крупного равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. № 6. С. 574.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221060127>
- Новоселов А.П., Имант Е.Н., Артемьев С.Н. и др. 2022. Современное состояние планктонных и бентосных сообществ устьевой области реки Северная Двина // Экология. № 3. С. 1.  
<https://doi.org/10.31857/S0367059722030088>
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. 1977. Ленинград: Гидрометеоиздат.
- Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И. и др. 1968. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. Т. 67. С. 205.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат.
- Imant E.N., Novoselov A.P. 2021. Dynamics of Zooplankton Composition in the Lower Northern Dvina River and Some Factors Determining Zooplankton Abundance // Russ. J. Ecol. V. 52. № 1. P. 59.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413621010045>
- Jinhua Luo. 2013. Phytoplankton–zooplankton dynamics in periodic environments taking into account eutrophication // Math. Biosci. V. 245. Iss. 2. P. 126.  
<https://doi.org/10.1016/j.mbs.2013.06.002>
- Song Cu., Choi H., Jeon MS. et al. 2021. Zooplankton diversity monitoring strategy for the urban coastal region using metabarcoding analysis // Sci. Rep. V. 11. P. 24339.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-03656-3>
- Yongzhen Pei, Yunfei Lv., Changguo Li. 2012. Evolutionary consequences of harvesting for a two-zooplankton one-phytoplankton system // Appl. Math. Model. V. 36. Iss. 4. P. 1752.  
<https://doi.org/10.1016/j.apm.2011.09.015>

## **Spatio-Temporal Distribution of Plankton Communities (Phyto- and Zooplankton) in the Lower Northern Dvina River**

**A. P. Novoselov<sup>1</sup>\*, E. N. Imant<sup>1</sup>, Yu. V. Novikova<sup>1</sup>,  
N. Yu. Matveev<sup>1</sup>, N. V. Klimovsky<sup>1</sup>, and S. N. Artem'ev<sup>1</sup>**

*<sup>1</sup>Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

*\*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru*

The three-year (2019–2021) dynamics of the qualitative and quantitative composition of plankton communities in the lower reaches of the Northern Dvina River was analyzed. The results of the analysis of the species richness and taxonomic composition of zooplankton, as well as the results of the spatial and temporal distribution of the abundance and biomass of phyto- and zooplankton are presented. It was revealed that the average annual values of phytoplankton biomass and chlorophyll *a* concentration varied from 0.42 g/m<sup>3</sup> and 1.04 mg/L in the pre-estuary coastal areas in 2021 to 2.16 g/m<sup>3</sup> and 5.41 mg/L respectively, in the Kuznechikha channel in 2020. It was established that the species list of zooplankton for the study period included 79 species, the number of which in samples varied from 33 in 2020–2021 to 75 in 2019. The highest indicators of quantitative indicators of zooplankton in 2021 were revealed; in the spatial aspect, in the channels of the Kuznechikha and Maimaksa, their highest values were recorded in all years of research. The main contribution to both abundance and biomass was made by species of the genera *Bosmina* and *Eurytemora*.

*Keywords:* Northern Dvina, plankton communities, phytoplankton, zooplankton, chlorophyll *a* concentration, qualitative and quantitative indicators, spatial and temporal dynamics

УДК 574.583(28):581+574.5(285.2)(47)

## СОСТАВ, СТРУКТУРА И ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ШЕКСНИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (ВЕРХНЯЯ ВОЛГА, РОССИЯ)

© 2022 г. В. И. Лазарева\*

<sup>a</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

\*e-mail: lazareva\_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 03.03.2022 г.

После доработки 21.06.2022 г.

Принята к публикации 27.06.2022 г.

В июле 2017 г. исследован пелагический зоопланктон Шекснинского водохранилища (бассейн Верхней Волги). В его составе зарегистрировано 60 видов, среди которых пять новых для водоема (копепода *Cyclops kikuchii*, коловратки *Cephalodella gibba*, *Trichocerca rattus*, *Euchlanis pyriformis* и *Not-holca labis*). На большей части акватории преобладают обычные для водохранилища кладоцеры *Lim-nosida frontosa* и *Daphnia galeata*, копеподы *Eudiaptomus gracilis* и *Mesocyclops leuckarti*. Впервые выявлено массовое развитие редкой копеподы *Arctodiaptomus laticeps*. Средняя биомасса зоопланктона водохранилища достигала  $1.22 \pm 0.15$  г/м<sup>3</sup>, максимум (2.5–3.4 г/м<sup>3</sup>) зарегистрирован в западной части оз. Белое – вдвое ниже наблюдаемого в 1970-х и 1990-х годах. Установлено, что индивидуальная плодовитость массовых видов ракообразных заметно ниже по сравнению с другими водохранилищами Волжского каскада.

**Ключевые слова:** река Шексна, Белое озеро, водохранилище, зоопланктон, состав видов, структура, распределение обилия, плодовитость

DOI: 10.31857/S0320965222060122

### ВВЕДЕНИЕ

Зоопланктон водохранилищ отличается богатством видов, высокой динамичностью состава и структуры (Лазарева, 2010; Shurganova et al., 2019). Водохранилища каскада р. Волги служат транзитным коридором для расселения северных видов на юг, а южных – на север, в том числе чужеродных форм (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Lazareva, 2019). Сложная морфометрия водохранилищ, разнообразие биотопов и вариаций гидродинамического режима способствуют неравномерному распределению планктона по акватории и в толще воды по вертикали (Структура..., 2018).

Шекснинское водохранилище – один из самых северных водоемов в каскаде р. Волги, северная граница Ковжинского участка расположена на 60° с.ш. Изучение зоопланктона водоема начато в первые годы после его заполнения (Смирнов, 1966; Луферова, 1966; Пидгайко, 1969) и продолжается до настоящего времени (Антропогенное..., 1981; Современное..., 2002; Думнич, 2005; Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013; Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). Формированию сообщества речных участков водохранилища способствовало поступление лимнического планктона из

оз. Белое (Луферова, 1966; Пидгайко, 1969). Летом в современном зоопланктоне доминируют ракообразные, в основном Copepoda (Ривьер, 1982; Современное..., 2002; Думнич, 2005; Лазарева и др., 2013). Максимального развития он достигает в июне–августе, биомасса сообщества близка к таковой в неглубоких озерах региона Воже, Ла-ча и Кубенское (Антропогенное..., 1981).

Распределение обилия зоопланктона по акватории водохранилища крайне неравномерно, это определяется гидрофизическим режимом водоема, особенностями его морфометрии, а также уровнем развития фитопланктона (Пидгайко, 1969; Ривьер, 1982; Антропогенное..., 1981; Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013). Анализ многолетней динамики показал, что с середины 1990-х годов увеличился вклад циклопоидных копепод в обилие сообщества, а также кладоцер *Bosmina coregoni* cf. *gibbera* (Schoedler, 1863), в середине 2000-х годов на Шекснинском участке – *Bosmina* s. cf. *crassicornis* (Современное..., 2002; Лазарева и др., 2013). Также исследовано вертикальное распределение обилия массовых видов в оз. Белое и приплотинном участке водохранилища (Антропогенное..., 1981; Ривьер, Литвинов,

2006). Результаты представленной работы продолжают многолетнее изучение зоопланктона, характеризуют его состав и пространственное распределение в конце 2010-х годов.

Цель работы – оценить богатство фауны, выявить изменения состава и обилия зоопланктона, а также особенности его распределения по акватории Шекснинского водохранилища.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Шекснинское водохранилище образовано в 1963 г., водоем вытянут с севера на юг на 262 км от 60°50' до 59°30' с.ш. и включает три участка: Ковжинский – пойма рек Ковжа Белозерская и Кема в подпоре водохранилища, Белозерский – оз. Белое, а также речной Шекснинский – затопленные русло и пойма р. Шексна (Современное..., 2002). На Шекснинском участке расположены крупные озеровидные расширения Сизьменское и Приплотинное, отличающиеся значительными глубинами до 11 и 20 м соответственно. Площадь акватории водохранилища 1665 км<sup>2</sup>, средняя глубина 3.9 м, коэффициент условного водообмена 0.96 год<sup>-1</sup> (Современное..., 2002).

По концентрации хлорофилла и биомассе фитопланктона трофический статус экосистемы до начала 2000-х годов определяли как мезо-эвтрофный (Современное..., 2002). Во второй половине 2000-х годов по содержанию хлорофилла *a* фитопланктона (8.5–12.8 мкг/л) трофический статус водохранилища соответствовал мезотрофному уровню (Лазарева и др., 2013).

В работе использованы данные комплексной экспедиции Института биологии внутренних вод РАН. С 12 по 14 июля 2017 г. обследованы 23 станции преимущественно в пелагиали, расположение точек отбора проб близко к таковому в 2007 г. (Лазарева и др., 2013). Концентрацию растворенного в воде кислорода, электропроводность и температуру воды измеряли портативным прибором YSI–85 (YSI, Inc., USA).

Пробы зоопланктона (Rotifera, Cladocera, Copepoda) отбирали малой сетью Джели (диаметр входа 12 см, сито с диагональю ячеек 120 мкм) тотально от дна до поверхности воды. Кроме того, исследовали вертикальное распределение зоопланктона на одной из наиболее глубоких станций (17 м) вблизи плотины Шекснинской ГЭС. Для этого отбирали пробы 10-литровым планктобатором Дьяченко-Кожевникова с четырех горизонтов 0–5, 6–10, 11–15 и 16–17 м утром в 7 ч. Весь зоопланктон фиксировали 4%-ным формалином. Состав видов определяли по методикам (Кутикова, 1970; Боруцкий и др., 1991; Определитель..., 2010; Степаньянц и др., 2015; Коровчинский и др., 2021; Wilke et al., 2018).

В пробах оценивали численность и биомассу каждого вида, их суммарные значения для трех таксономических групп (Rotifera, Cladocera, Copepoda) и общие для всего зоопланктона. Биомассу рассчитывали по формулам связи индивидуальной массы с длиной тела животных (Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979). Доминантные виды выделяли по их относительной численности (>5% количества Crustacea или Rotifera). Для массовых видов ракообразных учитывали индивидуальную плодовитость самок, которую рассчитывали как среднее количество яиц на одну яйценосную самку. У Cladocera количество яиц в кладке подсчитывали на борту корабля на живых рачках, наркотизированных 5%-ным этанолом.

Для оценки полученных данных использовали пакет статистических программ STATISTICA for Windows v. 12.5 (StatSoft Russia). Индексы сходства состава видов и структуры доминантных комплексов вычисляли по формулам Чекановского–Сьеренсена в формах “*a*” и “*b*” соответственно (Песенко, 1982). Трофический индекс *E* рассчитывали по общему списку зоопланктона согласно формуле и градации значений, приведенной в работах (Андроникова, 1996; Лазарева, 2010).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Гидрофизические характеристики.** В 2017 г. глубина в точках отбора проб на русле р. Шексны в Сизьменском разливе и у плотины Шекснинской ГЭС достигала 10–20 м, на других участках – от 4 до 6 м (табл. 1). Вода водохранилища отличалась сравнительно высоким уровнем цветности (>55 град), особенно на Ковжинском участке (180 град). Прозрачность воды определялась цветностью и содержанием взвеси, она была наибольшей на глубоководных станциях Шекснинского участка, у плотины ГЭС достигала 120 см (табл. 1). Воды водохранилища отличаются низкой минерализацией, среднегодовые значения варьируют от 104 до 152 мг/л (Современное..., 2002). В 2017 г. минерализация воды в летнюю межень была крайне низкой – на всех участках <100 мг/л.

Температура воды была невысокой для июля, варьировала от 15.8 до 18.5°C у поверхности и от 14.8 до 18.4°C у дна водоема. Среднегодовые значения температуры в июле достигают 19.1°C для оз. Белое и 19.5°C для Шекснинского участка (Современное..., 2002). В 2017 г. по всему водоему прогрев воды был ниже нормы в среднем на 1.9–2.6°C. Это способствовало развитию в планктоне водохранилища северных холодолюбивых видов. У поверхности оз. Белое вода прогревалась слабее на 1°C по сравнению с речными участками, в то же время разница придонных значений температуры

**Таблица 1.** Гидрофизические и гидрохимические характеристики Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.

Показатель	Участок		
	Ковжинский <i>n</i> = 1	Белозерский <i>n</i> = 11	Шекснинский <i>n</i> = 11
Глубина, м	6	5.3 ± 0.2	10 ± 2
Прозрачность, см	85	67 ± 6	94 ± 7
Цветность воды, град Pt-Co	180	74 ± 5	84 ± 5
Температура воды, °С	17.9	16.5 ± 0.2	17.6 ± 0.2
	17.9	16.0 ± 0.2	16.2 ± 0.5
Электропроводность, мкСм/см*	105.7	123 ± 5	152 ± 3
Минерализация воды, мг/л**	69	80 ± 3	99 ± 2
Концентрация O <sub>2</sub> в воде, мг/л	7.5	9.9 ± 0.1	9.6 ± 0.1
	7.5	9.4 ± 0.1	8.4 ± 0.4

\* Приведено к 25°.

\*\* По электропроводности, концентрация O<sub>2</sub> и температура воды: над чертой – на глубине 0–1 м, под чертой – у дна.

воды была незначительной (табл. 1). Различный прогрев воды на озерном и речных участках – характерная особенность водохранилища (Современное..., 2002). По вертикали наибольшая разница поверхностной и придонной температуры отмечена вблизи плотины ГЭС, здесь при глубине 17–20 м она достигала 3.2°С. Содержание растворенного в воде кислорода было высоким по всей акватории (табл. 1). Даже в придонном горизонте глубоководных станций насыщение воды кислородом не опускалось ниже 70%, а у поверхности было близко к 100%.

**Состав зоопланктона.** Летом 2017 г. в составе зоопланктона (Cladocera, Cyclozoidea, Calanoida, Rotifera) зарегистрировано 60 видов (табл. 2), преобладали ракообразные (55% списка). Это почти вдвое меньше, чем выявлено в теплом (температура воды 19–23°С) августе 2005 и 2007 гг. (Лазарева и др., 2013). Наибольшее видовое богатство (54 вида в списке) наблюдали на Шекснинском участке (табл. 3), который характеризуется максимальным разнообразием биотопов и обширными мелководьями. Среднее число видов в пробах было высоким и варьировало от 24 до 26, как и в общем списке 55–70% формировали ракообразные.

В 2017 г. выявлено пять видов, отсутствующих в опубликованных списках зоопланктона исследованного водохранилища (Смирнов, 1966; Лужерова, 1966; Пидгайко, 1969; Антропогенное..., 1981; Современное..., 2002; Думнич, 2005; Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013; Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). Среди них копепода *Cyclops kikuchii* Smirnov, 1932, коловратки *Cephalodella gibba* (Ehrenberg, 1832), *Trichocerca rattus* (O.F. Müller, 1776), *Euchlanis pyriformis* Gosse, 1851 и *Notholca labis* Gosse, 1887.

Копепода *Cyclops kikuchii* распространена по всей акватории водохранилища (встречаемость 87% проб), численность максимальна (>600 экз./м<sup>3</sup>) в северной половине оз. Белое. Большинство новых видов коловраток относилось к редким зарослевым формам, найденным единичными экземплярами. Малочисленная коловратка-вселенец *Kellicottia bostoniensis* Rousselet, 1908 обнаружена единично в оз. Белое вблизи устья р. Ковжа. Впервые она зарегистрирована в водоеме в 2005 г. (Лазарева и др., 2013).

В 2017 г. в Шекснинском участке водохранилища от створа дер. Аристово до плотины Шекснинской ГЭС отмечена сравнительно редкая кладоцера *Bythotrephes brevimanus* Lilljeborg, 1901, численность вида не превышала 55 экз./м<sup>3</sup>. На озерном участке водохранилища зарегистрирован лишь обычный для водоемов бассейна р. Волги гибрид *Bythotrephes brevimanus* × *B. cederstroemii*, его количество также не велико (<70 экз./м<sup>3</sup>). По составу зоопланктона трофический статус водохранилища в 2005–2007 гг. соответствовал эвтрофии (индекс *E* 1.31), тогда как в 2017 г. – мезотрофии (индекс *E* 0.59). Уровень сходства состава Crustacea между этими периодами был высоким (60–80%), однако состав Rotifera заметно различался (сходство 46%).

**Доминантные виды.** Основу численности зоопланктона (75–85% Crustacea и до 95% Rotifera) определяли 10 видов (табл. 4). Наиболее разнообразным был комплекс доминантов Шекснинского участка, в котором отмечено максимальное число видов ракообразных и коловраток. Напротив, сообщество Ковжинского участка структурно и количественно было крайне бедным (5 доминантов). Это вызвано сильным дождевым паводком в начале второй декады июля, когда приток по рекам Кема и Ковжа увеличился почти втрое.



**Таблица 2.** Список видов летнего зоопланктона Шекснинского водохранилища, выявленных в 2005–2017 гг.

Таксон	2005–2007	2017
<b>Класс Ракообразные – CRUSTACEA</b>		
<b>Сем. Sididae</b>		
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+
<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	+++	+++
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	++	++
<i>D. orghidani</i> Negrea, 1982	++	–
<i>Latona setifera</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
<b>Сем. Daphniidae</b>		
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller, 1776) s. str.	+	–
<i>D. cristata</i> Sars, 1862	+++	+++
<i>D. longiremis</i> Sars, 1862	+	++
<i>D. galeata</i> Sars, 1863	+++	+++
<i>D. hyalina</i> Leydig, 1860	–	+
<i>D. cucullata</i> Sars, 1862	++	+
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
<i>S. serrulatus</i> (Koch, 1841)	+	–
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785) s. l.	+	–
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862 s. l.	+	++
<i>C. dubia</i> (Richard, 1894 s. l.)	+	–
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
<b>Сем. Macrothricidae</b>		
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	+	–
<b>Сем. Пьюкрипиды</b>		
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	+	–
<i>I. sordidus</i> (Lievin, 1848)	+	–
<b>Сем. Еурыцериды</b>		
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
<b>Сем. Чидориды</b>		
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	++	++
<i>C. gibbus</i> Sars, 1890	+	+
<i>C. ovalis</i> Kurz, 1875	+	–
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird, 1850	–	+
<i>P. adunctus</i> (Jurine, 1820)	+	–
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–
<i>P. striatus</i> (Schoedler, 1863)	+	–
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	+	–
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841) s. l.	+	–
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig, 1860)	+	+
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1861)	+	–
<i>Flavalona rustica</i> (Scott, 1895)	+	–
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	+	–
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler, 1863)	+	–
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1861)	+	–
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+	–
<i>Kurzia latissima</i> (Kurz, 1875)	+	+
<i>Oxiurella tenuicaudis</i> (Sars, 1862)	+	–
<b>Сем. Босминиды</b>		
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+
<i>B. coregoni</i> Baird, 1857 s. str.	++	–
<i>B. c. cf. gibbera</i> (Schoedler, 1863)	++	+++
<i>B. c. cf. longicornis</i> Schoedler, 1886	–	+

Таблица 2. Продолжение

Таксон	2005–2007	2017
<i>B. c. cf. longispina</i> Leydig, 1860	++	+++
<i>Bosmina c. cf. crassicornis</i> (P.E. Müller), 1887	++	++
<b>Сем. Polyphemidae</b>		
<i>Polyphemus pediculus</i> (L., 1758)	+	+
<b>Сем. Cercopagidae</b>		
<i>Bythotrephes brevimanus</i> Lilljeborg, 1901*	–	+
<i>Bythotrephes brevimanus</i> × <i>B. cederstroemii</i> (ранее определяли как <i>B. longimanus</i> Leydig)	++	++
<b>Сем. Leptodoridae</b>		
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	+++	+++
<b>Сем. Cyclopidae</b>		
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine, 1820)	+	–
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1861)	+	–
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	+	–
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)	+	–
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	+
<i>P. affinis</i> (Sars, 1863)	+	–
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	++	–
<i>C. kikuchii</i> Smirnov, 1932*	–	+++
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	–	++
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	++	++
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	+	–
<i>A. robustus</i> (Sars, 1863)	+	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+++	+++
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	+++	+++
<i>T. crassus</i> (Fischer, 1853)	+	+
<b>Сем. Diaptomidae</b>		
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	+++	+++
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+	–
<i>Arctodiaptomus laticeps</i> (Sars, 1863)	+	++
<b>Сем. Temoridae</b>		
<i>Hetercope appendiculata</i> Sars, 1863	++	+++
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	+	–
<b>Класс Rotifera</b>		
<b>Сем. Notommatidae</b>		
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1832)*	–	+
<i>C. ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901)	+	–
<b>Сем. Trichocercidae</b>		
<i>Trichocerca (T.) cylindrica</i> (Imhof, 1891)	+	–
<i>T. capucina</i> (Wierzejski et Zacharias, 1893)	+	–
<i>T. longiseta</i> (Schrank, 1802)	+	–
<i>T. rattus</i> (O.F. Müller, 1776)*	–	+
<i>T. porcellus</i> (Gosse, 1886)	+	+
<i>T. similis</i> (Wierzejski, 1893)	+	–
<i>T. rousseleti</i> (Voigt, 1902)	+	–
<i>T. intermedia</i> (Stenroos, 1898)	–	+
<b>Сем. Synchaetidae</b>		
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	+	+
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg, 1831	+	++
<i>S. kitina</i> Rousselet, 1902	–	+
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	+	–
<i>P. dolichoptera</i> Idelson, 1925	+	–

Таблица 2. Окончание

Таксон	2005–2007	2017
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	+	+
<i>P. longiremis</i> Carlin, 1943	+	+
<i>P. euryptera</i> Wierzejski, 1891	+	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova, 1962	++	+++
<i>P. major</i> Bruckhardt, 1900	++	+++
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	+	+
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	+	–
<i>P. lenticulare</i> Herrick, 1885	+	–
<b>Сем. Asplanchnidae</b>		
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	++	++
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888	+	+
<b>Сем. Lecanidae</b>		
<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–
<b>Сем. Trichotriidae</b>		
<i>Trichotria truncata</i> (Whitellegge, 1889)	+	–
<b>Сем. Euchlanidae</b>		
<i>Euchlanis dilatata lucksiana</i> (Hauer, 1939)	++	+
<i>E. meneta</i> Myers, 1930	+	–
<i>E. deflexa</i> Gosse, 1851	+	–
<i>E. pyriformis</i> Gosse, 1851*	–	+
<b>Сем. Brachionidae</b>		
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	+	–
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	–
<i>B. diversicornis</i> (Daday, 1883)	+	–
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	++	+++
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	++	+
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott, 1879	+++	+++
<i>K. bostoniensis</i> Rousselet, 1908	+	+
<i>Notholca labis</i> Gosse, 1887*	–	+
<i>Anureopsis fissa</i> Gosse, 1851	+	–
<b>Сем. Conochilidae</b>		
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	++	+++
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	+	+++
<i>C. coenobasis</i> Skorikov, 1914	+	–
<b>Сем. Collothecidae</b>		
<i>Collotheca pelagica</i> Rousselet, 1893	–	+
<b>Сем. Testudinellidae</b>		
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	+	+
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	+	–
<b>Сем. Filiniidae</b>		
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	+	+
<b>Сем. Hexarthridae</b>		
<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)	+	–
Число видов Crustacea	64	33
Число видов Rotifera	42	27
Суммарное число видов зоопланктона	106	60
Трофический индекс <i>E</i>	1.31	0.59

Примечание. \* – виды, впервые отмеченные в планктоне водохранилища в 2017 г.; +++ – вид встречается в большинстве проб (>80%), “++” – обычен (30–80% проб), “+” – редок (<30% проб), прочерк – не обнаружен.

**Таблица 3.** Распределение видового богатства зоопланктона по главным участкам Шекснинского водохранилища летом 2017 г.

Таксон	Участок				Весь водоем ( $n = 23$ )	
	Белозерский ( $n = 11$ )		Шекснинский ( $n = 11$ )			
	$S$	$S_{\text{общ}}$	$S$	$S_{\text{общ}}$	$S$	$S_{\text{общ}}$
Cladocera	$9 \pm 0.3$	14	$11 \pm 1.0$	21	$10 \pm 0.5$	23
Soropoda	$7 \pm 0.3$	9	$7 \pm 0.5$	9	$7 \pm 0.3$	10
Rotifera	$8 \pm 0.5$	14	$8 \pm 1.0$	24	$8 \pm 0.5$	27
Все группы	$24 \pm 0.6$	37	$26 \pm 1.8$	54	$24 \pm 0.7$	60

Примечание.  $S$  – среднее число видов в пробе,  $S_{\text{общ}}$  – количество видов в списке,  $n$  – число наблюдений (проб).

Результатом был вынос в устьевую область этих рек сильно гумифицированной воды с водосбора, в которой почти отсутствовали гидробионты. Уровень сходства структуры группировок доминантов был наименьшим для Ковжинского участка (14–55%), тогда как между Белозерским и Шекснинским участками сходство ядра зоопланктона достигало 45–64%, минимальные значения относились к Rotifera.

Более 80% биомассы сообщества формировали всего шесть видов ракообразных (рис. 1), среди них преобладали *Limnospira frontosa* (25–34%), *Eudiaptomus gracilis* (23–28%), *Daphnia galeata* (15–18%) и *Mesocyclops leuckarti* (15%). Их состав и со-

отношение в Белозерском и Шекснинском участках водоема были очень близки, индекс сходства структуры группировок доминантов превышал 85%.

В 2017 г. в оз. Белое зарегистрировано массовое развитие сравнительно редкой и крупной (длина тела 1.4–1.8 мм) копеподы *Arctodiaptomus laticeps* (Sars, 1863), вид встречался на всех станциях. В северной части озера его численность достигала 12 тыс. экз./м<sup>3</sup>, средний вклад в биомассу сообщества достигал 7%, что сравнимо с таковым *Heteroscope appendiculata* Sars, 1863 (7–12%). В небольшом количестве (<2 тыс. экз./м<sup>3</sup>) *A. laticeps* встречался и на Шекснинском участке водоема (55% проб) от дер. Аристово до плотины Шекснинской ГЭС.

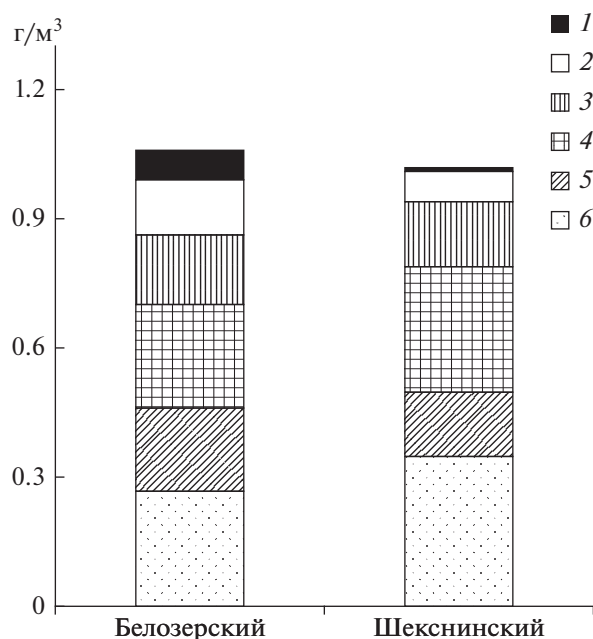
Помимо отмеченных в табл. 4 и на рис. 1, часто встречались (>80% проб) еще четыре вида Crustacea, которые в июле не образовывали высокой численности или биомассы (табл. 2). Это клadoцеры *Bosmina coregoni* cf. *gibbera*, *B. c.* cf. *longispina* Leydig, 1860, *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) и на Шекснинском участке *Bosmina c.* cf. *crassicornis* (P.E. Müller, 1887).

**Плодовитость массовых видов.** В июле 2017 г. на пике размножения размер кладки всех массовых видов копепод был существенно выше (в 2–8 раза), чем таковой клadoцер (табл. 5). Вероятно, это способствовало превышению численности копепод над таковой клadoцер (табл. 4), несмотря на сравнительно низкую скорость популяционного

**Таблица 4.** Встречаемость и обилие доминантных видов ( $N > 5\% N_{\text{общ}}$ ) зоопланктона Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.

Вид	Участок водохранилища							
	Ковжинский		Белозерский			Шекснинский		
	$N$	$N\%$	$B\%$	$N$	$N\%$	$B\%$	$N$	$N\%$
<b>Crustacea</b>								
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.3	34	100	$72.7 \pm 8.6$	$58 \pm 6$	100	$34.3 \pm 7.6$	$50 \pm 5$
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0.2	26	100	$17.8 \pm 1.7$	$14 \pm 2$	91	$17.3 \pm 3.4$	$25 \pm 7$
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	0.3	36	100	$4.7 \pm 0.9$	–	91	$4.5 \pm 1.1$	$7 \pm 2$
<i>Daphnia cristata</i>	0	0	100	$1.1 \pm 0.4$	–	100	$4.2 \pm 0.6$	$7 \pm 2$
<b>Rotifera</b>								
<i>Conochilus hippocrepis</i>	0	0	100	$48.2 \pm 16.4$	$58 \pm 6$	73	$4.9 \pm 1.8$	$7 \pm 2$
<i>Kellicottia longispina</i>	0	0	100	$15.0 \pm 2.7$	$18 \pm 3$	91	$21.5 \pm 6.5$	$31 \pm 5$
<i>Conochilus unicornis</i>	0.4	22	100	$6.8 \pm 2.5$	$8 \pm 2$	91	$10.5 \pm 8.0$	$15 \pm 3$
<i>Keratella cochlearis</i>	0	0	100	$4.2 \pm 0.6$	$5 \pm 1$	91	$13.6 \pm 8.0$	$19 \pm 3$
<i>Polyarthra luminosa</i>	0.1	6	100	$6.2 \pm 1.0$	$7 \pm 2$	64	$11.2 \pm 6.1$	$16 \pm 4$
<i>P. major</i>	0	0	100	$2.6 \pm 0.5$	–	82	$5.1 \pm 1.6$	$7 \pm 2$

Примечание.  $B\%$  – встречаемость, %;  $N$  – численность доминанта, тыс. экз./м<sup>3</sup>;  $N\%$  – относительная численность, %, рассчитана отдельно для ракообразных и коловраток (по: Лазарева, 2010); для  $N$  и  $N\%$  приведено среднее и его ошибка; “–” – вид не входит в состав доминантов, 0 – вид отсутствует в сборах.



**Рис. 1.** Вклад массовых видов ракообразных в общую биомассу зоопланктона основных участков Шекснинского водохранилища в июле 2017 г. 1 – *Arctodiaptomus laticeps*, 2 – *Heteroscope appendiculata*, 3 – *Mesocyclops leuckarti*, 4 – *Eudiaptomus gracilis*, 5 – *Daphnia galeata*, 6 – *Limnoscida frontosa*.

роста копепод (Иванова, 1985; Андроникова, 1996).

В оз. Белое наибольшая плодовитость отмечена у *Arctodiaptomus laticeps* (в среднем 14 яиц/♀) и *Mesocyclops leuckarti* (12 яиц/♀), на Шекснинском участке лидировали те же виды, но размер кладки был заметно выше (табл. 5). В целом, по акватории водохранилища максимальный размер кладки зарегистрирован у *M. leuckarti* на приплотинном участке (24 яйца/♀), у *Arctodiaptomus laticeps* (15 яиц/♀) и *Thermocyclops oithonoides* (14 яиц/♀) на русле р. Шексна у дер. Аристово, у *Eudiaptomus gracilis* в Сизьменском разливе (13 яиц/♀). Однако в отдельных биотопах озера и Сизьменского расширения водохранилища зарегистрированы случаи крайне маленьких кладок (2–3 яйца в мешке) у копепод *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*, на Приплотинном участке – у *Arctodiaptomus laticeps* (табл. 5). Вероятно, это связано с особенностями условий питания рачков.

Размер кладки всех пяти видов кладоцер в Белом озере был небольшим (в среднем 2–3 яйца/♀), сходную картину наблюдали и в большинстве биотопов Шекснинского участка (табл. 5). Наибольшая плодовитость зарегистрирована у четырех видов в Сизьменском расширении: *Daphnia galeata* (6 яиц/♀), *Limnoscida frontosa* и *Daphnia cristata* (по 4 яйца/♀), *Bosmina c. cf. gibbera* (3 яйца/♀).

**Вертикальное распределение.** В июле ранним утром массовые виды ракообразных по-разному распределялись по вертикали. Так, кладоцеры *Daphnia cristata*, *Bosmina c. cf. gibbera* и копеподы *Eudiaptomus gracilis* формировали скопления (45–50% численности популяций) в верхнем 5-метровом горизонте вод (рис. 2). У поверхности держалась и основная часть *Heteroscope appendiculata* (60%). В то же время, *Daphnia galeata*, *Bosmina c. cf. longispina* и *Mesocyclops leuckarti* в основном концентрировались (70–90%) в нижнем горизонте на глубине 11–17 м. Большая часть (70%) копеподитов и взрослых особей *M. leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis* также находилась на глубине от 11 до 17 м (рис. 2б, рис. 2в). Количество их науплиусов до глубины 15 м было почти одинаковым, лишь у дна оно было немного выше (рис. 2в). Минимальное количество всех перечисленных видов и возрастных групп отмечали в слое 6–10 м, но именно здесь находилась половина (50%) популяции фильтраатора *Arctodiaptomus laticeps*.

Численность коловраток на приплотинном участке водоема была низкой (<6 тыс. экз./м³). Оба вида рода *Conochilus* формировали скопления на глубине 16–17 м в 2-метровом слое над дном (60% обилия популяций). Обилие *Kellicottia longispina* Kellicott, 1879 распределялось по вертикали почти равномерно с минимумом в слое 6–10 м (<5% популяции).

**Численность и биомасса.** В июле численность сообщества была максимальной (>200 тыс. экз./м³) на Белозерском участке, тогда как биомасса была сравнительно высокой (>1 г/м³) на большей части акватории (табл. 6). Наибольшую биомассу зоопланктона на Белозерском участке регистрировали на разрезе урочище Кустово – р. Водоба (1.4–3.4 г/м³) в западной части озера. Локально высокую биомассу (до 2.5 г/м³) регистрировали также вблизи плотины Шекснинской ГЭС. Однако по среднему уровню биомассы глубоководные участки (10–20 м) в Сизьменском расширении и у плотины ГЭС фактически не отличались от мелководных (1–6 м) биотопов Шекснинского участка водохранилища и оз. Белое (рис. 3). Минимальный уровень обилия отмечали в Ковжинском участке. Основу численности везде формировали копеподы (40–55%) и коловратки (40–50%), тогда как биомассу почти полностью (>95%) и фактически поровну образовывали обе группы ракообразных.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По литературным данным зоопланктон Шекснинского водохранилища насчитывает ~155 видов, большинство из которых (~60%) относятся к Crustacea (Смирнов, 1966; Луферова, 1966; Пидгайко, 1969; Антропогенное..., 1981; Современ-

**Таблица 5.** Плодовитость массовых видов ракообразных (яиц/♀) на разных участках Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.

Вид	n	Участок водохранилища			
		Белое озеро	Сизьменский разлив	Приплотинный участок	Прочие*
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	39	$\frac{12 \pm 1.0}{6-22}$	$\frac{12 \pm 2.1}{4-20}$	$\frac{24 \pm 12.0}{10-36}$	$\frac{16 \pm 2.2}{10-24}$
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	45	$\frac{10 \pm 0.3}{7-13}$	$\frac{13 \pm 0.4}{9-16}$	$\frac{11 \pm 1.1}{9-16}$	$\frac{11 \pm 0.9}{7-15}$
<i>Arctodiaptomus laticeps</i>	69	$\frac{14 \pm 0.4}{8-20}$	—	$\frac{11 \pm 1.5}{6-16}$	$\frac{15 \pm 0.9}{14-17}$
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	33	$\frac{8 \pm 0.4}{4-12}$	$\frac{12 \pm 1.0}{8-16}$	$\frac{10 \pm 1.2}{6-14}$	$\frac{14 \pm 2.0}{12-16}$
<i>Limnosida frontosa</i>	220	$\frac{3 \pm 0.2}{1-6}$	$\frac{4 \pm 0.5}{2-7}$	$\frac{2 \pm 0.4}{1-4}$	$\frac{3 \pm 0.3}{1-10}$
<i>Daphnia galeata</i>	310	$\frac{3 \pm 0.2}{1-8}$	$\frac{6 \pm 0.6}{4-9}$	$\frac{3 \pm 0.3}{1-6}$	$\frac{4 \pm 0.6}{2-10}$
<i>D. cristata</i>	275	$\frac{2 \pm 0.1}{1-4}$	$\frac{4 \pm 0.2}{1-6}$	$\frac{2 \pm 0.1}{1-3}$	$\frac{3 \pm 0.7}{1-8}$
<i>Bosmina coregoni</i> cf. <i>gibbera</i>	335	$\frac{2 \pm 0.2}{1-7}$	$\frac{3 \pm 0.6}{1-6}$	$\frac{2 \pm 0.1}{2-5}$	$\frac{4 \pm 0.3}{1-6}$
<i>B. c.</i> cf. <i>longispina</i>	80	$\frac{3 \pm 0.3}{2-6}$	$\frac{2 \pm 0.6}{1-4}$	$\frac{2 \pm 0.2}{1-3}$	$\frac{3 \pm 0.7}{1-6}$
<i>B. c.</i> cf. <i>crassicornis</i>	45	—	—	$\frac{2 \pm 0.3}{1-4}$	$\frac{3 \pm 0.4}{1-7}$

Примечание. Над чертой — среднее и его ошибка, под чертой — min—max, “—” — вид не обнаружен, n — число подсчитанных кладок.

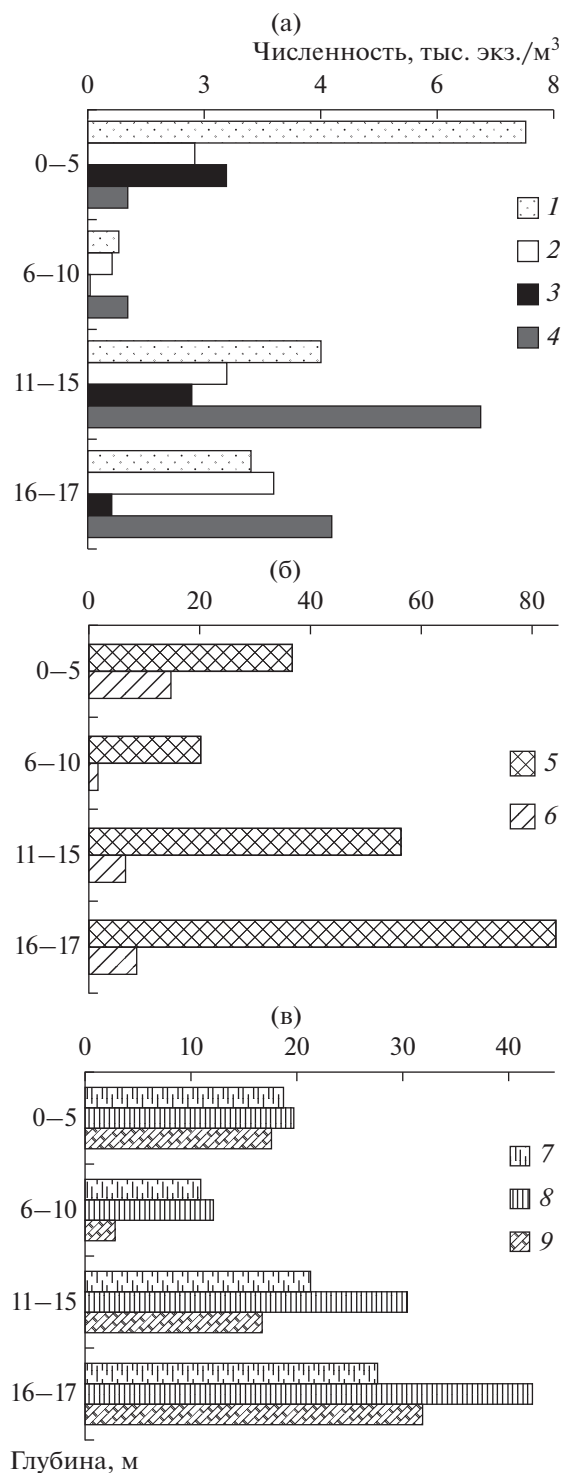
\*Станции Шекснинского участка, кроме Сизьменского разлива и глубоководного участка у плотины Шекснинской ГЭС.

ное..., 2002; Думнич, 2005; Ривьер, Литвинов, 2006; Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). С учетом данных, представленных в настоящей работе (табл. 2), видовое богатство сообщества возрастает до 180 видов, 54% списка формируют ракообразные. Состав зоопланктона Шекснинского водохранилища (табл. 2) сходен с таковым в Рыбинском водохранилище (по: Лазарева, 2007а), следующем в каскаде водоемов рек Шексны и Волги. Сходство списков Crustacea достигает 60%, Rotifera — 51%. Фауна зоопланктона Шекснинского водохранилища достаточно динамична. Каждое его обследование приносит находки новых видов, отсутствующих в ранее опубликованных списках. Так, в 2005–2007 гг. выявлено 24 новых для водоема видов (Лазарева и др., 2013), в 2017 г. — 5 видов.

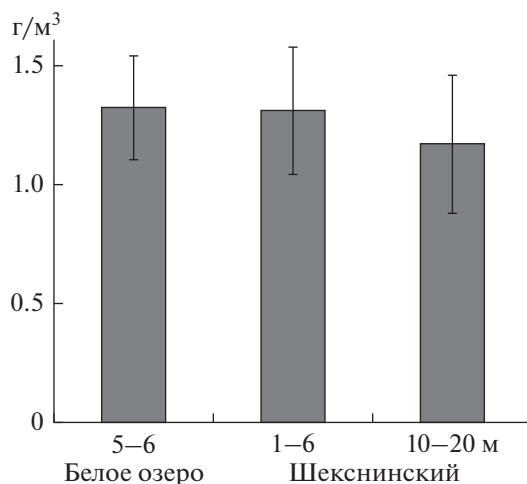
Впервые отмеченную в 2017 г. копеподу *Cyclops kikuchii* ранее считали подвидом *C. vicinus* Uljanin, 1875 (Определитель..., 2010). В 2005–2007 гг. в водохранилище находили только *C. vicinus* s. str. Lilljeborg, 1901 (Лазарева и др., 2013). Возможно,

*C. kikuchii* и ранее появлялся в водоеме, но в публикациях его указывали в составе *C. vicinus* s. l. Крупная кладоцера *Bythotrephes brevimanus* впервые определена в Шекснинском водохранилище Н.М. Коровчинским из сборов Е.В. Лобуничевой 2011–2012 гг. (Korovchinsky, 2018). Не известно, как давно *B. brevimanus* обитает в водоеме, для фауны оз. Белое он указан в работах (Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). На Шекснинском участке водоема вид был обнаружен впервые.

Копепода *Arctodiaptomus laticeps* в небольшом количестве впервые зарегистрирована в оз. Белое М.Л. Пидгайко (1969). В последующем, ее единично отмечали в 1970-х годах (Антропогенное..., 1981; Ривьер, Литвинов, 2006), также вид обнаружен в сборах 2007 г. В.Н. Столбуновой (устное сообщение). Далее до 2017 г. *A. laticeps* в Шекснинском водохранилище не регистрировали (Думнич, Лобуничева, 2016, 2018). Его массовое развитие и широкое распространение в водоеме выявлено было впервые.



**Рис. 2.** Вертикальное распределение зоопланктона в приплотинном участке Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.: а – массовые виды Cladocera (1 – *Daphnia cristata*, 2 – *D. galeata*, 3 – *Bosmina coregoni* cf. *gibbera*, 4 – *B. c.* cf. *longispina*); б – массовые виды Соперода (5 – *Mesocyclops leuckarti*, 6 – *Eudiaptomus gracilis*); в – Соперода разновозрастных стадий развития (7 – науплиусы, 8 – копеподиты, 9 – взрослые особи).



**Рис. 3.** Биомасса зоопланктона (г/м<sup>3</sup>) на участках с разными глубинами (м) в Шекснинском водохранилище в июле 2017 г.

В целом, состав и структура доминантного комплекса зоопланктона водохранилища в холодном июле 2017 г. (температура воды 16–18°C) близки к отмеченному в сходном по прогреву (18–19°C) июле 1987 г. (Ривьер, Литвинов, 2006). Однако в 2017 г. в планктоне почти отсутствовал *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), а из дафний была многочисленна весенняя *Daphnia cristata* Sars, 1862, а не летняя *D. cucullata* Sars, 1862. Вероятно, к середине июля сообщество водохранилища еще не трансформировалось в характерное для лета. Причиной такого запаздывания, по-видимому, стала низкая температура воды. Обычно *D. cristata* и *D. longiremis* характерны для зоопланктона водохранилища в июне, тогда как *D. cucullata* – в июле–августе (Антропогенное..., 1981; Лазарева и др., 2013).

Состав доминантных коловраток в 2017 г. (табл. 4) почти совпадал с таковым в 1987 и 2001 гг. (Ривьер, Литвинов, 2006). Однако среди представителей рода *Polyarthra* многочисленными были *P. luminosa* Kutikova, 1962 и *P. major* Bruckhardt, 1900, а не *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943. Сравнение группировок доминантов в июле 2017 г. (табл. 4) и августе 2005–2007 гг. (по: Лазарева и др., 2013) показало, что их состав и структура существенно различались. Индексы общности структуры не превышали 42% для ракообразных и 34% для коловраток.

Сведения об индивидуальной плодовитости зоопланктонов редко приводят в гидробиологических работах, обычно эти данные анализируют для оценки продуктивности сообщества (Иванова, 1985; Андроникова, 1996; Тимохина, 2000; Лазарева, 2010). Для Шекснинского водохранилища такие исследования ранее не проводили, анализ плодовитости массовых форм ракообразных сле-



**Таблица 6.** Численность ( $N$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) главных таксонов зоопланктона Шекснинского водохранилища в июле 2017 г.

Таксон	Участок водохранилища			Весь водоем
	Ковжинский*	Белозерский	Шекснинский	
$N_{\text{clad}}$	0.06	9.7 ± 2.1	13.7 ± 1.7	11.2 ± 1.7
$N_{\text{cop}}$	0.7	116.6 ± 14.1	55.4 ± 9.6	82.3 ± 10.5
$N_{\text{rot}}$	1.8	83.5 ± 17.6	70.1 ± 32.8	73.5 ± 14.8
$N_{\text{общ}}$	2.6	209.8 ± 26.3	139.2 ± 43.2	167.0 ± 21.8
$B_{\text{clad}}$	0.001	0.66 ± 0.11	0.67 ± 0.12	0.63 ± 0.09
$B_{\text{cop}}$	0.002	0.63 ± 0.11	0.53 ± 0.12	0.55 ± 0.07
$B_{\text{rot}}$	0.003	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.01
$B_{\text{общ}}$	0.006	1.33 ± 0.20	1.23 ± 0.19	1.22 ± 0.15

Примечание. Численность, биомасса:  $N_{\text{clad}}$ ,  $B_{\text{clad}}$  – Cladocera,  $N_{\text{cop}}$ ,  $B_{\text{cop}}$  – Copepoda,  $N_{\text{rot}}$ ,  $B_{\text{rot}}$  – Rotifera,  $N_{\text{общ}}$ ,  $B_{\text{общ}}$  – всего сообщества. \* – данные по одной станции.

лан в данной работе впервые. Уровень индивидуальной плодовитости копепод (размер кладки самки) в Шекснинском водохранилище оказался существенно ниже наблюдаемого в р. Волге. Так, для *Mesocyclops leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis* в Куйбышевском водохранилище размер кладки в июле достигает в среднем 24 и 18 яиц/♀ соответственно (Тимохина, 2000). В Чебоксарском водохранилище для *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides* плодовитость в августе составляет в среднем 22 и 16 яиц/♀ соответственно (Лазарева и др., 2022). Подобный уровень плодовитости перечисленных видов в Шекснинском водохранилище отмечен только локально (табл. 5).

Размер кладки массовых видов клadoцер в исследованном водоеме в основном невелик (табл. 5). Для *Limnoscida frontosa* он сопоставим с отмеченным в Рыбинском водохранилище (в среднем 2–4 яйца/♀) (Соколова, 2007). Плодовитость *Daphnia galeata* близка к наблюдаемой в том же водохранилище в июле–августе (в среднем 4 яйца/♀), а для *Bosmina c. cf. longispina* она ниже отмеченной даже в сентябре (4–5 яиц/♀) (Лазарева, 2010).

В Куйбышевском водохранилище при сходной температуре воды размер кладки *B. c. cf. longispina* достигает в среднем 12 яиц/♀, а *Daphnia galeata* – 10 яиц/♀ (Тимохина, 2000), что в 2–3 раза больше по сравнению с Шекснинским водохранилищем. В озерах Карельского перешейка плодовитость *Daphnia cristata* достигает в среднем 6 яиц/♀ (Иванова, 1985), что вдвое выше таковой на большей части акватории исследованного водоема. Однако для *D. cristata* из озер Карелии приводят и меньшие значения (2 яйца/♀) (Андроникова, 1996). Сравнительно низкий темп размножения клadoцер в Шекснинском водохранилище, вероятно, определялся низкой температурой воды в летнем сезоне 2017 г. и недостаточной обеспеченностью

пищей. Ранее показано, что количество водорослей положительно влияет на обилие зоопланктона (Лазарева и др., 2013). К сожалению, данные о развитии фитопланктона водохранилища в 2017 г. до сих пор не опубликованы.

Общее количество (масса) яиц у ракообразных возрастает с увеличением размера и массы тела самки, а число яиц в кладке сильно варьирует в течение вегетационного периода (Иванова, 1985; Ривьер, 1986; Сушеня и др., 1990; Тимохина, 2000; Лазарева, 2010). Репродуктивная способность самок снижается с возрастом, наибольшее количество яиц обычно наблюдается в двух первых кладках (Филимонов, Соколова, 1973; Гламазда, 1974; Лазарева, 2007б). У пелагических клadoцер наиболее плодовитые самки выходят из покоящихся яиц весной (май–начало июня), они же дают большее число партеногенетических пометов и суммарное количество яиц в течение жизни (Иванова, 1985; Сушеня и др., 1990; Тимохина, 2000; Лазарева, 2007б; Лазарева, 2010). У копепод (*Cyclopoidea* и *Calanoida*) максимальная индивидуальная плодовитость и наибольшая частота пометов тоже отмечены в начале их размножения в водоеме, что связывают с более крупными размерами самок первых генераций (Тимохина, 2000). Однако некоторые авторы отмечают (Ривьер, 1986), что самые мелкие самки *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901 в первых пометах откладывают мало яиц, но их плодовитость возрастает в последующих пометах и в течение жизни они даже могут откладывать больше яиц, чем крупные особи. Кроме того, индивидуальная плодовитость ракообразных сильно зависит от количества и доступности пищи, – в олиготрофных водоемах часто наблюдают меньшую индивидуальную плодовитость рачков, по сравнению с эвтрофными (Иванова, 1985). При низкой плодовитости ракообразных в Шекснинском водохранилище в середине июля их

максимальная весенняя плодовитость, теоретически должна быть более высокой.

Вертикальные миграции зоопланктона в водохранилищах определяются в основном совокупностью экологических условий (Маркевич, 1982; Гладышев, 1990). Из этого следует, что характер миграций различается в течение сезона и год от года даже в одном водоеме. Для оз. Белое показано (Антропогенное..., 1981), что летом в дневное время массовые виды коловраток, в том числе род *Conochilus*, обычно концентрируются у поверхности водоема, крупные дафнии и *Heteroscope appendiculata* – в придонном слое, а остальные копеподы распределяются равномерно во всем столбе воды. Для глубокого участка у плотины Шекснинской ГЭС установлено (Ривьер, Литвинов, 2006), что в первой половине дня массовый вид коловраток *Kellicottia longispina* держится в верхнем 4-метровом слое, кладоцеры *Daphnia galeata* и *Bosmina c. cf. longispina* – глубже 7 и 9 м соответственно, а все массовые виды копепод образуют скопления глубже 5 м.

В июле 2017 г. типичным для глубоководной части водоема было распределение по вертикали *B. c. cf. longispina*, *Daphnia galeata* и копепод *Mesocyclops leuckarti*, концентрировавшихся на глубине. Остальные виды распределялись совершенно иначе (рис. 3), нежели указано в литературе (Антропогенное..., 1981; Маркевич, 1982; Ривьер, Литвинов, 2006). Одной из причин нетипичного распределения части планктонных популяций по вертикали могла быть их перегруппировка между придонным горизонтом и поверхностью воды ранним утром. Это так называемые “сумеречные” миграции, при которых ночью часть планктона поднимается к поверхности, а утром опускается в более глубокие слои воды (Киселев, 1980). Так, в дневное время скопление на глубине коловраток рода *Conochilus* отмечали в оз. Сиверском, тогда как коловратки рода *Kellicottia* ранним утром перемещались с глубины к поверхности водоема (Маркевич, 1982). Типично дневное распределение устанавливается ближе к 12 ч дня (Гладышев, 1990).

В июле 2017 г. средняя биомасса зоопланктона ( $1.22 \pm 0.15$  г/м<sup>3</sup>) в водохранилище была сравнительно высокой. Ее значения близки к зарегистрированным ( $1.48 \pm 0.14$  г/м<sup>3</sup>) 10 лет назад в августе 2007 г., но почти вдвое ниже таковых ( $2.19 \pm 0.29$  г/м<sup>3</sup>) в августе 2005 г. (Лазарева и др., 2013). Не выявлено существенного различия в среднем уровне биомассы зоопланктона между Белозерским и Шекснинским участками водохранилища, ранее отмечали ее увеличение в направлении от озера к плотине ГЭС (Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013). Современный уровень биомассы заметно ниже такового ( $2.5$ – $2.6$  г/м<sup>3</sup>) в конце 1970-х и середине 1990-х годов (Ривьер,

1982; Современное ..., 2002). Значительные колебания обилия сообщества год от года обычны для водохранилищ (Лазарева, 2010), в том числе для Шекснинского водохранилища (Современное ..., 2002; Думнич, Лобуничева, 2016). Межгодовые вариации биомассы определяются пищевой обеспеченностью зоопланктона и термическим режимом, от которых зависит сезонный ход развития сообщества (Антропогенное ..., 1981; Современное ..., 2002; Ривьер, Литвинов, 2006; Лазарева и др., 2013). Так, с 1974 по 2015 гг. осенняя биомасса сообщества в оз. Белое варьировала в пределах  $0.1$ – $3.4$  г/м<sup>3</sup> и год от года различалась в 2–34 раза (Думнич, Лобуничева, 2016).

**Выводы.** Летом 2017 г. в зоопланктоне Шекснинского водохранилища зарегистрировано 60 видов, среди них пять новых для водоема. Анализ литературных данных показал, что видовое богатство сообщества достигает 180 видов, среди которых преобладают Crustacea (54%). Впервые зарегистрировано массовое развитие и широкое распространение в водохранилище редкой копеподы *Arctodiaptomus laticeps*. На большей части акватории преобладают обычные для водохранилища кладоцеры *Limnosedia frontosa* и *Daphnia galeata*, копеподы *Eudiaptomus gracilis* и *Mesocyclops leuckarti*. Показано, что численность летнего зоопланктона водохранилища (75–85% Crustacea и до 95% Rotifera) определяют 10 видов, а >80% биомассы сообщества формируют только шесть видов Crustacea. Структура зоопланктона в холодном июле 2017 г. сходна с таковой в другие годы с низким летним прогревом вод водохранилища. Впервые проанализирована плодовитость ракообразных, установлено, что в водохранилище размер кладки массовых видов копепод и кладоцер заметно ниже, отмеченного в те же сроки в других водохранилищах Волжского каскада. Средняя биомасса зоопланктона достигает  $1.22 \pm 0.15$  г/м<sup>3</sup>, локально –  $2.5$ – $3.4$  г/м<sup>3</sup>. Крайне низкое обилие сообщества (< $0.01$  г/м<sup>3</sup>) отмечено выше оз. Белое на Ковжинском участке. Средний уровень биомассы сообщества летом 2017 г. вдвое ниже такового ( $2.5$ – $2.6$  г/м<sup>3</sup>) в 1970-х и 1990-х годах.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания № 121051100109-1, тема “Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. Санкт-Петербург: Наука.

- Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. 1981. Ленинград: Наука. Ч. 2.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 58.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С. 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Ленинград: Наука.
- Гладышев М.И. 1990. Суточная динамика вертикального распределения массовых видов зоопланктона в Сыдинском заливе Красноярского водохранилища // Известия Сибирского отделения АН СССР. Сер. Биологические науки. Вып. 3. С. 78.
- Гламзда В.В. 1974. Рост, размножение и продукция массовых видов кладоцер и копепод Цимлянского водохранилища // Тр. Волгоград. отделения Гос. ин-та реч. рыб. хоз-ва. С. 41.
- Думнич Н.В. 2005. Особенности формирования структуры зоопланктона крупных озер Вологодской области // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. Санкт-Петербург: Наука ВВМ. С. 121.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. 2016. Динамика зоопланктона озерной части Шекснинского водохранилища (Вологодская область) // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования: Матер. докл. Всерос. конф. с международным участием, посвященной 85-летию Татарского отделения ГосНИОРХ (Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 338.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. 2018. Сезонная динамика зоопланктона озерной части Шекснинского водохранилища (по материалам 2016 г.) // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: Матер. 2-ой Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Санкт-Петербург: ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 2–4 апреля 2018 г. С. 162.
- Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР.
- Киселев И.А. 1980. Планктон морей и континентальных водоемов. Ленинград: Наука. Т. 2.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea, Cladocera) северной Евразии. Т. 2. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Ленинград: Наука.
- Лазарева В.И. 2007а. Состав ракообразных и коловраток Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 127.
- Лазарева В.И. 2007б. Сезонная динамика численности и параметры жизненного цикла *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Sidaidea) в водоемах разного типа // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 144.
- Лазарева В.И. 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Лазарева В.И., Жданова С.М., Сабитова Р.З. 2022. Расселение восточно-азиатской копеподы *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Crustacea, Cyclopoidea) в бассейне реки Волги // Биология внутр. вод. № 2. С. 147. <https://doi.org/10.31857/S0320965222010065>
- Лазарева В.И., Столбунова В.Н., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2013. Особенности структуры и пространственного распределения планктона в Шекснинском водохранилище // Биология внутр. вод. № 3. С. 46. <https://doi.org/10.7868/S0320965213030091>
- Луферова Л.А. 1966. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. Москва: Наука. С. 68.
- Маркевич Г.И. 1982. Суточная динамика вертикального распределения массовых форм зоопланктона в оз. Сиверском // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР. № 45(48). С. 100.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. 1976. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Ленинград: Наука. С. 67.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука.
- Пидгайко М.Л. 1969. Зоопланктон Белого озера в связи с рыбохозяйственным значением водоема // Изв. Гос. ин-та реч. рыб. хоз-ва. Ленинград. Т. 65. С. 111.
- Ривьер И.К. 1982. Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Ленинград: Наука. С. 90.
- Ривьер И.К. 1986. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Ленинград: Наука.
- Ривьер И.К., Литвинов А.С. 2006. Сравнительный анализ зоопланктона Шекснинского водохранилища в 1987 и 2001 гг. // Вод. ресурсы. Т. 33. № 5. С. 615.
- Смирнов Н.Н. 1966. Прибрежные ветвистоусые ракообразные Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. Москва; Ленинград: Наука, С. 146.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. 2002. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та.
- Соколова Е.А. 2007. Многолетние изменения численности и биомассы, структурные характеристики и некоторые черты биологии *Limnosida frontosa* Sars в Рыбинском водохранилище // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология: Матер. Всерос. шк.-конф. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 327.
- Степаньянц С.Д., Хлебович В.В., Алексеев В.Р. и др. 2015. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 2: Стрекающие, гребневики, многоще-

- тинковые черви, веслоногие ракообразные и мизиды. Санкт-Петербург; Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Москва: РАН. 2018.
- Суцня Л.М., Семенченко В.П., Семенюк Г.А., Трубецкова И.Л. 1990. Продукция планктонных ракообразных и факторы среды. Минск: Наука и техника.
- Тимохина А.Ф. 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН.
- Филимонов Л.А., Соколова Г.В. 1973. О продукционных возможностях двух массовых видов планктонных циклопов Костромского разлива // Тр. Костромского гос. пед. ин-та. Вып. 31. С. 62.
- Korovchinsky N.M. 2018. Further revision of the genus *Bythotrephes* Leydig (Crustacea: Cladocera: Onychopoda): redescription of *B. brevimanus* Lilljeborg, reevaluation of *B. cederströmii* Schödler, and description of a new species of the genus // *Zootaxa*. V. 4379 (3). P. 347. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4379.3.2>
- Lazareva V.I. 2019. Spreading of Alien Zooplankton Species of Ponto-Caspian Origin in the Reservoirs of the Volga and Kama Rivers // *Russian Journal of Biological Invasions*. V. 10. № 4. P. 328. <https://doi.org/10.1134/S2075111719040040>
- Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* Bd 8. P. 71.
- Shurganova G.V., Zhikharev V.S., Gavrillo D.E. et al. 2019. Zooplankton Communities of the Middle River Part of the Cheboksary Reservoir and Factors Influencing Their Species Structure // *Povolzhskiy Journal of Ecology*. № 3. P. 384. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-384-395>
- Wilke T., Ahlrichs W.H., Bininda-Emonds O.R.P. 2018. A comprehensive and integrative re-description of *Synchaeta oblonga* and its relationship to *Synchaeta tremula*, *Synchaeta rufina* and *Synchaeta littoralis* (Rotifera: Monogononta) // *Organisms Diversity & Evolution*. V. 18. P. 407. <https://doi.org/10.1007/s13127-018-0380-8>

## Composition, Structure and Features of the Spatial Distribution of Zooplankton in the Sheksna Reservoir (Upper Volga, Russia)

V. I. Lazareva\*

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

\*e-mail: [lazareva\\_v57@mail.ru](mailto:lazareva_v57@mail.ru)

In July 2017 pelagic zooplankton of the Sheksna reservoir (Upper Volga basin) was studied. It includes 60 species, including five new to the reservoir (copepod *Cyclops kikuchii*, rotifers *Cephalodella gibba*, *Trichocerca (T.) rattus*, *Euchlanis pyriformis* и *Notholca labis*). Most of the reservoir water area is dominated by common crustaceans *Limnospira frontosa*, *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus gracilis*, and *Mesocyclops leuckartii*. Mass development of the rare copepod *Arctodiaptomus laticeps* was revealed for the first time. The average zooplankton biomass is  $1.22 \pm 0.15 \text{ g/m}^3$ ; maximum 2.5–3.4  $\text{g/m}^3$  in the western part of Lake Beloe. This is half that observed in the 1970s and 1990s. It has been established that the individual fecundity of mass species of crustaceans is noticeably lower compared to other reservoirs of the Volga cascade.

**Keywords:** Sheksna River, Lake Beloe, reservoir, zooplankton, species composition, structure, abundance distribution, individual fecundity

УДК 574.583

## ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА В СТРАТИФИЦИРОВАННЫХ ОЗЕРАХ БЕЛАРУСИ С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ ТРОФИИ

© 2022 г. В. В. Вежновец<sup>а</sup>, \*, М. Д. Журавлев<sup>а</sup><sup>а</sup>Государственное научно-практическое объединение “Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам”, Минск, Республика Беларусь

\*e-mail: vezhn47@mail.ru

Поступила в редакцию 20.05.2022 г.

После доработки 01.06.2022 г.

Принята к публикации 15.06.2022 г.

Изучалось вертикальное распределение зоопланктона в разных по основным экологическим условиям и степени трофии стратифицированных озерах Беларуси в летнее время. Установлены особенности формирования вертикальной структуры озер для пелагического зоопланктона в термически стратифицированных водоемах при разном сочетании прозрачности, температуры и содержания кислорода. Выделено три группы озер, различающихся по вертикальному распределению численности зоопланктона. С увеличением трофности растет степень агрегированности зоопланктона и его приуроченность к верхним, хорошо прогреваемым и богатым кислородом слоям воды.

*Ключевые слова:* зоопланктон, озера, вертикальная структура, численность, условия обитания

DOI: 10.31857/S0320965222060195

### ВВЕДЕНИЕ

Вертикальная структура водных организмов планктона больше известна для морских экосистем. Считается, что организмы в пресноводных водоемах при относительно малых глубинах, по сравнению с глубоководными участками морей и океанов, мало подвержены разделению в пространстве (Рудяков, 1986). Исследования на глубоких озерах мира (Сярки, Фомина, 2019; Сиделева, 2020) и собственные данные по зоопланктону средне глубоких мезотрофных озер Беларуси показали неоднородность в распределении и приуроченность многих организмов планктона к определенным глубинам (Вежновец, 2012). Кроме того, несмотря на многочисленные публикации по распределению зоопланктона в пресных водах, до сих пор нет обобщающих, в большинстве работ приводятся только факты неравномерности зоопланктона без анализа причин и сопоставления в водоемах разной трофности, для одного водоема или даже одного вида (Речкалов, Голубок, 2009; Вежновец, Литвинова, 2021; Подшивалина, 2021).

Актуальность подобного рода исследований обусловлена несколькими аспектами. Как правило, продукционные и энергетические расчеты для озер проводят без учета взаимного распределения

в пространстве всех составляющих, входящих в сообщество планктона. На основании этих расчетов строятся не только пищевые цепи и сети, но и вероятностные модели взаимодействий. Обычно в таких моделях предполагается равномерное или вероятностное распределение особей в пространстве. Однако, такого рода построения не могут адекватно отражать все взаимосвязи, если в них отсутствуют особенности пространственного взаимного распределения. В мониторинговых исследованиях системы Гидрометеослужбы для индикаторной цели в таких озерах рекомендуют сбор зоопланктона у поверхности и дна, что может неадекватно отражать экологическое состояние водоема из-за недоучета некоторых видов. Игнорируется вертикальная структура и при рыбохозяйственных мероприятиях. Интерес к неоднородности распределения зоопланктона во внутренних водоемах не ослабевает в течение многих лет, география проводимых исследований пространственной структуры зоопланктона очень обширна от водоемов Европы (Battes, Momeu, 2014), Сибири (Рогозин, 2000) и Северной Америки (Comp, 1979) до Индии (Shah et al., 2013).

Цель работы – выявить особенности вертикальной структуры зоопланктона в стратифицированных озерах разной трофности.

**Таблица 1.** Озера Беларуси с имеющимися данными по вертикальному распределению зоопланктона

Озеро*	Район расположения	Область	Максимальная глубина, м	Координаты
Долгое (Гл)	Глубокский	Витебская	53.6	55.227102, 28.174840
Ричи	Браславский	То же	51.9	55.701535, 26.715046
Гиньково	Глубокский	»	43.3	55.299865, 28.138589
Южный Волос	Браславский	»	40.4	55.731373, 27.137375
Болдук	Мядельский	Минская	39.7	54.977094, 26.412799
Вечелье	Ушачский	Витебская	35.9	55.146503, 28.626590
Дрисвяты	Браславский	То же	33.3	55.590694, 26.682771
Волчин	Мядельский	Минская	32.9	55.000916, 26.875027
Бобыно	Полоцкий	Витебская	32.3	55.292338, 28.403492
Круглик	Шумилинский	То же	31.5	55.253428, 29.606584
Северный Волос	Браславский	»	29.2	55.756066, 27.123986
Сита	То же	»	28.5	55.672466, 26.795650
Долгое (Бр)	»	»	28.4	54.964886, 28.521426
Барковщина	Ушачский	»	21.8	55.100680, 28.601053

\* В скобках сокращенно обозначен район расположения озера.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для вертикальной пространственной структуры был рассмотрен зоопланктон только пелагиали стратифицированных озер. Исследования проведены на 14 озерах Беларуси в разные годы, летом, при термическом расслоении водной толщи, на станциях, близких к максимальной глубине. Перечень озер и их местоположение представлены в табл. 1. Чтобы, по возможности, исключить влияние сезонных и суточных перемещений (Вежновец, 2012), исследования проводили в последней декаде июля или начале августа в полуденное время. При послойных (каждые 5 м) ловах зоопланктона от поверхности до дна применяли замыкающуюся планктонную сеть с входным отверстием 25 см и диаметром ячеи фильтрующего конуса 100 мкм.

Одновременно со сбором проб измеряли прозрачность по белому диску Секки, температуру воды и содержание кислорода термооксиметром Hanna HI 9143.

Все исследованные водоемы имели максимальную глубину от 21.8 до 53.6 м и разную прозрачность в летнюю межень — от 8 м в оз. Юж. Волос до 1.8 м в оз. Круглик (табл. 1).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные материалы по вертикальному распределению в летнее время для сравнительных целей сведены в три основные группы озер, отличающихся по уровню трофии, показателем которого была прозрачность.

В I группу включены самые глубокие мезотрофные озера с чертами олиготрофии, которую (олиготрофию) им придают обитающие здесь реликтовые ракообразные, отличающиеся высокой прозрачностью воды (4–8 м) (Долгое (Гл), Ричи, Гиньково, Болдук и Юж. Волос). Сведения по вертикальному распределению температуры и кислорода для четырех из них даны в табл. 2.

В качестве графической иллюстрации для этой группы озер приведены данные по оз. Юж. Волос в июле 2021 г. Пробы в этом водоеме отобраны на глубине 41 м. Прозрачность воды по белому диску была 7 м.

Распределение температуры по глубине в этом озере не отличалось от многолетних данных. Приповерхностная температура достигала 25.2°C, что немного выше обычно наблюдаемой в это время года. В гипolimнионе ниже 15 м сохранялась низкая температура от 5 до 6°C (рис. 1а). Концентрация кислорода была сходна с многолетними данными для этого водоема, но в отличие от других озер этой группы, характеризовалась значительным ростом в металимнионе (рис. 1б). В целом, оба наблюдаемые параметры находились в зоне толерантных значений для зоопланктона.

Распределение численности зоопланктона по вертикали в оз. Юж. Волос характерно для этого трофического типа — максимум приурочен к металимниону, достигая 28.6% общей численности, придонный рост численности хорошо выражен (рис. 2а).

Температура в эпилимнионе варьировала от 22.5 до 24.5°C. Металимнион хорошо выражен и

**Таблица 2.** Распределение температуры ( $t$ , °С) и кислорода ( $O_2$ , мг/л) в озерах I группы

Глубина, м	оз. Долгое (Гл) 01.08.2021 г.		оз. Ричи 31.07.2021 г.		оз. Гиньково 24.07.2016 г.		оз. Болдук 24.07.1992 г.	
	$t$ , °С	$O_2$ , мг/л	$t$ , °С	$O_2$ , мг/л	$t$ , °С	$O_2$ , мг/л	$t$ , °С	$O_2$ , мг/л
0	24.5	7.4	24.0	7.4	22.5	7.4	23.6	10.1
1	24.4	7.4	24.0	7.4	22.3	7.4	23.6	10
2	24.4	7.4	24.0	7.5	21.7	7.5	22.6	9.8
3	24.4	7.4	24.0	7.3	21.0	7.3	22.0	9.7
4	24.4	7.4	24.0	7.0	20.2	7.0	21	9.6
5	23.8	6.7	24.0	7.0	19.9	7.0	17.5	9.3
6	19.3	4.8	21.7	6.4	17.1	6.4	13.4	9.0
7	13.8	7.1	17.1	5.0	11.7	5.0	10.0	9.6
8	11.3	7.5	14.4	6.3	9.6	6.3	7.8	9.9
9	9.3	7.2	13.6	6.8	8.5	6.8	7.4	8.2
10	8.4	6.5	12.4	6.2	7.7	6.2	7.0	7.2
11	8.0	5.7	11.0	6.0	6.8	6.0	6.7	6.5
12	7.5	6.8	10.2	6.0	6.3	6.0	6.4	6.0
13	7.2	7.2	9.8	6.1	5.5	6.1	6.2	6.0
14	7.2	7.3	9.2	6.3	5.3	6.3	6.0	6.0
15	7.2	7.3	8.6	6.5	5.2	6.5	5.8	6.0
16	7.0	7.5	8.4	6.7	5.1	6.7	5.9	5.5
17	6.8	7.5	8.4	6.5	5.0	6.5	5.8	5.5
18	6.8	7.4	8.4	6.5	4.8	6.5	5.7	5.5
19	6.5	7.4	8	6.4	4.8	6.4	5.6	5.5
20	6.2	7.3	8	6.4	4.7	6.4	5.6	5.5
25	5.8	5.6	7.8	6.4	4.6	6.4	5.5	5.5
30	5.6	5.1	7.8	5.8	4.5	5.8	5.4	5.5
35	5.6	5.0	7.6	4.5	4.4	4.5	5.4	5.5
40	5.6	4.9	7.6	4.2	4.4	4.2	5.4	5.4
45	5.6	4.7	7.6	4.1	—	—	—	—
49	5.6	3.5	7.6	3.7	—	—	—	—

простирается от 5 до 10 м глубины. В гипolimнионе сохраняется низкая температура (4.4–7.6°С).

Вертикальное изменение концентрации кислорода в наблюдаемых озерах различалось. На фоне постепенного снижения с глубиной в зоне металимниона может наблюдаться его рост (озера Юж. Волос, Болдук) или небольшое снижение (озера Долгое (Гл), Гиньково), в слоях воды гипolimниона идет плавное падение концентрации кислорода ко дну. Придонные слои озер содержат кислород от 3.5 до 5.4 мг/л, т.е. здесь создаются благоприятные условия для жизнедеятельности глубоководных пелагических и донных животных, включая рыб.

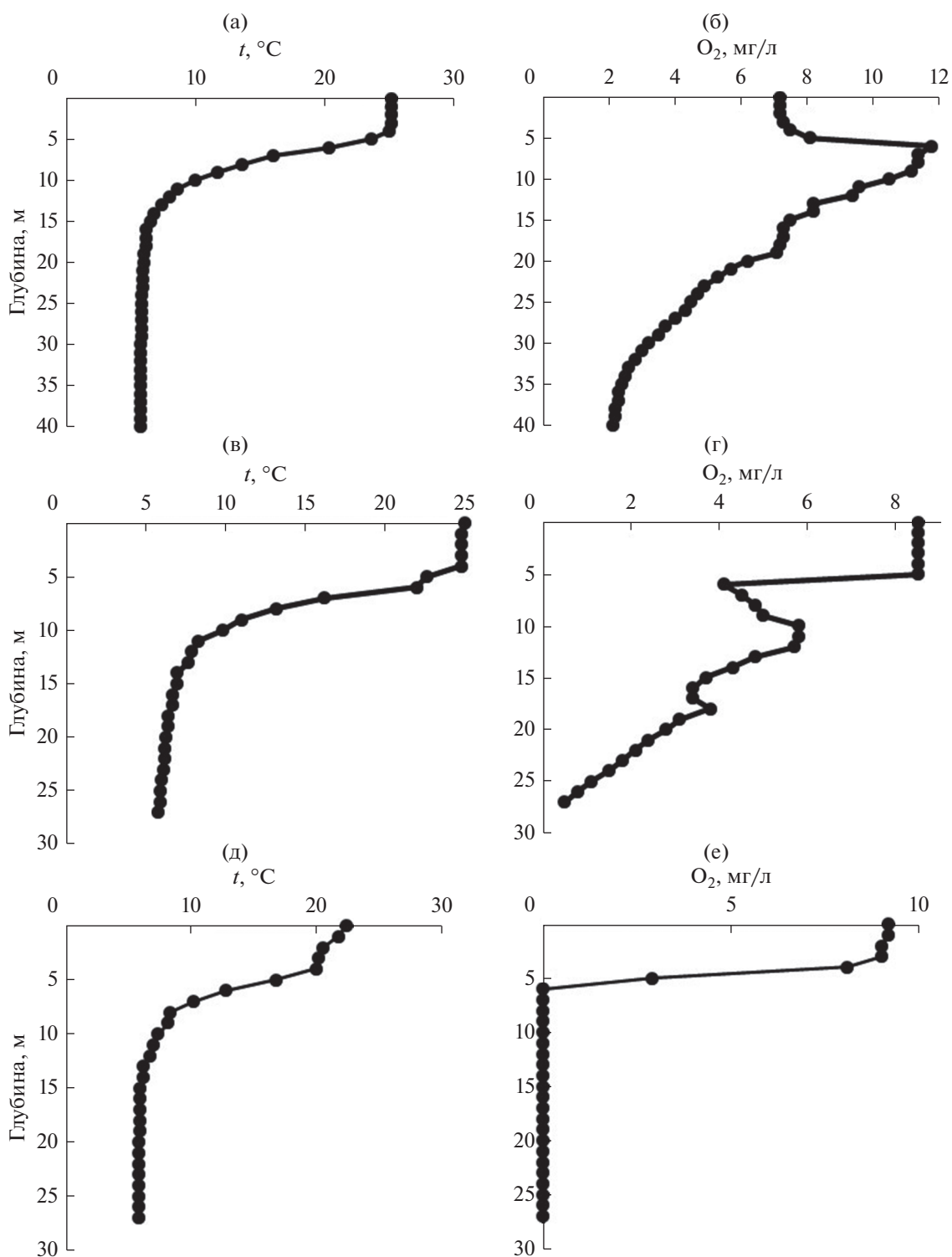
В большинстве озер I группы (табл. 3) наблюдается максимум плотности в зоне металимниона (5–10 м), при этом концентрация зоопланктона

на этих глубинах невысокая (до 40%). Только в оз. Долгое (Гл) распределение общей численности зоопланктона идет по нисходящей от эпилимниона к гипolimниону без роста численности в зоне термоклина.

На максимальных глубинах наблюдается также небольшой рост численности. В некоторых озерах (Ричи, Долгое (Гл), Юж. Волос) он создается популяцией холодолюбивого реликтового веслоного рачка *Limnocalanus macrurus* Sars, 1863.

Таким образом, в мезотрофных с чертами олиготрофии озерах во время летней температурной стратификации вся толща воды четко разделяется на эпи-, мета- и гипolimнион. Содержание кислорода относительно плавно снижается от поверхностным к придонным слоям воды, без резкого дефицита кислорода в гипolimнионе. По

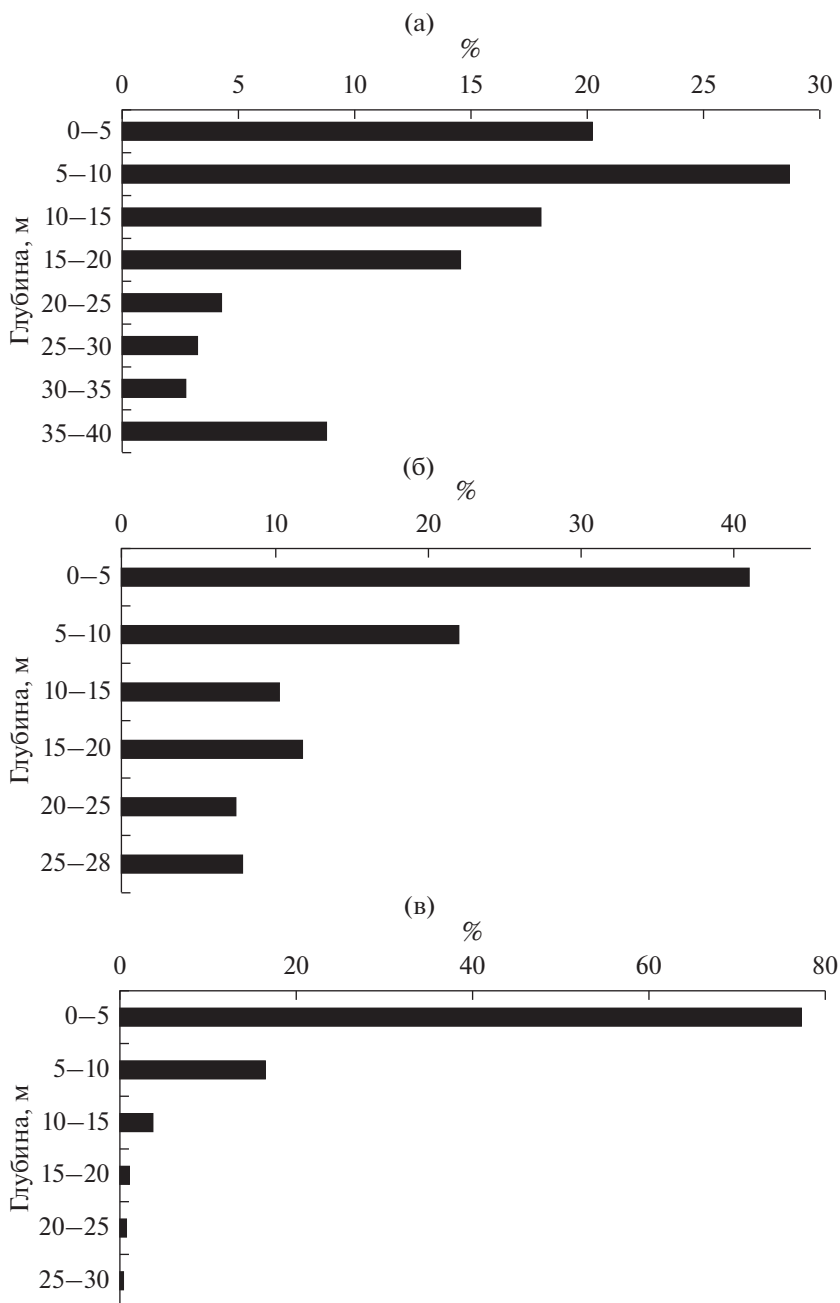




**Рис. 1.** Вертикальное изменение температуры и содержания кислорода в озерах Юж. Волос (а, б), Сита (в, г), Круглик (д, е): а, в, д – температура,  $^\circ\text{C}$ ; б, г, е – концентрация кислорода, мг/л.

сочетанию этих факторов в озерах создаются благоприятные условия для обитания водных животных во всей толще воды. В большинстве озер этого трофического уровня максимальные значения

численности создаются в металимнионе. Во всех озерах этой группы наблюдается также небольшой придонный пик плотности, образуемый холодноводной фауной.



**Рис. 2.** Вертикальное распределение зоопланктона (% общей численности в столбе воды) в озерах Юж. Волос (а), Сита (б), Круглик (в).

Ко II группе отнесены типичные мезотрофные озера с прозрачностью 3–5.5 м и небольшим дефицитом кислорода в гипolimнионе, затрагивающим чаще придонные слои воды и выраженным не каждый год. В табл. 4 приведены данные по температуре и кислороду в озерах Вечелье, Волчин, Сев. Волос, Дрисвяты, а оз. Сита рассмотрено в качестве модельного и представлено графически (рис. 1в, 1г).

Озеро Сита обследовали на максимальных глубине и прозрачности воды 4.6 м 30.07.2021 г.

Распределение температуры по глубине в этом озере не отличалось от многолетних данных, эпилимнион прогревался до 25.0°C, в гипolimнионе температура оставалась низкой – 5.8°C. Термоклин хорошо выражен и занимал глубины 4–11 м (рис. 1в).

Концентрация кислорода изменялась с глубиной по варианту близкому к среднегодовым. В озере присутствовал металимниальный минимум, слабо выраженный в этот год. По сравнению с предыдущими годами концентрация кислорода

**Таблица 3.** Вертикальное распределение зоопланктона (% общей численности в столбе воды) в озерах I группы

Глубина, м	Озеро			
	Долгое (Гл) (4.5 м)	Ричи (6.0 м)	Гиньково (4.5 м)	Болдук (4.0 м)
0–5	44.5	33.0	12.4	23.6
5–10	37.1	38.4	46.0	31.3
10–15	5.0	7.4	14.4	19.1
15–20	1.1	1.9	8.0	10.5
20–25	1.9	1.0	5.3	5.3
25–30	1.5	1.5	4.0	3.8
30–35	1.6	1.9	2.3	1.8
35–40	0.8	3.3	7.6	4.6
40–45	5.2	5.8	–	–
45–49	1.3	6.0	–	–

Примечание. Здесь в табл. 5, 7 в скобках указана прозрачность.

в гипolimнионе озера была незначительно выше, что способствовало выживанию холодолюбивого реликта лимнокалянуса, обитающего в этом водоеме и ранее подверженному негативному влиянию высокой температуры и дефицита кислорода (Вежновец, 2018).

Озеро Сита, исходя из собственных многолетних наблюдений по колебанию растворенного кислорода в воде в разные годы можно отнести и к III группе. В 2021 г. (рис. 2б) зарегистрирован хорошо выраженный приповерхностный максимум плотности зоопланктона и небольшое повышение плотности в гипolimнионе, обусловленное расположением холодолюбивого лимнокалянуса. Придонного скопления планктона не обнаружено.

Температурные условия в этой группе озер мало отличались между собой и от I группы. В эпимлинионе вода прогревалась от 22.4 до 25.0°C в металимнионе температура резко снижалась до величин 5.2–6.5°C в гипolimнионе. По температурным условиям в этой группе озер отличалось

**Таблица 4.** Вертикальное распределение температуры ( $t$ , °C) и кислорода ( $O_2$ , мг/л) в озерах II группы

Глубина, м	оз. Вечелье 02.08.2021 г.		оз. Волчин 28.07.2015 г.		оз. Дрисвяты 12.07.2012 г.		оз. Сев. Волос 28.07.2021 г.	
	$t$ , °C	$O_2$ , мг/л	$t$ , °C	$O_2$ , мг/л	$t$ , °C	$O_2$ , мг/л	$t$ , °C	$O_2$ , мг/л
0	24.6	7.16	22.4	10.9	24.0	9.24	25.0	7.4
1	24.2	7.16	22.4	10.6	24.0	8.51	24.8	7.4
2	24.2	6.9	22.2	10.6	23.9	8.14	24.8	7.7
3	24.2	6.6	22.0	10.9	23.9	8.9	24.6	7.2
4	22.0	2.5	21.8	10.0	22.3	9.3	24.6	7.3
5	15.1	<b>1.0</b>	20.4	10.6	17.9	7.2	24.6	7.8
6	11.8	2.2	15.8	12.1	17.3	6.8	23.0	8.3
7	9.2	4.2	11.5	11.1	16.7	6.5	18.2	8.3
8	8.8	5.3	8.9	8.0	16.5	6.5	16.0	7.0
9	7.1	5.5	7.9	6.6	16	6.3	14.6	4.7
10	6.4	6.4	6.9	6.0	15.8	6.3	13.4	4.0
11	6.0	6.9	6.7	5.5	15.4	6.0	12.6	3.3
12	6.0	6.6	6.6	4.9	14.9	5.8	11.4	2.0
13	5.8	6.6	6.4	4.8	14.3	5.7	10.6	<b>1.5</b>
14	5.8	6.2	6.3	4.3	12.2	5.6	10.2	<b>1.3</b>
15	5.4	6.2	6.3	4.3	11.5	5.6	9.7	<b>1.1</b>
16	5.4	6.2	6.3	4.3	8.6	5.6	9.3	<b>0.8</b>
17	5.4	6.4	6.2	4.0	6.9	5.6	9.2	<b>0.6</b>
18	5.4	6.4	6.2	3.6	6.8	3.7	9.0	<b>0.4</b>
19	5.4	6.7	6.2	3.2	6.7	3.3	8.6	<b>0.0</b>
20	5.4	6.8	6.2	3.0	6.7	3.2	8.2	<b>0.0</b>
25	5.2	4.6	6.2	2.2	6.6	2.9	8.2	<b>0.0</b>
27	5.2	4.6	6.2	2.0	6.6	2.9	8.2	<b>0.0</b>
28	5.2	4.6	6.2	2.0	6.6	2.7	–	–
29	5.2	4.6	6.2	<b>1.9</b>	6.6	2.5	–	–
30	5.2	4.6	6.1	<b>1.8</b>	6.5	2.5	–	–
33	5.2	3.6	–	–	–	–	–	–

Примечание. Здесь и в табл. 6 и 8 жирным шрифтом выделены значения, указывающие на дефицит или отсутствие кислорода.

**Таблица 5.** Вертикальное распределение общей численности зоопланктона (%) в толще воды озер II группы

Глубина, м	оз. Вечелье (2.0 м)	оз. Волчин (4.5 м)	оз. Дрисвяты (3.6 м)	оз. Сев. Волос (5.0 м)
0–5	44.8	26.8	57.3	9.5
5–10	23.5	31.4	19.5	34.5
10–15	12.3	15.8	8.0	24.5
15–20	4.0	5.0	3.6	13.3
20–25	2.2	8.3	5.6	12.2
25–30	3.5	12.8	6.0	6.1
30–33	9.7	–	–	–

оз. Сев. Волос, имеющее менее выраженный металимнион и высокую придонную температуру (8.2°C). Относительно высокая температура в гиполимнионе в этом водоеме может оказывать отрицательное влияние на развитие популяций холодолюбивых реликтовых видов лимнокалянуса и палласиопсиса, которые здесь встречаются.

В этой группе озер вертикальное распределение кислорода имело разный характер: в некоторых из них наблюдали металимниальный рост (озера Сев. Волос, Волчин), металимниальный минимум (озера Вечелье, Сита) или постепенное снижение ко дну (оз. Дрисвяты). Отмечен дефицит кислорода в гиполимнионе озер (Волчин, Сита) или его полное отсутствие у дна (Сев. Волос).

Характер вертикального распределения численности зоопланктона также менялся (табл. 5). В менее прозрачных озерах (Вечелье, Дрисвяты) максимальные значения численности зарегистрированы в эпилимнионе, в слое 0–5 м, при больших величинах прозрачности воды (озера Волчин, Сев. Волос) – перемещаются в металимнион. При этом, в оз. Сита при прозрачности воды 4.6 м был сформирован приповерхностный максимум численности (рис. 26).

Таким образом, в озерах этой группы наблюдается большее разнообразие вертикального распределения в связи со значительной разницей в профилях содержания кислорода и его недостатком и в гиполимнионе, и в металимнионе. Это же относится и к распределению зоопланктона по глубинам, концентрация которого может наблюдаться и в эпилимнионе, и в металимнионе.

**Третья группа** среднелюбких озер уже потеряла черты мезотрофии и по прозрачности (<3 м) относится к эвтрофным водоемам. В эту группу вошли озера Долгое (Бр), Бобыно, Барковщина и Круглик.

Модельным для этой группы было взято оз. Круглик. Работы на водоеме проведены при прозрачности воды только 1.8 м, что позволяет отнести его к эвтрофным водоемам. По собственным многолетним наблюдениям его нынешнее трофическое состояние – результат поступления загрязнения ранее при работе местного льнопе-

рерабатывающего завода. В настоящее время завод остановлен, и озеро медленно возвращается в исходное мезотрофное состояние.

Озеро стратифицировано с хорошо выраженными термическими зонами (рис. 1д). Термоклин узкий, начинается на четырех и заканчивается на восьми метрах, придонная температура 5.9°C.

Содержание кислорода в этом озере с глубиной резко снижается с глубины от 4 до 6 м с 8 мг/л до полного отсутствия (рис. 1е). Только в верхних пяти метрах этого водоема могут идти процессы продуцирования. Вся толща воды ниже – бескислородная зона, даже без каких-нибудь следов глубже зоны оксиклина. Это свидетельствует о сильном загрязнении озера и высокой степени трофности, что подтверждается и малой величиной прозрачности.

Характер распределения зоопланктона в оз. Круглик представлен на рис. 2в. Наибольшая концентрация зоопланктона зарегистрирована в эпилимнионе (77%). В нижележащих слоях воды наблюдается резкое снижение численности ко дну и только 2% животных находятся в придонном слое 25–30 м.

Таким образом, в этой группе озер сохраняется характерная для лета термическая стратификация водной толщи. Однако, гиполимнион исследованных озер почти полностью лишен кислорода, а в придонных слоях воды может быть сероводородная зона. Для этой группы озер характерна самая высокая концентрация зоопланктона в верхних слоях воды, что, по-видимому, вызвано с низкой концентрацией кислорода в более низких слоях воды.

Температурные условия в этой группе озер не отличаются от предыдущих, как и распределение по глубинам (табл. 6). Богатым кислородом остается только эпилимнион, в металимнионе происходит его резкое снижение до полного отсутствия в более глубоких слоях воды. В отличие от озер других групп толща воды, начиная с пяти метров глубины, фактически лишена кислорода, что должно негативно отразиться на жизнедеятельности водных животных и прежде всего функционировании зоопланктонного сообщества и его расположения в пространстве.

**Таблица 6.** Распределение температуры ( $t$ , °C) и кислорода ( $O_2$ , мг/л) в озерах III группы

Глубина, м	оз. Долгое (Бр) 26.07.2020 г.		оз. Бобыно 24.07.2016 г.		оз. Барковщина 06.08.2019 г.	
	$t$ , °C	$O_2$ , мг/л	$t$ , °C	$O_2$ , мг/л	$t$ , °C	$O_2$ , мг/л
0	21.2	8.7	22.4	8.5	21.4	8.85
1	20.3	8.7	22	8.4	19.9	8.59
2	20.2	7.9	21.6	8.3	19.2	8.74
3	20.2	7.8	21.6	8.3	19.0	8.03
4	20.0	4.5	20.5	7.8	18.2	3.2
5	16.4	<b>0.0</b>	19.8	6.7	12.8	<b>0.0</b>
6	14.9	<b>0.0</b>	19.0	7.9	7.6	<b>0.0</b>
7	13.2	<b>0.3</b>	16.0	7.4	5.4	<b>0.0</b>
8	11.4	<b>0.3</b>	11.2	3.0	4.6	<b>0.0</b>
9	10.2	<b>0.5</b>	10.4	<b>1.2</b>	4.2	<b>0.0</b>
10	8.9	<b>0.0</b>	8.6	<b>0.0</b>	4.1	<b>0.0</b>
11	7.8	<b>0.0</b>	7.6	<b>0.0</b>	4.1	<b>0.0</b>
12	7.6	<b>0.0</b>	7.4	<b>0.0</b>	4.1	<b>0.0</b>
13	7.4	<b>0.0</b>	6.6	<b>0.0</b>	4.1	<b>0.0</b>
14	7.2	<b>0.0</b>	6.2	<b>0.0</b>	4.1	<b>0.0</b>
15	6.9	<b>0.0</b>	6	<b>0.0</b>	4.1	<b>0.0</b>
16	6.8	<b>0.0</b>	5.9	<b>0.0</b>	4.1	<b>0.0</b>
17	6.8	<b>0.0</b>	5.8	<b>0.0</b>	4.3	<b>0.0</b>
18	6.8	<b>0.0</b>	5.7	<b>0.0</b>	4.4	<b>0.0</b>
19	6.7	<b>0.0</b>	5.6	<b>0.0</b>	4.4	<b>0.0</b>
20	6.7	<b>0.0</b>	5.4	<b>0.0</b>	4.4	<b>0.0</b>
25	6.7	<b>0.0</b>	5.4	<b>0.0</b>	—	—
30	6.7	<b>0.0</b>	5.4	<b>0.0</b>	—	—
34	—	—	5.4	<b>0.0</b>	—	—

**Таблица 7.** Вертикальное распределение общей численности зоопланктона (%) в толще воды озер III группы

Глубина, м	оз. Долгое (Бр) (2.1 м)	оз. Бобыно (2.7 м)	оз. Барковщина (3.5 м)
0–5	66.0	44.1	54.4
5–10	15.4	19.9	26.5
10–15	4.8	18.8	11.0
15–20	3.0	12.3	8.0
20–25	4.5	1.3	—
25–30	6.4	1.6	—
30–33	—	2.0	—

Вертикальная структура зоопланктона характеризуется ростом концентрации в верхних слоях воды (табл. 7). Величины относительной численности в столбе воды, как правило, в слое эпилимниона превышают 50%.

**Таблица 8.** Степень агрегированности (%) зоопланктона в вертикальном столбе воды в разных по трофности озерах

Озеро	max	min	Разница max–min
Мезотрофные с чертами олиготрофии (I группа)			
Долгое (Гл)	38.0	1.4	36.6
Ричи	35.1	1.5	33.6
Юж. Волос	30.5	3.2	27.4
Гиньково	28.6	5.8	22.8
Болдук	31.3	1.8	29.5
Среднее	32.7	2.7	30.0
Мезотрофные (II группа)			
Сев. Волос	34.5	6.1	28.4
Сита	50.2	3.2	47.0
Дрисвяты	57.3	3.6	53.7
Вечелье	31.4	1.7	29.7
Волчин	31.2	4.8	26.4
Среднее	40.9	3.9	37.0
Эвтрофные (III группа)			
Бобыно	44.1	1.3	42.8
Круглик	63.0	2.0	61.0
Барковщина	54.4	8.0	46.4
Долгое (Бр)	65.9	3.0	62.9
Среднее	56.9	3.6	53.3

Для сравнения степени агрегированности зоопланктона в трех группах исследованных озер рассчитаны средние величины для максимальных и минимальных значений относительной численности в столбе воды (табл. 8). Несмотря на совпадение некоторых сравниваемых величин в разных по степени трофии озерах, особенно между двумя первыми группами, средние величины по максимальной концентрации зоопланктона имеют различия, более отчетливо выраженные между мезотрофными и эвтрофными озерами — в 1.4 раза. По-видимому, это связано с уменьшением жизненного пространства для размещения популяций при низкой концентрации кислорода в гипolimнионе этих озер. Низкая температура также не всегда благоприятна для большинства популяций, поэтому они концентрируются в верхних хорошо прогреваемых и аэрируемых слоях воды. Учитывая, что профили распределения температуры приблизительно одинаковы, вероятно, что продуктивным способом анализа может быть сравнение уровня агрегированности с дефицитом кислорода в отдельных озерах или с прозрачностью воды при многолетних наблюдениях.

**Выводы.** Зоопланктон в озерах всех трофических групп размещается в столбе воды неравномерно, с разной степенью концентрации на тех или иных горизонтах, что подтверждают и лите-

ратурные данные (Речкалов, Голубок, 2013; Собко, Климов, 2016). Максимальные концентрации зоопланктона зарегистрированы только в верхних слоях воды: в эпилимнионе или металимнионе, где интенсивно идут первичные продукционные процессы. Максимум зоопланктона в металимнионе чаще наблюдается в группе мезотрофных с чертами олиготрофии озерах, здесь же отмечен и небольшой рост численности в придонных слоях воды за счет холодолюбивой и оксифильной фауны.

Основные факторы, влияющие на распределение зоопланктона – концентрация растворенного кислорода и, в меньшей степени, температурные условия. Изменение пространственной структуры беспозвоночных более четко выражено в эвтрофных озерах, где идет сокращение вертикального жизненного пространства из-за дефицита кислорода в гипolimнионе и придонных слоях воды. Степень агрегации зависит от вертикального хода температуры и содержания кислорода, чем меньше концентрация кислорода в гипolimнионе, тем больше значения численности зоопланктона в зоне эпи- и металимниона. Агрегированность возрастает от мезотрофных водоемов к эвтрофным.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вежновец В.В.* 2012. Особенности вертикального распределения зоопланктона в димиктических озерах // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: Сб. лекций и докл. Межд. шк.-конф. Ин-та биологии внутр. вод РАН, Борок, 5–9 ноября 2012 г. С. 153.
- Вежновец В.В.* 2018. Изменение состояния популяции *Limnocalanus macrurus* Sars (Copepoda, Calanoida) под влиянием высокой летней температуры // Гидробиол. журн. № 1(319). Т. 54. С. 27.
- Вежновец В.В., Литвинова А.Г.* 2021. Биология представителей рода *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) в водоемах Беларуси. Минск: Белорусская наука.
- Подшивалина В.Н.* 2021. Особенности распределения зоопланктона в зоне влияния притоков водохранилищ Средней Волги // Биология внутр. вод. № 5. С. 472.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221050156>
- Речкалов В.В., Голубок О.В.* 2009. Особенности распределения зоопланктона озера Увильды (Южный Урал) в период летней стратификации // Вестн. Оренбург. ун-та. № 10. С. 482–485.
- Речкалов В.В., Голубок О.В.* 2013. Соотношение численности зоопланктонов основных таксономических групп в водной толще термически стратифицированных озер различной трофности // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. № 10(159). С. 79.
- Рогозин А.Г.* 2000. Особенности структурной организации зоопланктонного сообщества в озерах разного трофического статуса. Видовые популяции // Экология. № 6. С. 438.
- Рудяков Ю.А.* 1986. Динамика вертикального распределения пелагических животных. Москва: Наука.
- Сиделева В.Г.* 2020. Вертикальное распределение, сезонная дифференциация и траектория перемещения зоопланктона и пелагических рыб озера Байкал // Тр Зоол. ин-та РАН. 324(4), С. 449.  
<https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.4.449>
- Собко Е.И., Климов С.И.* 2016. Исследование вертикального распределения зоопланктона в озере Массельгское в период летней стратификации // Мат. V Межд. науч. конф. “Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды” (Минск–Нарочь, 12–17 сентября 2016 г.). С. 256.
- Сярки М.Т., Фомина Ю.Ю.* 2019. Зоопланктон Онежского озера, его центрального плеса и залива Большое Онего в разные по температурному режиму годы // Тр. Карел. науч. центра РАН. № 9. С. 104.  
<https://doi.org/10.17076/lim982>
- Battes K.P., Momeu L.* 2014. Diel vertical distribution of planktonic microcrustaceans (Crustacea: Cladocera, Copepoda) in a natural shallow lake from Transylvania, Romania // J. Limnol. № 73(2). P. 236.
- Comp G.S.* 1979. Diel and seasonal patterns in the vertical distribution of zooplankton in Lake Conway, Florida. M.S. Thesis, University of Florida, Gainesville – Florida, U.S.A.
- Shah J.A., Pandit A.K., Shah G.M.* 2013. Distribution, diversity and abundance of copepod zooplankton of Wular Lake, Kashmir Himalaya // J. Ecol. Nat. Environ. P. 24.

## Vertical Structure of Zooplankton in Stratified Lakes of Belarus with Varying Degrees of Trophy

V. Vezhnavevs<sup>1, \*</sup> and M. Zhurauliou<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources, Minsk, Republic of Belarus

\*e-mail: vezhn47@mail.ru

The vertical distribution of zooplankton in stratified lakes of Belarus, which differ in basic ecological conditions and degree of trophy in the summer, has been studied. The features of the formation of the vertical structure of lakes for pelagic zooplankton in thermally stratified reservoirs with a different combination of transparency, temperature and oxygen content have been established. There have been identified 3 groups of lakes that differ in the vertical abundance distribution. With an increase in trophic capacity, the degree of aggregation of zooplankton and its confinement to the upper well-warmed and oxygen-rich layers of water increases.

**Keywords:** zooplankton, lakes, vertical structure, abundance, habitat conditions

УДК 594,574.587

## ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ И ЭКОЛОГИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ о. КОЛГУЕВ (БАРЕНЦЕВО МОРЕ, РОССИЯ)

© 2022 г. Ю. В. Беспалая<sup>a, \*</sup>, О. В. Травина<sup>a</sup>, А. А. Томилова<sup>a</sup>, И. С. Хребтова<sup>a</sup>, О. В. Аксенова<sup>a</sup>,  
А. С. Аксенов<sup>a, b</sup>, М. В. Винарский<sup>c</sup>, А. В. Кондаков<sup>a</sup>, И. О. Нехаев<sup>c</sup>, Д. М. Палатов<sup>d</sup>,  
В. М. Спицын<sup>a</sup>, А. Р. Шевченко<sup>a</sup>, И. Н. Болотов<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Н.П. Лаверова  
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

<sup>b</sup>Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, Архангельск, Россия

<sup>c</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

<sup>d</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

\*e-mail: jbespalaja@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.05.2022 г.

После доработки 23.06.2022 г.

Принята к публикации 27.06.2022 г.

Установлено, что малакофауна о. Колгуев (восточная часть Баренцева моря) представлена 20–22 видами пресноводных моллюсков, из них 13 выявлены впервые. Основу малакофауны острова составляют широко распространенные палеарктические и голарктические виды. Для изучения взаимосвязей между экологическими факторами и плотностью моллюсков использован канонический анализ соответствий (ССА). Согласно полученным данным, совокупное влияние типа субстрата, обилия водорослей и химического состава воды играет ведущую роль в распределении моллюсков в изученных водоемах и водотоках. Анализ последовательностей генов 16S рРНК образцов двустворчатых моллюсков сем. Sphaeriidae показал, что изученные особи с о. Колгуев, архипелага Новая Земля, о. Вайгач, п-ва Ямал, Гыданского п-ва, Европы, Сибири, Дальнего Востока, Китая и Северной Америки имеют идентичные гаплотипы, либо отличаются одной или двумя нуклеотидными заменами. Полученные молекулярные данные указывают, что фауна моллюсков о. Колгуев – результат недавней миграции после отступления льдов. Вселение пресноводных моллюсков на остров могло произойти как посредством естественного расселения по водным системам, так и с помощью водоплавающих птиц.

**Ключевые слова:** пресноводная малакофауна, Арктика, видовое разнообразие, остров Колгуев, пути расселения

**DOI:** 10.31857/S032096522206002X

### ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на многолетнюю историю исследований пресноводной фауны арктических островов восточной части Баренцева моря (Holtedahl, 1928; Вехов, 1997, 2000а, 2000б; Bepalaya et al., 2015, 2017; Coulson et al., 2014), пресноводные моллюски ряда из них остаются почти неизученными. Например, сведения о пресноводных моллюсках о. Колгуев ограничены единственной работой Е.А. Смита (Smith, 1896). По сути, это краткая заметка, основанная на изучении сборов малакофауны, выполненных британским полярным исследователем и натуралистом полковником Генри Уэмисс Фейлденом (H.W. Feilden) в ходе экспедиции на остров в 1895 г. По-видимому, эти сборы были достаточно фрагментарны,

так как в результате их обработки Смит привел для фауны острова всего три таксона пресноводных моллюсков – *Limnaea ovata* var. *kolguevensis* Smith, 1896, *L. palustris* var. *terebra* (Westerlund, 1885) и *Planorbis borealis* Lovén in Westerlund, 1875 (рис. 1). Никаких данных об экологии и численности указанных форм в работе не представлено. В недавней работе М.В. Чертопруд с соавт. (2021) приведены результаты обследования сообществ макрозообентоса водоемов о. Колгуев, в ходе которого было обнаружено 9 видов моллюсков (к сожалению, их полный список в работе не приведен).

Получение полноценной таксономической и экологической информации о моллюсках о. Колгуев представляет не только фундаментальный,





Рис. 1. Раковины пресноводных моллюсков, собранных на о. Колгуев Г.В. Фейлденем в 1895 г., из музея естественной истории Гетеборга (Швеция) и Британского музея естественной истории (Великобритания): а – *Limnaea palustris* var. *terebra*; б, в – *L. ovata* var. *kolguevensis*; г – *Planorbis borealis*; д – раковина *Ampullaceana* sp. o. Вайгач (RMBH). а, б, г – фото И.О. Нехаева, в – М.В. Винарского, д – О.В. Аксеновой. Масштаб – 5 мм.

но и практический интерес. Пресноводные моллюски играют важную роль в функционировании пресноводных экосистем, участвуя в энергетическом обмене и круговороте питательных веществ (Sousa et al., 2008). Кроме того, они служат пищевым ресурсом для видов, находящихся на более высоких трофических уровнях (Sousa et al., 2011). Оценка видового разнообразия моллюсков о. Колгуев позволит получить полноценную таксономическую информацию и даст представление о численности этой таксономической группы, а данные об их экологии – лучше понять структуру и особенности функционирования пресноводных экосистем островов Баренцева моря.

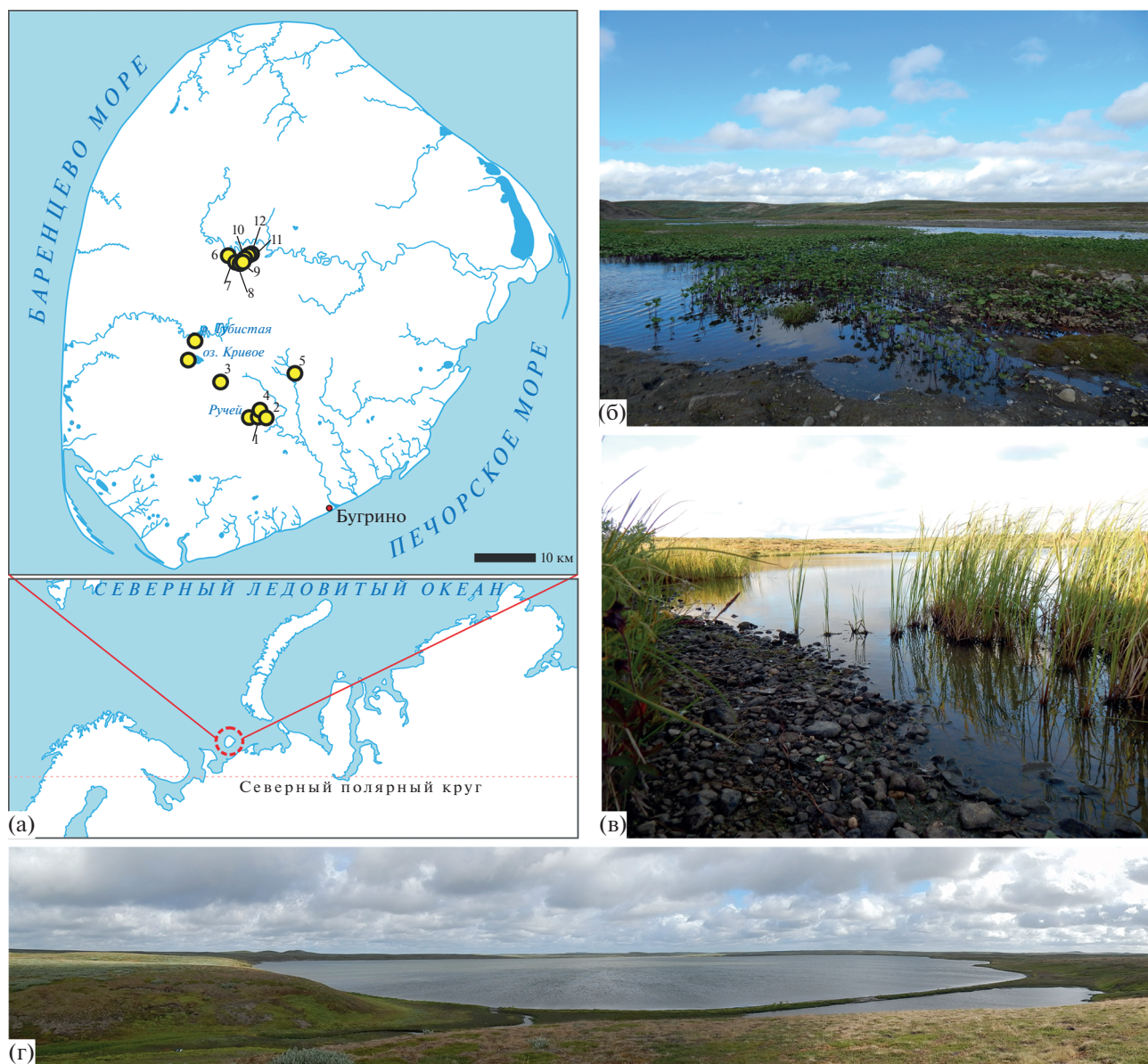
Изучение путей расселения арктической фауны, базирующееся на применении молекулярных данных, – одно из наиболее актуальных направлений современной биогеографии (Bernatchez, Wilson, 1998; Weider, Hobæk, 2000; Bolotov et al., 2017; Besspalaya et al., 2021a). Генетический подход позволяет датировать расхождение между видами и между популяциями внутри вида, а также детально реконструировать пути их расселения в Арктике (Coulson et al., 2014). Таким путем, например, была реконструирована история вселения ряда видов насекомых и рыб на о. Колгуев и его источники (Bolotov et al., 2015; Артамонова и др., 2020). Однако малакологические исследования островов территории Российской Арктики до

настоящего времени не получили широкого развития, за исключением нескольких работ (Лешко и др., 2008; Besspalaya et al., 2015, 2017, 2021b, 2021d, Nekhaev, 2021; Vinarskii et al., 2015, 2021; Чертопруд и др., 2021).

Цель работы – изучить видовое разнообразие и биогеографические связи пресноводных моллюсков, населяющих водоемы о. Колгуев, и определить роль факторов окружающей среды в распространении изученных видов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проведены на о. Колгуев в июле 2017 г. и в августе 2018 г. (рис. 2). Остров Колгуев расположен в восточной части Баренцева моря. Восточный берег острова омывается Печорским морем. Площадь острова 3500 км<sup>2</sup>. Центральная холмистая часть о. Колгуев приподнята над уровнем моря на 170 м. В южной части острова расположена заболоченная низменность с большим числом озер и густой сетью рек (Гидрогеология СССР, 1976). Остров расположен в тундровой зоне. Его ландшафты представляют собой переходную зону от гипоарктических тундр к типичным (Болотов, 2011). Геологическое строение острова представлено современными верхне- и средне-четвертичными песчано-глинистыми и дочетвертичными отложениями (Гидрогеология СССР,



**Рис. 2.** Карта и виды района исследования о. Колгуев с обозначением пунктов отбора проб: а – расположение озер отбора образцов (1–12); б – р. Губистая; в – озеро I; г – вид на оз. Кривое.

1976). Мощность толщ многолетнемерзлых пород прослеживается до глубины 100–150 м. Климат на острове субарктический. Средняя температура воздуха в августе  $+7.5^{\circ}\text{C}$ , в феврале  $-12.6^{\circ}\text{C}$  (Корейша, 2000).

В результате полевых работ было обследовано 13 озер и 2 водотока. Всего взято 70 количественных бентосных проб на 14 гидробиологических станциях, объем собранного материала представлен 1929 экз. моллюсков (табл. 1). Пробы отбирали по стандартным методикам (Жадин, 1960; Методика..., 1975; Определитель..., 2016). В каждом водоеме/водотоке выделяли (в зависимости от размера) от одной до трех станций, на каждой

станции проводили отбор гидробиологических проб в пяти повторностях. Для отбора проб применяли гидробиологический сачок (размеры  $0.28 \times 0.5$  м, размер ячеек сетки 200 мкм). Пробы промывали с использованием гидробиологического сита (размер ячеек 0.50 мм) (Методика..., 1975). Моллюсков фиксировали 96%-ным спиртом.

В месте отбора каждой пробы измеряли глубину с точностью до 0.1 м, определяли характер грунта и растительности. Тип грунтов классифицировали на основе подхода, описанного в предыдущих работах (Bespalaya, 2015; Bespalaya et al., 2019): камни (2–75 мм), песок (0.2–2 мм), ил (0.005–0.2 мм) и глина ( $<0.005$  мм).

Таблица 1. Видовое разнообразие, средняя плотность ( $M \pm SE$ ) и количество собранных экземпляров моллюсков в водных объектах о. Колгуев

Вид	Ареал	оз. 1	оз. 2	оз. 3	оз. 4	оз. 5	оз. Кривое	р. Губистая	Ручей
<i>Sphaerium nitidum</i> (Clessin in Westerlund, 1876)	Г	16.1 ± 1.8 (9)	124.0 ± 7.3 (293)	21.4 ± 3.7 (5)	0	0	50.0 ± 13.5 (21)	—	—
<i>Euglesa</i> sp.	ПА	—	—	—	—	14.3 (2)	7.1 (1)	—	—
<i>E. casertana</i> (Poli, 1791)	К	1664.3 (233)	—	21.4 (3)	0	21.4 (3)	88.8 ± 9.2 (87)	42.9 (6)	—
<i>E. nitida</i> (Jenyns, 1832)	Г	571.4 ± 285.7 (160)	35.7 (5)	—	—	—	—	—	—
<i>E. obtusalis</i> (Lamarck, 1818)	ПА	—	—	—	71.4 ± 32.2 (30)	7.1 (2)	0	—	—
<i>E. henslowiana</i> (Leach in Sheppard, 1823)	ПА	—	—	100 (14)	78.6 ± 35.7 (22)	0	21.4 (3)	—	—
<i>E. tilfjeborgii</i> (Clessin in Esmark & Hoyer, 1886)	Г	—	28.6 ± 8.4 (20)	7.1 (2)	33.3 ± 16.6 (14)	50 ± 6.79 (21)	14.3 ± 5.1 (4)	—	—
<i>E. subtruncata</i> (Malm, 1855)	Г	—	—	42.9 ± 35.7 (12)	0	0	57.1 ± 2.5 (16)	64.3 ± 2.4 (18)	—
<i>E. globularis</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	Г	208.3 ± 69.4 (175)	21.4 ± 7.7 (12)	50 (7)	21.4 ± 9.03 (15)	31.0 ± 2.3 (13)	7.1 (1)	—	—
<i>E. milium</i> (Held, 1836)	ПА	7.1 (1)	—	0	10.7 ± 2.92 (3)	—	—	—	—
<i>Valvata piscinalis</i> (O.F. Müller, 1774)	ЕС	—	—	311.9 ± 14.38 (262)	—	—	215.5 ± 19.6 (181)	25.5 ± 2.72 (25)	11.9 ± 0.82 (5)
<i>Galba truncatula</i> (O.F. Müller, 1774)	Г	—	—	—	—	—	—	21.4 ± 4.12 (9)	—
<i>Gyraulus stelmachoeitus</i> (Bourguigant, 1860)	ЕЗС	—	21.4 (3)	—	0	—	121.4 (17)	0	7.1 (1)
<i>G. acronicus</i> (Férussac, 1807)	ЕС	—	33.7 ± 4.5 (33)	7.1 (1)	10.7 ± 2.9 (3)	—	16.7 ± 6.23 (7)	54.1 ± 7.93 (53)	66.1 ± 4.7 (74)
<i>G. borealis</i> (Lovén in Westerlund, 1875)	ПА	—	7.1 (1)	—	—	—	—	57 (8)	7.1 (1)
<i>G. stroemi</i> (Westerlund, 1873)	ПА	—	7.1 (2)	—	32.1 ± 1.7 (9)	—	—	7.1 (1)	—

Примечание. В скобках — число собранных экземпляров моллюсков. Ареалы: Г — Голарктика; ПА — Палеарктика; К — Космополит; ЕС — Европейско-Сибирский; ЕЗС — Европейско-Западно-Сибирский; “—” — не обнаружен.

На каждой станции отбирали пробы воды для гидрохимического анализа. До возвращения в лабораторию их хранили в 0.5-литровых пластмассовых бутылках (Bespalaya et al., 2019, 2021c). Образцы воды проанализировали на содержание макроионов ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ) в Центре коллективного пользования научным оборудованием “Арктика” Северного (Арктического) Федерального университета (г. Архангельск).

В безымянных озерах бассейна р. Песчанка (озера 7–12) было взято семь качественных проб (рис. 2), содержащих 33 экз. моллюсков. Идентифицированные в них виды включены в фаунистический список моллюсков о. Колгуев, но эти данные не были использованы в количественном анализе.

Определение видовой принадлежности моллюсков базировалось на применении конхологических, анатомических и молекулярных данных (для сем. Sphaeriidae), определителей и монографий (Корнюшин, 1996; Korniushev, 2001; Glöer, Meier-Brook, 2003; Круглов, 2005; Определитель..., 2016). Плотность моллюсков ( $N$ , экз./м<sup>2</sup>) определяли по количественным пробам. Все собранные материалы хранятся в Российском музее центров биологического разнообразия Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики Уральского отделения РАН (г. Архангельск) (далее РМВН). Номенклатура видов, процитированных из литературных источников, приведена в авторской редакции.

Видовое богатство моллюсков определяли расчетным методом разрежения с последующим построением и анализом графиков (Smith, van Belle, 1984). Достоверность различий гидрохимических параметров между различными группами озер оценивали с помощью теста Манна–Уитни ( $U$ -test).

Влияние факторов среды на распределение станций отбора проб оценивали методом главных компонент (PCA). Количественные значения абиотических факторов предварительно преобразовали как  $\lg(x + 1)$  с использованием программы PAST (Hammer et al., 2001). Связь численности моллюсков с факторами окружающей среды оценивали с помощью канонического анализа соответствий (CCA), который проводили в программе CANOCO ver. 4.56 (Ter Braak, Šmilauer, 2002). Исходные данные преобразовали в программе CANOCO ( $y' = \lg(y \times 10 + 1)$ ) (Ter Braak, Šmilauer, 2002). В анализе использовали межвидовые расстояния с масштабированием Хилла, с удалением “хвоста” редких видов. Значимость канонических осей оценивали методом Монте–Карло.

Выделение общей клеточной ДНК из тканей моллюсков семейства Sphaeriidae, осуществляли методом фенол-хлороформной экстракции (Sambrook et al., 1989).

Из полученных образцов ДНК амплифицировали участок митохондриальной ДНК, содержащий фрагмент гена 16S рРНК (16S) с применением праймеров 16Sag и 16Sbr, описанных в работе (Palumbi, 1996). Раствор для синтеза фрагмента состоял из 100 ng ДНК, 2.5  $\mu\text{L}$  Taq-буфера (20 mM  $\text{MgCl}_2$ ), 2.5  $\mu\text{L}$  раствора всех dNTP (2 mM), по 1  $\mu\text{L}$  обоих праймеров (10 pM), 1 ед. Taq-ДНК-полимеразы и доводили деионизированной водой (dd  $\text{H}_2\text{O}$ ) до объема 25  $\mu\text{L}$ . Во всех случаях программа амплификации включала в себя этап первоначальной денатурации ДНК – 5 мин, +95°C; 28–30 циклов синтеза фрагмента ДНК: +95°C – 50 с, +(48–50)°C – 50 с, +72°C – 1 мин, а также этап окончательной элонгации цепи: +72°C, 5 мин. Амплифицированные фрагменты очищали пересаживанием с использованием ацетата аммония и этилового спирта.

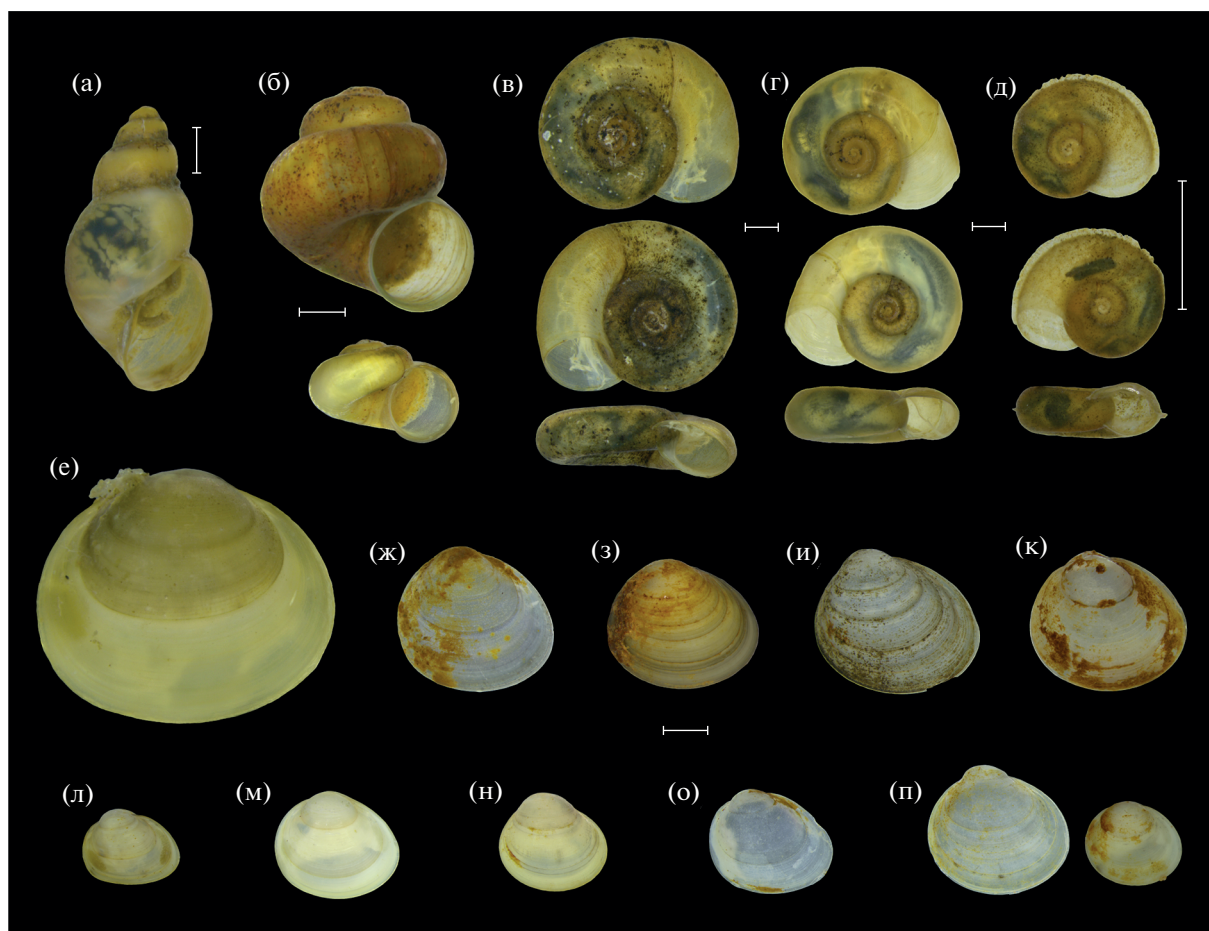
Секвенирование образцов проводили в Межинститутском центре коллективного пользования “Геном” Института молекулярной биологии имени В.А. Энгельгардта РАН при помощи набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе ДНК ABI PRISM 3730 (Applied Biosystems). Полученные результаты последовательностей ДНК в прямом и обратном направлениях расшифровывали и анализировали с использованием программы BioEdit 7.0.9 (Hall, 1999).

Полученные последовательности 16S рРНК выравнивали с помощью алгоритма MUSCLE (Edgar, 2004) интегрированного в программу MEGAX (Kumar et al., 2018). Для филогеографического анализа выровненные последовательности 16S были обрезаны для *Euglesa casertana* до длины 438 п.н., *E. nitida* – до 502 п.н., *E. subtruncata* – до 439 п.н., *E. obtusalis* – до 437 п.н., *E. milium* – до 496 п.н., *E. lilljeborgii* – до 460 п.н., *E. henslowana* – до 460 п.н., *E. globularis* – до 407 п.н., *Sphaerium rhomboideum* – до 471 п.н., *S. nitidum* – до 471 п.н., *S. occidentale* – до 471 п.н., в соответствии с длиной самых коротких сиквентов в каждом массиве. Филогеографический анализ выполняли с помощью программного обеспечения Network v. 4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999) методом построения медианных сетей (Median Joining, MJ). Всего проанализировано 377 последовательностей, из них 144 были взяты дополнительно из NCBI GenBank (Доп. мат. табл. S1).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В водных объектах о. Колгуев выявлено 16 видов пресноводных моллюсков из пяти родов и четырех семейств: Lymnaeidae (1 род, 1 вид), Planorbidae (1 род, 4 вида), Sphaeriidae (2 рода, 10 видов), Valvatidae (1 род, 1 вид) (табл. 1, рис. 3).





**Рис. 3.** Пресноводные моллюски о. Колгуев: а – *Galba truncatula*; б – *Valvata piscinalis*; в – *Gyraulus acronicus*; г – *Gyraulus borealis*; д – *G. stroemi*; е – *Sphaerium nitidum*; ж – *Euglesa casertana*; з – *E. globularis*; и – *E. henslowana*; к – *E. lilljeborgii*; л – *E. milium*; м – *E. nitida*; н – *E. obtusalis*; о – *E. subtruncata*; п – *Euglesa* sp. (слева – с п-ова Гыдан, справа – с о. Колгуев). Фото О.В. Аксеновой. Масштаб: 1 мм.

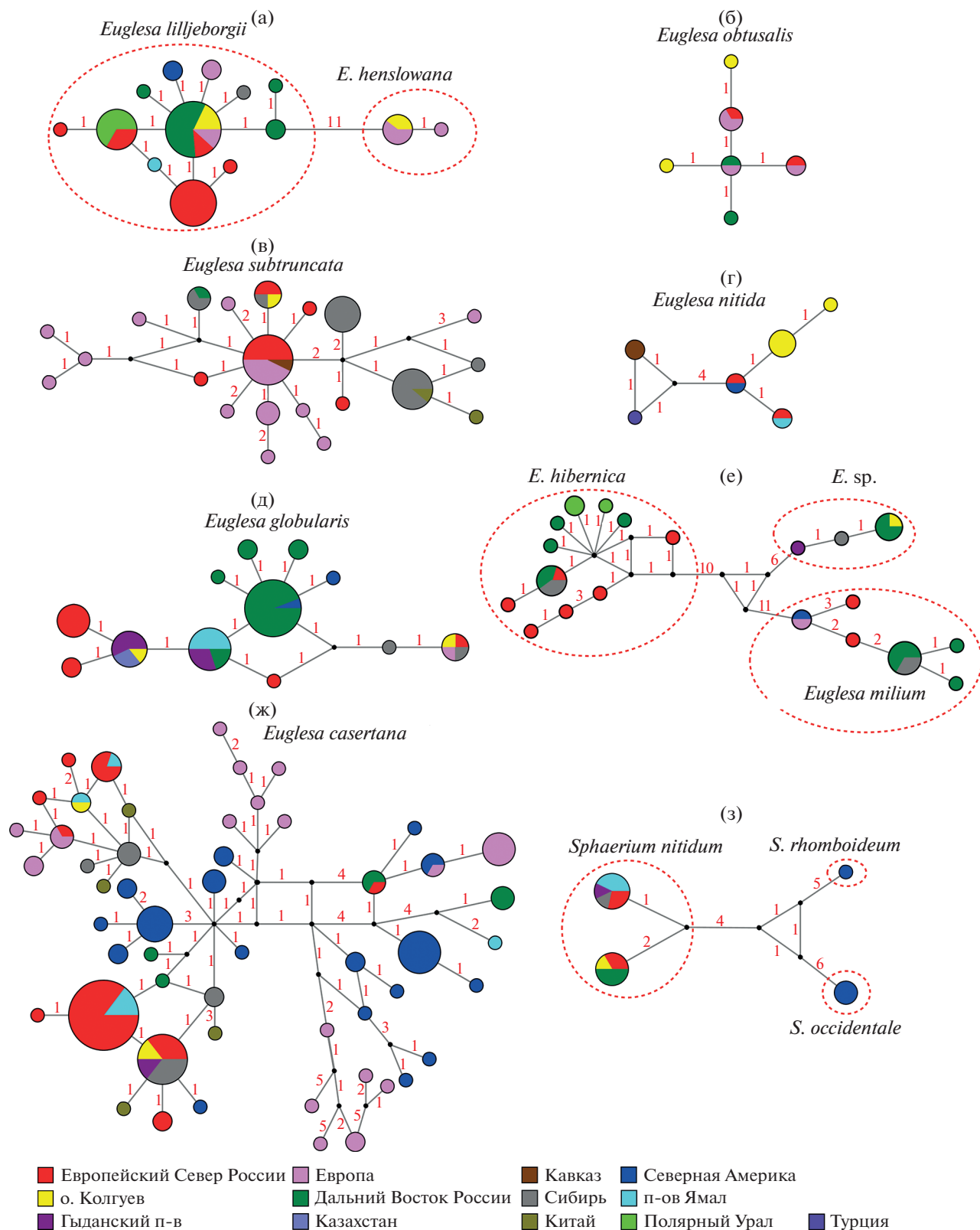
Наиболее многочисленными были виды *Valvata piscinalis* – 24%, *E. casertana* – 17.2%, *Sphaerium nitidum* – 17.1% и *Euglesa globularis* – 11.6% (доля общей проанализированной выборки моллюсков равной 1962 экз.).

Анализ распределения моллюсков по типу ареалов показал, что основа малакофауны о. Колгуев представлена палеарктическими и голарктическими видами (табл. 1).

В результате молекулярно-генетического анализа получено 233 новых последовательности гена мтДНК 16S, среди них 22 из особей *Sphaerium nitidum*, *Euglesa globularis*, *E. casertana*, *E. obtusalis*, *E. lilljeborgii*, *E. henslowana*, *E. subtruncata*, *E. nitida* и *Euglesa* sp., собранных в озерах и реках о. Колгуев (Доп. мат. табл. S1). Полученные последовательности 16S рРНК включают гаплотипы, которые близки к гаплотипам образцов из водоемов и водотоков архипелага Новая Земля, о. Вайгач, п-ова Ямал, Гыданского п-ова, Европы, Сибири,

Дальнего Востока России, Китая, Казахстана и Америки (рис. 4).

В целом, изученные водоемы острова характеризуются слабой минерализацией с преобладанием катионов кальция, либо натрия (табл. 2). Наиболее высокие концентрации макроионов, преимущественно кальция и сульфат-ионов, превышающие в 2–5 раз сумму основных катионов и анионов рассматриваемых озер о. Колгуев, зафиксированы на станциях р. Губистая и Ручей. Преобладают песчаные и илисто-песчаные грунты с крупным детритом и растительными остатками. Результаты анализа методом главных компонент (РСА) показали, что различия между станциями, главным образом, обусловлены характером субстрата и значениями гидрохимических параметров (табл. 3, рис. 5). Проекция первой оси положительно коррелировала с характером субстрата (каменистый грунт) и концентрацией макро-ионов, отрицательно – с глубиной, типом грунта (заилено-песчаный) и наличием остатков растительности.



**Рис. 4.** Медианная сеть гаплотипов, построенная на основе последовательностей гена 16S рРНК для двусторчатых моллюсков сем. Sphaeriidae: а – *Euglesa liljeborgii*, *E. henslowana*; б – *E. obtusalis*; в – *E. subtruncata*; г – *E. nitida*; д – *E. globularis*; е – *Euglesa* sp., *E. hibernica*, *E. milium*; ж – *E. casertana*; з – *Sphaerium nitidum*, *S. rhomboideum*, *S. occidentale*. Размер круга пропорционален количеству идентичных последовательностей. Черные точки на линиях – гипотетически существующие гаплотипы. Цифры на линиях – число нуклеотидных замен между гаплотипами.

**Таблица 2.** Содержание основных ионов (мг/л) в изученных водоемах и водотоках о. Колгуев

Водный объект	Ca <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Cl <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>
оз. 1, ст. 1	25.60 ± 3.21	10.80 ± 1.62	4.70 ± 0.47	0.07 ± 0.02	12.26 ± 1.23	6.31 ± 0.63
ст. 2	25.69 ± 2.57	10.96 ± 1.64	4.73 ± 0.47	0.14 ± 0.03	12.44 ± 1.24	6.36 ± 0.64
ст. 3	25.69 ± 3.41	10.99 ± 1.65	4.71 ± 0.47	0.15 ± 0.03	12.40 ± 1.24	6.50 ± 0.65
оз. 2, ст. 1	8.59 ± 0.86	8.69 ± 1.30	3.15 ± 0.31	0.71 ± 0.14	6.42 ± 0.64	3.63 ± 0.36
ст. 2	9.12 ± 0.91	8.65 ± 1.30	3.28 ± 0.33	0.78 ± 0.16	6.28 ± 0.63	3.89 ± 0.39
ст. 3	8.70 ± 0.87	9.01 ± 1.35	3.26 ± 0.33	0.65 ± 0.13	6.26 ± 0.63	3.54 ± 0.35
оз. 3	11.22 ± 1.12	10.46 ± 1.57	4.41 ± 0.44	1.13 ± 0.17	10.78 ± 1.08	6.82 ± 0.68
оз. Кривое, ст. 1	7.79 ± 0.78	7.93 ± 1.19	3.30 ± 0.33	1.09 ± 0.16	8.95 ± 0.89	4.16 ± 0.42
ст. 2	7.17 ± 0.72	7.90 ± 1.25	3.48 ± 0.35	0.79 ± 0.16	6.56 ± 0.66	2.96 ± 0.30
р. Губистая	38.31 ± 3.83	16.69 ± 2.50	12.70 ± 1.37	1.94 ± 0.29	11.42 ± 1.14	33.19 ± 3.32
Ручей	66.67 ± 6.67	15.15 ± 2.27	14.31 ± 1.43	1.70 ± 0.25	11.81 ± 1.18	17.78 ± 1.78
оз. 4	8.18 ± 0.82	16.67 ± 2.50	4.19 ± 0.42	0.64 ± 0.13	12.92 ± 1.29	1.98 ± 0.25
оз. 5	3.54 ± 0.35	7.65 ± 1.15	1.84 ± 0.18	0.82 ± 0.16	8.09 ± 0.81	3.33 ± 0.33

Примечание. Даны средние значения и стандартная ошибка.

Вдоль второй оси различие станций, в основном, связано с глубиной, концентрацией Cl<sup>-</sup> с положительной стороны оси и содержанием K<sup>+</sup>, расположенным на другой части оси (рис. 5).

Станции р. Губистая и Ручей образуют обособленную группу (рис. 5). Эти водотоки характеризуются более высокой концентрацией Mg<sup>2+</sup>, Ca<sup>2+</sup> и SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, по сравнению с озерами (*U*-тест Манна–Уитни: *p* < 0.05).

**Таблица 3.** Результаты анализа главных компонент (PCA) вариации факторов окружающей среды для первых трех PCA-осей

Фактор среды	Ось 1	Ось 2	Ось 3
silty-sand	-0.5	0.17	-0.6
gr	0.9	-0.2	-0.25
sand	0.3	0.2	-0.11
algae	0.07	-0.4	0.6
PV	-0.9	0.08	0.4
depth	-0.76	0.5	-0.18
K <sup>+</sup>	0.46	-0.8	-0.15
Na <sup>+</sup>	0.8	0.3	0.36
Mg <sup>2+</sup>	0.9	0.13	-0.07
Ca <sup>2+</sup>	0.9	0.3	-0.09
Cl <sup>-</sup>	0.6	0.57	0.34
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	0.9	0.02	-0.18

Примечание. Макроионы SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup>, Na<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, algae – водоросли; depth – глубина; gr – каменистый; PV – остатки растительности; sand – песчаный; silty-sand – заиленный песчаный.

Результаты канонического анализа соответствий (ССА) (рис. 6) показывают, что из 14 факторов окружающей среды 11 оказывают существенное влияние на распространение и обилие моллюсков. Вероятно, большое количество значимых на приблизительно равных уровнях факторов объясняется небольшим числом включенных в анализ станций. Последнее обстоятельство не позволяет полностью исключить влияние случайных сочетаний значений отдельных факторов, а также оценить изолированное влияние каждого из них. Анализ сфокусирован на межвидовых дистанциях с масштабированием Хилла. Собственные значения (лямбда) равны 0.433, 0.379, 0.314 и 0.185 для первой (горизонтальной), второй (вертикальной), третьей и четвертой осей соответственно. Первые две оси объясняют 49.1% дисперсии, а все канонические оси в совокупности объясняют 79.3% дисперсии. Значимость осей определяли на основе теста Монте-Карло (первая ось *F* = 0.355, *P* = 0.03; все оси *F* = 3.400, *P* = 0.006). Вдоль проекции первой оси различие распределения видов и станций отбора проб, главным образом, обусловлено концентрацией макро-ионов (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup>) и характером грунта (каменистые и песчаные грунты). Проекция второй оси слабо коррелировала с характером субстрата (заилено-песчаный грунт).

Наиболее обособленным положением характеризуются станции Ручей и р. Губистая. В этих местообитаниях брюхоногие моллюски *Gyraulus acronicus*, *G. borealis*, *G. stelmachotius*, *Valvata piscinalis* приурочены к участкам с каменистыми либо песчаными грунтами.



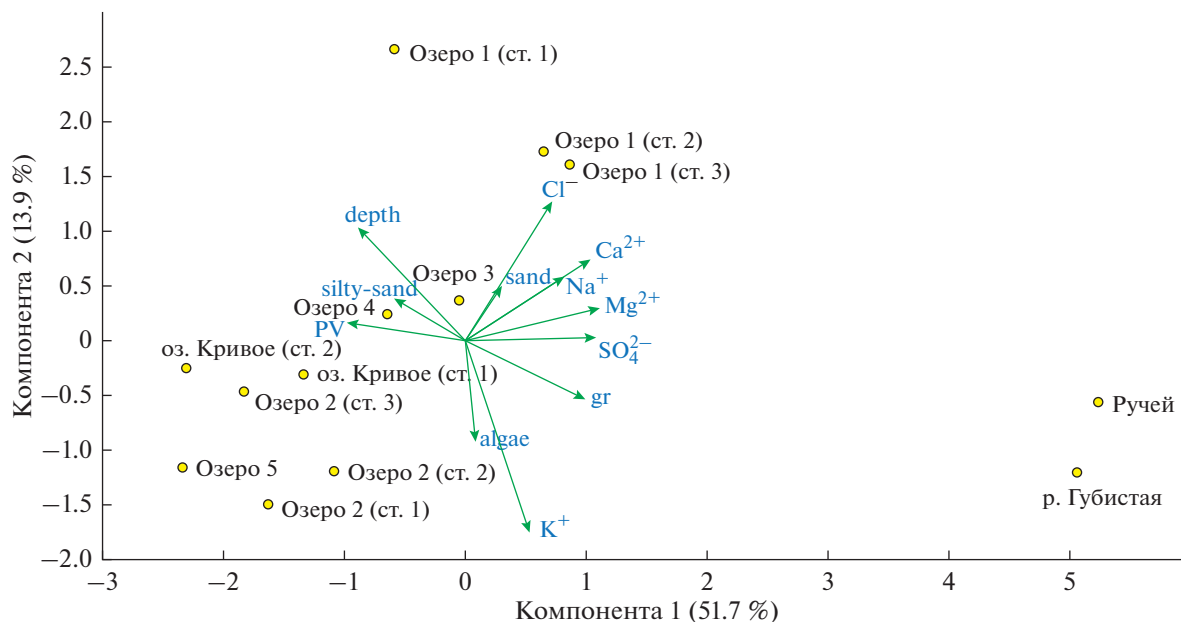


Рис. 5. Распределение станций отбора проб в зависимости от факторов среды на основе анализа главных компонент (PCA). Коды переменных среды приведены в табл. 3.

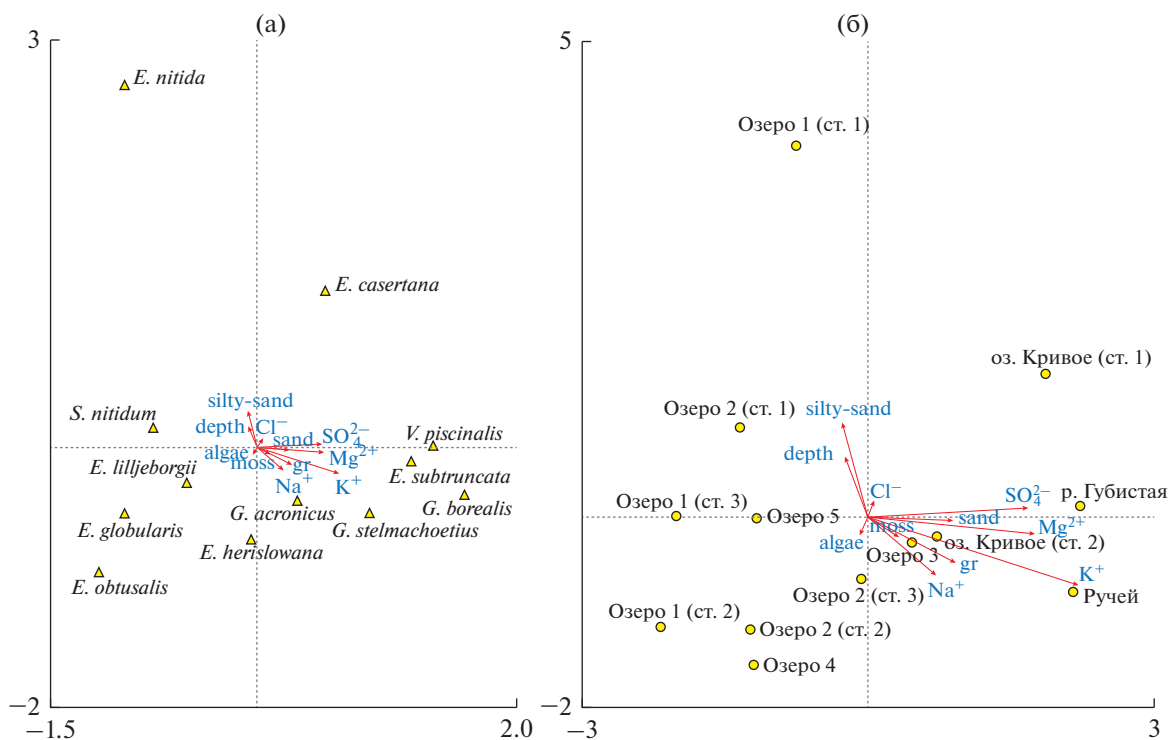


Рис. 6. Ординационная диаграмма канонического анализа связей обилия моллюсков (а) и станций отбора проб (б) с экологическими переменными в озерах о. Колгуев. moss – мох. Остальные обозначения факторов, как на рис. 5.

Местообитания с высокой концентрацией  $\text{Na}^+$  и наличием нитчатых водорослей и мха являются оптимальной средой обитания для *Euglesa lilljeborgii*, *E. henslowana*, *E. obtusalis*, *E. globularis*. Заиле-но-песчаные грунты населены *Sphaerium nitidum*, *Euglesa nitida* и *E. casertana*.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Таксономическое разнообразие и плотность поселения.** Согласно литературным данным, на о. Колгуев обитает только три вида брюхоногих моллюсков (Smith, 1896). В работе Чертопруд с соавт. (2021) выявлено 7 видов двустворчатых и 2 вида

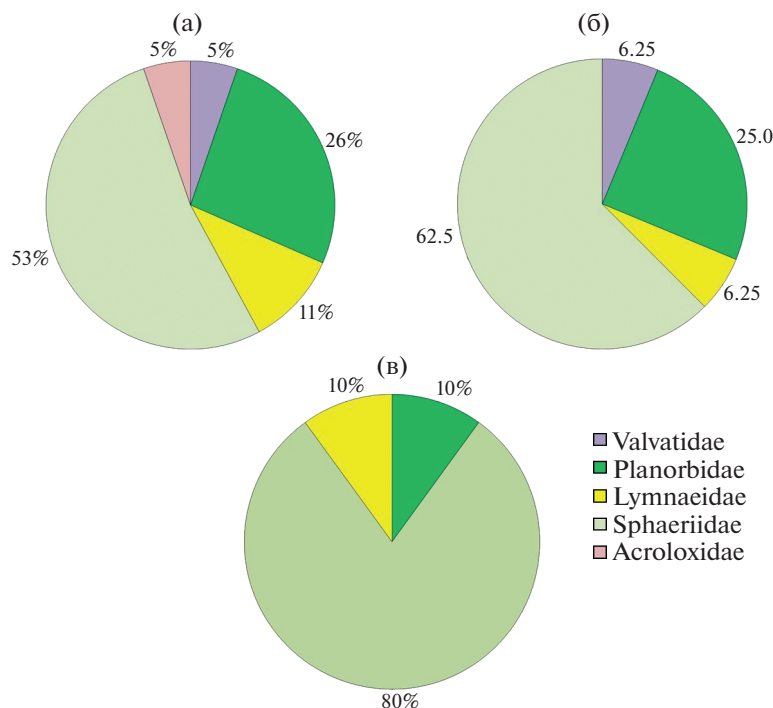


Рис. 7. Таксономическая структура малакофауны арктических водоемов и водотоков: а – Соловецкие о-ва (Белое море), б – о. Колгуев, в – о. Вайгач.

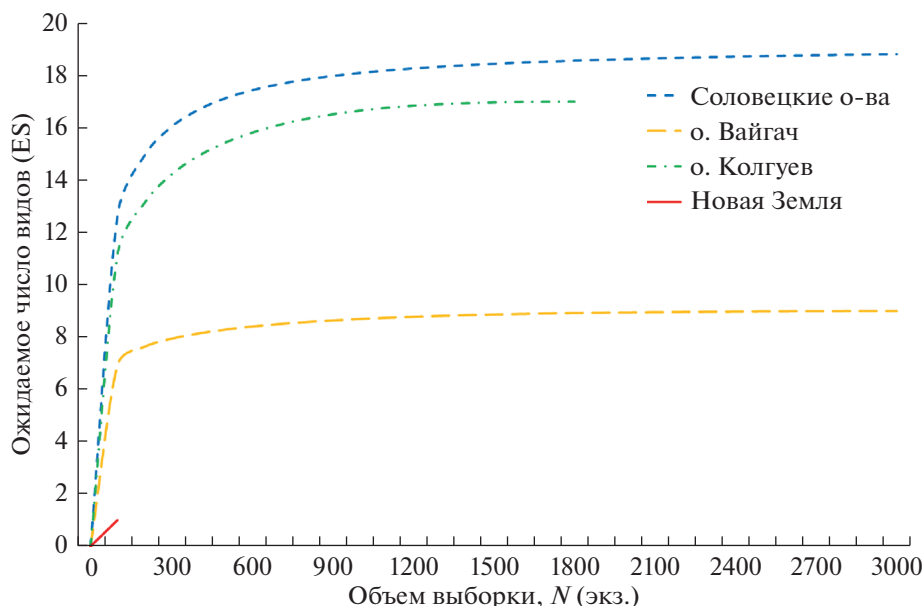
брюхоногих моллюсков. В нашем исследовании в водоемах острова были найдены 16 видов моллюсков, из них 13 видов зарегистрированы впервые (табл. 1, рис. 3). Виды, обнаруженные в конце XIX в. Г.У. Фейлденом и определенные Е.А. Смитом (Smith, 1896) как *Limnaea ovata* var. *kolguevensis* и *Limnaea palustris* var. *terebra* (рис. 1) не были зафиксированы в ходе настоящей работы. Таксономический статус ряда видов, указанных в статье М.В. Чертопруда с соавт. (2021), например, *Parasphaerium rectidens*, также нуждается в уточнении. Таким образом, с учетом литературных данных на о. Колгуев может обитать ~20–22 вида пресноводных моллюсков. В то же время не все авторы признают видовую самостоятельность таксонов *Gyraulus borealis* и *G. stelmachoeitius* (например, Meier-Brook, 1983; Glöer, 2019; Nekhaev, 2021). Следует отметить, что система рода *Gyraulus* остается спорной и до сих пор не ревизована на основе современного интегративного подхода. Остается неясным таксономический статус приведенного Смитом варианта *Limnaea ovata* var. *kolguevensis*, по которому отсутствуют и анатомические, и молекулярные данные. Можно лишь предположить, что первый вид идентичен виду *Peregriana dolgini*, широко распространенному в Сибири и известному из бассейна р. Печора (Vinarskii et al., 2015; Аксенова и др., 2018). Также нельзя исключить его принадлежность к широко распространенному в северной Евразии виду *Ampullacea-*

*na lagotis* (Schrank, 1803). Таким образом, представленный здесь видовой список пресноводных моллюсков о. Колгуев, можно считать предварительным и должен быть уточнен в ходе дальнейших исследований.

Таксономическая структура и видовое богатство фауны моллюсков водоемов и водотоков о. Колгуев существенно отличаются от водоемов о. Вайгач и архипелага Новая Земля и сопоставимы с таковыми в озерах о. Большой Соловецкий, расположенных в таежной зоне (рис. 7, рис. 8). Впервые для арктических островов установлено обитание представителей сем. Valvatidae. До настоящего времени считалось, что моллюски этого семейства здесь отсутствуют (Vinarskii et al., 2021).

Максимальной численностью и плотностью отличались виды *Euglesa casertana*, *E. globularis*, *Sphaerium nitidum* и *Valvata piscinalis* (табл. 1). Доминирующее положение видов *Euglesa casertana* и *E. globularis* отмечено также в водоемах о. Вайгач (Bespalaya, 2015; Bespalaya et al., 2019), п-ова Ямал (Долгин, 2001; Bespalaya et al., 2018), Гыданского п-ва (Bespalaya et al., 2021c). Двустворчатый моллюск *Sphaerium nitidum* относится к холодноводным арктическим видам и распространен в высоких широтах Голарктики (Korniushev, 2001).

Относительно высокое видовое разнообразие моллюсков на о. Колгуев, в сравнении с о. Вайгач и Новая Земля, вероятно, связано с действием палеогеографических (см. ниже), географических



**Рис. 8.** Кривые видового богатства (rarefaction model) фауны моллюсков о. Колгуев, Соловецких островов (Белое море), о. Вайгач и архипелага Новая Земля. Кривые (Соловецкие острова, о. Вайгач) усечены на уровне  $N = 3000$  экз. для повышения наглядности рисунка.

(близкое расположение к материку) и климатических факторов. Так, несмотря на то, что остров расположен в пределах  $68^{\circ}$ – $70^{\circ}$  с.ш., климат здесь более мягкий, чем на других островах Арктики (Корейша, 2000).

**Формирование фауны.** Вопросы истории фауны арктических островов в плейстоцене являются предметом дискуссий (Coulson et al., 2014; Volotov et al., 2017). Одни авторы считают, что фауна некоторых арктических островов – результат недавней колонизации (Brochmann et al., 2003; Coulson et al., 2014; Vinarskii et al., 2015; Volotov et al., 2017; Besspalaya et al., 2017), другие предполагают, что некоторые организмы пережили последнее оледенение в рефугиумах (Provan, Bennett, 2008; Samchyshyna et al., 2008). Например, в ходе недавних исследований установлено, что архипелаг Новая Земля в плейстоцене служил рефугиумом для некоторых видов позвоночных и беспозвоночных животных (Potapov et al., 2018; Makhrov et al., 2019, Spitsyn et al., 2021a, 2021b). Существование рефугиума в юго-восточной части Баренцева моря также возможно и поддерживается некоторыми реконструкциями, предполагающими наличие здесь свободного от ледника пространства в течение всего последнего оледенения (Gataullin et al., 2001). Отметим, что в популяциях морских моллюсков на литорали о. Колгуев обнаружены уникальные гаплотипы с “островным” характером распределения (Strelkov et al., 2007). Вероятно, обе точки зрения не взаимоисключающие и обе могли быть реализованы.

В целом, обнаруженные на о. Колгуев моллюски – широко распространенные в Палеарктике и Голарктике виды, адаптированные к обитанию в условиях высоких широт. Эндемичные виды в малакофауне о. Колгуев не были выявлены. Изучение типовых экземпляров *Limnaea ovata* var. *kolguevensis*, показало, что этот таксон – младший синоним вида *Ampullaceana lagotis*, либо *Peregriana dolgini*.

Анализ медианных сетей последовательностей 16S рРНК двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae (*Sphaerium nitidum*, *Euglesa globularis*, *E. casertana*, *E. obtusalis*, *E. lilljeborgii*, *E. henslowana*, *E. subtruncata*, *E. nitida*, *Euglesa* sp.) показал, что особи с о. Колгуев имеют идентичные гаплотипы либо отличаются одной или двумя нуклеотидными заменами от особей из водоемов Северной Европы (о. Вайгач, архипелаг Новая Земля), Сибири (п-ва Ямал, Гыданского п-ова), Дальнего Востока России, Китая и Северной Америки (рис. 4).

В ходе исследований водоемов о. Колгуев был обнаружен двустворчатый моллюск *Euglesa* sp., проявляющий генетическое сходство с образцами из Сибири (бассейны рек Яна, Лена и Гыда) (рис. 4е). Выявленные последовательности 16S рРНК *Euglesa* sp. не имеют аналогов в Генбанке и наиболее близки к *E. milium* и *E. hibernica* (= *E. parvula* (Clessin in Westerlund, 1873)) (рис. 4е). Предположительно, двустворчатый моллюск *Euglesa* sp. – сибирский эндемик, таксономический статус которого нуждается в уточнении. По морфологическим признакам, *Euglesa* sp. можно отнести к виду *Euglesa lindholmi* (Starobogatov et Streletzkaia, 1967) подрода *Hiberneuglesa* Starobogatov in Dol-

gin, 1983. Этот вид обнаружен в бассейне рек Индигирка и Колыма (Vinarskii, Kantor, 2016) и известен только по типовым конхологическим материалам, его анатомия до настоящего времени остается не изученной (Корнюшин, 1996). Для окончательного решения вопроса необходимо молекулярное изучение топотипов *Euglesa lindholmi*.

Полученные молекулярные данные согласуются с гипотезой, о формировании фауны беспозвоночных о. Колгуев в результате относительно недавней миграции с материка после отступления льдов. Расселение пресноводных моллюсков на о. Колгуев могло произойти посредством естественного расселения по водным системам. Геологические данные свидетельствуют о том, что о. Колгуев соединялся с материком, и его водоемы были частью обширной пресноводной системы, куда входили также водоемы современного бассейна р. Печора (Bolotov et al., 2015; Артамонова и др., 2020). Не исключено также, что моллюски могли попасть на остров путем их пассивного переноса водоплавающими птицами. Известно, что о. Колгуев – важнейшее место гнездования гусей в Западной Палеарктике (Ануфриев, 2016). Подобный сценарий был предложен для объяснения находки пресноводных легочных моллюсков на о. Врангеля (Vinarskii et al., 2015).

**Экологическое распределение.** Полученные результаты согласуются с общими представлениями о первоочередной связи распределения пресноводных моллюсков с факторами среды, характеризующими тип водоема или крупного местообитания (Березкина, Старобогатов, 1988; Чертопруд, Удалов, 1996; Dillon, 2000). Согласно полученным данным, важную роль в распределении моллюсков в изученных водоемах и водотоках играют тип субстрата, наличие нитчатых водорослей и концентрация макроионов (рис. 6). Результаты настоящего исследования согласуются с данными, полученными ранее при изучении пресноводных моллюсков о. Вайгач, п-ова Ямал и Гыданского п-ова (Bespalaya et al., 2019; 2021c).

Ограниченный объем материала из водоемов о. Колгуев не позволяет достоверно оценить изолированное влияние отдельных факторов на распределение моллюсков. Однако по аналогии с предшествующими исследованиями можно предположить наличие такого влияния, как и взаимной связи между факторами. В частности, обнаруженная связь распределения моллюсков с субстратом, была неоднократно показана ранее (Clampitt, 1973; Березкина, Старобогатов, 1988; Dillon, 2000; Horsák, Hájek, 2003; Нехаев, 2006; 2011). При этом сам по себе субстрат часто оказывается связан с другими характеристиками, например гидрохимическими параметрами воды, течением и прибойностью местообитания. Вод-

ная растительность, в частности водоросли, могут, с одной стороны, выступать в роли субстрата для поселения, с другой – служить пищевым объектом для брюхоногих моллюсков (Цихон-Луканина и др., 1987; Нехаев, 2011). С обилием водорослей связывают увеличение содержания кальция и других питательных веществ в воде (Horsák et al., 2011; Lewin, 2014). Кальций необходим для роста раковин моллюсков и ряда других физиологических процессов, что может обуславливать увеличение численности моллюсков в местообитаниях с его высоким содержанием (Horsák, Hájek, 2003; Horsák et al., 2011). Водные мхи – также один из важных факторов окружающей среды, влияющих на распределение и численность донной фауны (Bespalaya et al., 2021c, 2021d).

**Выводы.** Получены новые данные, значительно расширяющие имеющиеся сведения о разнообразии, экологии и биогеографических связях пресноводных моллюсков, обитающих в озерах и реках о. Колгуев. Выявлено 16 видов пресноводных моллюсков, принадлежащих к пяти родам и четырем семействам (Lymnaeidae, Planorbidae, Sphaeriidae, Valvatidae), из которых 13 видов были обнаружены впервые на этом острове. В малакофауне о. Колгуев представлены широко распространенные палеарктические и голарктические виды. Установлено, что тип местообитания, обусловленный характером субстрата, обилием водорослей и химическим составом воды, играет важную роль в распределении моллюсков в изученных водоемах и водотоках. Полученные молекулярные данные свидетельствуют о том, что фауна пресноводных моллюсков о. Колгуев – результат недавней миграции после отступления льдов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.А. Зубрий за консультации при статистической обработке материала, сотрудникам ИПЭЭ РАН за предоставленные материалы с о. Колгуев, собранные в 2018 г., Е.С. Бабушкину – за предоставленные образцы из Иркутской обл.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (экологические исследования) (проект № 20-04-00361\_a) и Российского научного фонда (филогеографические исследования) (проект № 19-14-00066), фаунистические исследования (проект № 21-74-10155).

#### ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Табл. S1. Перечень отсекуированных образцов моллюсков и дополнительных последовательностей 16S рРНК, полученных из Генбанка (NCBI), использованных для построения медианной сети гаплотипов, с указанием регистрационного номера, кода образца, информации о местности и источнике данных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксенова О.В., Кондаков А.В., Беспалая Ю.В. и др. 2018. Первое молекулярно-генетическое подтверждение обитания сибирского вида брюхоногого моллюска *Radix dolgini* (Gundrizer et Starobogatov, 1979) в европейской части Российской Арктики // Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию: материалы I международной молодежной научно-практической конференции (26–28 апреля 2018). Архангельск: САФУ. Т. 2. С. 235.
- Ануфриев В.В. 2016. Ресурсы охотничьих животных островов Колгуев и Вайгач // Рус. орнитол. журн. Т. 25. № 1259. С. 860.
- Артамонова В.С., Махров А.А., Попов И.Ю., Спицын В.М. 2020. Европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) на острове Колгуев (Баренцево море) и причины, ограничивающие распространение этого вида в Арктике // Сиб. экол. журн. Т. 27. № 2. С. 160.
- Березкина Г.В., Старобогатов Я.И. 1988. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 174. С. 1.
- Беспалая Ю.В., Аксенова О.В., Болотов И.Н. и др. 2017. Фауна пресноводных моллюсков прибрежных низменностей Печорского моря (Большеземельская тундра, Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 25.
- Болотов И.Н. 2011. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) полуострова Канин и острова Колгуев // Зоол. журн. Т. 90. № 11. С. 1365.
- Вехов Н.В. 1997. Фауна и распространение ракообразных в пресных и солоноватых водах островов восточной части Баренцева моря // Зоол. журн. Т. 76. № 6. С. 657.
- Вехов Н.В. 2000а. Ракообразные малых водоемов островов восточной части Баренцева моря и пролива Карские ворота // Биология внутр. вод. № 2. С. 42.
- Вехов Н.В. 2000б. Ракообразные водоемов полярных пустынь архипелага Новая Земля // Вест. зоологии. Т. 34. № 3. С. 17.
- Гидрогеология СССР. 1976. Вып. 1. Основные закономерности распространения подземных вод на территории СССР. М.: Недра.
- Долгин В.Н. 2001. Пресноводные моллюски Субарктики и Арктики Сибири: Дис. ... докт. биол. наук. Томск: Томский гос. ун-т.
- Жадин В.И. 1960. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа. 150 с.
- Корейша М.М. 2000. Остров Колгуев // J. Geology. V. 1. P. 69.
- Корнюшин А.В. 1996. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики. Фауна, систематика, филогения. Киев: Наукова думка.
- Круглов Н.Д. 2005. Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии. Смоленск: Смол. гос. пед. ун-т.
- Лешко Ю.В., Фефилова Е.Б., Батурина М.А., Хохлова Л.Г. 2008. Водные беспозвоночные островов Вайгач и Долгий // Разнообразие и пространственно-экологическая организация животного населения Европейского северо-востока. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. С. 102.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Нехаев И.О. 2006. Особенности распределения пресноводных моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata), обитающих в прибрежной части водоемов северо-запада Кольского полуострова // Вест. Мурман. гос. тех. ун-та. Т. 9. № 5. С. 793.
- Нехаев И.О. 2011. Особенности географического распространения под родов и жизненных форм Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata) в восточной Европе // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 477.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Москва; Санкт-Петербург: Тов-во науч. изданий КМК. Т. 2.
- Цихон-Луканина Е.А. 1987. Трофология водных моллюсков. Москва: Наука.
- Чертопруд М.В., Удалов А.А. 1996. Экологические группировки пресноводных Gastropoda центра Европейской России: влияние типа водоема и субстрата // Зоол. журн. Т. 75. С. 664.
- Чертопруд М.В., Крыленко С.В., Лукиных А.И. и др. 2021. Особенности сообществ макрозообентоса малых Арктических озер Евразии // Биология внутр. вод. № 4. С. 378.
- <https://doi.org/10.31857/S0320965221030050>
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37.
- Bernatchez L., Wilson C.C. 1998. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // Mol. Ecology. V. 7. № 4. P. 431.
- Bespalaya Y. 2015. Molluscan fauna of an Arctic lake is dominated by a cosmopolitan *Pisidium* species // J. Molluscan Studies. V. 81. P. 294. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyu081>
- Bespalaya Y., Bolotov I., Aksenova O. et al. 2015. Occurrence of a *Sphaerium* species (Bivalvia: Sphaeriidae) of Nearctic origin in European Arctic Russia (Vaigach Island) indicates an ancient exchange between freshwater faunas across the Arctic // Polar Biol. V 38. P. 1545. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1656-5>
- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al. 2017. Two *Pisidium* species inhabit freshwater lakes of Novaya Zemlya Archipelago: the first molecular evidence // Polar Biol. V. 40. P. 2119. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2119-y>
- Bespalaya Y.V., Aksenova O.V., Zubriy N.A. 2018. Molluscan fauna in the lower reaches of the Syoyakha (Yamal Peninsula) // Arctic Environ. Res. V. 18. P. 76. <https://doi.org/10.3897/issn2541-8416.2018.18.2.76>
- Bespalaya Y., Joyner-Matos J., Bolotov I. et al. 2019. Reproductive ecology of *Pisidium casertanum* (Poli, 1791) (Bivalvia: Sphaeriidae) in Arctic lakes // J. Molluscan Studies. V. 85. № 1. P. 11. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyy050>

- Bespalaya Y., Bulakhova N., Gofarov M. et al.* 2021a. Occurrence of the mollusc species *Euglesa globularis* (Clessin in Westerlund, 1873) in North-East Asia (Magadan, Russia) with data on dispersal mechanism and vectors // *Limnologica – Ecology and Management Inland Waters*. V. 85. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2020.125832>
- Bespalaya Yu., Przhiboro A., Aksenova O. et al.* 2021b. Preliminary study of the benthic fauna in lakes of the Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach Island (the Russian Arctic) // *Polar Biol.* V. 44. № 3. P. 539. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02817-4>
- Bespalaya Y.V., Aksenova O.V., Sokolova S.E. et al.* 2021c. Biodiversity and distributions of freshwater mollusks in relation to chemical and physical factors in the thermokarst lakes of the Gydan Peninsula, Russia // *Hydrobiologia*. V. 848. P. 3031. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04227-9>
- Bespalaya Y.V., Aksenova O.V., Bolotov I.N. et al.* 2021d. Freshwater Mollusks in Lakes of the Solovetsky Islands (White Sea) // *Lake Water: Properties and Uses (Case Studies of Hydrochemistry and Hydrobiology of Lakes in Northwest Russia)*. Chapter 10. N. Y.: Nova Sci. Publishers. P. 249.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N. et al.* 2011. Spatial distribution of bivalves in relation to environmental conditions (middle Danube catchment, Hungary) // *Community Ecology*. V. 12. P. 210.
- Bolotov I.N., Tatarinov A.G., Filippov B.Y. et al.* 2015. The distribution and biology of *Pararctia subnebulosa* (Dyar, 1899) (Lepidoptera: Erebidae: Arctiinae), the largest tiger moth species in the High Arctic // *Polar Biol.* V. 38. P. 905.
- Bolotov I.N., Aksenova O.V., Bespalaya J.V. et al.* 2017. Origin of a divergent mtDNA lineage of a freshwater snail species, *Radix balthica*, in Iceland: cryptic glacial refugia or a postglacial founder event? // *Hydrobiologia*. V. 787. P. 73. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2946-9>
- Brochmann C., Gabrielsen T.M., Nordal I. et al.* 2003. Glacial survival or tabula rasa? The history of the North Atlantic biota revisited // *Taxon*. V. 52. P. 417.
- Clampitt P.T.* 1973. Substratum as a factor in the distribution of pulmonate snails in Douglas Lake, Michigan // *Malacologia*. V. 12(2). P. 379.
- Coulson S.J., Convey P., Aakra K. et al.* 2014. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea; Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya // *Soil Biol. Biochem.* V. 68. P. 440.
- Dillon R.T.* 2000. The ecology of freshwater molluscs. Cambridge: Cambridge University Press.
- Edgar R.C.* 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucleic Acids Res.* V. 32(5). P. 1792.
- Gataullin V., Mangerud J., Svendsen J.I.* 2001. The extent of the Late Weichselian ice sheet in the southeastern Barents Sea // *Global and Planetary Change*. V. 31. P. 453.
- Glöer P.* 2019. The freshwater gastropods of the West-Palaearctis. Volume 1. Fresh- and brackish waters except spring and subterranean snails. Identification key, anatomy, ecology, distribution. Hetlingen: Published by the author.
- Glöer P., Meier-Brook C.* 2003. Süßwassermollusken. Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland. 13 Auflage. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg.
- Hall T.A.* 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Symposium Series*. V. 41. P. 95.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D.* 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. V. 4. P. 9.
- Holtedahl O.* 1928. Report of the scientific results of the Norwegian expedition to Novaya Zemlya. Oslo: A.W. Brogers Bogtrykkeri.
- Horsák M., Hájek M.* 2003. Composition and species richness of mollusc communities in relation to vegetation and water chemistry in the Western Carpathian spring fens: the poor-rich gradient // *J. Molluscan Studies*. V. 69. P. 349.
- Horsák M., Hájek M., Hájková P. et al.* 2011. Mollusc communities in Bulgarian fens: predictive power of the environment, vegetation, and spatial structure in an isolated habitat // *Naturwissenschaften*. V. 98. P. 671. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0816-x>
- Korniushin A.V.* 2001. Taxonomic revision of the genus *Sphaerium* sensu lato (Bivalvia Sphaeriidae) in the Palaearctic Region, with some notes on the North American species // *Archiv für Molluskenkunde*. V. 129. P. 77.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K.* 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // *Molecular Biology and Evolution*. V. 35(6). P. 1547.
- Lewin I.* 2014. Mollusc communities of lowland rivers and oxbow lakes in agricultural areas with anthropogenically elevated nutrient concentration // *Folia Malacolog.* V. 22. № 2. P. 87.
- Makhrov A.A., Bolotov I.N.* 2006. Нет в тексте Dispersal routes and species identification of freshwater animals in northern Europe: a review of molecular evidence // *Russian J. Genetics*. V. 42. P. 1101.
- Meier-Brook C.* 1983. Taxonomic studies on *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae) // *Malacologia*. V. 24. P. 1.
- Makhrov A.A., Bolotov I.N., Spitsyn V.M. et al.* 2019. Resident and Anadromous Forms of Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*) from North-East Europe: An Example of High Ecological Variability without Speciation // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. V. 485. P. 119.
- Nekhaev I.O.* 2021. Freshwater gastropods of the western part of the Kola Peninsula and northern Karelia (northern Europe) // *Ruthenica, Russ Malacolog. J. V.* 31. 4. P. 147. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(4\).1](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(4).1)
- Palumbi S.R.* 1996. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction // *Molecular systematics*. Sunderland: Sinauer Associates. P. 205.
- Potapov G.S., Kondakov A.V., Spitsyn V.M. et al.* 2018. An integrative taxonomic approach confirms the valid status of *Bombus glacialis*, an endemic bumblebee species of the High Arctic // *Polar Biol.* V. 41. P. 629. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2224-y>
- Provan J., Bennett K.D.* 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia // *Trends in Ecology & Evolution*. V. 23. P. 564. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.010>
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T.* 1989. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. P. 10.51–10.67. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press.

- Samchyshyna L., Hansson L.A., Christoffersen K.* 2008. Patterns in the distribution of Arctic freshwater zooplankton related to glaciation history // *Polar Biol.* V. 31. P. 1427.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-008-0482-4>
- Smith E.A.* 1896. On some fresh-water shells from the Island of Kolguev // *Proceedings of the Malacological Society of London.* V. 2. P. 104.
- Smith E.P., Van Belle G.* 1984. Nonparametric estimation of species richness // *Biometrics.* V. 40. P. 119.
- Sousa R., Morais P., Antunes C., Guilhermino L.* 2008. Factors affecting *Pisidium amnicum* (Müller, 1774; Bivalvia: Sphaeriidae) distribution in the River Minho Estuary: consequences for its conservation // *Estuaries and Coasts.* V. 31. P. 1198.
- Sousa R., Ilarri M., Souza A.T. et al.* 2011. Rapid decline of the greater European pea clam at the periphery of its distribution // *Int. J. Limnology.* V. 47. P. 211.
- Spitsyn V.M., Bolotov I.N., Kondakov A.V. et al.* 2021a. A new Norwegian Lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia // *Ecologica Montenegrina.* V. 40. P. 93.  
<https://doi.org/10.37828/em.2021.40.8>
- Spitsyn V.M., Kondakov A.V., Froufe E. et al.* 2021b. Complete mitochondrial genome of an Arctic Collared Lemming subspecies endemic to the Novaya Zemlya Archipelago, Russia // *Ecologica Montenegrina.* V. 40. P. 133.  
<https://doi.org/10.37828/em.2021.40.12>
- Strelkov P., Nikula R., Väinölä R.* 2007. *Macoma balthica* in the White and Barents Seas: properties of a widespread marine hybrid swarm (Mollusca: Bivalvia) // *Molecular Ecology.* V. 16. P. 4110–4127.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03463.x>
- Ter Braak C.J.F., Šmilauer P.* 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (v. 4.5). USA: Microcomputer Power.
- Vinarskii M.V., Palatov D.M., Novichkova A.A.* 2015. The first freshwater molluscs from Wrangel Island, Arctic Russia // *Polar Res.* V. 34. № 23889.
- Vinarskii M.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al.* 2021. Freshwater mollusks of the circumpolar Arctic: a review on their taxonomy, diversity and biogeography // *Hydrobiologia.* V. 848. P. 2891.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-020-04270-6>
- Vinarskii M.V., Kantor Yu.I.* 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow: Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS.
- Weider L.J., Hobæk A.* 2000. Phylogeography and arctic biodiversity: a review // *Annales Zoologici Fennici.* V. 37. P. 217.

## Species Diversity, Settlement Routes and Ecology of Freshwater Mollusks of Kolguev Island (Barents Sea, Russia)

Y. V. Bepalaya<sup>1</sup>\*, O. V. Travina<sup>1</sup>, A. A. Tomilova<sup>1</sup>, I. S. Khrebtova<sup>1</sup>, O. V. Aksenova<sup>1</sup>, A. S. Aksenov<sup>1,2</sup>, M. V. Vinarskii<sup>3</sup>, A. V. Kondakov<sup>1</sup>, I. O. Nekhaev<sup>3</sup>, D. M. Palatov<sup>4</sup>, V. M. Spitsyn<sup>1</sup>, A. R. Shevchenko<sup>1</sup>, and I. N. Bolotov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia

<sup>2</sup>Northern (Arctic) Federal University, Arkhangelsk, Russia

<sup>3</sup>Laboratory of Macroecology & Biogeography of Invertebrates, St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

<sup>4</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

\*e-mail: jbespalaja@yandex.ru

It is established that the fauna of molluscs of Kolguev Island (eastern part of the Barents Sea) is represented by 20–22 species of freshwater molluscs, of which 13 have been identified for the first time. The fauna of molluscs the island is included the widespread Palearctic and Holarctic species. Canonical Correspondence analysis (CCA) was used to study the relationship between environmental factors and freshwater mollusk's density. According to our data, the joint influence of substrate type, abundance of algae and the chemical composition of water all plays a significant role in the distribution of mollusks in the studied reservoirs and watercourses. The analysis of gene sequences of 16S rRNA samples of bivalve's species of family Sphaeriidae showed that the individuals from Kolguev Island, Novaya Zemlya Archipelago, Vaigach Island, Yamal Peninsula, Gydan Peninsula, Europe, Siberia, the Far East, China and North America have identical haplotypes, or differ by one or two nucleotide substitutions. The obtained molecular data indicate that the fauna of mollusk of Kolguev Island is the result of recent migration after the retreat of the ice. The dispersal of freshwater mollusks to the island could occur both through natural settlements through water systems and with the waterfowl.

**Keywords:** freshwater fauna of molluscs, Arctic, species diversity, Kolguev Island, settlement routes



УДК 574.587(470.1-924.81)

## СООБЩЕСТВА МАКРОЗООБЕНТОСА МАЛЫХ ТУНДРОВЫХ ОЗЕР СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2022 г. О. А. Лоскутова<sup>а</sup>, \*, М. А. Батурина<sup>а</sup><sup>а</sup>Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

\*e-mail: loskutova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 05.05.2022 г.

После доработки 31.05.2022 г.

Принята к публикации 15.06.2022 г.

Донные сообщества ряда крупных озерных экосистем европейских тундр России относительно хорошо изучены, однако информации о зообентосе малых мелководных озер этой зоны все еще недостаточно. В работе представлены оригинальные сведения о таксономической структуре, видовом составе и количественному развитию сообществ макрозообентоса 26 малых озер Малоземельской и Большеземельской тундр (июль 2000–2014 гг.). По количественным показателям обилия водоемы схожи с другими малыми водоемами этих широт. Варьирование биомассы в широких пределах определяется в озерах разными доминирующими таксонами. Выявлен разнообразный видовой состав макрозообентоса. Наиболее богаты по составу видов олигохеты, моллюски и хириномиды, что в целом соответствует тренду, характерному для других водоемов арктических тундр.

**Ключевые слова:** мелководные озера, европейский Север, тундра, донные сообщества, фауна

**DOI:** 10.31857/S0320965222060134

### ВВЕДЕНИЕ

Малые мелководные озера относятся к числу наиболее важных пресноводных экосистем мира (Oertli et al., 2005), поскольку характеризуются как резервуары биоразнообразия для поддержания на региональном уровне богатой и уникальной фауны (Williams et al., 2004; Labat et al., 2022). В сравнении с крупными озерными системами они в большей степени подвержены изменению климата и воздействию различных антропогенных факторов. Снижение разнообразия мелководных озер приводит к крупномасштабным потерям среды обитания для многих видов (Labat et al., 2022). Этот факт мотивирует развитие исследований, направленных на понимание фундаментальных закономерностей функционирования водных сообществ малых водоемов от локального до регионального масштаба (Oertli et al., 2010).

На территории европейской тундровой зоны России расположено огромное количество озер, большая часть которых относится к категории средних (0.5–1.5 км в диаметре) и малых (0.1–0.2 км) (Кравцова, 2009). Только в восточной части Большеземельской тундры насчитывается >6000 озер (Голдина, 1972). Такое обилие водоемов обусловлено сочетанием ряда физико-географических условий: мелко расчлененный рельеф с большим количеством впадин, неглубокое залегание водопроницаемых пород, обилие осадков, малое ис-

парение, многолетняя мерзлота и заболоченные низменности (Румянцев, Драбкова, 2005), и различный генезис этих озер: ледниковые, пойменные, термокарстовые. В свою очередь, большое разнообразие морфометрических и гидрологических условий обуславливает широкий диапазон вариабельности их лимнических характеристик (Румянцев, Драбкова, 2005).

Донные беспозвоночные – важное структурное звено и значительный компонент вторичной продукции в водных экосистемах. Они участвуют в передаче энергии на верхние трофические уровни (Stoffels и др., 2005), будучи весомым источником пищи для рыб в разные периоды онтогенеза (Diehl, Kornijow, 1998; Kalff, 2001). Несмотря на возрастающий интерес исследователей к изучению малых водоемов (Куликова, Рябинкин, 2015; Заделенов и др., 2017; Shikhova et al., 2021; Epele et al., 2022), сведения о структуре, фауне и количественном развитии сообществ беспозвоночных в тундровых озерах, особенно малых, скудны и фрагментарны. В опубликованной недавно работе (Чертопруд и др., 2021) о сообществах макрозообентоса малых арктических озер Евразии отсутствуют сведения о донном населении подобных водоемов Малоземельской и Большеземельской тундр, на долю которых приходится большой сегмент арктических территорий. Это стало причиной для обобщения наших данных о сообществах

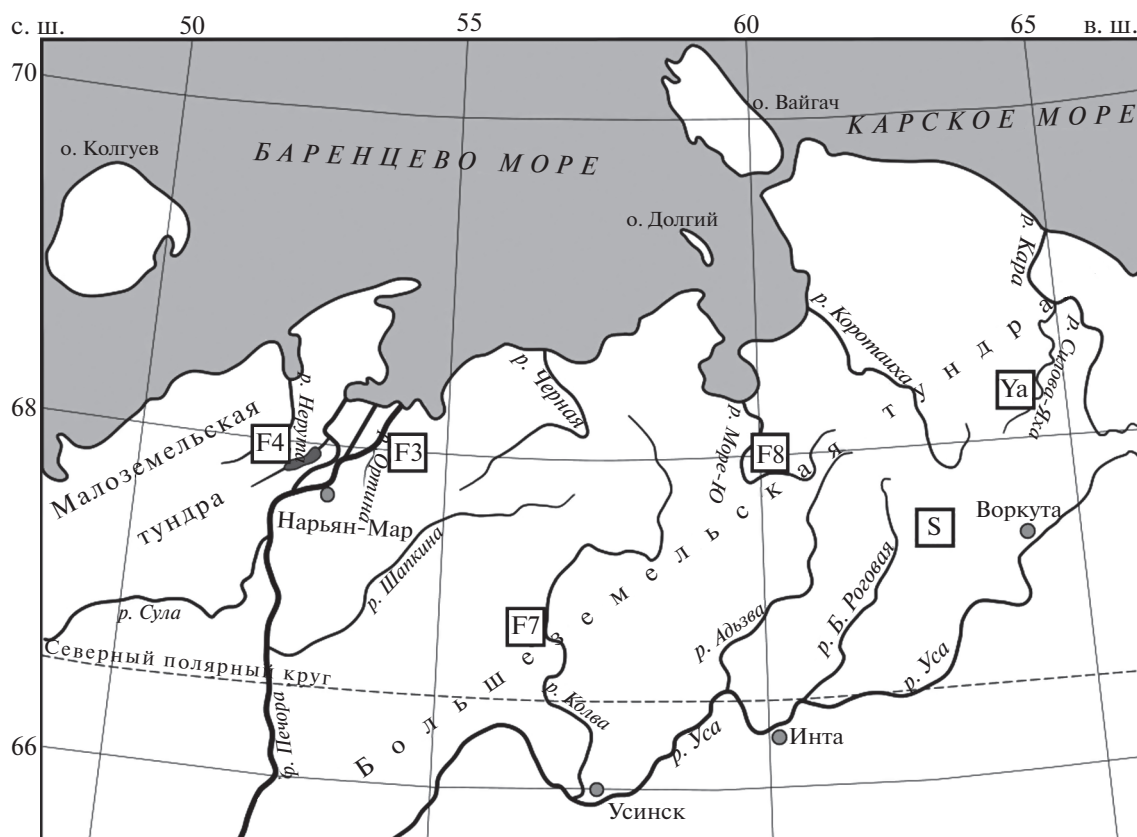


Рис. 1. Карта-схема точек отбора проб зообентоса. Обозначения соответствуют табл. 1.

макрозообентоса малых водоемов Печорской низменности.

Цель работы – дать характеристику таксономического состава и количественных показателей макрозообентоса малых тундровых водоемов европейского северо-востока России; сравнить эти характеристики между группами озер бассейнов разных рек; выявить особенности, отличающие фауну малых водоемов от других тундровых озер.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований (рис. 1, табл. 1) принадлежит к Малоземельской (бассейн р. Нерута) и Большеземельской тундрам (остальные озера), охватывает узкий широтный градиент между 67° и 68° с.ш. и значительную протяженность с запада на восток (54°–64° в.д.). Высота расположения озер над уровнем моря варьирует от трех (в бассейне р. Нерута) до 179 м (в бассейне р. Ярей-Ю). Озера Большеземельской тундры находятся в пределах зоны сплошной толщи мерзлых пород, Малоземельской тундры – в зоне островного распространения мерзлоты (Кравцова, 2009).

Полевые исследования зообентоса 26 малых водоемов проводились в разные временные периоды. В июле 2000–2001 гг. – на водосборах четы-

рех рек: р. Ортина (F3), р. Нерута (F4), р. Колва (F7) и р. Море-Ю (F8) в рамках проекта ЕС SPICE (СПАЙС). В июле 2012 г. изучены озера (оз. № 3, Тройное и Круглое) в бассейне р. Ярей-Ю (Ya) – притоке второго порядка р. Кара; в июле 2014 г. – озера в районе оз. Сяттей-Ты, бассейн р. Б. Роговая (S).

На мягких грунтах макрозообентос собирали облегченным дночерпателем Петерсена (1/40 м<sup>2</sup>), на твердых грунтах – гидробиологическим скребком (длина лезвия 30 см, размер ячеек капронового сита 0.16 мм). После промывки пробы фиксировали 4%-ным формалином и далее обрабатывали стандартными методами (Методика ..., 1975). Отбирали от трех до пяти проб в каждом озере, всего обработано 69 проб зообентоса. Одновременно со сбором гидробиологических проб измеряли температуру воды (ртутным термометром или портативным анализатором), описывали морфоэдафические характеристики биотопов.

Для характеристик структурных показателей развития макрозообентоса высчитывали численность и биомассу, частоту встречаемости таксономической группы (семейства/рода/вида) в пробе, озере или группе озер. Таксон считали редким, если встречали в ≤5% проб. Для оценки

**Таблица 1.** Характеристика исследованных тундровых водоемов

Тип водоема	Дата отбора проб	Координаты, с.ш., в.д.	<i>T</i> , °C	Площадь водного зеркала, км <sup>2</sup>	Глубина отбора проб	Тип грунта	Макрофиты
			min–max				
<b>Малоземельская тундра</b>							
<b>F4 – Бассейн р. Нерута (<i>n</i> = 5)</b>							
Т	09.07– 12.07.2000	68°00.04'–68°00.53'; 52°23.74'–52°24.88'	14.5	0.014	1.3	Ил, песок	Узкая кайма
			17.5				
<b>Большеземельская тундра</b>							
<b>F3 – Бассейн р. Ортина (<i>n</i> = 9)</b>							
П	02.07– 03.07.2000	67°55.09'–67°56.05'; 54°02.41'–54°02.60'	10.0	0.018	1.5	Ил, песок	Хорошо развиты/ узкая кайма
			14.0				
Т	04.07– 05.07.2000	67°56.16'–67°57.17'; 53°56.37'–54°03.90'	10.5	0.015	1.0	Песок, ил, торф	Узкая кайма/ хорошо развиты
			15.7				
<b>F7 – Бассейн р. Колва (<i>n</i> = 2)</b>							
Т	02.07.2001	67°07.86', 56°41.82'	9.0	0.18	0.7	Торф	Узкая кайма
П	01.07.2001	67°08.75', 56°41.28'	11.0	0.029	2.5	Ил	Узкая кайма
<b>F8 – Бассейн р. Море-Ю (<i>n</i> = 4)</b>							
Т	08.07– 10.07.2001	67°52.97'–67°53.80'; 59°40.16'–59°43.72'	8.6	0.05	1.0	Песок, валуны, Ил	Узкая кайма/ хорошо развиты/ слабо развиты
			10.4				
<b>S – Бассейн р. Б. Роговая, окрестности оз. Сяттей-Ты (<i>n</i> = 3)</b>							
Т	09.07– 11.07.2014	67°33.77'–67°34.36'; 62°41.17'–62°42.75'	10.4	0.026	3.2	Песок, валуны, ил, галька	Узкая кайма
			11.9				
<b>Ya – Бассейн р. Ярей-Ю (<i>n</i> = 3)</b>							
Т	22.07– 27.07.2012	68°01.50'–68°10.54'; 64°29.16'–65°11.09'	18.4	0.04	2.5	Валуны, песок, ил	Узкая кайма
			20.7				

Примечание. *n* – число озер в группе; Т – термокарстовые озера; П – пойменные.

сходства и различий макрозообентоса изученных водоемов выполнен кластерный анализ методом Варда (Ward's method), в качестве меры различия между кластерами использовали Евклидово расстояние. Дендрограммы строили по численности и биомассе таксономических групп. Для попарного сравнения выборок численности и биомассы макрозообентоса применяли непараметрический статистический *U*-критерий Манна–Уитни (для независимых выборок). Для сравнения видовых составов групп, описанных для всех или большинства групп озер, использовали коэффициент общности Чекановского–Серенсена  $I_S$  (Шитиков и др., 2005). Для выявления зависимости количественных показателей макрозообентоса от химических параметров воды использовали работу (Даувальтер, Холопцева, 2008), где приведены данные о гидрохимии озер бассейнов рек Ортина, Нерута, Колва, Море-Ю. Вычисляли коэффициент ранговой корреляции Спирмена (*r*). Зависимость считали

достоверной при  $p < 0.05$ . Для статистической обработки и визуализации данных использовали программные пакеты Excel и Statistica 6.0 для Windows (StatSoft).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Все исследованные водоемы по происхождению делятся на термокарстовые и пойменные. Первая группа озер характеризуется простой береговой линией, преимущественно округлой формой, низкими торфяными берегами, часто заболоченными, небольшой площадью водного зеркала, незначительной глубиной, невысокими температурами воды летом (табл. 1).

Стратификация отсутствует, зимой озера обычно промерзают до дна. Большая часть исследованных озер сточные (в бассейне Море-Ю – бессточные), по берегам окружены зарослями невысоких кустарниковых ив. Донные грунты раз-

**Таблица 2.** Количественное развитие макрозообентоса и доминирующие группы термокарстовых озер разных речных бассейнов

Бассейн реки	Средняя численность		Средняя биомасса	
	тыс. экз./м <sup>2</sup>	доминирующая группа, % min–max в озере	г/м <sup>2</sup>	доминирующая группа, % min–max в озере
Ортина	1.4 ± 0.2	Oligochaeta 2.8–33.9 Mollusca 4.4–75.0 Chironomidae 4.9–85.3	3.2 ± 1.1	Hirudinea 0.0–30.1 Mollusca 2.6–47.3 Conchostraca 4.9–50.1 Chironomidae 0.7–19.3
Нерута	5.5 ± 3.4	Oligochaeta 0.9–22.0 Mollusca 0.0–65.0 Chironomidae 19.1–93.8	3.6 ± 2.0	Oligochaeta 0.0–17.9 Mollusca 0.0–53.1 Chironomidae 7.0–39.5
Колва	3.6 ± 2.5	Oligochaeta 8.3–44.9 Chironomidae 55.1–78.0	5.0 ± 3.1	Oligochaeta 2.5–72.6 Chironomidae 27.4–69.2
Б. Роговая	0.8 ± 0.3	Oligochaeta 26.8–47.9 Mollusca 8.9–30.1 Chironomidae 17.8–38.9	2.8 ± 0.5	Oligochaeta 3.6–20.7 Mollusca 1.2–51.3 Amphipoda 0.0–50.2
Ярей-Ю	7.1 ± 0.5	Oligochaeta 13.9–50.0 Chironomidae 43.7–60.4	13.6 ± 3.5	Oligochaeta 1.7–32.9 Mollusca 15.0–34.6 Notostraca 0.0–31.1 Amphipoda 0.3–64.3

Примечание. Число исследованных озер см. табл. 1.

нообразны: в литорали песчаные или валунные, часто заиленные, в профундали – илистые. Прибрежья зарастают осокой, арктофилой и рдестами, на поверхности воды некоторых водоемов плавают подушки отмершего мха и водорослей, иногда встречается слявина.

Пойменные озера (бассейн р. Ортина и озеро в бассейне р. Колва) расположены в понижениях рельефа между холмами. Характеризуются сложной формой с небольшими заливами, заболоченными пологими берегами, отсутствием литорали, относительно большими глубинами. Озера имеют постоянный либо временный сток в реку. Донные грунты однообразны, представлены илами. Макрофиты (осоки, вахта, сабельник, ежеголовник, рдесты) хорошо развиты.

**Количественное развитие макрозообентоса.** Средняя численность зообентоса термокарстовых озер колебалась в пределах 0.8–5.6 тыс. экз./м<sup>2</sup>; биомасса была низкой и, как правило, в большинстве озер не превышала 5.0 г/м<sup>2</sup> (табл. 2). Исключением были озера в бассейне р. Ярей-Ю, где высокая биомасса определялась присутствием в пробах многочисленных представителей моллюсков, гаммарусов и щитней. В большинстве исследо-

ванных озер высокой численности достигали олигохеты и хирономиды (табл. 2), в некоторых озерах (бассейн рек Ортина и Б. Роговая (оз. Сяттей-Ты)) отмечали значительную численность моллюсков. По биомассе доминировали разные группы беспозвоночных, чаще других преобладали олигохеты, моллюски, пиявки, хирономиды, реже – амфиподы и листоногие раки; на твердых грунтах была большая доля личинок вислокрылок, ручейников, либо жуков.

Зообентос пойменных озер по количественным характеристикам достоверно ( $p \leq 0.05$ ) не отличался от зообентоса термокарстовых водоемов: численность колебалась в пределах 3.1–5.5 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 3.0–8.0 г/м<sup>2</sup>. По численности здесь тоже доминировали хирономиды (31.8–67.3%), по биомассе – пиявки (41.5%), моллюски (25.1–45.2%) и хирономиды (25.9–76.4%).

Для большинства исследованных озер (водосборы рек Нерута, Ортина, Колва, Море-Ю) не была выявлена достоверная зависимость между химическими параметрами и количественными показателями макрозообентоса в целом, как и для большей части таксонов. Исключением были только моллюски и пиявки, для численности и

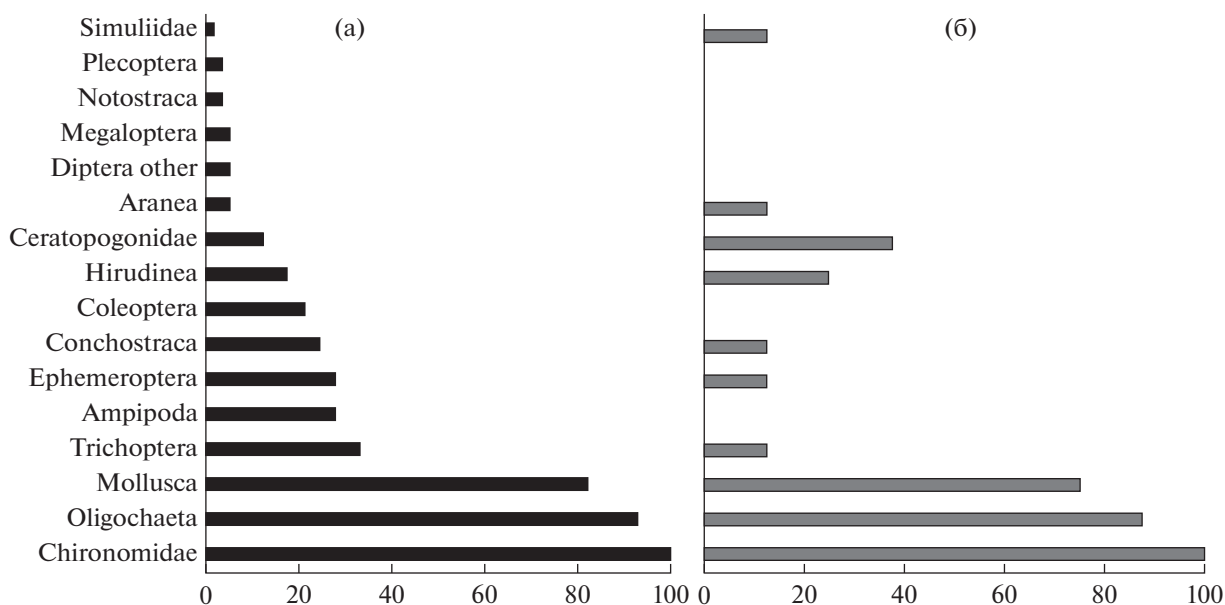


Рис. 2. Ранжирование по частоте встречаемости (%) таксономических групп макрозообентоса в термокарстовых (а) и пойменных (б) озерах.

биомассы которых зафиксирована умеренная отрицательная корреляция с  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{N}_{\text{общ}}$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{P}_{\text{общ}}$ , ХПК:  $r(-0.43...-0.50; p < 0.009-0.02$  – для первой группы озер и  $r -0.43...-0.51; p < 0.006-0.02$  для второй).

**Встречаемость и состав фауны таксономических групп.** В составе зообентоса озер обнаружено 16 таксономических групп макрозообентоса (от семи до 11 групп в отдельном озере): 16 в термокарстовых и 10 в пойменных озерах. Во всех группах озер присутствовали хирономиды (рис. 2), на втором месте по встречаемости были олигохеты и моллюски. К редким группам в термокарстовых озерах относились пиявки, щитни, пауки, веснянки, вислоккрылки и мошки, часть из которых не отмечена в пойменных. Наиболее разнообразными по составу групп были прибрежные зоны водоемов – от семи до 11 групп макрозообентоса (чаще восемь). В центральной зоне большинства озер встречалось три–пять групп, при этом в 71% проб, отобранных в центре озер на илистых грунтах, отмечены только олигохеты, моллюски и хирономиды, редко – амфиподы и цератопогониды.

Наборы данных о составе фауны, лежащие в основе анализа, представленного в статье, хранятся в системах GBIF (Baturina, Loskutova, 2022) и Mendeley Data<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Loskutova O., Baturina M. 2022. List of macrozoobenthos groups and species in model groups (present/absent) in the shallow tundra lakes (North-east of the European part of Russia). Mendeley Data. V. 2. <https://doi.org/10.17632/trd43wp68c.2>

В фауне изученных водоемов отмечено 36 таксонов олигохет, из них 31 определен до видового статуса. Наиболее разнообразно по числу видов подсемейство Naidinae – 16 видов, на втором месте по разнообразию – подсемейство Tubificinae: девять видов и две формы, не определенные до видового статуса. Остальные семейства представлены одним–двумя видами. В большинстве озерных систем встречались *Tubifex tubifex* (Müller), *Spirosperma ferox* Eisen, *Uncinaiis uncinata* (Oersted), *Lumbriculus variegatus* (Müller) и представители сем. Enchytraeidae. На долю редких видов приходилось 27.8% фауны. Наибольшим числом видов олигохет характеризовалась группа термокарстовых озер (34), в пойменных отмечено только 13 видов. Фауна олигохет этих двух групп водоемов демонстрировала низкое сходство ( $I_s$  29%). В структуре общего бентоса изученных водоемов доля олигохет была значительна и достигала до 38% общей численности и 25.9% общей биомассы макрофауны. В большинстве озер до 80% численности малощетинковых червей приходилось на представителей подсемейства Naidinae и Tubificinae. В водоемах р. Ортина по численности преобладали виды подсемейства Naidinae (44.6%), р. Нерута – сем. Enchytraeidae (57.9%), р. Колва – подсемейства Tubificinae (69.8%). Структура доминирующих комплексов олигохет в изученных группах озер весьма сходна. Наиболее разнообразный состав доминантов отмечали в водоемах бассейнов рек Ортина и Нерута, преобладали представители подсемейства Naidinae.

В озерах близ оз. М. Сяттей-Ты на илистом грунте зарегистрировано три вида пиявок из ши-

роко распространенных эврибионтных родов *Glossiphonia* и *Theromyzon* и представители рода *Erpobdella* (Baturina et al., 2020). В одном из термокарстовых озер бассейна р. Ортина в биомассе доминировал вид *Haemopsis sanguisuga* (L.). В некоторых пойменных озерах пиявки *Erpobdella octoculata* (L.), *Glossiphonia complanata* (L.) на заиленном песчаном грунте показывали высокую встречаемость в пробах (рис. 2) и достигали >50% общей биомассы зообентоса.

В исследованных озерах двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*) представляли 11 видов из семи родов: *Sphaerium*, *Pisidium*, *Euglesa*, *Pseudeuopera*, *Amesoda*, *Cingulipisidium*, *Henslowiana*. Из брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*) присутствовал лишь один вид *Cincinna frigida* (Westerlund).

Амфиподы чаще встречались в небольших заросших водной растительностью водоемах. В малых озерах возле оз. Сяттей-Ты обнаружена реликтовая амфипода *Pallasea quadrispinosa* Sars, а также *Gammarus lacustris* Sars. Особенность тундровых водоемов в бассейнах рек Ортина и Нерута — обитание в некоторых из них конхострак *Cyzicus tetracerus* (Krynicky) и *Lynceus brachyurus* Müller. В бассейне р. Ортина в небольших постоянных тундровых водоемах отмечено массовое развитие брахиоподы *Polyartemia forcipata* Fischer. Одно из озер бассейна р. Ортина (F3-3) отличалось наличием щитней *Lepidurus arcticus* (Pallas) и гаммарусов *Gammarus lacustris*. В большом количестве щитни этого вида встречены также в озерах бассейна р. Ярей-Ю.

Разнообразие амфибиотических насекомых в исследованных озерах было невелико: отмечены представители шести отрядов<sup>1</sup>. Распространение их в разных группах озер сильно варьировало. Так, личинок поденок отмечали только в озерах бассейнов рек Нерута, Ортина и Колва. На заиленных с растительным детритом грунтах прибрежья озер поденки были представлены преимущественно одним видом *Baetis macani* Kimmins. Веснянки встречались только в бассейне р. Колва и близ оз. Сеттей-Ты и были представлены двумя родами — *Nemoura* и *Capnia*. Среди ручейников наиболее многочисленным был род *Asynarchus*, редко в озерах встречались личинки родов *Mollanodes*, *Molanna*, *Oecetis*, *Limnephilus* и *Mistacides*. Личинки и имаго жуков относились к семи родам: *Agabus*, *Ditiscus*, *Haliphus*, *Gyrinus*, *Hydroporus*, *Stictotarsus*, *Ilibius*. Озера бассейна р. Ортина характеризовались наибольшей видовой насыщенностью этого отряда. Двукрылые, преимущественно личинки хирономид, преобладали среди насекомых по встречаемости и количественным характеристикам. В малых озерах дельты р. Печора (Kuzmina, 2001) и прилегающих тундр обнаружено 69 таксонов личинок и куколок хирономид из шести подсемейств. Большинство видов (55%)

относились к подсемейству *Chironominae*. Наиболее распространены во всех изученных озерах виды родов *Procladius*, *Cladopelma*, *Chironomus*. В зарослях макрофитов в прибрежье озер обнаружены виды, относящиеся к родам *Psectrocladius* (четыре вида), *Orthocladus* (три вида), а также *Parakiefferiella coronata* (Edwards). Из других двукрылых встречены также мокрецы (*Ceratopogonidae*) и реже мошки (*Simuliidae*).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Среди особенностей водоемов Субарктики отмечают снижение разнообразия таксонов макрозообентоса за счет исчезновения ряда групп насекомых и отсутствия крупных моллюсков (Чертопруд и др., 2021). Также из-за слабого развития фитали водоемов наблюдается сокращение числа ряда прибрежно-водных таксонов бентоса. Исследованные водоемы относятся к зоне гипоарктических тундр. В них отмечено от 10 до 16 таксономических групп макрозообентоса в зависимости от генезиса озер, наиболее разнообразен состав термокарстовых водоемов, благодаря развитию в них различных биотопов. Все водоемы сходны по составу доминирующих групп: моллюсков, хирономид, олигохет. О роли олигохет как модельной группы для оценки биоразнообразия тундровых водоемов упоминалось ранее (Baturina, Fefilova, 2021). Видовой состав олигохет исследованных пойменных водоемов отличается своеобразием: сходство его с таковым других тундровых озер — оз. Б. Харбей и его придаточных водоемов, малых водоемов близ оз. Б. Харбей (Baturina et al., 2020), малых водоемов дельты р. Печора (Baturina, Fefilova, 2021) — сравнительно низкое ( $I_s$  25–29%). При этом фауна термокарстовых озер имела умеренное сходство с фауной перечисленных водоемов ( $I_s$  42–45%).

По данным В.А. Даувайлтера и Е.В. Хлопцовой (2008), термокарстовым тундровым водоемам присущи более высокие концентрации  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{N}_{\text{общ}}$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{P}_{\text{общ}}$ , по сравнению с пойменными. Выявленная достоверная отрицательная корреляция биогенов с численностью и биомассой моллюсков и пиявок может быть причиной максимального развития этих таксонов в пойменных водоемах.

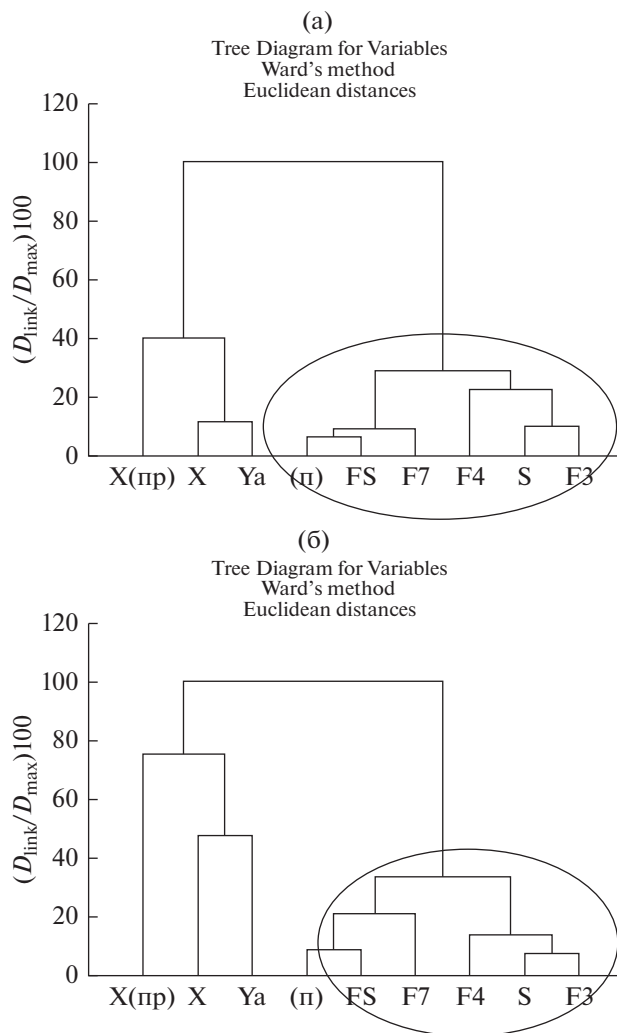
Фаунистической особенностью считается обитание в малых тундровых озерах близ оз. Сяттей-Ты (бассейн р. Б. Роговая) реликтовой амфиподы *Pallasea quadrispinosa* Sars. При этом, в исследованных озерах не регистрировали совместных находок этого вида с *Gammarus lacustris*. Ранее (Baturina и др., 2014) установлено обитание в



крупном оз. Б. Харбей палласового рачка и отсутствии гаммаруса, однако в небольших придаточных водоемах этого озера встречены только гаммарусы. В Вашуткиных озерах палласов рачок не отмечен (Зверева и др., 1966). Во многих озерах амфиподы вообще не были обнаружены. Отсутствие бокоплавов в ряде тундровых озер было отмечено и на плато Путорана (Заделенов и др., 2017) в отличие мелких тундровых водоемов Северной Якутии, где они преобладают во всех группах озер ранним летом (Бурнашева, Потапова, 2019), что соответствует их экологическим характеристикам как стенотермных холодолюбивых организмов, распространенных в высокоширотных озерах. Среди других ракообразных следует отметить присутствие в отдельных озерах щитней, branхиопод и конхострак. Все эти гидробионты хорошо приспособлены к суровым маргинальным условиям (Kerfoot, Lynch, 1987) и распространены в северных водоемах (Christoffersen, 2001). В наших водоемах значительной численности конхостраки достигали в чистых безрыбных озерах, которые характерны для изучаемой территории (Пономарев и др., 2001; Rautio et al., 2011).

Увеличение роли хирономидных насекомых в арктических тундрах указывалось ранее как тенденция формирования донных сообществ этой зоны (Wetzel, 2001; Биоресурсы..., 2004). Состав родов, выявленных для исследованной территории, соответствовал родам, указываемым как характерные для арктических водоемов (Walker, Mathewes, 1989). Способность этих насекомых жить в подледных условиях в бескислородной среде (Hershey, Lamberti, 2001) способствует развитию хирономид в арктических озерах (Hilsehoff, 2001). Присутствие других групп амфибиотических насекомых в составе бентоса озер было спорадическим. Оно могло быть связано как вытеснением их из береговой зоны другими таксонами, например, гаммарусом (Чертопруд и др., 2021), либо отсутствием зон макрофитов в озерах. Низкое видовое богатство ЕРТ таксонов на фоне преобладания олигохет и хирономид характерно для водоемов циркумполярной зоны (Lento et al., 2021). Ряд таксонов, например, личинки стрекоз вовсе не был обнаружен. Ранее отсутствие этой группы отмечали для донных сообществ в системе Вашуткиных и Харбейских озер (Зверева и др., 1966; Батурина и др., 2014), озерах приморской тундры (Лоскутова, Фефилова, 1996).

Суммарное обилие макробентоса в озерах гипоарктической зоны указывается как высокое относительно таежной зоны и зоны Высокой Арктики (Чертопруд и др., 2021). По численности исследованные малые озера достоверно ( $p < 0.05$ )



**Рис. 3.** Дендрограммы сходства состава таксономических групп макрозообентоса по численности (а) и биомассе (б) в исследованных озерах (обозначения, как в табл. 1), оз. Б. Харбей (X) и придаточных озерах Б. Харбея (X(пр)).

отличались от крупного тундрового водоема (оз. Б. Харбей) как за счет меньшего числа групп в большинстве малых озер, так и за счет более высокой численности сходных доминирующих таксонов в водоеме с большей площадью и глубиной (Батурина и др., 2014). Для биомассы такой тенденции не выявлено. По составу и значимости групп в численности и биомассе бентоса большая часть малых водоемов объединилась в отдельный кластер (рис. 3). Однако по численности к Харбейским озерам присоединились озера бассейна р. Ярей-Ю (рис. 3а), по биомассе – озера бассейна р. Море-Ю (рис. 3б). Это объясняется высокими показателями численности и биомассы бентоса в этих группах озер и наибольшими среди всех исследованных водоемов долями доминирующих групп: олигохет, моллюсков и хирономид, а также



включением в число доминантов амфипод. Биомасса макрозообентоса, в целом, была сравнима с тундровыми озерами этой зоны других регионов (Степанов, 2017; Бурнашева, Потапова, 2019; Чертопруд и др., 2021). Близкие значения биомассы даны для малых водоемов приморских районов Большеземельской тундры (Лоскутова, Фефилова, 1996; Лоскутова, Кононова, 2015) и придаточных водоемов системы Харбейских озер (Батурина и др., 2014).

**Выводы.** Обилие макрозообентоса исследованных малых тундровых озер преимущественно невысокое. Средняя численность беспозвоночных колебалась в широких пределах и отличалась от таковой крупных озер. Основу численности представляли хирономиды, олигохеты и моллюски. Биомасса макрозообентоса была низкой и соответствовала таковой других озер гипоарктической зоны при доминировании олигохет, моллюсков и хирономид. В ряде озер этот показатель превышал верхний предел варьирования за счет преобладания в бентосе иных групп — гаммарусов и щитней со значительной численностью, например, в озерах бассейна р. Ярей-Ю.

Общие черты фауны, выявленные ранее для малых арктических и субарктических озер Палеарктики, — отсутствие крупных двустворчатых моллюсков, клопов, стрекоз и низкое разнообразие таксонов группы ЕРТ — характерны и для исследованных в работе малых озер Большеземельской и Малоземельской тундр. По ряду групп отмечено своеобразие фауны в пойменных озерах. В бедных растительностью и рыбой водоемах в ряде случаев обитал реликтовый вид амфипод *Pallasea quadrispinosa*, не встреченный в озерах с преобладанием других амфипод. Выявленные особенности малых озер Печорской низменности соответствуют общим тенденциям различий макрозообентоса озер высоких широт. Полученные сведения дают возможность более детального обсуждения закономерностей структуры и фаунистического разнообразия озерных сообществ высоких широт с точки зрения их типологии и генезиса.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны В.И. Пономареву, Е.Н. Патовой и А.С. Стениной (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) за сбор проб зообентоса и предоставленное описание озер в рамках проекта SPICE.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор и первичная обработка части проб зообентоса проведены при поддержке международного проекта ICA2-СТ-2000-10018 SPICE (СПАЙС). Анализ материалов выполнен в рамках государственного задания по те-

ме “Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения” № 1021051101423-9-1.6.12;1.6.13;1.6.14.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батурина М.А., Лоскутова О.А., Щанов В.М. 2014. Структура и распределение зообентоса озер Харбейской системы // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. Т. 7. № 4. С. 332.
- Батурина М.А., Фефилова Е.Б. Оценка уровня биоразнообразия пресноводных экосистем дельты р. Печоры по структурным показателям донных таксоценозов Cladocera, Sorepoda и Oligochaeta // Биология внутр. вод. № 6. С. 597  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221060036>
- Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. 2004. Екатеринбург: УрО РАН.
- Бурнашева А.Р., Потапова Н.К. 2019. Сообщества макрозообентоса тундровых водоемов в низовьях р. Индигирка (Северная Якутия) // Acta Biologica Sibirica. 5(2). С. 40.  
<https://doi.org/10.14258/abs.v5.i2.5931>
- Голдина Л.П. 1972. География озер Большеземельской тундры. Ленинград: Наука.
- Даувальтер В.А., Хлопцева Е.В. 2008. Гидрологические и гидрохимические особенности озер Большеземельской тундры // Вестник МГТУ. Т. 11. № 3. С. 407.
- Заделенов В.А., Дубовская О.П., Бажина Л.В. и др. 2017. Новые сведения о биоте некоторых озер западной части плато Путорана // Журн. Сибир. фед. ун-та. Биология. Т. 10 (1). С. 26.  
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0010>
- Зверева О.С. 1966. Бентос и общие вопросы гидробиологии Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука. С. 112.
- Кравцова В.И. 2009. Распространение термокарстовых озер в России в пределах зоны современной мерзлоты // Вестн. Мос. ун-та. Сер. 5. География. № 3. С. 33.
- Куликова Т.П., Рябинкин А.В. 2015. Зоопланктон и макрозообентос малых водоемов разных типов ландшафтов Южной Карелии // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 6. С. 47.
- Лоскутова О.А., Кононова О.Н. 2015. Гидробиологическая характеристика тундровой реки восточно-европейского арктического региона // Изв. Коми научного центра УрО РАН. Вып. 4(24). Сыктывкар. С. 38.
- Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б. 1996. Гидробиологическая характеристика озер северной части Большеземельской тундры / Некоторые подходы к организации экологического мониторинга в районах разведки, добычи и транспортировки нефти и газа.

- Сыктывкар // Тр. Коми научного центра УрО Российской АН. № 147. С. 125.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Москва: Наука.
- Пономарев В.И., Патова Е.Б., Стенина А.С. и др. 2001. Биоразнообразие в водоемах среднего течения р. Нерута (бассейн Колокольной губы Баренцева моря): Тез. докл. междунар. конф. "Биоразнообразие Европейского Севера". Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 139.
- Румянцев В.А., Дробкова В.Г. 2005. Экологические проблемы озер Крайнего Севера, причины и решения // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. Санкт-Петербург: Наука. С. 28.
- Степанов Л.Н. 2017. Зообентос водоемов и водотоков бассейна реки Яраяха (Южный Ямал, Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. № 1. С. 116.
- Чертопруд М.В., Крыленко С.В., Лукиных А.И. и др. 2021. Особенности сообществ макрозообентоса малых арктических озер Евразии // Биология внутр. вод. № 4. С. 378.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221030050>
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2005. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 1. Москва: Наука.
- Baturina M.A., Kaygorodova I.A., Loskutova O.A. 2020. New data on species diversity of Annelida (Oligochaeta, Hirudinea) in the Kharbey lakes system, Bolshezemelskaya tundra (Russia) // ZooKeys. Iss. 910. P. 43.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.910.48486>
- Baturina M., Loskutova O. 2022. The fauna of Oligochaeta (Annelidae) in the shallow tundra lakes (North-east of the European part of Russia). Version 1.1. Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Sampling event dataset. <https://doi.org/> accessed via GBIF.org on 2022-03-29  
<https://doi.org/10.15468/wyjsx6>
- Christoffersen K.S. 2001. Predation on *Daphnia pulex* by *Lepidurus arcticus* // Hydrobiologia. V. 442. P. 223.  
<https://doi.org/10.1023/A:1017584928657>
- Diehl S., Kornijow R. 1998. Influence of submerged macrophytes in trophic interactions among fish and macroinvertebrates // The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological Studies 131. Springer. 24.
- Epele L.B., Grech M.G., Williams-Subiza E.A. et al. 2022. Perils of life on the edge: climatic threats on global diversity patterns of wetland macroinvertebrates // Science of the Total Environment. V. 820. P. 153052.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153052>
- Hershey A.E., Lamberti G.A. 2001. Aquatic insect ecology // Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. San Diego, CA: Acad. Press.
- Hilsenhoff W.L. 2001. Diversity and classification of insects and collembolan // Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. 2 ed. San Diego: Acad. Press.
- Kalff J. 2001. Limnology: inland water ecosystems. New York: Prentice-Hall.
- Kerfoot W.C., Lynch M. 1987. Branchiopod communities: associations with planktivorous fish. Predation // Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. Hanover: University Press of New England.
- Kuzmina Ya. 2001. Distribution, phenology and habitat characteristics of Chironomidae (Diptera) of the north-eastern part of European Russia // Norw. J. Entomol. V. 48. P. 199.
- Labat F., Piscart Ch., Thiébaud G. 2022. Invertebrates in small shallow lakes and ponds: a new sampling method to study the influence of environmental factors on their communities // Aquat. Ecol.  
<https://doi.org/10.1007/s10452-021-09939-1>
- Lento J., Culp J., Levenstein B. et al. 2021. Temperature and spatial connectivity drive patterns in freshwater macroinvertebrate diversity across the Arctic // Freshwater Biol. V. 67. P. 159.  
<https://doi.org/10.1111/fwb.13805>
- Oertli B., Biggs J., Cereghino R. et al. 2005. Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction // Aquatic Conserv. Mar. Freshwater Ecosyst. V. 15. P. 535.  
<https://doi.org/10.1002/aqc.752>
- Oertli B., Céréghino R., Biggs J. et al. 2010. Pond Conservation in Europe // Developments in Hydrobiology. V. 210. C 394. Berlin: Springer.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-007-9225-8>
- Rautio M., Dufresne F., Laurion I. et al. 2011. Shallow freshwater ecosystems of the circumpolar Arctic // Ecoscience. V. 18. № 3. P. 204.  
<https://doi.org/10.2980/18-3-3463>
- Shikhova T.G., Scopin E.A., Bolshakov R.G. 2021. Zooindication of water bodies within petroleum industrial territories of the Bolshezemelskaya tundra // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS. № 95. P. 83.  
<https://doi.org/10.47021/0320-3557-2021-83-92>
- Stoffels R.J., Clarke K.R., Closs G.P. 2005. Spatial scale and benthic community organization in the littoral zones of large oligotrophic lakes: potential for cross-scale interactions // Freshwater Biol. V. 50. P. 1131.
- Walker I.R., Mathewes R.W. 1989. Chironomid (Diptera) remains in surficial lake sediments from the Canadian-Cordillera: analysis of the fauna across an altitudinal gradient // J. Paleolimnology. V. 2. P. 61.
- Wetzel R.G. 2001. Limnology: lake and river ecosystems. 3 ed. Elsevier Science (US). San Diego, CA: Acad. Press.
- Williams P., Whitfield M., Biggs J. et al. 2004. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England // Biol. Cons. V. 115. P. 329.  
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00153-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00153-8)

## **Macrozoobenthos Communities in Small Tundra Lakes of the European North-East of Russia**

**O. A. Loskutova<sup>1</sup>, \* and M. A. Baturina<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia*

*\*e-mail: loskutova@ib.komisc.ru*

The benthic communities in some large tundra lake ecosystems of European Russia are well-studied but the information on zoobenthos in small shallow tundra lakes is still insufficient. The article presents the original information on taxonomic structure, species composition and quantitative development of macrozoobenthos communities in 26 small lakes of the Malozemelskaya Tundra and Bolshezemelskaya Tundra areas (July 2000–2014). Reasoning from the quantitative indicators of abundance, the study water bodies are similar to other small water bodies at these latitudes. The observed biomass variation in wide ranges among lakes is caused by different dominant taxa. The species composition of macrozoobenthos is diverse. Oligochaetes, mollusks, and chironomids are highly rich in species composition which generally corresponds to the trend identified for other water-bodies of the Arctic tundra area.

*Keywords:* shallow lakes, European North, tundra, bottom communities, fauna

УДК 574.587

## ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ГОРНЫХ ВОДОТОКОВ АЛТАЯ

© 2022 г. Л. В. Яныгина\*

*Институт водных и экологических проблем, Сибирское отделение Российской академии наук, Барнаул, Россия**\*e-mail: zoo@iwep.ru*

Поступила в редакцию 03.05.2022 г.

После доработки 16.06.2022 г.

Принята к публикации 27.06.2022 г.

Исследованы структурные характеристики донных сообществ разнотипных водотоков Алтайских гор. Значимый фактор пространственного распределения макробеспозвоночных на локальном уровне – тип донных отложений, на региональном – высота участка водотока над уровнем моря. Выявлено, что численность и биомасса донных сообществ снижались в высокогорной части бассейна Верхней Оби. Альфа-, бета- и гамма-компоненты видового разнообразия макробеспозвоночных имели разнонаправленные тенденции изменений в градиенте факторов, связанных с увеличением высоты над уровнем моря. Для более полного понимания закономерностей формирования донных сообществ горных водотоков рекомендовано совместно анализировать альфа- бета- и гамма- компоненты разнообразия.

*Ключевые слова:* зообентос, таксономический состав, обилие, биоразнообразие, высотный градиент, Верхняя Обь

**DOI:** 10.31857/S0320965222060225

### ВВЕДЕНИЕ

Речные экосистемы относятся к числу наиболее динамичных природных систем. Существенные изменения рек в пространстве и времени могут быть обусловлены как природными (в первую очередь климатическими), так и антропогенными факторами. Повсеместное увеличение антропогенной нагрузки на водотоки и их водосборные бассейны, гидроморфологические нарушения речных бассейнов угрожают целостности речных экосистем и ставят задачу разработки новых подходов к их оценке. Современные подходы к оценке экологического состояния рек основываются преимущественно на концепции референтных условий (RCA), согласно которой “здоровье” экосистемы определяется степенью отклонения ее характеристик от естественного ненарушенного состояния. Однако использование этих подходов невозможно без понимания закономерностей пространственных и временных изменений ненарушенных экосистем, динамика которых управляется преимущественно природными факторами. В этой связи, особое внимание в экологии рек уделяется исследованию пространственных закономерностей изменений биоразнообразия, что связано с их особой ролью в поддержании устойчивого функционирования экосистем. Характер выявленных взаимосвязей между биоразнообразием и

окружающей средой зависит от ряда факторов: географического региона, группы организмов, пространственного масштаба и длины градиента изменения окружающей среды. Соответственно, для понимания закономерностей изменения разнообразия необходимо исследование, проведенные в различных регионах с охватом широких градиентов экологических условий (Alahuhta et al., 2018).

Вслед за Уиттекером (Whittaker, 1960), разнообразие принято подразделять на альфа- (разнообразие внутри сообществ), бета- (разнообразие между сообществами) и гамма- (региональное разнообразие). Традиционно основное внимание в гидробиологических работах уделяется оценке альфа-разнообразия и его показателей – среднее число видов в пробе, индексы видового разнообразия (например, Шеннона) и выравненности. Альфа разнообразие показывает значимость локальных биотических и абиотических факторов, бета-разнообразие отражает реакцию видов на неоднородность окружающей среды (Shoemaker et al., 2020; Keke et al., 2021). В последние годы измерение бета-разнообразия получило особый интерес, что обусловлено возможностью с его помощью оценивать связь между альфа- и гамма-разнообразием, достигая лучшего понимания процессов, лежащих в основе пространственной изменчивости

состава сообщества (Heino, Grönroos, 2017; Hill et al., 2019; Rocha et al., 2019). Использование различных подходов к оценке бета-разнообразия позволяет не только определять взаимосвязь между местным (альфа-разнообразием) и региональным (гамма-) разнообразием, но и дает возможность оценивать степень дифференциации биологических сообществ, по сути, измеряя количество различных сообществ в регионе (Tuomisto, 2010). Высказано предположение, что бета-разнообразие может лучше, чем альфа-разнообразие, указывать на изменения в сообществах в ответ на антропогенную трансформацию экосистем, что позволяет рассматривать его в качестве перспективного показателя в системах экологического мониторинга водных объектов (Hillebrand et al., 2018). Однако, несмотря на определенные усилия, приложенные для понимания экологических и эволюционных процессов формирования разнообразия сообществ в водотоках, общие механизмы, лежащие в их основе, недоизучены. Неполными остаются и представления о роли в этих процессах широких пространственных и экологических градиентов.

Сообщества макробеспозвоночных — одни из наиболее удобных и показательных модельных объектов для выяснения закономерностей изменения биоразнообразия в речной системе, благодаря широкому распространению, приуроченности к обитанию на определенном участке, высокому разнообразию таксономических групп и широкому диапазону предпочитаемых факторов среды.

Цель работы — анализ тенденций изменения показателей альфа-, бета- и гамма-разнообразия сообществ макробеспозвоночных в горных водотоках бассейна Верхней Оби.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в период летне-осенней межени 2007–2010 г. в водотоках бассейна Верхней Оби, принадлежащих к бассейнам рек Бия, Катунь и Чарыш. Всего обследовано 52 участка рек, расположенных на высоте 150–2500 м над у.м. (рис. 1). Пробы отбирали в постоянных водотоках длиной от 5 до 635 км (15 водотоков длиной <30 км, 18 — 30–100 км и 19 рек длиной >100 км). В целом, для исследованного района характерно понижение температуры воды с увеличением высоты местности, у большинства рек температура воды увеличивается от истока к устью. Среднесуточная температура июля в нижнем течении малых высокогорных рек — 2–6°C, в средних и крупных реках ≤10°C (Ресурсы..., 1966). Со снижением средней высоты водосбора температура воды повышается и достигает в реках верхнего яруса среднегорий 10.0–15.0°C, в нижнем ярусе

среднегорья и в низкогорье — 16.0–20.0°C (Ресурсы..., 1966).

Макробеспозвоночных собирали стандартными гидробиологическими методами (Руководство..., 1992). На каменистых субстратах грунт (преимущественно валуны и гальку) отбирали гидробиологическим сачком (с последующим определением площади камней по их проекциям на плоскость), на мягких грунтах (песок) — дночерпателем Гр-91 с площадью захвата 0.007 м<sup>2</sup>. На каждом участке отобрано по три–пять проб зообентоса. Одновременно со сбором макробеспозвоночных в местах отбора проб измеряли температуру воды, прозрачность и глубину. Пробы промывали через капроновый газ с размером ячеек 350 мкм, выбирали животных и фиксировали их 70%-ным этиловым спиртом. Затем определяли таксономическую принадлежность животных, считали их и взвешивали на торсионных весах ВТ–500. Идентификацию особей проводили до низшего определяемого таксона (НОТ), условно названным “видом”. Исключением были малощетинковые черви и нематоды, которых более детально не определяли. Подробно методы отбора проб даны ранее (Яныгина, 2014).

Для оценки бета-разнообразия рассчитывали попарные индексы сходства Жаккара и индекс бета-разнообразия Уиттекера (Jaccard, 1912; Whittaker, 1960). Индекс Уиттекера вычисляли для каждой высотной зоны как отношение общего числа видов, обнаруженных в этой зоне, к среднему числу видов. Из-за разноразмерности использованных выборок индекс нормировали по числу проб (путем деления на  $n-1$  в соответствии с рекомендациями (Harrison et al., 1992).

Статистический анализ данных проводили с использованием программы “PAST”. Все показатели представляли в виде средних значений со стандартными ошибками. При формировании выборок для анализа высотных градиентов использовали только результаты обработки проб, отобранных на каменистых субстратах. Все обследованные участки рек были разбиты на три группы: низкогорные (20 водотоков на высоте <400 м над уровнем моря), среднегорные (23 водотока на высоте 400 м — 1500 м над у.м.) и высокогорные (9 водотоков на высоте >1500 м над у.м.). Для проверки статистической значимости межгрупповых различий структуры сообществ макробеспозвоночных рек различных высотных зон применяли дискриминантный анализ. В качестве переменных-дискрипторов использовали данные по относительной численности отдельных видов макробеспозвоночных в водотоках. Результаты анализа представлены в виде диаграммы рассеяния канонических значений в пространстве двух главных канонических осей. При сравнении трех выборок

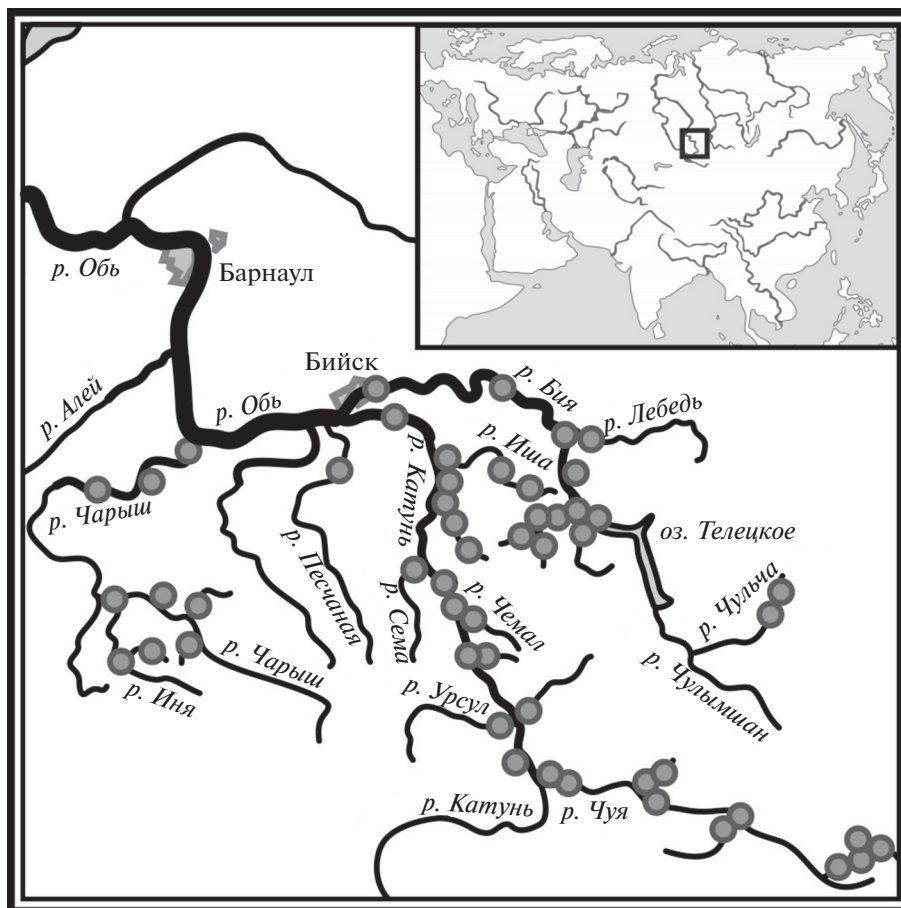


Рис. 1. Карта-схема района исследования. ● — места отбора проб).

(различных показателей между низко-, средне- и высокогорными водотоками) использовали непараметрический метод Краскела–Уоллиса (Kruskal, Wallis, 1952), при попарных сравнениях – Манна–Уитни (Mann–Whitney, 1947). Нулевую гипотезу об отсутствии различий между выборками отвергали при  $p > 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

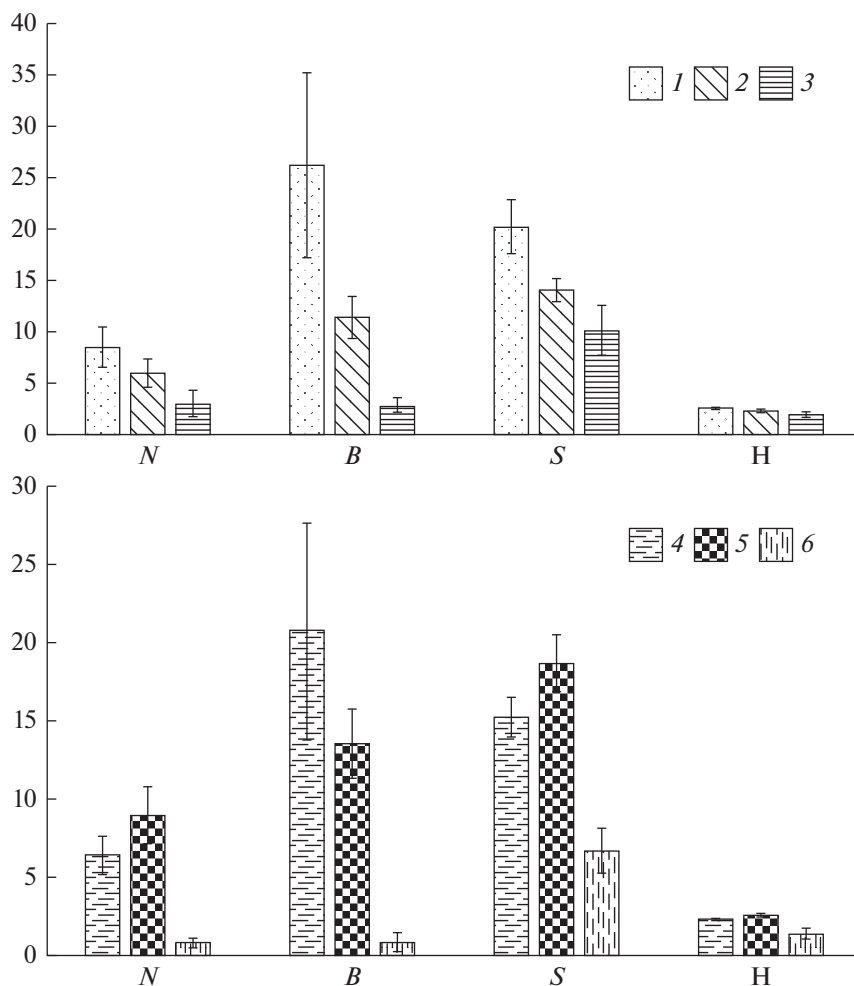
За период исследований в водотоках бассейна Верхней Оби собрано 13 538 экз. макробеспозвоночных, принадлежащих к 191 виду. Наибольшее число видов относилось к двукрылым насекомым (77 видов, из которых 58 – хирономиды), поденкам (36 видов), ручейникам (36 видов) и веснянкам (21 вид). Наибольшей частотой встречаемости характеризовались *Hydropsyche nevae* (Kolenati) (33.9% проб), *Glossosoma altaicum* (Martynov) (35.7%), *Pagastia orientalis* Chernovskij (33.9%) и *Antocha vitripennis* (Meigen) (32.1%).

Значимый фактор пространственного распределения макробеспозвоночных исследованных водотоков – характер донных отложений. Чис-

ленность (критерий Краскела–Уоллиса,  $H = 7.24$ ,  $p = 0.027$ ) и биомасса ( $H = 9.59$ ,  $p = 0.08$ ) донных сообществ снижалась с уменьшением размера частиц субстрата. Максимальные значения численности и биомассы макробеспозвоночных отмечены на валунно-галечниковых субстратах, минимальные – на песчаных (рис. 2а).

Обилие зообентоса в реках разного размера существенно не различалось. Более значимым фактором пространственной неоднородности распределения зообентоса было высотное положение водотока. При этом численность и биомасса зообентоса в низко- и среднегорных водотоках существенно варьировали и значимо не различались (Манни–Уитни тест,  $U = 179$ ,  $p = 0.32$  для численности и  $U = 217$ ,  $p = 0.98$  для биомассы). В высокогорных водотоках отмечены более бедные донные сообщества (рис. 2б).

Высотное положение водотока оказывало влияние не только на обилие зообентоса, но и на его таксономическую структуру. Дискриминантный анализ структуры сообществ по относительной численности видов показал, что реки, расположенные в разных высотных зонах, формируют хо-



**Рис. 2.** Сравнительная характеристика донных сообществ горных водотоков Алтая на разных грунтах (а) и расположенных в разных высотных зонах (б). 1 – валунно-галечный, 2 – галечный, 3 – песчаный; 4 – низкогорные, 5 – среднегорные, 6 – высокогорные. N – численность, тыс. экз./м<sup>2</sup>; B – биомасса, г/м<sup>2</sup>; S – среднее число видов в пробе; H – индекс видового разнообразия Шеннона, бит/экз.

рошо различающиеся группы (рис. 3). Наибольший вклад в дискриминацию вносили различия в относительной численности *Eukiefferiella* gr. *devonica*, *Antocha vitripennis*, *Rhyacophila* gr. *sibirica*, *Tvetenia* gr. *discoloripes*, *Glossosoma altaicum*.

Общее видовое богатство макробеспозвоночных в каждой высотной зоне (гамма-разнообразие) увеличивалось от низкогорной зоны к среднегорной и затем снова снижалось до минимальных значений в высокогорной зоне: в низкогорных реках выявлено 116 видов макробеспозвоночных, в среднегорных – 141 вид, в высокогорной – 71 вид.

**Альфа-разнообразие бентосных сообществ.** Видовое богатство макробеспозвоночных существенно варьировало в исследованных реках. Максимальное видовое богатство отмечено в среднегорных реках Чемал (в среднем  $22 \pm 2.7$  видов в пробе) и Бирюля ( $24 \pm 6.0$ ), минимальное – в истоках и малых притоках высокогорных рек

Чульча и Чаганузун (по 2–3 вида в пробе). Как и в случае обилия, ведущими факторами пространственной вариабельности видового богатства макробеспозвоночных были тип донных отложений и высота водотока над у.м. Среднее число видов в пробе снижалось при уменьшении размера субстрата и достигало минимальных значений на песках (рис. 2а). Видовое богатство зообентоса между низко- и среднегорными водотоками почти не различалось, но существенно снижалось в высокогорных реках ( $U = 20$ ,  $p = 0.0002$  по сравнению с низкогорными и  $U = 18.5$ ,  $p = 0.0004$  по сравнению со среднегорными). Распространенный показатель альфа-разнообразия – индекс Шеннона – существенно не различался в зависимости от типа грунта, размера реки и высотной зоны.

**Бета-разнообразие бентосных сообществ.** Расчеты попарных мер сходства (индекс Жаккара) на основе данных по наличию видов показали суще-

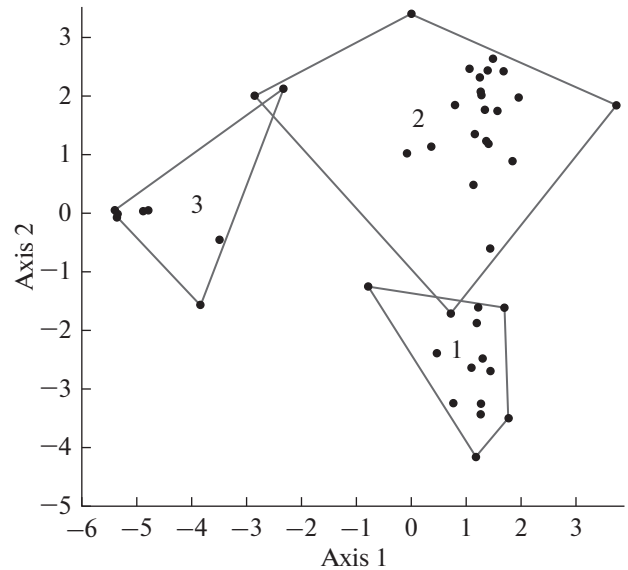


ственные различия таксономического состава донных сообществ в отдельных реках. Значения индексов Жаккара, как правило, не превышали 0.5 (в среднем 0.10). В отличие от общего видового богатства макробеспозвоночных в каждой высотной зоне (гамма-разнообразия) значения индекса бета-разнообразия Уиттекера в низкогорных и среднегорных водотоках почти не различались (0.62 и 0.55 соответственно) и были значительно ниже показателей высокогорья (1.03).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ таксономического разнообразия сообществ макробеспозвоночных горных водотоков Алтая показал, что один из наиболее значимых факторов распределения макробеспозвоночных – высотная зона, в которой расположен водоток. При этом различные компоненты биоразнообразия (альфа-, бета- и гамма-) по-разному изменяются в градиенте факторов, связанных с изменением высоты. Изменение общего видового богатства (гамма-разнообразия) с увеличением высоты имеет вид “горбообразной” кривой, увеличиваясь от низкогорной зоны к среднегорной и затем снижаясь в высокогорной. Такой характер изменения общего видового богатства с высотой характерен не только для водных (например, *Nepitiques-Oliveira*, *Nessimian*, 2010), но и наземных сообществ. Увеличение общего видового богатства с высотой отмечено в Альпах для сосудистых растений, бабочек, жуков, пауков и дождевых червей (*Fontana et al.*, 2020), травянистой растительности в Непале (*Bhatta et al.*, 2018), на Кавказе (*Егоров*, 2015) и в Китае (*Wang et al.*, 2003). Показано, что включение в анализ более широких (близких к полным) диапазонов высоты обычно приводит к горбообразным кривым изменения общего видового богатства с высотой, однако при сокращении диапазона чаще отмечают тенденцию к монотонному увеличению или уменьшению разнообразия с высотой, что связано с рассмотрением только части кривой (*Nogués-Bravo et al.*, 2008). Поскольку донные сообщества рек Алтая обследовали в широком диапазоне высоты над у.м. (150–2500 м н.у.м.), это позволило выявить близкие к полным градиентам изменения видового разнообразия с высотой.

Альфа-разнообразие донных сообществ (оцениваемое по среднему числу видов в пробе) статистически значимо не различалось между низкогорными и среднегорными водотоками Алтая и уменьшалось в высокогорных реках. Снижение среднего числа видов макробеспозвоночных в высокогорных реках Алтая, по-видимому, отражает общебиологическую тенденцию снижения видового богатства с увеличением суровости условий обитания. Такая тенденция характерна не только для высокогорных, но и для северных



**Рис. 3.** Дискриминантный анализ таксономической структуры донных сообществ водотоков Алтая, расположенных в разных высотных зонах. 1 – низкогорные (<400 м над у.м.), 2 – среднегорные (400–1500 м), 3 – высокогорные (>1500 м).

территорий и, по-видимому, связана с тем, что лишь немногие виды обладают способностью выживать в столь суровых условиях (*Blaen et al.*, 2013). В целом, широтные и высотные градиенты обычно рассматривают как аналогичные с точки зрения изменения экологических условий и связанных с ними тенденций изменений сообществ (*Bozinovic et al.*, 2011; *Dos Santos et al.*, 2018). Соответственно, исследования динамики биоразнообразия вдоль высотных градиентов имеют особое значение для познания общебиологических тенденций изменения биоразнообразия (*Dos Santos et al.*, 2018). В качестве основного абиотического фактора, определяющего уменьшение видового богатства макробеспозвоночных в высокогорных и северных территориях, обычно рассматривают снижение температуры (*Blaen et al.*, 2014; *Madsen et al.*, 2015; *Чертопруд и др.*, 2020; *Brittain et al.*, 2020; *Chertoprud et al.*, 2020). Высотный градиент альфа-разнообразия отмечен при исследованиях макробеспозвоночных горных водотоков Европы, Северной и Южной Америки (*Jacobsen*, 2003; *De Mendoza, Catalan*, 2010; *Rendoll Cárcamo et al.*, 2019; *García-Ríos et al.*, 2020). Еще один фактор, определяющий локальное таксономическое разнообразие, – характер донных отложений. Увеличение сложности биотопа с увеличением размера частиц субстрата, как правило, приводит к увеличению разнообразия сообществ, что также отмечено в нашем исследовании.

Бета-разнообразие, дифференцирующее сообщества макробеспозвоночных Алтая, напротив,

увеличивалось в высокогорной зоне. Его расчеты – один из способов анализа степени гетерогенности биотопов на данной территории, они позволяют оценивать скорость изменения таксономического состава сообществ вдоль пространственных и экологических градиентов (Миркин и др., 1989). Индекс бета-разнообразия Уиттекера отражает “скорость оборота” сообществ и показывает количество различных сообществ в анализируемом регионе. Известно, что индекс Уиттекера растет с увеличением экологических и пространственных расстояний (Rocha et al., 2019). Зависимость бета-разнообразия от экологических расстояний подтверждает роль фильтрации окружающей среды в формировании сообществ и позволяет рассматривать индексы бета-разнообразия в качестве перспективных для оценки экологического состояния водотоков и степени антропогенной трансформации рек (Rocha et al., 2019).

Существенное увеличение индекса Уиттекера в высокогорной зоне по сравнению с нижерасположенными может быть связано с более резкой сменой условий обитания макробеспозвоночных в отдельных водотоках высокогорий Алтая даже при незначительных пространственных расстояниях между ними. Кроме того, высокие хребты в высокогорной зоне могут препятствовать расселению амфибиотических насекомых, на которых приходится основная часть видового разнообразия донных сообществ этих водотоков, тем самым способствуя увеличению дифференциации сообществ.

**Выводы.** Выявлено, что высота оказывает существенное влияние на таксономическое разнообразие макробеспозвоночных Алтая. При этом, альфа-, бета- и гамма-компоненты биоразнообразия по-разному изменялись в градиенте факторов, связанных с изменением высоты над у.м. Локальное и региональное разнообразие (альфа- и гамма-компоненты биоразнообразия) донных сообществ снижались в высокогорных водотоках, отражая усиление суровости климата и, соответственно, степени неблагоприятности условий обитаний для большинства таксонов. Бета-разнообразие, напротив, увеличивалось в высокогорной зоне, показывая увеличение гетерогенности среды обитания. Для более полного понимания закономерностей формирования биоразнообразия сообществ необходимо совместное рассмотрение альфа- бета- и гамма- компонентов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность А.В. Котовщико-ву и М.И. Ковешникову (Институт водных и экологических проблем СО РАН) за помощь в отборе проб.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена за счет гранта Российского научного фонда (проект № 22-24-00757).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Егоров А.В.* 2015. Структура видового разнообразия растительных сообществ Тебердинского заповедника: Дис... канд. биол. наук. Москва. Мос. гос. ун-т им. М.В. Ломоносова.
- Миркин Б.М.* 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. Москва: Наука.
- Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. 1966. Т. 15. Алтай и Западная Сибирь. Вып. 1. Горный Алтай и Верхний Иртыш. Ленинград: Гидрометеиздат.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. СПб: Гидрометеиздат.
- Чертопруд М.В., Палатов Д.М., Чертопруд Е.С.* 2020. Реофильные сообщества макрозообентоса Западного Тянь-Шаня // Биология внутр. вод. № 3. С. 276. <https://doi.org/10.31857/S0320965220020035>
- Яныгина Л.В.* 2014. Зообентос бассейна Верхней и Средней Оби: воздействие природных и антропогенных факторов: Дис... докт. биол. наук. Барнаул. Институт водных и экологических проблем СО РАН
- Alahuhta J., Eros T., Kärnä O. et al.* 2018. Understanding environmental change through the lens of trait-based, functional and phylogenetic biodiversity in freshwater ecosystems // Environ. Rev. V. 27. № 2. P. 263. <https://doi.org/10.1139/er-2018-0071>
- Bhatta K.P., Grytnes J.A., Vetaas O.R.* 2018. Scale sensitivity of the relationship between alpha and gamma diversity along an alpine elevation gradient in central Nepal // J. Biogeogr. V. 45. № 4. P. 804. <https://doi.org/10.1111/jbi.13188>
- Blaen P.J., Brown L.E., Hannah D.M., Milner A.M.* 2014. Environmental drivers of macroinvertebrate communities in high Arctic rivers (Svalbard) // Freshwater Biol. V. 59. P. 378. <https://doi.org/10.1111/fwb.12271>
- Bozinovic F., Calosi P., Spicer J.I.* 2011. Physiological correlates of geographic range in animals // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 42. P. 155. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145055>.
- Brittain J.E., Heino J., Friberg N. et al.* 2020. Ecological correlates of riverine diatom and macroinvertebrate alpha and beta diversity across Arctic Fennoscandia // Freshwater Biol. P. 1. <https://doi.org/10.1111/fwb.13616>
- De Mendoza G., Catalan J.* 2010. Lake macroinvertebrates and the altitudinal environmental gradient in the Pyrenees // Hydrobiologia. V. 648. P. 51. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0261-4>
- Dos Santos D.A., Molineri C., Nieto C. et al.* 2018. Cold/warm stenothermic freshwater macroinvertebrates along altitudinal and latitudinal gradients in Western South America: a modern approach to an old hypothesis with updated data // J. Biogeogr. V. 45. № 7. P. 1. <https://doi.org/10.1111/jbi.13234>
- Fontana V., Guariento E., Hilpold A. et al.* 2020. Species richness and beta diversity patterns of multiple taxa along an elevational gradient in pastured grasslands in

- the European Alps // *Sci. Rep.* V. 10. № 12516. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69569-9>
- García-Ríos R., Peláez O., Moi D.* 2020. Effects of an altitudinal gradient on benthic macroinvertebrate assemblages in two hydrological periods in a Neotropical Andean river // *Ecologia Austral.* V. 30. № 1. P. 33. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.1.0.995>
- Harrison S., Ross S.J., Lawton J.H.* 1992. Beta Diversity on Geographic Gradients in Britain // *J. Anim. Ecol.* 61. № 1. P. 151. <https://doi.org/10.2307/5518>
- Heino J., Grönroos M.* 2017. Exploring species and site contributions to beta diversity in stream insect assemblages // *Oecologia.* V. 183. P. 151. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3754-7>
- Henriques-Oliveira A.L., Nessimian, J.L.* 2010. Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in Southeastern Brazil // *Biota Neotrop.* V. 10. № 3. P. 115. <https://doi.org/10.1590/s1676-06032010000300012>
- Hill M.J., Heino J., White J.C. et al.* 2019. Environmental factors are primary determinants of different facets of pond macroinvertebrate alpha and beta diversity in a human-modified landscape // *Biol. Conserv.* V. 237. P. 348. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.015>
- Hillebrand H., Blasius B., Borer E.T. et al.* 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring // *J. Appl. Ecol.* V. 55. № 1. P. 169. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>
- Jaccard P.* 1912. The Distribution of the Flora in the Alpine Zone // *New Phytol.* V. 11. P. 37. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1912.tb05611.x>
- Jacobsen D.* 2003. Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes // *Arch. Hydrobiol.* V. 158. № 2. P. 145. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0158-0145>
- Keke U.N., Arimoro F.O., Ayanwale A.V. et al.* 2021. Weak relationships among macroinvertebrates beta diversity ( $\beta$ ), river status, and environmental correlates in a tropical biodiversity hotspot // *Ecol. Indic.* V. 129. № 107868. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107868>
- Kruskal W.H., Wallis W.A.* 1952. Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis // *J. Am. Stat. Assoc.* V. 47. № 260. P. 583. <https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>
- Madsen P.B., Morabowen A., Andino P. et al.* 2015. Altitudinal distribution limits of aquatic macroinvertebrates: an experimental test in a tropical alpine stream // *Ecol. Entomol.* V. 40. № 5. P. 629. <https://doi.org/10.1111/een.12232>
- Mann H.B., Whitney D.R.* 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other // *Ann. Math. Stat.* № 18. P. 50.
- Nogués-Bravo D., Araújo M.B., Romdal T., Rahbek C.* 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients // *Nature.* V. 453. P. 216. <https://doi.org/10.1038/nature06812>
- Rendoll Cárcamo J., Contador T., Gañan M. et al.* 2019. Altitudinal gradients in Magellanic sub-Antarctic lagoons: the effect of elevation on freshwater macroinvertebrate diversity and distribution // *PeerJ.* <https://doi.org/10.7717/peerj.7128>
- Rocha M.P., Bini L.M., Grönroos M. et al.* 2019. Correlates of different facets and components of beta diversity in stream organism // *Oecologia.* V. 191. P. 919. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04535-5>
- Shoemaker L.G., Sullivan L.L., Donohue I. et al.* 2020. Integrating the underlying structure of stochasticity into community ecology // *Ecology.* V. 101. № 2. e02922. <https://doi.org/10.1002/ecy.v101.210.1002/ecy.2922>
- Tuomisto H.* 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity // *Ecography.* V. 33. № 1. P. 2. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x>
- Wang G., Zhou G., Yang L., Li Z.* 2003. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China // *Plant Ecol.* V. 165. № 2. P. 169. <https://doi.org/10.1023/a:1022236115186>
- Whittaker R.H.* 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // *Ecol. Monogr.* V. 30. № 3. P. 279. <https://doi.org/10.2307/1943563>

## Spatial Aspects of Macroinvertebrates Distribution in Altai Mountain Streams

L. V. Yanygina\*

*Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch, Russian Academy Science, Barnaul, Russia*

\*e-mail: z00@iwep.ru

The structural characteristics of bottom communities of different streams in the Altai Mountains are investigated. It is noted that a significant factor in the spatial distribution of macroinvertebrates at the local level is the type of bottom sediments, at the regional level – the height of the watercourse section above sea level. The values of the abundance and biomass of bottom communities decreased in the high-altitude part of the Upper Ob basin. It is shown that the alpha, beta and gamma components of the species diversity of macroinvertebrates had multidirectional trends of changes in the gradient of factors associated with an increase in altitude above sea level. For a more complete understanding of the patterns of bottom communities formation in mountain watercourses, it is recommended to jointly analyze the alpha-beta and gamma components of diversity.

**Keywords:** zoobenthos, taxonomic composition, abundance, biodiversity, altitude gradient, Upper Ob

УДК 574.587

## СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЗООБЕНТОСА В оз. ЮЖНЫЙ ВОЛОС (БЕЛАРУСЬ)

© 2022 г. И. И. Лапука\*

Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь

\*e-mail: [ilya.lapuka@yandex.ru](mailto:ilya.lapuka@yandex.ru)

Поступила в редакцию 31.05.2022 г.

После доработки 06.06.2022 г.

Принята к публикации 25.06.2022 г.

Изучена пространственная структура зообентоса в оз. Южный Волос в разные сезоны года. Установлены особенности сезонного распределения общей численности и биомассы макрозообентоса, его основных таксономических групп и отдельных видов и влияние на них ключевых экологических факторов (кислорода и температуры). Зарегистрировано два пика количественных показателей зообентоса: первый – в границах подводной растительности, где максимальные значения в общем зообентосе определяла дрейссена, а в “мягком” бентосе, в зависимости от сезона года, – разные виды хирономид и водяные ослики; второй обусловлен развитием реликтового рачка монопарея род-ственная.

*Ключевые слова:* зообентос, пространственная структура, сезонные изменения, численность, биомасса

**DOI:** 10.31857/S0320965222060110

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение пространственной неоднородности макрозообентоса, ее масштабы, характерные особенности, способы формирования и методы анализа – важнейшая, но до сих пор еще недостаточно разработанная область экологии (Смуров, Полищук, 1983; Greig-Smith, 1983; Гиляров, 1990). В то же время исследования в установлении пространственной структуры макрозообентоса относятся к актуальным, поскольку макрозообентос зарекомендовал себя как эффективная группа индикаторов в мониторинге качества воды и экологической целостности экосистемы (Covich et al., 1999; Vanni, 2002; Saxena, 2014) – они чувствительны к изменениям среды обитания, проявляют слабую миграцию и способны отражать долгосрочные изменения в экосистемах (Chen et al., 2009; Zhang et al., 2011, 2015; Ekingen, Kazanci, 2021).

Цель работы – выявить особенности пространственного распределения зообентоса в оз. Южный Волос в разные сезоны года и оценить влияние основных факторов среды (температуры и кислорода).

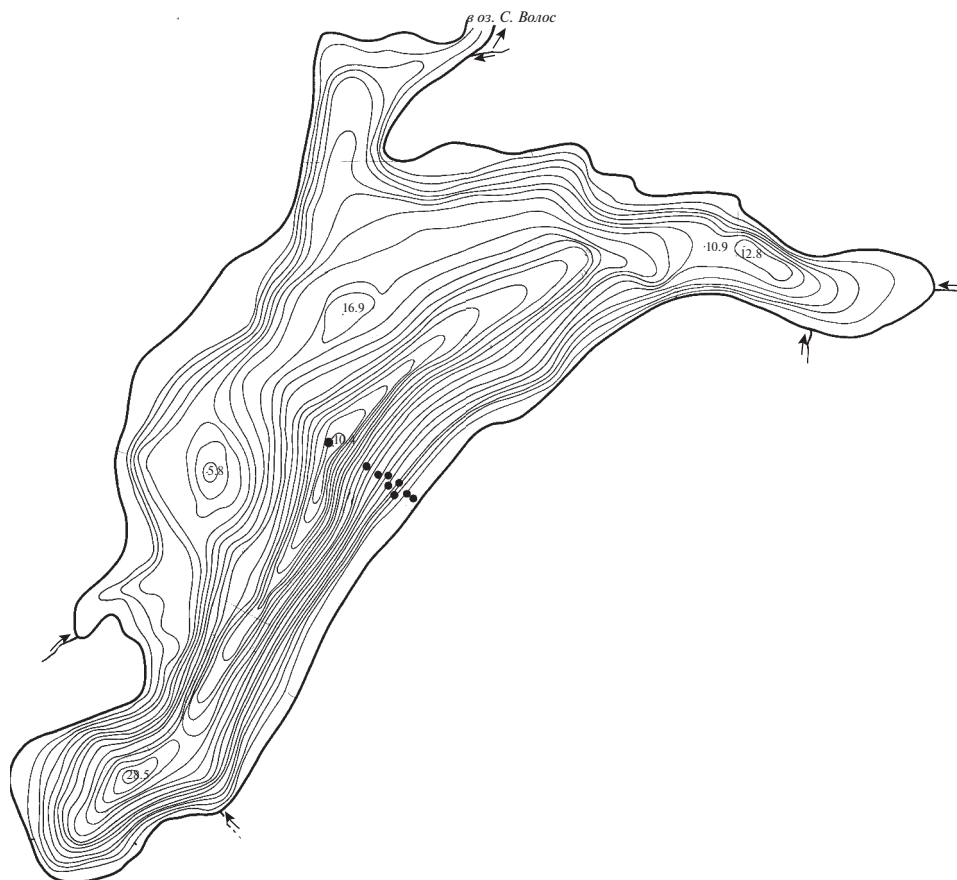
### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили пробы зообентоса, отобранные один раз в ноябре, де-

кабре, марте и июле 2019–2021 г. в оз. Южный Волос на станциях разной глубины (1, 6, 8, 10, 12, 15, 20, 40 м) (рис. 1). Пробы отбирали дночерпателем системы Боруцкого с площадью захвата 0.0225 м<sup>2</sup> (не менее трех дночерпателей на станции). Одновременно, на каждом метре глубины, измеряли температуру и концентрацию кислорода термомоксиметром Hanna HI 9143. Прозрачность определяли по диску Секки.

Учет и измерение животных проводили под бинокулярным микроскопом МБС-10 при увеличении  $\times 56$ . Детали морфологии уточняли с помощью микроскопа Jenaval при увеличении до  $\times 250$ . Для определения животных использовали работы (Черновский, 1949; Винберг и др., 1977; Wallace et al., 1990; Edington, Hildrew, 1995; Андреева и др., 1999; Timm, 2015; Цалолихин и др., 2016).

Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали: численность ( $N$ ), биомассу ( $B$ ), частоту встречаемости ( $P$ ), количество видов ( $S$ ) и индексы видового разнообразия Шеннона–Уивера, индекс Симпсона, рассчитанные по численности с помощью программы BioDiversity Pro. Дисперсионный анализ (ANOVA) использовали для определения достоверности влияния основных экологических факторов (кислорода и температуры) и изменений сезонов года на абсолютные величины изученных показателей, а



**Рис. 1.** Карта-схема отбора проб зообентоса в оз. Южный Волос. Стрелками обозначено движение воды, впадающие ручьи, протоки и т.д.

также тест Колмогорова—Смирнова для оценки нормальности распределения данных.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Южный Волос имеет высокую (7.5–10 м) прозрачность воды. Летом температура колебалась от 5.1°C у дна, до 21.4°C у поверхности. Эпилимнион занимал верхний 5-метровый слой, металимнион заканчивался на глубине 16 м. В зимний и весенний периоды года была отмечены температуры 2.6–3.6 и 2.6–2.8°C соответственно. Осенью (в ноябре) толща воды была разделена на две почти равные части: от поверхности до глубины 17 м температура была 7.7°C, с глубины 19 м и до дна – 5.9–5.3°C (рис. 2а), что указывает на еще не заверченный процесс осеннего перемешивания.

Содержание кислорода в июле изменялось от 7.7 мг/л у поверхности до 1.9 мг/л у дна (рис. 2б). В зоне металимниона шло увеличение концентрации кислорода до 12.4 мг/л. Зону оксиклина наблюдали до глубины 21 м, далее шло постепен-

ное снижение концентрации кислорода до дна. В ноябре толща воды была разделена на две части: до глубины 17 м содержание кислорода колебалось от 9.2 до 9.8 мг/л, ниже глубины 18 м кислород отсутствовал. По-видимому, это связано с затянувшейся осенью и неполным перемешиванием толщи воды. В декабре наблюдали полное насыщение воды кислородом (14.5 мг/л).

В марте в зоне эпилимниона содержание кислорода постепенно уменьшалось от поверхности (12.4 мг/л) до глубины 5 м (10.5 мг/л). По всей зоне металимниона шло постепенное увеличение содержания растворенного кислорода до 11.3 мг/л. На глубине 16–19 м концентрация растворенного кислорода резко снижалась, и наступала гомооксигения в гиполимнионе с достаточно высоким содержанием кислорода (9.2 мг/л).

За время наблюдений в оз. Южный Волос выявлено 72 таксона видового и надвидового рангов донных макробеспозвоночных (представителей олигохет, мокрецов и слепней не определяли). По видовому богатству лидировали личинки хироно-

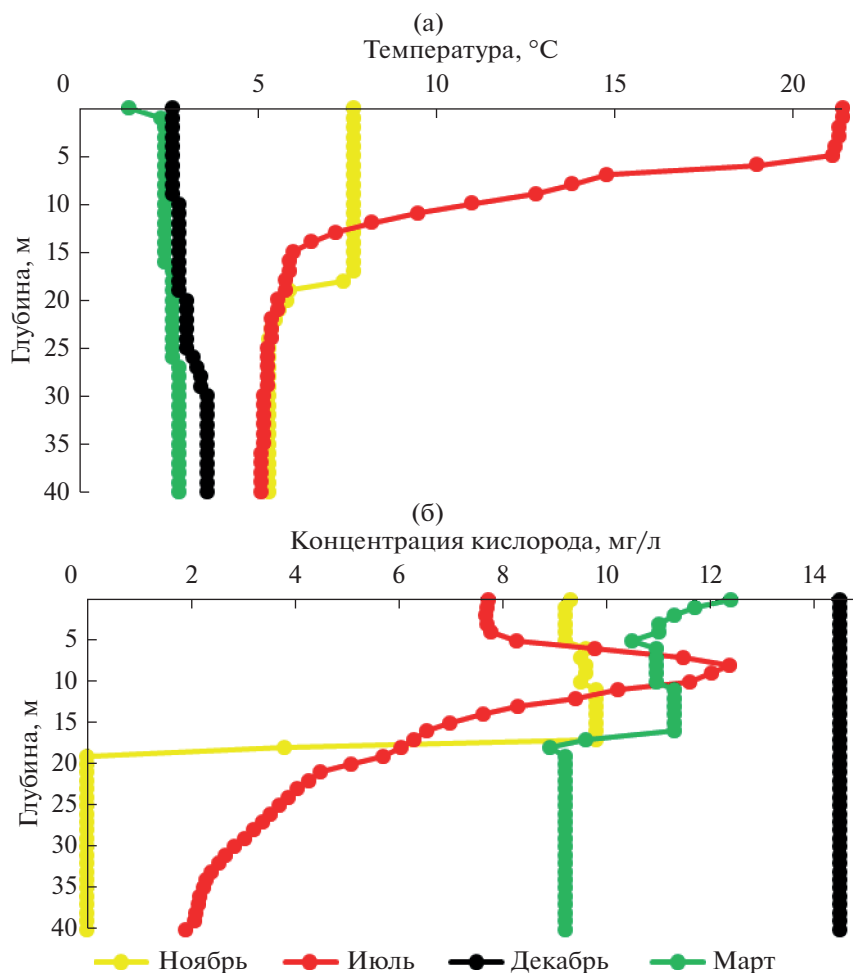


Рис. 2. Распределение температуры (а) и кислорода (б) по глубине (м) в оз. Южный Волос.

мид (32 таксона) и моллюски (9). Остальные таксономические группы встречались в относительно небольших количествах видов.

Наибольшее количество таксонов зарегистрировано в ноябре (56), наименьшее – в июле (25). Самое высокое таксономическое обилие (45) отмечено ст. 6 м, отличавшейся обильным развитием подводной растительности.

Расчет индекса Шеннона–Уивера, характеризующий разнообразие и выравненность в структуре сообщества, и индекс Симпсона, оценивающий степень выраженности доминирования определенных видов в структуре сообщества (Пузнецките, Марушкина, 2005; Шитиков и др., 2011), показал, что и в среднем за год, и по сезонам идет уменьшение доминирования определенных видов и увеличение выравненности от литорали до глубин подводной растительности (6–8 м), где зафиксировано во все сезоны года максимальное

количество таксонов, при продвижении к максимальным глубинам увеличивается доминирование и уменьшается выравненность таксономического разнообразия (рис. 3а). Пространственно-временное распределение разнообразия зообентоса во все сезоны повторяло среднегодовую динамику распределения (рис. 3б).

Во все сезоны отмечены наибольшая выравненность разнообразия по численности в зоне подводной растительности и увеличение доминирования по численности некоторых таксонов с увеличением глубины. Выравненность нарушалась доминированием с 10 до 20 м, по численности преобладала *Monoporeia affinis* Lindström, 1885, на максимальных глубинах – *Oligochaeta* gen. spp. и представители сем. Chironomidae. Установлено достоверное влияние сезонов года на индекс Шеннона ( $F = 3.01, p = 0.05$ ).



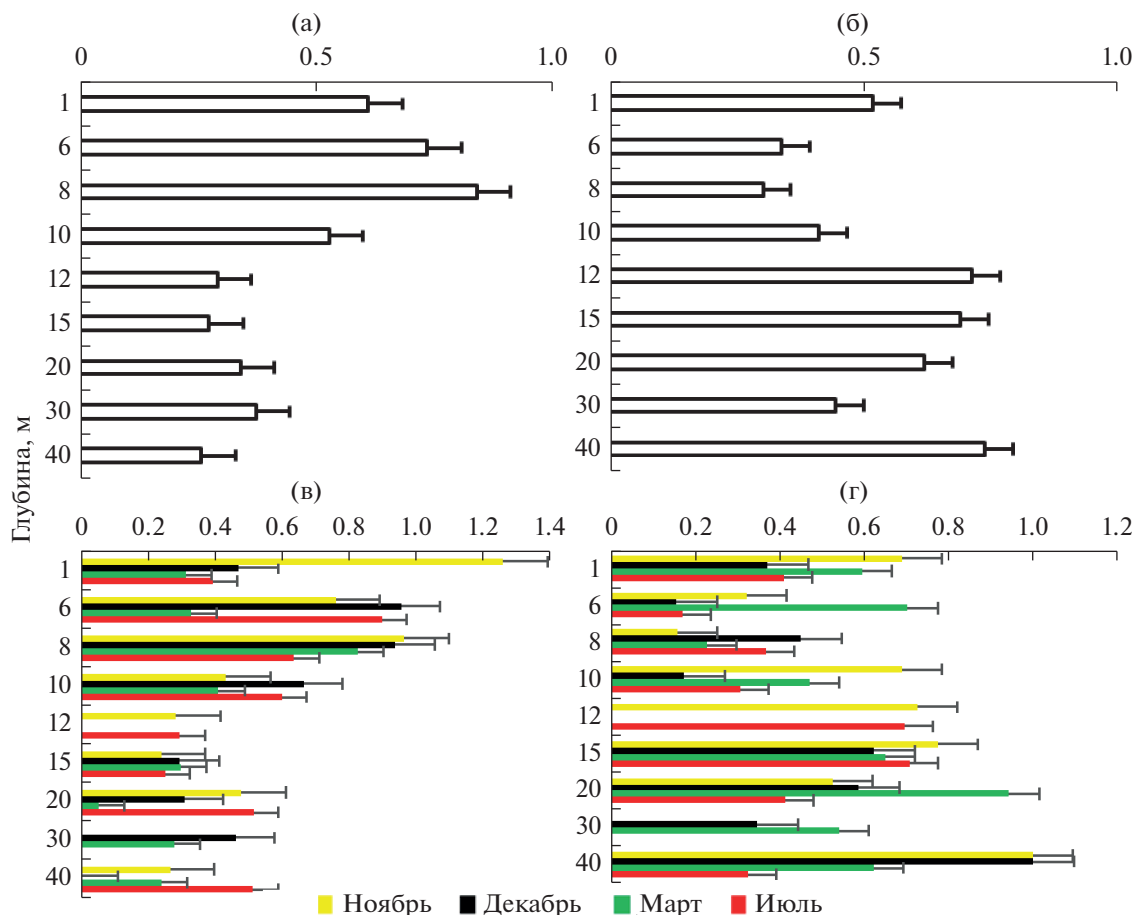


Рис. 3. Пространственное (а, б) и пространственно-временные (в, г) изменения разнообразия зообентоса в оз. Южный Волос: а, в – индекс Шеннона, б, г – индекс Симпсона.

В пространственном распределении численности зообентоса в оз. Южный Волос наблюдали ее волнообразное изменение с увеличением на двух горизонтах – 6–8 и 12–15 м. Причем, эти два пика численности были характерны и для общего зообентоса, и для “мягкого” зообентоса (рис. 4).

Высокая численность зообентоса на глубине 6 м обусловлена развитием дрейссены на подводной растительности, как единственного субстрата для прикрепления в озере. Максимальная численность “мягкого” бентоса зависела от развития некоторых видов хирономид (*Chironomus* f.l. *plumosus* (Meigen, 1830), *Endochironomus impar* (Walker, 1856), *Dicrotendipes nervosus* (Staeger, 1839), *Polypedilum nubeculosum* (Meigen, 1804), *Tanytarsus* gr. *gregarius* (Kieffer, 1909), *Procladius* sp.) и обильного развития *Asellus aquaticus* (L., 1758). Последующее увеличение численности на глубинах 12–15 м было вызвано развитием *Monoporeia affinis*. В пространственно-временном распределении численности зообентоса наблюдали те же тенденции, что и в

распределении общей средней численности зообентоса (рис. 5). Во все сезоны было два пика численности зообентоса, до 6–8 м она возрастала до максимальных значений. Максимальная численность в зоне подводной растительности (6–8 м) зависела от доминирования различных таксонов: в ноябре – от *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (8459 экз./м<sup>2</sup>), *Asellus aquaticus* (2178 экз./м<sup>2</sup>), *Polypedilum nubeculosum* (356 экз./м<sup>2</sup>), в декабре – *Dreissena polymorpha* (47 экз./м<sup>2</sup>), *Asellus aquaticus* (22 экз./м<sup>2</sup>), в марте – *Dreissena polymorpha* (12415 экз./м<sup>2</sup>), *Endochironomus impar* (341 экз./м<sup>2</sup>), в июле – *Dreissena polymorpha* (207 экз./м<sup>2</sup>), *Tanytarsus* gr. *gregarius* (104 экз./м<sup>2</sup>). Далее шло постепенное снижение численности и дальнейший ее подъем на глубине 12–15 м за счет увеличения численности *Monoporeia affinis*, которая колебалась от 5 (в декабре) до 2133 экз./м<sup>2</sup> (в ноябре).

Установлено статистически значимое влияние на пространственно-временное распределение



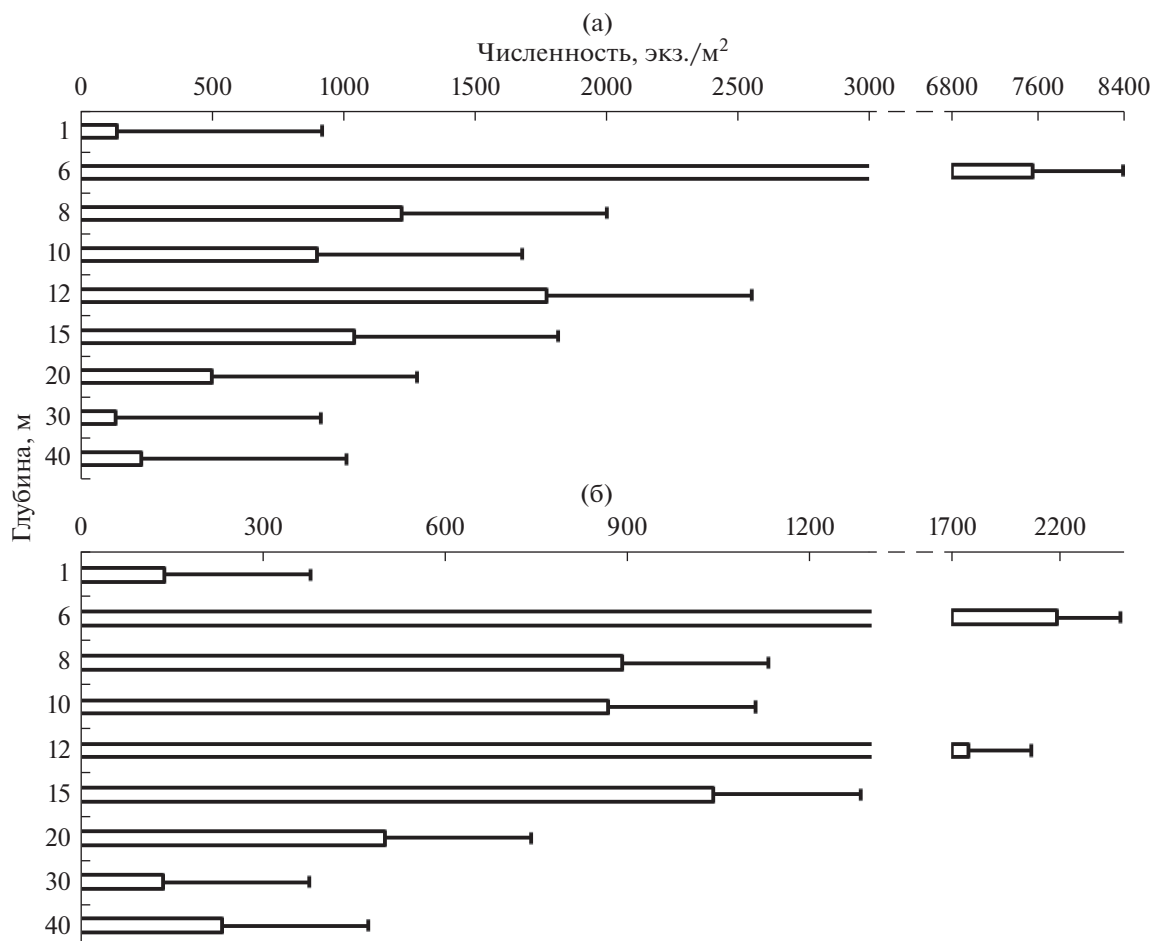


Рис. 4. Пространственное распределение численности (экз./м<sup>2</sup>) зообентоса в оз. Южный Волос: а – общий зообентос, б – “мягкий” зообентос.

численности зообентоса температуры воды – на класс Diptera ( $F = 8.1$ ;  $p = 0.05$ ) и класс Malacostraca ( $F = 3.01$ ;  $p = 0.05$ ) и влияние концентрации растворенного кислорода на те же классы: ( $F = 15.3$ ;  $p = 0.05$ ) и ( $F = 15.05$ ;  $p = 0.05$ ), соответственно.

Пространственное распределение биомассы имело небольшие отличия от такового численности зообентоса (рис. 6). Максимум общей биомассы зарегистрирован на глубине 6 м из-за преобладания на этой глубине дрейссены, а в “мягком зообентосе” – *Asellus aquaticus*, кроме июля, когда доминировали представители *Oligochaeta* gen. spp. Ниже глубины 6 м шло постепенное снижение биомассы с минимумом на максимальных глубинах.

Пространственно-временное распределение биомассы во все сезоны имело сходные черты – увеличение биомассы от литорали до глубины подводной растительности, с резким дальней-

шим уменьшением на максимальных глубинах (рис. 7).

Во все месяцы исследования максимальная биомасса зообентоса была в зоне подводной растительности (6–8 м) и зависела от обилия моллюсков (от 84.7 г/м<sup>2</sup> в июле до 1026.8 г/м<sup>2</sup> в декабре). В “мягком” зообентосе, в декабре и марте, в зоне подводной растительности доминировали представители *Oligochaeta* gen. spp. 220.75 и 1030.4 г/м<sup>2</sup> соответственно, в ноябре – представители класса Malacostraca (355.12 г/м<sup>2</sup>), в июле – *Oligochaeta* gen. spp. и Malacostraca с почти равными массами (3.05 и 3.03 г/м<sup>2</sup> соответственно). После глубин подводной растительности во все сезоны наибольшей биомассой обладают представители класса Malacostraca, в частности за счет численного доминирования *Monoporeia affinis*, на которую приходится основная доля биомассы зообентоса.

Установлено влияние температуры на пространственное распределение биомассы предста-

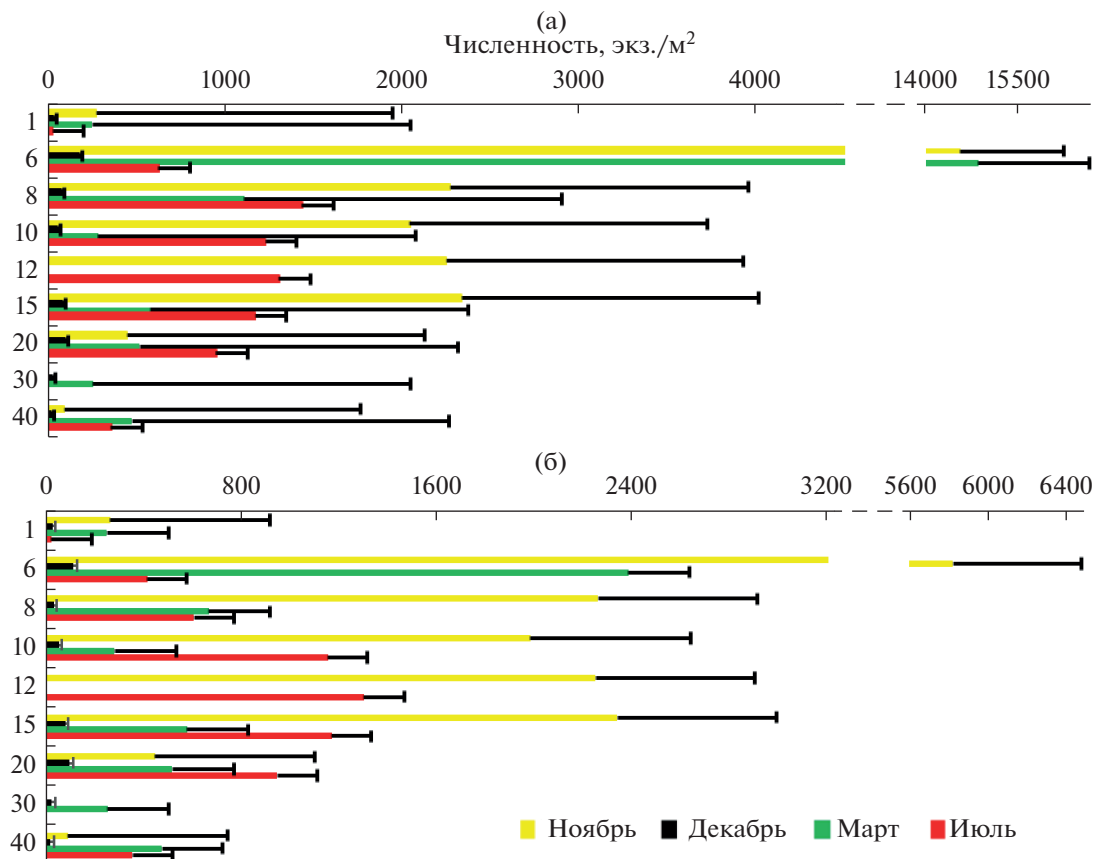


Рис. 5. Пространственно-временное распределение численности (экз./м<sup>2</sup>) зообентоса в оз. Южный Волос: а – общий зообентос, б – “мягкий” зообентос.

вителей Diptera ( $F = 16.56; p = 0.05$ ), прочих насекомых ( $F = 14.7; p = 0.05$ ).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Различия в видовом составе и численности макрозообентоса часто связаны с морфометрическими показателями водоема: глубиной и формой (Olenin et al., 1997; Laine, 2003; Coleman et al., 2007; Алимов, 2008, 2012), а также с типом донных отложений (Charman et al., 1997; Reynoldson et al., 1995). Кроме того, макрофиты создают пространственную гетерогенность, как защиту от хищников (Gong et al., 2000; Clemente et al., 2019). Для оз. Южный Волос максимальные значения разнообразия, численности и биомассы характерны для глубин, которые являются верхней границей термоклина, и где располагается верхняя граница металимнионного максимума. Помимо температуры и кислорода, на максимальные значения влияло и произрастание макрофитов на глубинах 6–8 м. Наибольшее таксономическое разнообра-

зие отмечено в ноябре, наименьшее – в июле, что соответствует жизненным циклам большинства насекомых. Из-за вылета насекомых и создание последующих генераций, в зависимости от сезонов года, происходит смещение выровненности разнообразия, на которую и влияет изменение сезонов года.

Известно, что биологическое разнообразие в сообществах водных животных также зависит от факторов внешней среды: температуры, содержания кислорода, количества взвешенных веществ, гидрохимических характеристик, глубины, pH и др., соответственно и структура сообществ макрозообентоса под воздействием этих факторов должна меняться во времени и пространстве. В оз. Южный Волос пространственная структура зообентоса относительно стабильна. Во все сезоны на глубине произрастания макрофитов, независимо от сезона года, всегда доминирует дрейсена. В “мягком” зообентосе различные доминантные виды сем. Chironomidae в зависимости

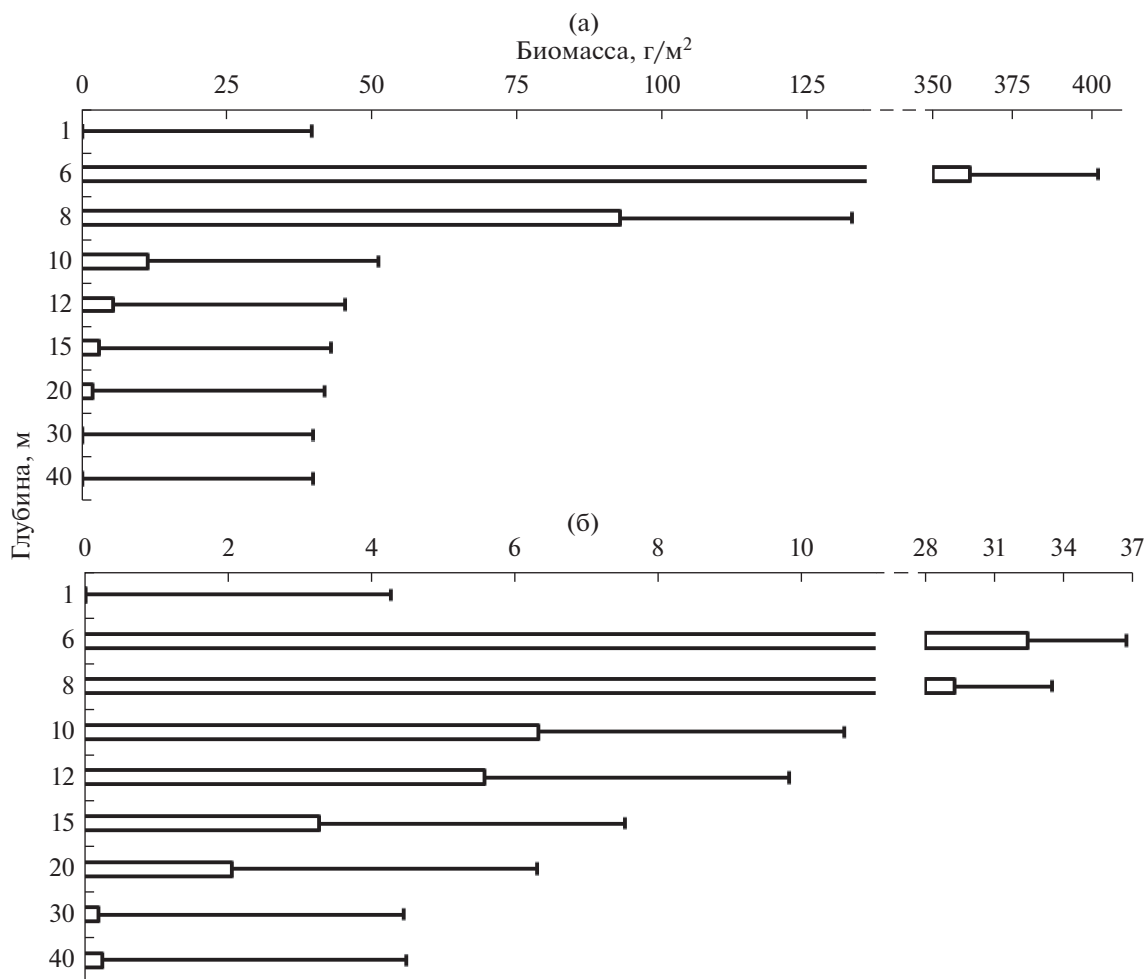


Рис. 6. Пространственное распределение биомассы зообентоса в оз. Южный Волос: а – общий зообентос, б – “мягкий” зообентос.

от месяца исследования меняются: в ноябре – *Polypedilum nubeculosum*, декабре – *Chironomus* f. l. *plumosus*, марте – *Endochironomus impar*, июле – *Tanytarsus* gr. *gregarius*. Такое изменение структуры по сезонам связано с влиянием основных экологических факторов (температуры и кислорода) на численность хирономид. Однако, выявленное влияние экологических факторов на пространственное распределение представителей класса Malacostraca, в основном, связано с предпочтением реликтового ракообразного *Monoporeia affinis*, располагаться в оз. Южный Волос на глубинах от 12 до 30 м в зависимости от температурного и кислородного режимов (Сушня и др., 1986).

**Выводы.** Таксономическая структура оз. Южный Волос включает в себя 72 таксона видового и надвидового рангов. В зависимости от сезона года ядром таксономической структуры являются представители сем. Chironomidae (в ноябре – *Polypedilum nubeculosum*, декабре – *Chironomus* f.l.

*plumosus*, марте – *Endochironomus impar*; июле – *Tanytarsus* gr. *gregarius*). Наиболее высокие показатели видового разнообразия зарегистрированы в зоне подводной растительности. Пространственное распределение численности и биомассы имели схожий характер – их увеличение от литоральной зоны до верхней границы термоклина и металимнионного скачка концентрации кислорода, где произрастают макрофиты. Однако, численность повторно увеличивалась, в зависимости от сезона года, благодаря развитию *Monoporeia affinis*. Изменения в пространственной структуре зообентоса вызваны влиянием основных экологических факторов (кислорода и температуры) на некоторые группы зообентоса.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа частично поддержана грантом НАН Беларуси № 2022-28-010.

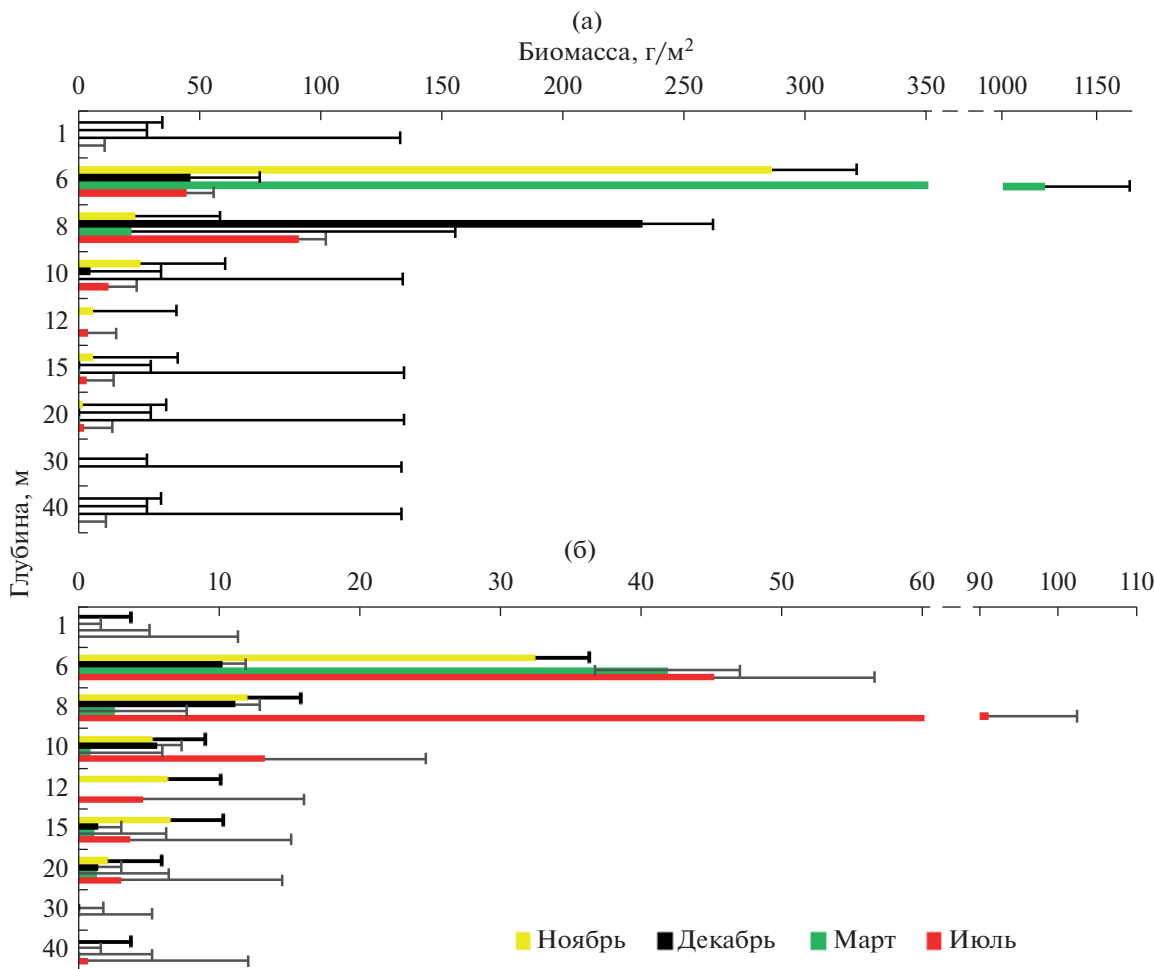


Рис. 7. Пространственно-временное распределение биомассы зообентоса в оз. Южный Волос: а – общий зообентос, б – “мягкий” зообентос.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. 2008. Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с их морфометрией и минерализацией вод // Биология внутр. вод. № 1. С. 3.

Алимов А.Ф. 2012. Морфометрия водоемов и биологическое разнообразие // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. Санкт-Петербург: Наука. С. 16.

Андреева Р.В., Бродская Н.К., Глухова В.М. и др. 1999. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Санкт-Петербург: Наука.

Винберг Г.Г., Чибисова О.И., Гаевская Н.С. и др. 1977. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР: Планктон и бентос. Ленинград: Гидрометеиздат.

Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология. Москва: Изд-во МГУ.

Пузнецките К.С., Марушкина Е.В. 2005. Применение индексов альфа-разнообразия зоопланктонных сообществ для оценки трофического статуса водоемов (на примере некоторых озер чебаркульской

группы) // Вестник Челябинского гос. ун-та. Т. 12. № 1. С. 22.

Смуров А.В., Полищук Л.В. 1989. Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статистический и динамический аспекты. Москва: Изд-во МГУ.

Сушеня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. 1986. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника.

Цалолыхин С.Я., Пржиборо А.А., Кияшко П.В. и др. 2016. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.

Черновский А.А. 1949. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae // Определители по фауне СССР. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР.

Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. 2011. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра.

Chapman P.M., Anderson B., Carr S. et al. 1997. General guidelines for using the sediment quality triad // Mar. Poll. Bull. V. 34. P. 368.

Chen K.N., Bao C.H., Zhou W.P. 2009. Ecological restoration in eutrophic Lake Wuli: A large enclosure exper-

- iment // Ecological Engineering. V. 35. P. 1646. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2008.10.009>
- <https://doi.org/10.1016/j>
- Clemente J.M., Boll T., Teixeira-de Mello F., Iglesias C. et al.* 2019. Role of plant architecture on littoral macroinvertebrates in temperate and subtropical shallow lakes: a comparative manipulative field experiment // *Limnetica*. V. 38(2). P. 759.
- Coleman N., Cuff W., Moverley J. et al.* 2007. Depth, sediment type, biogeography and high species richness in shallow water benthos // *Mar. Freshwater Res.* V. 58. P. 293.
- Covich A.P., Palmer M.A., Crowl T.A.* 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems: Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling // *BioScience*. V. 49. P. 119. <https://doi.org/10.2307/1313537>
- Edington J.M., Hildrew A.G.* 1995. A Revised Key to the Caseless Caddis Larvae of the British Isles with Notes on Their Ecology. Ambleside, Cumbria. Freshwater Biological Association Scientific Publications. № 53.
- Ekingen P., Kazanci N.* 2021. Environmental factors affecting distribution of caddisfly (trichoptera) larvae in mountain streams of northeastern Turkey // *Inland Water Biol.* V.14. № 5. P. 581–589. <https://doi.org/10.1134/S1995082921050047>
- Gong Z., Xie P., Wang S.* 2000. Macrozoobenthos in 2 shallow, mesotrophic Chinese lakes with contrasting sources of primary production // *J. North Am. Benthol. Soc.* V. 19. P. 709.
- Greig-Smith P.* 1983. Quantitative plant ecology. Oxford: Blackwell.
- Laine A.O.* 2003. Distribution of soft-bottom macrofauna in the deep open Baltic Sea in relation to environmental variability // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. V. 57. P. 87.
- Olenin S.* 1997. Benthic zonation of the Eastern Gotland Basin. Netherlands // *J. Aquat. Ecol.* V. 30. № 4. P. 265.
- Reynoldson T.B., Bailey R.C., Day K.E., Norris R.H.* 1995. Biological guidelines for freshwater sediment based on Benthic Assessment of Sediment (BEAST) using a multivariate approach for predicting biological state // *Austr. J. Ecol.* V. 20. P. 198.
- Saxena S.* 2014. The Role of Benthic Invertebrate Species in Freshwater Ecosystem Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling in Shahpura Lake, Bhopal (M.P.) // *Int. J. Adv. Res.* V. 8. P. 686.
- Timm H.* 2015. Eesti sisevete suurselgrootute määraja. Identification guide to freshwater macroinvertebrates of Estonia. Tartu: KUMA Kirjastus.
- Vanni M.J.* 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 33. P. 341. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519>
- Wallace I.D., Wallace B., Philipson G.N.* 1990. A key to the case-bearing caddis larvae of Britain and Ireland. Ambleside, Cumbria. Freshwater Biological Association Scientific Publication № 51. P. 237.
- Zhang M., Cai Q., Tang T. et al.* 2011. Macrozoobenthos community structure and its spatial distribution in Erhai watershed lakes // *Chinese J. Ecol.* V. 30. № 8. P. 1696.
- Zhang Z.X., Chen X., Xu C.Y. et al.* 2015. Examining the influence of river lake interaction on the drought and water resources in the Poyang Lake basin // *J. Hydrol.* V. 522. P. 510. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.01.008>

## Seasonal Changes in the Spatial Structure of Zoobenthos in Lake South Volos (Belarus)

I. I. Lapuka\*

Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources, Minsk, Republic of Belarus

\*e-mail: [ilya.lapuka@yandex.ru](mailto:ilya.lapuka@yandex.ru)

The spatial structure of the zoobenthos in Lake South Volos studied in the different seasons of the year. The types of the seasonal distribution total abundance and biomass of macrozoobenthos, its main taxonomic groups and individual species, related with key environmental factors (dissolved oxygen and temperature). There are two peaks of quantitative metrics of zoobenthos. The first peak was due to macrophytes, where *Dreissena polymorpha*, *Asellus aquaticus* and different types of chironomids dominated on all seasons. The second peak was due to development of relict crustacean *Monoporeia affinis*.

**Keywords:** zoobenthos, spatial structure, seasonal changes, abundance, biomass

## ВЫЖИВАЕМОСТЬ И СМЕРТНОСТЬ В ПОСЕЛЕНИЯХ МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В УСЛОВИЯХ НЕНАРУШЕННОЙ СРЕДЫ ЗАЛИВА (БЕЛОЕ МОРЕ)

© 2022 г. А. В. Герасимова<sup>a</sup>, \*, Н. В. Максимович<sup>a</sup>, Н. А. Филиппова<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: agerasimova64@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2022 г.

После доработки 01.06.2022 г.

Принята к публикации 15.06.2022 г.

Работа посвящена изучению пространственно-временной изменчивости смертности в 19 поселениях 9 видов двустворчатых моллюсков (*Bivalvia*), широко распространенных в литоральной и сублиторальной зонах Керетского архипелага (Кандалакшский залив, Белое море). Многолетние наблюдения за динамикой размерно-возрастного состава поселений (1989–2014 гг.) позволили построить таблицы выживания, дающие возможность анализа повозрастного распределения смертности в поселениях *Bivalvia*, и соответственно ее причин на разных этапах жизненного цикла. В нескольких случаях удалось проследить за судьбой отдельных генераций на протяжении всего их жизненного цикла и построить когортные таблицы выживания, что беспрецедентно для свободноживущих неприкрепленных морских донных беспозвоночных. Для большинства изучаемых объектов впервые получены характеристики смертности, зарегистрированы значительные колебания в уровне элиминации особей разного возраста, определены их основные причины. Выявлено, что средняя (независимо от возраста) годовая скорость элиминации особей весьма чувствительна к окружающей среде и может служить интегральной оценкой условий существования моллюсков. Для отдельных представителей беломорских *Bivalvia* этот показатель варьировал в 1.5–2 раза в разных поселениях одного и того же вида. В поселениях беломорских моллюсков показатели смертности особей разного возраста различались, как правило, в десятки раз (от 0.04 до 0.92 год<sup>-1</sup>). Основное влияние на выживаемость особей оказывали степень защищенности вида, внутривидовые отношения и старение.

*Ключевые слова:* двустворчатые моллюски, динамика структуры поселений, смертность, выживаемость, Белое море

**DOI:** 10.31857/S0320965222060067

### ВВЕДЕНИЕ

Динамика численности поселений морских *Bivalvia* формируется как отражение в основном двух процессов: пополнения (молодью и мигрантами) и смертности. Межгодовые флуктуации в уровне пополнения поселений многих видов двустворчатых моллюсков широко известны (Petersen, 1978; Садыхова, 1982; Commito, 1982; Murawski et al., 1982; Brousseau, Baglivo, 1984; Луканин и др., 1986, 1990; Steingrimsson, Thorarinsdottir, 1995; Honkoop et al., 1998; Flach, 2003; Beukema, Dekker, 2005; Powell, Mann, 2005) и определены, как правило, не столько численностью появившейся в местообитаниях молоди, сколько ее выживаемостью в течение

первого года (Beukema et al., 1998, 2001; Hunt et al., 2003; Strasser et al., 2003; Bowen, Hunt, 2009; Gerasimova, Maximovich, 2013; Gerasimova et al., 2021). Соответственно определяющее значение в динамике численности поселений моллюсков приобретают эффекты выживания молоди зимой и снижения численности особей в последующих возрастных группах. Однако, если процессы выживания молоди в течение первого года жизни в поселениях многих видов *Bivalvia* достаточно активно исследовали (Bachelet, 1986; Elmgren et al., 1986; Armonies, Hellwig-Armonies, 1992; Beukema, 1993; Armonies, 1996; Hunt, Scheibling, 1997; Бурковский и др., 1998; Beukema et al., 1998, 2001; Strasser, Günther, 2001; Hiddink et al., 2002; Strasser, 2002; Flach, 2003; Hunt et al., 2003; Philippart et al., 2003; Strasser et al., 2003; Beukema, Dekker, 2005,

**Сокращения:** СГЛ – средний горизонт литорали, НГЛ – нижний горизонт литорали.

Таблица 1. Основные объекты наблюдения

Вид	Число участков	Число поселений	Глубина, м	Период наблюдений, годы
<i>Mya arenaria</i> L., 1758	4	7	Средняя литораль—нижняя литораль	1989—2014
<i>Macoma balthica</i> (L., 1758)	2	5	Средняя литораль—верхняя суб-литораль (0.5 м)	1979—2012
<i>Mytilus edulis</i> L., 1758	1	1	Нижняя литораль	1989—1992
<i>Arctica islandica</i> (L., 1767)	1	1	5—15	1984—2003
<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1791)	1	1	10—18	1989—2012
<i>Serripes groenlandicus</i> (Mohr, 1786)	1	1	4—6	1989—2005
<i>Musculus niger</i> (J.E. Gray, 1824)	1	1	6—10	1989—1993
<i>Yoldia hyperborea</i> (Gould, 1841)	1	1	38—40	1989—1996
<i>Portlandia arctica</i> (Gray, 1824)	1	1	15—18	1989—1993

2007; Bowen, Hunt, 2009; Green et al., 2009, 2013; Beukema, Dekker, 2014; Clements et al., 2016; Clements, Hunt, 2017; Beal et al., 2018), то особенности элиминации особей других возрастов для многих представителей данной группы остаются слабоизученными или неизвестными.

Следует отметить, что в большинстве работ по изучению закономерностей элиминации особей в поселениях двустворчатых моллюсков обычно оценивают среднегодовой уровень смертности в возрастных группах как параметр экспоненциальной модели (Petersen, 1978; Brey et al., 1990; NEFSC, 1995; Kilada et al., 2007; Begum et al., 2010). При этом, как правило, не проверяют, насколько представление о смертности как константе на протяжении жизненного цикла животных соответствует реальной ситуации (а в основе модели лежит предположение о стационарности биосистемы).

Наиболее удобной формой представления данных о выживаемости особей разного возраста служат таблицы выживания, построение которых напрямую связано с оценкой межгодовых изменений возрастной структуры поселений. Слабая изученность процессов выживаемости и смертности в поселениях большинства видов морских двустворчатых моллюсков в значительной степени обусловлена проблемами определения точного возраста *Bivalvia* и, следовательно, параметров возрастной структуры поселений в каждый момент наблюдения. К настоящему времени таблицы выживания построены только для нескольких представителей морского бентоса: усоногих раков *Chathamulus stellatus* (Poli, 1791), *Balanus glandula* Darwin, 1854 (Connell, 1961, 1970), брюхоногих моллюсков *Nucella lapillus* (L., 1758) (Frank, 1969), *Conus pennaceus* Born, 1778 (Perron, 1983), двустворчатых моллюсков *Tapes philippinarum*

(A. Adams & Reeve, 1850) (Yap, 1977), *Gemma gemma* (Totten, 1834) (Weinberg, 1985), *Mya arenaria* L., 1758 (Gerasimova et al., 2021) и немногих других.

С начала 80-х гг. прошлого века студенты и сотрудники кафедры ихтиологии и гидробиологии биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета проводят долговременные наблюдения за динамикой размерно-возрастной структуры поселений нескольких массовых видов *Bivalvia* на Белом море (Герасимова, Максимович, 2009; Gerasimova, Maximovich, 2013). В результате удалось собрать информацию для построения таблиц выживания, дающих возможность анализа повозрастного распределения смертности в поселениях, и соответственно ее причин на разных этапах жизненного цикла животных.

Цель данного сообщения — анализ пространственно-временной изменчивости показателей смертности в беломорских поселениях двустворчатых моллюсков.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Район исследования и сбор материала.** Материал собирали на базе Морской биологической станции Петербургского университета (МБС СПбГУ), расположенной в устье губы Чупа Кандакшского залива (Белое море). Объекты исследования — 19 поселений 9 видов *Bivalvia*, расположенных на 10 участках от средней литорали до глубины 40 м (табл. 1, рис. 1).

Выбранные участки многолетних наблюдений представляли типичные местообитания для анализируемых видов в условиях Белого моря. Наблюдения проводили с интервалом в 1–5 лет в конце июня—июле. На литоральных участках (1–6) сбор материал собирали отдельно в средней,





Рис. 1. Карта-схема района исследований. ● — участки многолетних наблюдений (1–10, 4а, 7а). МБС СПбГУ — Морская биологическая станция Санкт-Петербургского гос. ун-та.

нижней литорали и верхней сублиторали (до глубины 0.5 м) при использовании серии выборочных площадок размером 0.01–1 м<sup>2</sup>. Объем отдельных выборок колебался от пяти до 30 повторностей. На сублиторальных участках (7–12) моллюсков собирали с помощью драги. Оценку площади, охваченной сборами драгой, проводили с учетом уловов массовых видов дночерпателями Петерсена и Ван-Вина (площадь захвата 0.025 м<sup>2</sup>) и зубчатым водолазным дночерпателем (площадь захвата 0.05 м<sup>2</sup>). На каждом участке одновременно дражные и дночерпательные пробы взяты не менее, чем в двух и трех повторностях соответственно.

Моллюсков собирали вместе с другими представителями макробентоса. Показатели донной биоты (видовой состав, численность и биомасса таксонов) использовали для характеристики биотического окружения анализируемых видов *Vivalvia* в отдельных местообитаниях в период наблюдений.

Из абиотических свойств местообитаний моллюсков в основном изучали характеристики донных отложений (гранулометрический состав грунта и содержание в нем органических веществ) (табл. 2). Гранулометрический состав грунта определяли по стандартной методике (Петелин, 1967) — разделение частиц грунта на 8 фракций (>10, 10...≥5, 5...≥3, 3...≥1, 1...≥0.5, 0.5...≥0.25, 0.25...≥0.1, ≤0.1 мм) путем просеивания осадков через систему сит с ячейками 10, 5, 3, 1, 0.5, 0.25, 0.1 мм. На

ст. 4а специального анализа гранулометрического состава донных отложений не проводили. По визуальной оценке — преобладали фракции мелкого песка и ила.

Климатические и гидрологические условия (температура воздуха и воды, соленость воды) в изучаемой акватории в период наблюдений даны по материалам из доступных интернет-источников <http://www.meteolab.ru/database/?station=22217> и по результатам круглогодичных гидрологических наблюдений, проводимых с 1957 г. сотрудниками Беломорской биологической станции Зоологического института РАН (“Многолетний мониторинг гидрологии и зоопланктона в Белом море: Картеш Д1”) (Бабков, Прыгункова, 1974; Бабков, 1982; Verger et al., 2003). Были использованы итоги сезонных наблюдений за температурой и соленостью воды на разных глубинах (от 0 до 65 м) в устье губы Чупа почти в течение последних 30 лет (1980–2014 гг.).

Судя по многочисленным описаниям осушенной зоны и верхней сублиторали (до глубины 40–50 м) Белого моря (Кузнецов, 1960; Бабков, Голиков, 1984; Голиков и др., 1985; Белое..., 1995 и др.), все выбранные участки представляли обычные для акватории Канда拉克шского залива биотопы, а развитые на них донные сообщества (Герасимова, 2021) вполне соответствовали биосистемам, описанным для подобных биотопов в литературе. За время наблюдений (1980–2014 гг.) существенных изменений основных климатических и гид-

**Таблица 2.** Гранулометрический состав грунта и содержание органических веществ в грунте исследованных участков

Станция	Глубина, м	Содержание органических веществ, %	Гранулометрический состав грунта, %					
			галечники, >10 мм	гравий, 10...≥1 мм	псаммиты грубые, 1...≥0.5 мм	псаммиты средние, 0.5...≥мм	псаммиты мелкие, 0.25...≥0.1 мм	алевриты и пелиты, <0.1 мм
1	СГЛ	1.8 ± 0.1	9.9 ± 0.9	19.5 ± 1.1	8.3 ± 0.7	9.0 ± 2.3	25.3 ± 1.9	27.9 ± 0.9
	НГЛ	—	6.4 ± 0.6	17.4 ± 1.5	11.2 ± 0.9	13.0 ± 0.5	23.9 ± 0.9	28.2 ± 3.1
2	НГЛ	—	0.41 ± 0.05	0.8 ± 0.07	0.87 ± 0.05	3.6 ± 0.8	61.5 ± 1.8	32.9 ± 2.1
3	СГЛ	1.1 ± 0.1	5.8 ± 0.4		7.1 ± 0.8	9.5 ± 1.6	39.2 ± 3.1	38.4 ± 1.1
4	СГЛ	0.99 ± 0.04	3.1 ± 0.5		12.6 ± 1.1	32.5 ± 4.1	40.0 ± 2.4	11.9 ± 0.8
5	НГЛ	—	0.1 ± 0.1	0.10 ± 0.08	0.33 ± 0.04	9.9 ± 1.1	89.6 ± 1.4	—
7	5–15	5.0 ± 0.9	15.6 ± 6.4	30.9 ± 7.5	8.6 ± 1.3	8.3 ± 2.1	25.3 ± 3.5	11.3 ± 1.6
7a	4–6	4.9 ± 0.7	—	12.0 ± 1.0	18.0 ± 5.0		24.0 ± 1.0	46.0 ± 3.0
8	10–18	—	1.3 ± 1.3	6.6 ± 2.9	9.2 ± 2.9	12.9 ± 1.6	23.2 ± 2.6	46.9 ± 5.4
9	38–40	—	—	4.4 ± 1.3	13.1 ± 2.3	17.8 ± 1.2	24.3 ± 1.5	40.3 ± 3.6
10	15–18	—	1.0 ± 1.0	3.5 ± 2.2	8.9 ± 2.3	12.6 ± 3.8	74.0 ± 7.9	

Примечание. Даны средние значения и их ошибки за разные годы наблюдений.

СГЛ – средний горизонт литорали, НГЛ – нижний горизонт литорали. “—” – отсутствие данных.

рологических характеристик (температуры воздуха и воды, солености воды) в районе исследования не отмечено (Герасимова, 2021). Обнаруженные межгодовые смещения в структуре донных сообществ, в некоторых местообитаниях весьма значительные, в основном, были обусловлены изменениями численности и биомассы доминирующих на участках видов, в состав которых часто входили анализируемые представители *Bivalvia*.

**Построение таблиц выживания.** В каждый момент наблюдения определяли размерно-возрастной состав поселений анализируемых видов *Bivalvia*. Моллюсков в пробах измеряли с точностью до 0.1 мм и определяли их возраст по подсчету колец нарастания. Дополнительно для двух видов *Arctica islandica* и *Macoma calcarrea* предприняты попытки определения возраста по внутренним меткам роста – спилам раковины (Герасимова и др., 2017а; Лисицына, Герасимова, 2019). Численность особей разного возраста в отдельные даты наблюдения определяли, как правило, прямым подсчетом, в редких случаях – путем наложения на размерную ось размерно-частотного распределения средних размеров особей разного возраста, принимая за границы возрастных групп середины интервалов между средними. По итогам наблюдений за динамикой возрастной структуры в изучаемых поселениях *Bivalvia* были построены таблицы выживания.

Существует два вида таблиц выживания – динамические и статические. В первом случае для построения таблицы выживания необходимы по-

дробные наблюдения на протяжении всего жизненного цикла отдельной генерации (модельно рассматриваемой как когорта). Составить такие таблицы можно лишь, когда имеется реальная возможность проследить за индивидуальной судьбой всех членов особей достаточно большой выборки из определенной генерации. Для долгоживущих и подвижных организмов получить данные для построения динамической таблицы крайне трудно. В отношении водных организмов, динамические таблицы выживания составлены, в основном, для прикрепленных организмов, например усоногих раков *Balanus glandula* (Connell, 1970), что потребовало регулярных обследований на протяжении 10 лет. Гораздо чаще составляют статические таблицы выживания на основании краткосрочных наблюдений за смертностью во всех возрастных группах. Эти таблицы широко применяют в различных демографических исследованиях (Yusuf et al., 2014). Построение статических таблиц выживания сопряжено с рядом условий: возраст-зависимые смертность и скорость воспроизводства популяций должны быть неизменными, т.е. популяция стационарна (Begon et al., 1996; Yusuf et al., 2014). В основном, в настоящей работе построены статические таблицы выживания. Однако в поселениях *Mya arenaria* удалось проследить за судьбой отдельных генераций на протяжении почти всего их жизненного цикла (или значительной части последнего) и построить когортные таблицы выживания (Gerasimova et al., 2015, 2021). Это оказалось возможным благодаря тому, что в условиях Белого моря песчаные ракушки *Mya arenaria* ока-

зались способны к формированию на протяжении многих лет почти моновозрастных поселений (Gerasimova et al., 2021).

Как правило, для построения таблиц выживания *Bivalvia* использовали только надежные, с точки зрения авторов, данные по динамике численности в генерациях. Методика расчетов основных демографических параметров при построении таблиц выживания описана в работах (Гиляров, 1990; Begon et al., 1996).

Параметры, использованные в таблицах выживания, приведены ниже:

Параметр	Описание
Дата	Год наблюдения
$x$	Возраст моллюсков
$N_x$	Число особей, доживших до возраста $x$
$l_x$	Доля особей, доживших до возраста $x$ , $l_x = N_x/N_0$ , где $N_0$ – число особей “нулевого” возраста, за $N_0$ принимали начальную численность моллюсков рассматриваемой генерации
$d_x$	Доля особей, погибших в течение возрастного интервала от $x$ до $x + 1$ $d_x = l_x - l_{x+1}$
$q_x$	Удельная смертность моллюсков разного возраста, ( $q_x = d_x/l_x$ ).

По данным о выживаемости особей ( $l_x$ ) в возрастных группах в нескольких поселениях анализируемых видов *Bivalvia* были построены кривые выживания. Для аппроксимации эмпирических данных о выживаемости особей разного возраста в популяциях бентосных животных наиболее часто применяют экспоненциальную модель, в которой константа  $M$  модельно рассматривается как годовой уровень смертности (Allen, 1971; Brey, 1999):

$$N_t = N_0 e^{(-Mt)},$$

где  $N_0$  – начальная численность,  $M$  – коэффициент смертности (год<sup>-1</sup>),  $t$  – возраст,  $N_t$  – численность в возрасте  $t$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Методические аспекты проведенных исследований.** В большинстве анализируемых поселений *Bivalvia* анализ выживаемости особей разного возраста не охватывал весь жизненный цикл исследуемых видов. Как правило, эти процессы изучены для животных не младше одного года и не старше 4–5 лет (табл. 3). Максимальный возраст моллюсков лишь в нескольких местообитаниях был менее семи лет (табл. 3). Однако, были оценены реальные возможности по определению

точного возраста особей в старших возрастных группах (Герасимова, 2021). Исключения составили лишь поселения песчаных ракушек *Mya arenaria*, для которых удалось проследить за динамикой численности отдельных генераций, в нескольких случаях почти на протяжении всего их жизненного цикла, и соответственно построить когортные таблицы выживания (табл. 3) (Gerasimova et al., 2021). Характеристики выживаемости молоди в течение первого года жизни не были включены в анализ выживаемости в поселениях *Bivalvia*, поскольку обычно сборы материала происходили до массового пополнения поселений.

Для трех видов (*Musculus niger*, *Mytilus edulis* и *Yoldia hyperborea*) не удалось получить надежную информацию о выживаемости особей в возрасте 1–2 года, а для *Arctica islandica* – даже в течение первых 14 лет (табл. 3), что связано с особенностями структуры поселений этих видов в период наблюдений. Закономерности выживания *A. islandica* в изучаемом беломорском поселении исследованы на примере анализа динамики численности генерации 1969 г. как наиболее массовой в течение большей части наблюдений (Герасимова и др., 2017а). Надежность учета обилия особей других поколений из-за их малочисленности в целом была не высока. Скорость элиминации генерации 1969 г. изучена в период 1984–2003 гг., т.е. когда моллюски были в возрасте 15–34 лет. В поселении *Mytilus edulis* численность особей в возрасте 1–2-х лет в рассматриваемый период (1989–1992 гг.) ни разу не была сопоставима с величинами обилия последующих генераций (Gerasimova, Maximovich, 2013). Для беломорских мидий известно, что количественные показатели моллюсков ранних возрастов (возраст один–два года) в литоральных поселениях часто зависят от их перераспределения в пределах биотопов. Спат (только что осевшая молодь) мидий преимущественно оседает в верхней сублиторали на нитчатые водоросли (Луканин, Ошурков, 1981; Луканин и др., 1986), откуда постепенно (в нашем случае, вероятно, по достижению возраста 1–2 года) мигрирует в литоральные местообитания. Изучение процессов выживаемости и смертности в поселении *Musculus niger* (уч. 7) оказалось осложнено прежде всего относительно низким обилием в течение всех лет наблюдения всего поселения (в среднем ~35 экз./м<sup>2</sup>) и особей в отдельных возрастных группах (обычно <10 экз./м<sup>2</sup>). В результате предпринята попытка оценить среднегодовую скорость элиминации *M. niger* за 4–5 лет у представителей разных генераций по материалам выборок 1989 и 1992–1993 гг., начальный возраст моллюсков был 3–6 лет. Из-за частых перерывов в исследованиях и значительных межгодовых колебаниях объемов пополнения (Gerasimova, Maximovich, 2013) также не удалось получить надежные оценки годовой убыли численности *Yoldia hyperborea* в возрасте одного

Таблица 3. Объекты исследования и характеристика полученных результатов

Вид	Участок	Глубина	Период наблюдений, годы	Смертность в возрастных группах, год <sup>-1</sup>				<i>t</i> <sub>max</sub> , лет
				возрастной диапазон, лет	<i>M</i>	$\Delta q_x$	<i>q</i> <sub>x</sub>	
<i>Mya arenaria</i>	1	Средняя литораль	1989–2014	1–23	0.31 ± 0.02	0.01–0.72	0.21 ± 0.07	23
		Нижняя литораль	1989–2014	1–25	0.33 ± 0.02	0.05–0.68	0.22 ± 0.04	25
	2	Средняя литораль	1989–1997	1–8	0.48 ± 0.08	0.03–0.86	0.36 ± 0.13	8
		Нижняя литораль	1989–1997	1–8	1.18 ± 0.31	0.04–0.92	0.38 ± 0.16	8
	3	Средняя литораль	2000–2006	1–6	0.70 ± 0.11	0.01–0.68	0.38 ± 0.10	7
	4	Средняя литораль	2000–2006	1–6	0.37 ± 0.05	0.06–0.74	0.26 ± 0.10	7
<i>Macoma balthica</i>	4а	Средняя литораль	2000–2004	1–4	1.07 ± 0.20	0.25–0.75	0.51 ± 0.11	5
		Средняя литораль	1979–2000	1–4	–	0.03–0.82	0.24 ± 0.07	7
	2	Нижняя литораль	1979–2000	1–4	–	0.13–0.56	0.33 ± 0.04	7
		Средняя литораль	1989–2012	1–4	0.64 ± 0.14	0.07–0.72	0.43 ± 0.05	7
	5	Нижняя литораль	1989–2012	1–4	0.52 ± 0.09	0.08–0.88	0.35 ± 0.06	8
Верхняя сублитораль (≤0.5 м)		1996–2012	1–4	0.54 ± 0.05	0.22–0.64	0.40 ± 0.03	7	
<i>Mytilus edulis</i>	6	Нижняя литораль	1989–1992	3–7	–	0.03–0.71	0.28 ± 0.07	10–11
<i>Arctica islandica</i>	7	10–15 м	1984–2003	15–33	0.07 ± 0.01	0.02–0.41	0.09 ± 0.03	48
<i>Macoma calcarea</i>	8	10–18 м	1989–2012	1–5	0.33 ± 0.07	0.04–0.70	0.35 ± 0.06	9
<i>Musculus niger</i>	7	6–10 м	1989–1993	3–9	–	–	0.22 ± 0.02	11
<i>Serripes groenlandicus</i>	7а	4–6 м	1989–2005	1–4	0.66 ± 0.06	0.13–0.85	0.48 ± 0.06	12
<i>Yoldia hyperborea</i>	9	38–40 м	1989–1996	2–5	–	0.11–0.38	0.26 ± 0.03	11
<i>Portlandia arctica</i>	10	15–18 м	1989–1993	1–5	–	0.23–0.62	0.53 ± 0.04	8

Примечание. *M* – коэффициент смертности как параметр экспоненциальной модели ± ошибка,  $\Delta q_x$  – размах колебаний значений смертности, *q*<sub>x</sub> – средняя смертность в возрастных группах ± ошибка, *t*<sub>max</sub> – наибольший отмеченный возраст; “–” – отсутствие данных. Номера участков как на рис. 1.

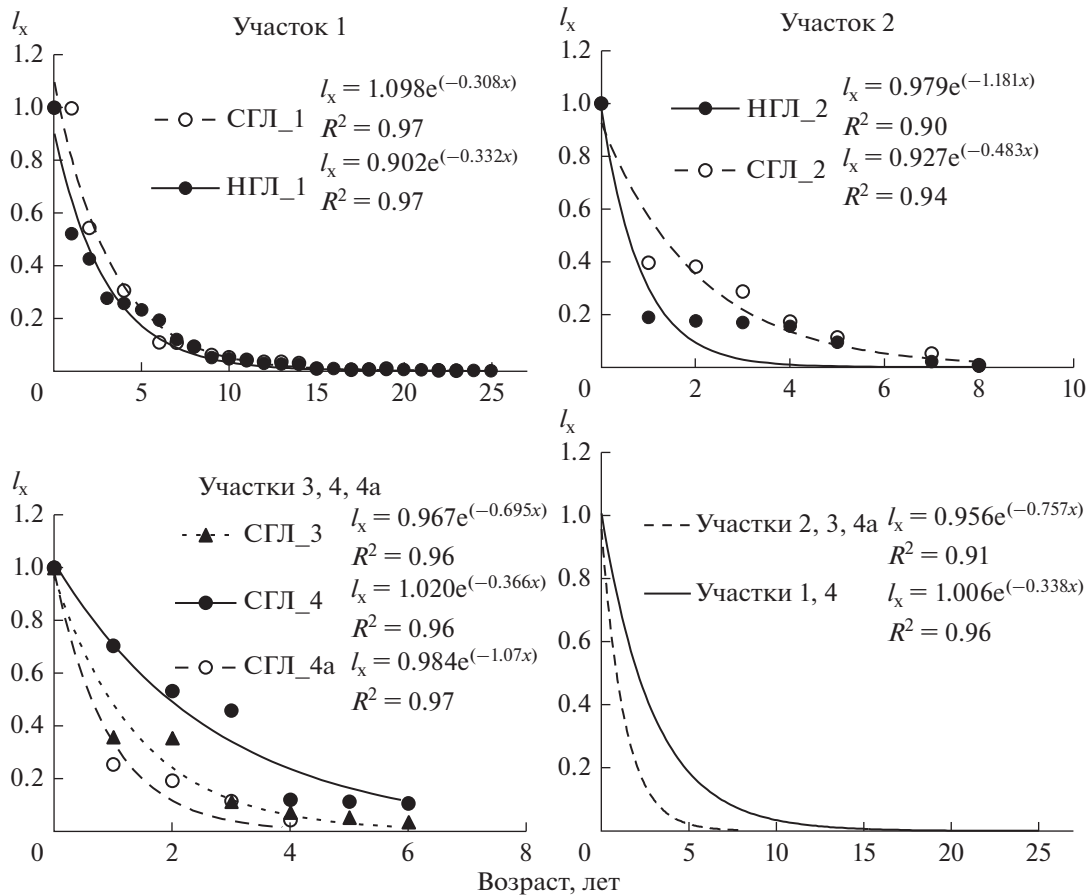
года в анализируемом местообитании. Получены данные о выживаемости и смертности особей только в возрасте 2–5 лет (табл. 3).

**Средняя годовая смертность в беломорских поселениях двустворчатых моллюсков.** Средние показатели смертности в поселениях изученных видов *Bivalvia* варьировали в широких пределах – от 9 до 53% в год (*q*<sub>x</sub>, табл. 3). Наименьшая смертность (в среднем 9% в год) была характерна для *Arctica islandica*, самой долгоживущей из рассмотренных двустворчатых моллюсков. Относительно высоким уровнем элиминации (~50% в год) отличались *Portlandia arctica* и *Serripes groenlandicus* (табл. 3).

При анализе процессов выживания в разных поселениях одного и того же вида (*Mya arenaria*, *Macoma balthica*) оказалось, что среднегодовая смертность могла варьировать в 1.5–2 раза (табл. 3). Так, относительно высокий уровень годовой элиминации (~40% в год) отмечен в поселениях *M. balthica* на песчаном пляже (уч. 5), на заилен-

ном биотопе (уч. 2) смертность вида была существенно ниже – ~20–30% в год.

Выживаемость *Mya arenaria* определена в результате анализа динамики численности в разных местообитаниях двух генераций – 1988 г. (ст. 1, 2) и 1999 г. (уч. 3, 4а). Снижение численности генерации 1988 г. на ст. 1 (продолжительность жизненного цикла поколения 23–25 лет) в среднем соответствовало 20% годовой смертности (табл. 3). Когда эта генерация полностью прекратила свое существование за 9 лет (в условиях более заиленного уч. 2 (табл. 3)), среднегодовая смертность моллюсков достигла ~40%. Не обнаружено достоверных различий этого показателя в разных горизонтах одного и того же участка. Динамика генерации 1999 г. изучена только на протяжении пяти (уч. 4а) и семи лет (уч. 3, 4) (табл. 3). В течение рассматриваемого периода снижение численности генерации в заиленном биотопе (уч. 3) в среднем соответствовало смертности ~40% в год, на преимущественно песчаном участке (уч. 4) – 26% в год, на участке с преобладанием в грунте фракций мелкого песка и



**Рис. 2.** Выживаемость *Mya arenaria* генераций 1988 и 1999 гг. на уч. 1–4, 4а.  $l_x$  – доля особей, выживших на данной стадии жизненного цикла. Обозначение поселений: горизонт литорали \_ номер станции. СГЛ – средний горизонт литорали, НГЛ – нижний горизонт литорали.

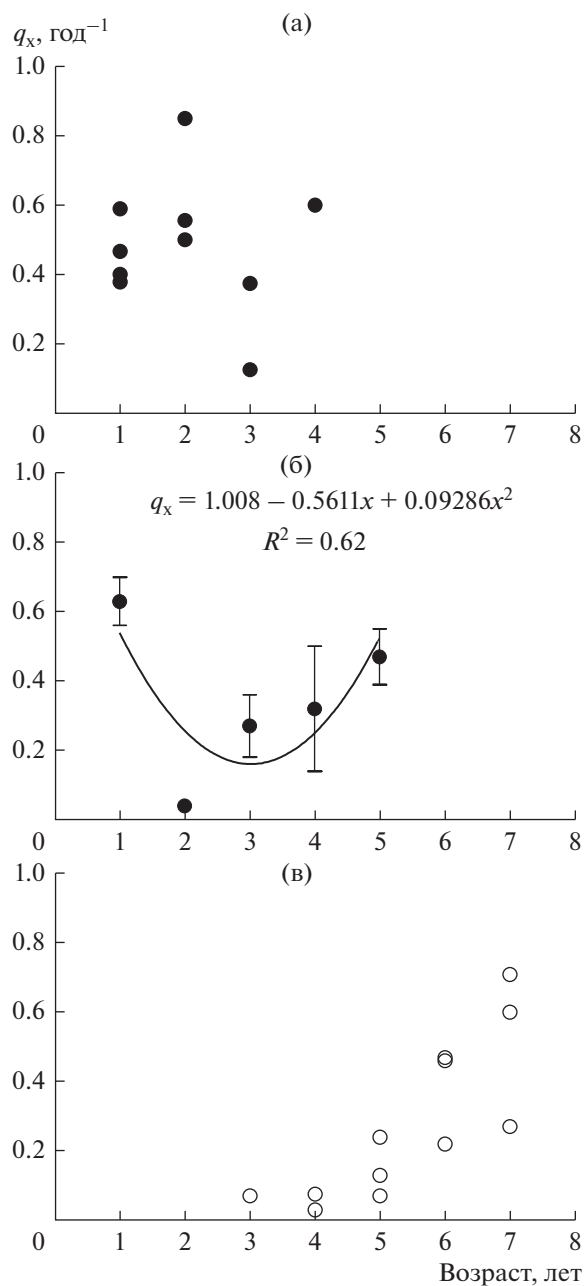
ила) – (уч. 4а) ~50% в год (табл. 3). Доля генераций 1988 и 1999 гг. по достижению песчаными ракушками семилетнего возраста составила на уч. 2, 3 лишь 3–5% их количества в возрасте одного года. Напротив, аналогичные характеристики этих же поколений на преимущественно песчаных биотопах (уч. 1, 4) в семилетнем возрасте достигали 11–20%. Наиболее вогнутые кривые выживания характеризовали динамику численности изучаемых поколений на уч. 2, 3 – с повышенным содержанием мелкозернистых фракций (алевритов и пелитов) (рис. 2). Значимых различий параметров модели в разных поселениях уч. 2, 3, 4а не обнаружено (табл. 4). Коэффициент смертности (параметр объединенной экспоненциальной модели) в таких местообитаниях достигал в среднем  $0.76 \pm 0.08 \text{ год}^{-1}$ . На уч. 1, 4 (в преимущественно песчаных биотопах) данный показатель при объединении данных составил  $0.34 \pm 0.02 \text{ год}^{-1}$ . Значимых различий в параметрах индивидуальных кривых выживания (для отдельных поселений этих участков) также не выявлено (табл. 4).

**Изменения уровня элиминации с возрастом моллюсков.** В основном, характеристики среднегодовой смертности в изученных поселениях *Bivalvia*

**Таблица 4.** Статистический анализ параметров кривых выживания ( $l_x = l_0 e^{Mx}$ ) *Mya arenaria* генераций 1988 и 1999 гг. на участках 1–4, 4а

Поселение	$l_0$		$M$	
	$E$	95%-ный ДИ	$E$	95%-ный ДИ
СГЛ_1	0.05	1.00–1.20	0.02	0.26–0.36
НГЛ_1	0.04	0.83–0.98	0.02	0.29–0.38
СГЛ_2	0.08	0.73–1.12	0.08	0.30–0.67
НГЛ_2	0.11	0.72–1.24	0.31	0.42–1.93
СГЛ_3	0.08	0.77–1.16	0.11	0.42–0.97
СГЛ_4	0.07	0.84–1.20	0.05	0.25–0.48
СГЛ_4а	0.08	0.73–1.24	0.20	0.44–1.70

Примечание.  $E$  – стандартная ошибка, ДИ – доверительный интервал,  $l_x$  – доля особей, доживших до возраста  $x$ . Обозначение поселений: СГЛ и НГЛ – средний и нижний горизонты литорали на станциях 1–4, 4а соответственно.



**Рис. 3.** Варьирование смертности ( $q_x$ ,  $\text{год}^{-1}$ ) у особей разного возраста в поселениях *Serripes groenlandicus* (а), *Macoma calcarea* (б), *Mytilus edulis* (в).

слабо отражали закономерности снижения численности моллюсков в отдельных поколениях с возрастом. Лишь в четырех из девятнадцати анализируемых поселений скорость элиминации почти не различалась у разновозрастных особей: поселения *Macoma balthica* в верхней сублиторали песчаного биотопа (уч. 5), *Serripes groenlandicus* (рис. 3а), *Portlandia arctica* и *Musculus niger*. Как уже отмечали, для *M. niger* удалось оценить лишь среднегодовую смертность за 4–5 лет у особей

разных поколений (начальный возраст моллюсков 3–6 лет). В поселениях остальных трех видов процессы выживаемости исследованы только в первые 4–5 лет жизни при ее максимальной продолжительности 7–12 лет (табл. 3). В большинстве же изучаемых поселений двустворчатых моллюсков отмечены порядковые различия уровня смертности в разных возрастных группах — по максимуму от 0.04 до 0.92  $\text{год}^{-1}$  (табл. 3).

В основном (в десяти из пятнадцати поселений *Bivalvia*), относительно высоким уровнем элиминации (~50–80% в год) характеризовались особи в возрасте 1 года. Дальнейшие изменения смертности с возрастом носили либо U-образный характер (шесть поселений) — когда смертность относительно велика в младших возрастных группах, понижается в средних и снова возрастает с увеличением возраста моллюсков (рис. 3б), либо (как правило, при отсутствии данных об элиминации особей на поздних этапах онтогенеза) наблюдали увеличение выживаемости особей в последующих возрастных группах (четыре поселения) (рис. 4), либо были колебательные изменения смертности моллюсков с возрастом (три поселения). Для *Yoldia hyperborea* уровень элиминации годовиков не удалось оценить, наибольшей смертностью отличались особи в возрасте 2–3 лет (~40% в год), с увеличением возраста особей выживаемость росла.

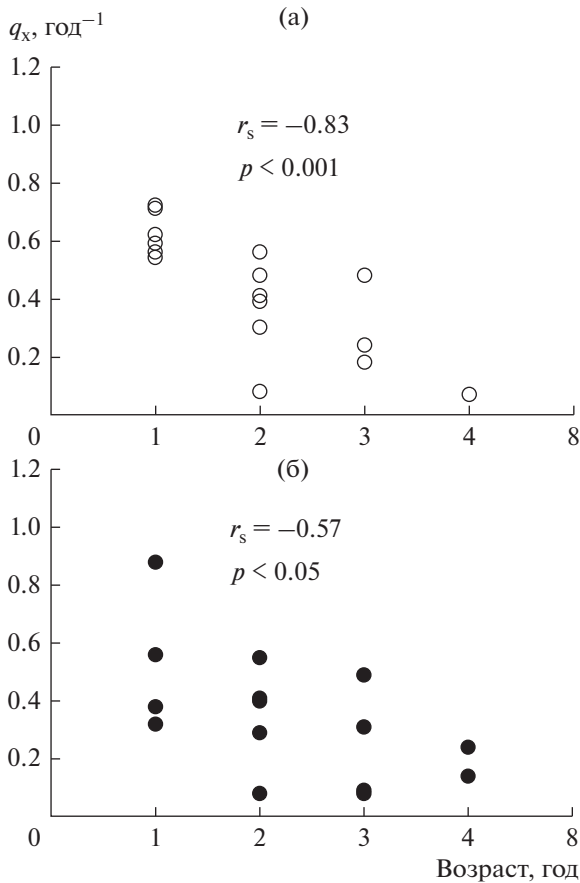
В поселении *Mytilus edulis* на каменистой литорали (уч. 6) процессы выживаемости изучены лишь в возрасте 3–7 лет (максимальная продолжительность жизни вида на этом местообитании 10–11 лет) (табл. 3). Наибольшей скоростью элиминации отличались моллюски старше пятилетнего возраста (~50% в год), а в возрасте трех лет она была относительно низкой — в среднем ~9% в год (рис. 3в).

Только в литоральных поселениях *Mya arenaria* была возможность изучить процессы выживаемости на протяжении почти всего жизненного цикла моллюсков, причем у представителей разных поколений (Gerasimova et al., 2021). При относительно непродолжительных наблюдениях за динамикой поколений (в течение  $\leq 7$ –9 лет) отмечено некое подобие U-образных изменений уровня смертности песчаных ракушек с возрастом (по крайней мере, для большей части рассматриваемых периодов) (рис. 5б, 5в).

Однако на уч. 1, где наблюдения за динамикой поколения 1988 г. были наиболее длительными (25 лет) и охватили весь ее жизненный цикл, изменения смертности носили скорее колебательный характер, когда периоды низкого уровня смертности песчаных ракушек сменялись относительно резкими повышениями степени элиминации (см. рис. 5а).

Как правило, повышенной смертностью отличались особи в возрасте 1 г., однако прослежива-

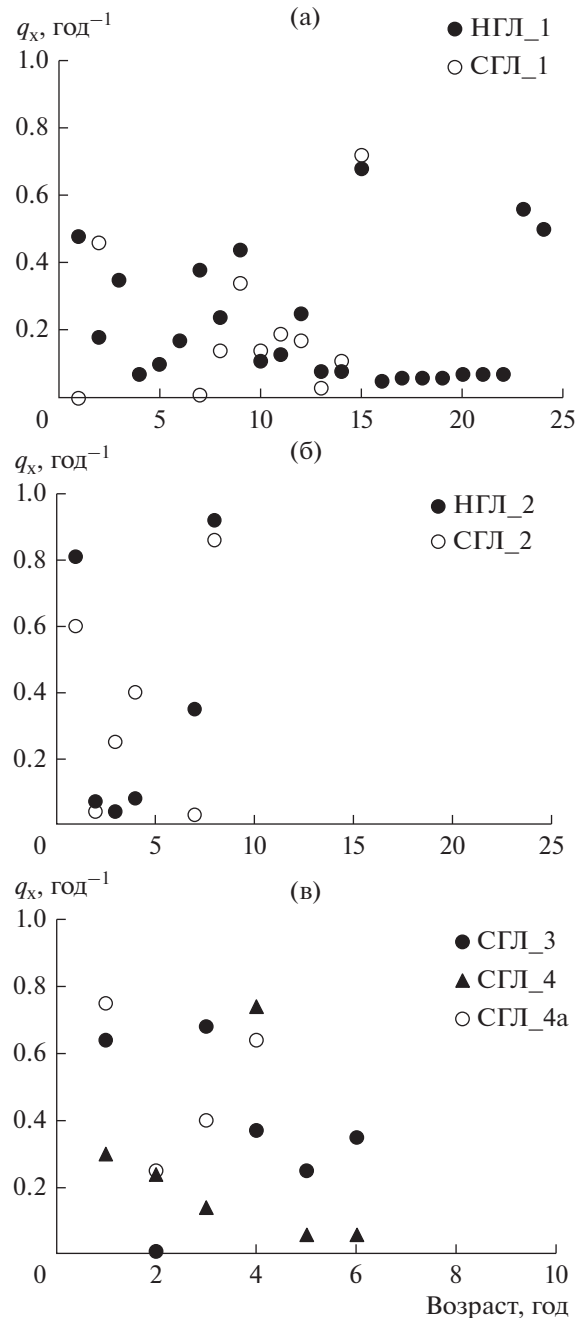




**Рис. 4.** Варьирование смертности ( $q_x$ , год<sup>-1</sup>) у особей разного возраста в поселениях *Macoma balthica* на среднем (а) и нижнем (б) горизонтах литорали уч. 5,  $r_s$  – ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

лась явная зависимость скорости элиминации этой группы от величины обилия генерации. В результате, различия численности особей в разных горизонтах литорали одного и того же участка к 2-летнему возрасту существенно сглаживались. Повышенная смертность также отмечалась в середине–конце периода активного линейного роста особей (в основном, в возрасте 4–8 лет) (рис. 5а) суммарная биомасса песчаных ракушек к этому моменту обычно достигала максимальной величины, далее этот показатель снижался (рис. 6) и в конце жизненного цикла – для наиболее долгоживущей генерации 1988 г. повышение уровня элиминации на поздних этапах онтогенеза отмечали дважды – в возрасте 15 и 23–24 лет (см. рис. 5а), <1% особей их числа в 1989 г. смогли преодолеть пятнадцатилетний возрастной рубеж.

Колебательный режим скорости элиминации в течение жизненного цикла (или его значительной части) оказался свойственен и самым долгоживущим из рассмотренных видов – *Arctica islandica*. Скорость элиминации особей генерации 1969 г. варьировала на протяжении 1984–2003 гг.



**Рис. 5.** Варьирование смертности ( $q_x$ , год<sup>-1</sup>) у особей разного возраста в поселениях *Mya arenaria* (генерации (5) и 1988 и 1999 гг.): а – уч. 1, б – уч. 2, в – уч. 3, 4, 4а. Обозначение поселений: горизонт литорали\_номер станции.

почти в 20 раз – от 0.02 до 0.41 год<sup>-1</sup> (табл. 3). В динамике генерации в возрасте от 15 до 33 лет прослеживались два периода относительно стабильной численности, разделенных кратковременным (в 1–2 года) промежутком повышенной смертности особей (рис. 7). Соответственно и уровень смертности менялся скачкообразно: периоды



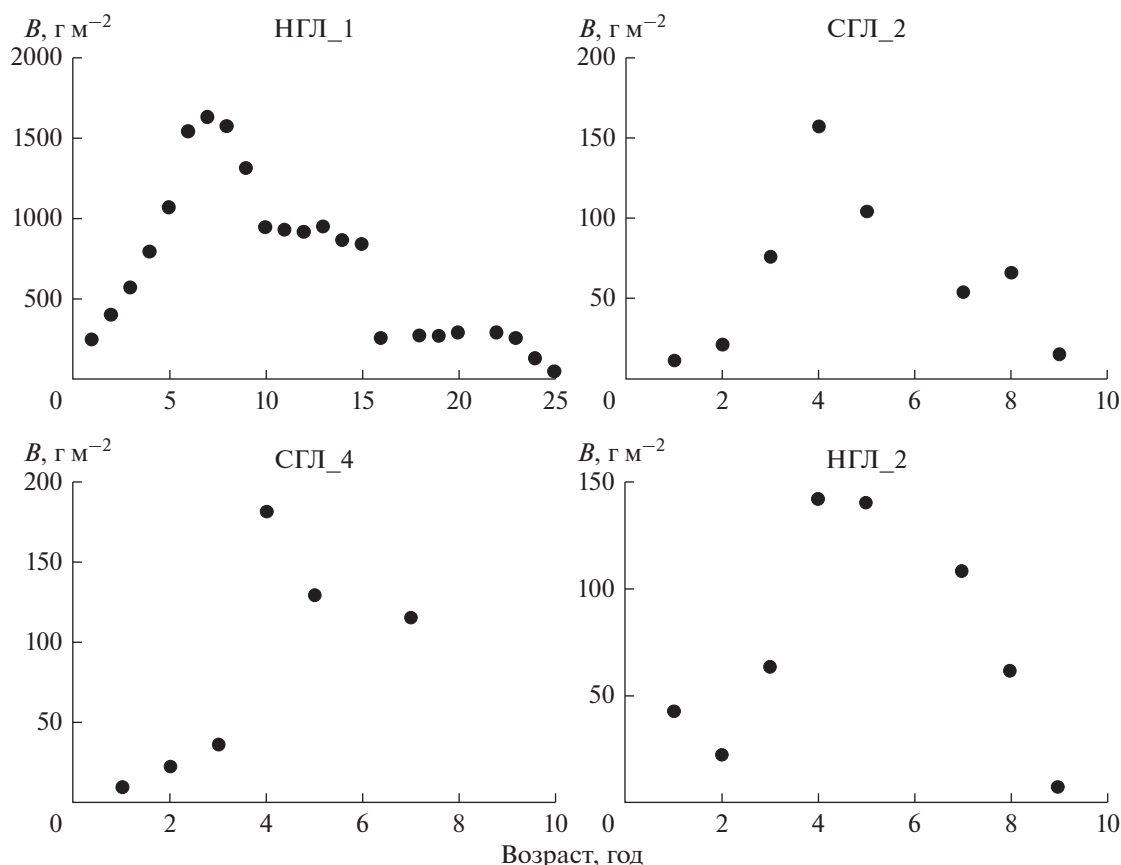


Рис. 6. Динамика биомассы ( $B$ ) *Mya arenaria* генераций 1988 и 1999 гг. на уч. 1, 2 и 4 (по: Gerasimova et al., 2021). Обозначение поселений: горизонт литорали\_номер станции.

низкого уровня смертности ( $0.02$  и  $0.13 \text{ год}^{-1}$  в 1984–1995 и 1998–2003 гг. соответственно) сменялись относительно резким повышением степени элиминации — до  $0.4 \text{ год}^{-1}$  в 1995–1997 гг.

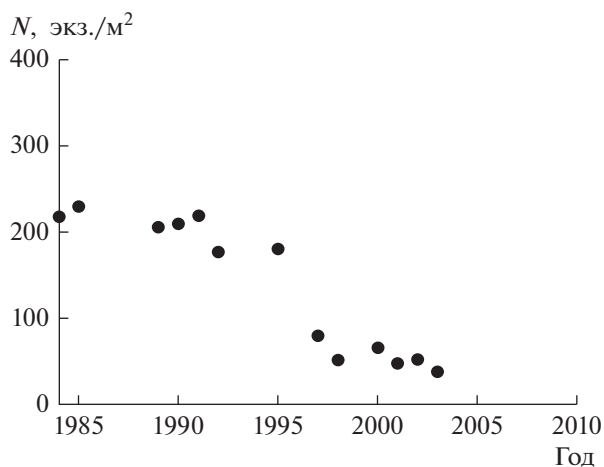


Рис. 7. Динамика численности *Arctica islandica* генерации 1969 г. на глубинах 10–15 м на ст. 7 в 1984–2003 гг. (по: Герасимова и др., 2017а). По оси ординат — средняя численность ( $N$ ) моллюсков.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Смертность как интегральная оценка условий существования.** Важным элементом проведенных исследований стала динамика всех анализируемых поселений *Bivalvia*, являясь примером естественных изменений. В Белом море изучаемые виды двустворчатых моллюсков не относятся к объектам промысла. Их поселения можно считать не подверженными воздействию любительского лова. За время наблюдений не отмечено никаких экстремальных событий в жизни обитателей литорали и сублиторали Кандалакшского залива Белого моря. Существенных изменений основных климатических и гидрологических характеристик в районе исследований за период работ 1980–2014 гг. не выявлено (Герасимова, 2021).

Средняя (независимо от возраста) смертность в поселениях изученных видов *Bivalvia* варьировала достаточно широко — от 9 до 53% в год. Однако этот показатель характеризовал элиминацию моллюсков, как правило, на разных этапах жизненного цикла видов — в основном, для первых 4–5 лет жизни, но было и много исключений. Соответственно большого смысла в сравнитель-

ном анализе среднегодовой смертности в разных поселениях моллюсков, по-видимому, нет. Тем не менее, отдельные закономерности динамики численности поселений *Bivalvia* можно выявить и из данных характеристик. Наименьшей смертностью (в среднем 9% в год) среди изученных видов отличались наиболее долгоживущие маллюски *Arctica islandica*. Столь низкий уровень элиминации представителей генерации 1969 г. в возрасте 15–33 лет вполне отражал слабые в среднем вариации плотности поселения в анализируемом местообитании с 1984 по 2003 гг. (Герасимова и др., 2017а). По отношению ко всему жизненному циклу *A. islandica*, указанный уровень смертности, очевидно, несколько занижен, поскольку с одной стороны не было информации о темпе элиминации особей вида на ранних этапах онтогенеза (например, в первые 14 лет жизни), а с другой – в анализ включены моллюски, уже вышедшие из-под возможного пресса хищников. Известно, что от хищников (беспозвоночных и рыб), в основном, страдали молодые особи данного вида (Schäfer, 1972; Brey et al., 1990). Для Белого моря годовая смертность *A. islandica* (как константа экспоненциальной модели) оценена в 16% в год (Begum et al., 2010), в пределах ареала распространения вида находилась в диапазоне 1–17% в год (Kilada et al., 2007; Begum et al., 2010).

Относительно высокий уровень годовой элиминации (40–50% в год) в поселениях *Macoma balthica* на песчаном пляже (уч. 5) и *Portlandia arctica*, для которых отмечены проявления стационарности структуры на протяжении многих лет наблюдений, объясняет довольно резкие падения численности поселений при отсутствии нового очередного успешного пополнения (Герасимова, Махимович, 2013; Герасимова и др., 2017б). Для сравнения – в поселении *Macoma balthica* в средней литорали илисто-песчаного пляжа (уч. 2) смертность в среднем в 2 раза ниже (~20% в год). Даже при перерывах успешного пополнения в несколько лет плотность этого поселения могла поддерживаться на относительно высоком уровне, а продолжительность эффекта доминирования отдельных генераций достигала четырех лет (Герасимова и др., 2017б).

Среди изученных поселений *Mya arenaria* самая высокая средняя смертность (40–50%) и наиболее вогнутые кривые выживания характеризовали динамику численности генераций на участках с повышенным содержанием мелкозернистых фракций. В таких местообитаниях доминирующие генерации почти прекращали свое существование за 5–9 лет. В преимущественно песчаных биотопах убыль численности генерации в среднем соответствовала годовой смертности <30%, а продолжительность жизни вида могла достигать 23–25 лет. От-

рицательная корреляция темпа линейного роста песчаных ракушек и степени заиленности грунта описана в работе (Appeldoorn, 1983). По-видимому, характер выживаемости особей *M. arenaria* в условиях разных биотопов демонстрирует похожие закономерности.

Таким образом, средняя (для всех возрастных групп) скорость элиминации особей в поселениях *Bivalvia* может быть весьма показательна при изучении группового отклика поселений на условия окружающей среды. Аналогичное (в относительном плане) поведение в разных поселениях *Bivalvia* демонстрировал и коэффициент смертности, представляющий параметр кривой выживания. Как правило, этот показатель оценить проще: достаточно описать динамику численности особей в нескольких последовательных возрастных группах.

**Причины возраст-зависимых колебаний смертности в поселениях *Bivalvia*.** Возрастная изменчивость темпов элиминации двустворчатых моллюсков не однократно отмечалась ранее в литературе (Green, 1973; Freeman, Dickie, 1979; Ankar, 1980; Commito, 1982; Josefson, 1982; Brousseau, Baglivo, 1988; Brey et al., 1990; McGrorty et al., 1990). Для водных беспозвоночных и рыб известна U-образная зависимость смертности от возраста (или размера) животных: смертность велика в младших возрастных группах, понижается в средних и снова увеличивается в старших возрастах (Алимов, 1989). В большинстве рассмотренных в настоящей работе случаев наиболее низкой выживаемостью отличались моллюски в возрасте 1–2 лет. Однако лишь в трети анализируемых поселений *Bivalvia* смертность с возрастом менялась U-образно. Примерно столько же случаев произошло на ситуации, когда после относительно высокого уровня элиминации особей в младших возрастных группах наблюдали увеличение выживаемости моллюсков с возрастом. Такие результаты вполне объяснимы. Поскольку процессы выживаемости изучены в основном для особей не старше 4–5 лет, соответственно скорость элиминации моллюсков на поздних этапах онтогенеза осталась неизвестной.

Только в литоральных поселениях *M. arenaria* оказалось возможным изучить выживаемость на протяжении почти всего жизненного цикла моллюсков (Герасимова et al., 2021). В разных местообитаниях песчаных ракушек анализировали динамику численности двух генераций – 1988 и 1999 гг. Соответственно, появилась уникальная возможность построения когортных таблиц выживания для представителей разных поколений. Исследование осуществлено в большей мере благодаря специфике динамики изучаемых поселений

*M. arenaria* – развития поселений на протяжении многих лет как динамики одной генерации при практически полном при почти полном отсутствии следов ежегодного пополнения. Из-за отсутствия пополнения поселений песчаных ракушек в течение длительных периодов (до 12 лет в одном из изученных поселений) особей обеих генераций в каждом местообитании было сравнительно легко отделить от представителей других поколений по внешней морфологии раковины на протяжении всего периода анализа динамики генераций (по максимуму – в течение 25 лет).

Оказалось, что сравнительно высоким темпом элиминации отличались представители песчаных ракушек не только на ранних этапах онтогенеза. В случае непродолжительных наблюдений (5–9 лет) за динамикой генераций отмечено некое подобие U-образных изменений уровня смертности песчаных ракушек с возрастом. Однако на одном участке (уч. 1), где наблюдения за динамикой генерации носили наиболее долговременный характер (25 лет), изменения уровня смертности были скорее колебательного характера, – периоды низкого уровня смертности песчаных ракушек сменялись периодами относительно резкого его повышения.

Известно, что высокая смертность особей на ранних стадиях развития (в нашем случае в возрасте одного года), отмеченная в большинстве анализируемых поселений *M. arenaria*, а также в поселениях других видов, вполне типична для морских беспозвоночных (Hunt, Scheibling, 1997). Причины повышенной смертности на ранних этапах онтогенеза в популяциях гидробионтов разнообразны и могут включать нарушения в развитии, физиологический стресс, физическое воздействие окружающей среды, хищничество, конкуренцию, паразитизм (Hunt, Scheibling, 1997). У песчаных ракушек повышенная смертность в первые годы жизни, по-видимому, связана с их слабой защищенностью и напряженными внутривидовыми отношениями в плотных скоплениях молодых моллюсков. В этот период особи *M. arenaria* обитают в приповерхностном слое грунта, т.е. в условиях динамичной среды. Значительная часть молодежи может погибать в силу нежизнеспособности и в результате воздействия хищников. Так, в губе Чупа Белого моря в личиночном пуле двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* у большого числа особей обнаружены визуальными различимые нарушения в развитии (Кулаковский, Флячинская, 1993). Многие исследователи считают хищничество одной из главных причин высокого уровня смертности *Mya arenaria* на ранних этапах жизненного цикла (Beal et al., 2001; Strasser, Günther, 2001; Beal, Kraus, 2002; Strasser, 2002; Flach, 2003; Strasser et al., 2003; Beu-

kema, Dekker, 2005; Beal, 2006a; Bowen, Hunt, 2009). Есть данные, что и в поселениях *Mytilus edulis*, *Macoma balthica*, *Arctica islandica* от хищничества страдают в основном молодые особи (Schafer, 1972; Dare, 1976; Holland et al., 1980; Bachelet, 1986; Elmgren et al., 1986; Brey et al., 1990; Beukema et al., 1998, 2001; Strasser, Günther, 2001; Hiddink et al., 2002; Strasser, 2002; Philippart et al., 2003; Strasser et al., 2003; Beukema, Dekker, 2005, 2014). Благодаря хищничеству брюхоногого моллюска *Euspira heros* (Say, 1822), выживаемость *Mya* у атлантического побережья Северной Америки в течение первых пяти лет жизни не превышала 3.5% (Commito, 1982). В изученных беломорских местообитаниях песчаных ракушек ни креветки, ни другие хищники (крабы, хищные брюхоногие моллюски, морские звезды, камбалы) или отсутствовали, или были крайне малочисленны (Gerasimova et al., 2015, 2021). Однако нельзя полностью исключить влияние хищников на выживание молодых песчаных ракушек. Известно, что в Белом море потенциальными хищниками для молодых особей *Mya arenaria*, закапывающихся в грунт не глубже 5–8 см, служат некоторые виды птиц (чайки *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763, *L. canus* L., 1758), кулики *Haematopus ostralegus* (L., 1758), *Arenaria interpres* (L., 1758), серый журавль *Grus grus* (L., 1758), гай *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758), рыбы (треска *Gadus morpha* L., 1758, камбала *Pleuronectes flesus* (L., 1758), маслюк *Pholis gunellus* (L., 1758), бельдюга *Zoarces viviparus* (L., 1758) и морская звезда *Asterias rubens* L., 1758) (Шкляревич, Щербакова, 2004). Тем не менее, двухлетние песчаные ракушки, которые должны бы подвергаться влиянию хищников из-за их небольшого размера и жизни в поверхностном слое грунта, отличались сравнительно низкой смертностью (0.01–0.24 год<sup>-1</sup>) в большинстве анализируемых местообитаний. Кроме того, не является аргументом в пользу влияния хищников на молодых особей *Mya arenaria* наличие огромного количества их пустых неповрежденных раковин (в том числе и мелких – размером <20 мм) в толще донных отложений участков на протяжении всего периода исследований (визуальные наблюдения авторов). Таким образом, маловероятно, что хищничество играло важную роль в регуляции смертности песчаных ракушек в этих местообитаниях.

Если влияние хищничества слабое или отсутствует, основную роль в регуляции смертности годовиков песчаных ракушек (как и остальных видов) могли играть другие биотические факторы, например, внутривидовые отношения. Были выявлены различия в степени элиминации годовиков *M. arenaria* (от 0.2 до 80% за год) в условиях разной плотности поселений песчаных ракушек в отдельных вертикальных горизонтах одного и то-

го же участка. В результате разница в численности двухлетних особей на разных горизонтах литорали существенно сглаживалась. Аналогичных примеров возможного влияния внутривидовой конкуренции на выживание молоди *Bivalvia* в литературе немного. Так, в популяции *Mytilus edulis* у берегов Англии (Девон) степень элиминации молоди сильно варьировала между годами в зависимости от объема пополнения (McGrorty et al., 1990; McGrorty, Goss-Custard, 1993). При этом с увеличением возраста моллюсков выживаемость росла. По мнению (McGrorty et al., 1990), основная причина высокой смертности мидий на ранних этапах онтогенеза в основном связана с хищничеством крабов *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758), однако исследователи не дали объяснений плотности-зависимому воздействию крабов на молодь моллюсков. Выживание молоди авторы связывают с возможностью находить убежища между биссусными нитями взрослых особей. Логично предположить, что плотность-зависимая смертность молоди — это отражение ограниченного количества подобных убежищ, что позволяет трактовать такую плотность-зависимую смертность как результат внутривидовой конкуренции за пространство. Экспериментальные исследования, предпринятые у берегов Северной Америки, показали статистически значимое увеличение смертности моллюсков в плотных скоплениях песчаных ракушек (Beal et al., 2001; Beal, 2006b). Однако, по мнению исследователей, маловероятно, что снижение их выживаемости в плотных поселениях обусловлено голоданием (внутривидовой конкуренцией). Обнаружено очень незначительное количество неповрежденных раковин моллюсков (Beal et al., 2001).

Негативное воздействие на выживание молодых особей *Mya arenaria* могут оказывать и суровые зимние условия (например, истирающее действие льда) (Kühl, 1951; Strasser et al., 2001; Bowen, Hunt, 2009). Процессы формирования спата *M. arenaria* и его выживание к следующему сезону в Белом море специально изучали в трех местонахождениях в 2003–2010 гг. (Gerasimova et al., 2021). Обнаружено, что спат предыдущего года либо полностью отсутствовал, либо выживали единичные особи.

Последующее увеличение выживаемости моллюсков с возрастом, отмеченное в поселениях *M. arenaria* и в скоплениях других анализируемых видов можно представить как следствие усиления сбалансированности количества доступного корма и пищевых потребностей моллюсков, а также меньшей уязвимости особей по мере увеличения размеров. Увеличение выживаемости *M. arenaria* с возрастом многие исследователи часто связывали с большей защищенностью вида по мере роста

особей — прежде всего, с увеличением глубины закапывания (Свешников, 1963; Brousseau, 1978; Commito, 1982; Brousseau, Baglivo, 1988). Беломорские песчаные ракушки в возрасте 4–6 лет (средние размеры ~20–40 мм) закапываются на глубину 5–10 см. Североатлантические песчаные ракушки подвержены атакам хищных брюхоногих моллюсков *Euspira heros* только до размеров 30 мм (Commito, 1982).

В анализируемых поселениях *Mya arenaria* относительно высокая выживаемость моллюсков, как правило, совпадала по времени с периодом активного роста животных (ежегодные приросты раковины 4–5 мм), что могло привести к усилению конкуренции особей за пищу при увеличении их размеров, и как результат — происходило увеличение уровня смертности в конце периода активного линейного роста песчаных ракушек. К концу периода активного роста суммарная биомасса в поселениях песчаных ракушек часто достигала максимальной (зарегистрированной за время наблюдений) величины, после чего она снижалась.

Для наиболее долгоживущей генерации песчаных ракушек (уч. 1) очередной этап стабилизации численности отмечен в возрасте 10–15 лет, по-видимому, как результат установившегося окончательного баланса между экологической емкостью среды и массой моллюсков. Средняя скорость роста *M. arenaria* в этот период <2 мм в год, моллюски способны закопаться на глубину 30–40 см и, таким образом, малодоступны для хищников. Последующее достаточно резкое возрастание уровня смертности в возрасте 15 лет, возможно, обусловлено достижением большинством представителей генерации средней продолжительности жизни. Не более 1% особей (относительно их численности в 1989 г.) оказались способны перейти 15-летний возрастной рубеж. В результате сформировалась группа долгожителей, отличавшаяся низкой численностью и низким темпом роста (<1 мм в год), которая в почти неизменном составе достигла, вероятно, близкой к максимальной продолжительности жизни *M. arenaria* в Белом море — 23–25 лет.

В результате анализа динамики численности отдельных генераций песчаных ракушек можно выделить несколько обстоятельств, определяющих выживаемость *M. arenaria* на протяжении жизненного цикла: степень защищенности особей (во многом определена глубиной закапывания моллюсков), внутривидовые отношения и старение. Однако выявленные закономерности возможно справедливы не только для песчаных ракушек. Так, колебание скорости элиминации в течение онтогенеза оказалось свойственно и са-

мым долгоживущим из рассмотренных видов – *Arctica islandica*. Не было возможности оценить выживаемость моллюсков до 14-летнего возраста, однако в динамике генерации 1969 г. в возрасте от 15 до 33 лет прослеживаются два периода относительно стабильной численности, разделенных кратковременным (в 1–2 года) промежутком повышенной смертности особей. Относительно резкая элиминация *A. islandica* к 35-летнему возрасту (к 2005 г.) позволяет предположить, что средняя продолжительность жизни большинства особей генерации 1969 г. была ~35 лет. По-видимому, отдельные представители этого поколения жили дольше, поскольку их находили летом 2017 г.

Таким образом, анализ снижения численности особей в возрастных группах в беломорских поселениях *Bivalvia* показал, что смертность не может рассматриваться как постоянная величина на протяжении жизненного цикла моллюсков. В течение этого периода возможные причины повышения уровня смертности могут быть следующие: 1) обитание в поверхностном слое грунта на начальных этапах жизненного цикла (нестабильная среда, высокая смертность нежизнеспособных особей, влияние хищников); 2) напряженные внутривидовые отношения в плотных скоплениях молоди; 3) усиление внутривидовой конкуренции вследствие быстрого роста моллюсков; 4) старение (достижение средней и максимальной продолжительности жизни).

**Выводы.** Выявлена значительная пространственно-временная гетерогенность показателей элиминации в поселениях беломорских двустворчатых моллюсков. Средняя (независимо от возраста) годовая скорость элиминации особей оказалась весьма чувствительна к окружающей среде и могла бы служить интегральной оценкой условий существования моллюсков. Для отдельных представителей беломорских *Bivalvia* этот показатель варьировал в 1.5–2 раза в разных поселениях одного и того же вида и, как следствие, в разных местообитаниях продолжительность доминирования одного поколения существенно различалась (в  $\geq 2$  раза). В качестве сравнительной оценки средней скорости элиминации вполне может быть использован параметр экспоненциальной модели, описывающий снижение численности моллюсков с возрастом. Показано, что скорость элиминации не является постоянной величиной на протяжении жизненного цикла моллюсков. В поселениях беломорских моллюсков скорость элиминации особей разного возраста варьировала, как правило, в десятки раз. Основное влияние на выживаемость животных оказывали степень их защищенности, внутривидовые отношения и старение.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают огромную благодарность всем студентам и сотрудникам кафедры ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургского гос. университета за помощь в проведении данного исследования, руководству Учебно-научной базы “Беломорская” (Карелия, пос. Чупа) за предоставленную возможность сбора материала, сотрудникам Зоологического института РАН за данные по многолетней динамике гидрологических характеристик в губе Чупа.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Гранта РФФИ Арктика “3. Вековые изменения донных экосистем арктических морей России, современное состояние и прогноз”, № 18-05-60157.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Ленинград: Гидрометеиздат.
- Бабков А.И. 1982. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. Ленинград: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР. С. 3.
- Бабков А.И., Голиков А.Н. 1984. Гидробиокомплексы Белого моря. Ленинград: Изд-во Зоол. ин-та РАН.
- Бабков А.И., Прыгункова Р.В. 1974. Аномалии сезонного развития зоопланктона и гидрологических условий в губе Чупа Белого моря // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Ленинград: Наука. С. 99.
- Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. 1995. Сер.: Исследование фауны морей. Вып. 42(50). Санкт-Петербург: Зоол. ин-т РАН. Ч. I.
- Бурковский И.В., Столяров А.П., Удалов А.А. 1998. Личинки как фактор формирования сообщества илисто-песчаной литорали Белого моря // Зоол. журн. Т. 77. № 11. С. 1229.
- Герасимова А.В. 2021. Пространственно-временная организация поселений морских двустворчатых моллюсков (на примере Белого моря): Дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 572 с.
- Герасимова А.В., Максимович Н.В. 2009. О закономерностях организации поселений массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря // Вестник Санкт-Петербург. гос. ун-та. Сер. 3. Вып. 3. С. 82.
- Герасимова А.В., Григорьева А.С., Максимович Н.В. 2017а. Механизмы организации поселений *Arctica islandica* (Linnaeus, 1767) в Белом море: многолетняя ротация или мнимая стационарность // Матер. XX науч. семинара “Чтения памяти К.М. Дерюгина”, 01.12.2017. Санкт-Петербург. С. 35.
- Герасимова А.В., Филиппова Н.А., Максимович Н.В. 2017б. Стабильность и изменчивость популяционных характеристик *Macoma balthica* L. в Белом море //

- ХIII Всерос. конф. с междунар. участием “Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря”. Сборник материалов. Санкт-Петербург, 17–20 октября 2017 г. Санкт-Петербург. С. 36.
- Гиляров А.М. 1990. Популяционная экология: Учеб. пособие. Москва: Изд-во МГУ.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Гальцова В.В., Менишуткина Т.В. 1985. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Ленинград: Наука. С. 5.
- Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. Москва: Изд-во АН СССР.
- Кулаковский Э.Е., Флячинская Л.П. 1993. Особенности личиночного развития беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.). Формирование элементов регуляторных систем // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 253. Санкт-Петербург. С. 61.
- Лисицына К.Н., Герасимова А.В. 2019. Сколько лет живут *Macoma calcarea* (Gmelin) в Белом море: определение возраста по внешней морфологии и спиалам раковины // Биология – Наука XXI века: 23-я Междунар. Пушкинская шк.-конф. молодых ученых: Сб. тезисов. г. Пушкино, 15–19 апреля 2019 г. Пушкино. С. 53.
- Луканин В.В., Ошурков В.В. 1981. Структура литоральных поселений мидий в Кандалакшском заливе Белого моря // Биология моря. № 5. С. 33.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1986. Динамика размерной структуры поселений беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.) // Экологические исследования донных организмов Белого моря. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 50.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1990. Поселения мидий: постоянное непостоянство // Природа. № 11. С. 56.
- Петелин В.П. 1967. Гранулометрический анализ морских донных осадков. Москва: Наука.
- Садыхова И.А. 1982. Изменение численности и размерного состава популяции *Mya arenaria* L. в Белом море // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря: Матер. 1 координационного совещ. (май 1982 г.) Ленинград: Б.-и. Ленинград. С. 73.
- Свешников В.А. 1963. Биоценологические связи и условия существования некоторых кормовых беспозвоночных инфауны литорали Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Кандалакшского заповед. Вып. 4. С. 114.
- Шкляревич Г.А., Щербакова И.Б. 2004. Многолетние изменения поселений *Mya arenaria* на литорали Кандалакшского залива Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Матер. IX междунар. конф. Петрозаводск, Карелия, 11–14 октября 2004. Петрозаводск. С. 327.
- Allen K.R. 1971. Relation between production and biomass // Can. J. Fish and Aquat. Sci. V. 28. P. 1537.
- Ankar S. 1980. Growth and production of *Macoma balthica* (L.) in a northern baltic soft bottom // Ophelia. Suppl. 1. P. 31.
- Appeldoorn R.S. 1983. Variation in the growth rate of *Mya arenaria* and its relationship to the environment as analyzed through principal component analysis and the parameter of von Bertalanffy equation // Fish. Bull. V. 81. № 1. P. 75.
- Armonies W. 1996. Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: Byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography // J. Sea Res. V. 35. № 4. P. 323.
- Armonies W., Hellwig-Armonies M. 1992. Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles // Neth. J. Sea Res. V. 29. № 4. P. 371.
- Bachelet G. 1986. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.) // Hydrobiologia. V. 142. № 1. P. 233.
- Beal B.F. 2006a. Biotic and abiotic factors influencing growth and survival of wild and cultured individuals of the softshell clam (*Mya arenaria* L.) in eastern Maine // J. Shellfish Res. V. 25. № 2. P. 461.
- Beal B.F. 2006b. Relative importance of predation and intraspecific competition in regulating growth and survival of juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., at several spatial scales // J. Exp. Marine Biol. Ecol. V. 336. № 1. P. 1.
- Beal B.F., Kraus G.M. 2002. Interactive effects of initial size, stocking density, and type of predator deterrent netting on survival and growth of cultured juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in eastern Maine // Aquaculture. V. 208. № 1–2. P. 81. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00900-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00900-0)
- Beal B.F., Coffin C.R., Randall S.F. et al. 2018. Spatial Variability in Recruitment of an Infaunal Bivalve: Experimental Effects of Predator Exclusion on the Softshell Clam (*Mya arenaria* L.) along Three Tidal Estuaries in Southern Maine, USA // J. Shellfish Res. V. 37. № 1. P. 1.
- Beal B.F., Parker M.R., Vencile K.W. 2001. Seasonal effects of intraspecific density and predator exclusion along a shore-level gradient on survival and growth of juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in Maine, USA // J. Exp. Marine Biol. Ecol. V. 264. № 2. P. 133. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00320-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00320-3)
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1996. Ecology: Individuals, Populations, and Communities. Oxford: Blackwell Science.
- Begum S., Basova L., Heilmayer O. et al. 2010. Growth and Energy Budget Models of the Bivalve *Arctica islandica* at Six Different Sites in the Northeast Atlantic Realm // J. Shellfish Res. V. 29. № 1. P. 107. <https://doi.org/10.2983/035.029.0103>
- Berger V.J., Naumov A.D., Usov N.V. et al. 2003. 36-Years Time-Series (1963–1998) of Zooplankton, Tempera-

- ture and Salinity in the White Sea: Saint Petersburg: Silver Spring.
- Beukema J.J. 1993. Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) in the Wadden sea // Helgoland Mar. Res. V. 47. № 3. P. 287.
- Beukema J.J., Dekker R. 2005. Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries // Mar. Ecol. Progress Series. V. 287. P. 149. <https://doi.org/10.3354/meps287149>
- Beukema J.J., Dekker R. 2007. Variability in annual recruitment success as a determinant of long-term and large-scale variation in annual production of intertidal Wadden Sea mussels (*Mytilus edulis*) // Helgoland Mar. Res. V. 61. № 2. P. 71. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0054-3>
- Beukema J.J., Dekker R. 2014. Variability in predator abundance links winter temperatures and bivalve recruitment: correlative evidence from long-term data in a tidal flat // Mar. Ecol. Progress Series. V. 513. P. 1. <https://doi.org/10.3354/meps10978>
- Beukema J.J., Honkoop P., Dekker R. 1998. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation // Hydrobiologia. V. 375. P. 23. <https://doi.org/10.1023/A:1017025526098>
- Beukema J.J., Dekker R., Essink K., Michaelis H. 2001. Synchronized reproductive success in the main bivalve species in the Wadden Sea: causes and consequences // Mar. Ecol. Progress Series. V. 211. P. 143. <https://doi.org/10.3354/meps211143>
- Bowen J., Hunt H. 2009. Settlement and Recruitment Patterns of the Soft-Shell Clam, *Mya arenaria*, on the Northern Shore of the Bay of Fundy, Canada // Estuaries and Coasts. V. 32. № 4. P. 758. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9151-2>
- Brey T. 1999. Growth Performance and Mortality in Aquatic Macrobenthic Invertebrates // Advances in Marine Biology: Academic Press. P. 153.
- Brey T., Arntz W.E., Pauly D., Rumohr H. 1990. *Arctica (Cypripina) islandica* in Kiel Bay (Western Baltic): growth, production and ecological significance // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 136. № 3. P. 217. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(90\)90162-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(90)90162-6)
- Brousseau D.J. 1978. Population dynamics of the soft-shell clam *Mya arenaria* // Mar. Biol. V. 50. № 1. P. 63.
- Brousseau D.J., Baglivo J.A. 1984. Sensitivity of the population growth rate to changes in single life history parameters: its application to *Mya arenaria* (Mollusca: Pelecypoda) // Fishery Bulletin. V. 82. № 3. P. 537.
- Brousseau D.J., Baglivo J.A. 1988. Life tables for two field populations of soft-shell clam, *Mya arenaria*, (Mollusca: Pelecypoda) from Long Island Sound // Fishery Bulletin. V. 86. P. 567.
- Clements J.C., Hunt H.L. 2017. Effects of CO<sub>2</sub>-driven sediment acidification on infaunal marine bivalves: A synthesis // Mar. Pollut. Bull. V. 117. № 1–2. P. 6. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.01.053>
- Clements J.C., Woodard K.D., Hunt H.L. 2016. Porewater acidification alters the burrowing behavior and post-settlement dispersal of juvenile soft-shell clams (*Mya arenaria*) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 477. P. 103. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.01.013>
- Commuto J.A. 1982. Effects of *Lunatia heros* predation on the population dynamics of *Mya arenaria* and *Macoma balthica* in Maine, USA // Mar. Biol. V. 69. № 2. P. 187.
- Connell J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus* // Ecology. V. 42. № 4. P. 710.
- Connell J.H. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais* // Ecol. Monographs. V. 40. № 1. P. 49.
- Dare P.J. 1976. Settlement, growth and production of the mussel, *Mytilus edulis* L., in Morecambe Bay, England. London: Her Majesty's Stationery Office. (Fishery Investigations. Ministry of Agriculture. Fish. Food. Ser. II. V. 28).
- Elmgren R., Ankar S., Marteleur B., Ejdung G. 1986. Adult Interference with Postlarvae in Soft Sediments: The Pontoporeia-Macoma Example // Ecology. V. 67. № 4. P. 828.
- Flach E.C. 2003. The separate and combined effects of epibenthic predation and presence of macro-infauna on the recruitment success of bivalves in shallow soft-bottom areas on the Swedish west coast // J. Sea Res. V. 49. № 1. P. 59. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00199-5](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00199-5)
- Frank P.W. 1969. Growth rates and longevity of some gastropod mollusks on the coral reef at Heron Island // Oecologia. V. 2. № 2. P. 232.
- Freeman K.R., Dickie L.M. 1979. Growth and mortality of the blue mussel *Mytilus edulis* in relation to environmental indexing // J. Fish Res. Board Canada. V. 36. № 10. P. 1238.
- Gerasimova A., Maximovich N. 2013. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability // Hydrobiologia. V. 706. № 1. P. 119. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1415-3>
- Gerasimova A., Maximovich N., Filippova N. 2015. Cohort life tables for a population of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in the White Sea // Helgoland Mar. Res. V. 69. № 2. P. 141. <https://doi.org/10.1007/s10152-014-0423-2>
- Gerasimova A.V., Maximovich N.V., Filippov N.A. et al. 2021. Bivalve *Mya arenaria* L. as a model object in demecology: dynamics of bed structure, mortality and growth in the Kandalaksha Bay of the White Sea // Hydrobiologia. V. 848. № 19. P. 4511. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04658-y>
- Green R.H. 1973. Growth and mortality in an arctic intertidal population of *Macoma balthica* (Pelecypoda, Tellinidae) // J. Fish Res. Board Canada. V. 30. P. 1345.



- Green M.A., Waldbusser G.G., Reilly S.L. et al. 2009. Death by dissolution: Sediment saturation state as a mortality factor for juvenile bivalves // *Limnol., Oceanogr.* V. 54. № 4. P. 1037.  
<https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.4.1037>
- Green M.A., Waldbusser G.G., Hubazc L. et al. 2013. Carbonate Mineral Saturation State as the Recruitment Cue for Settling Bivalves in Marine Muds // *Estuaries and Coasts*. V. 36. № 1. P. 18.  
<https://doi.org/10.1007/s12237-012-9549-0>
- Hiddink J.G., Hofstede R.T., Wolff W.J. 2002. Predation of intertidal infauna on juveniles of the bivalve *Macoma balthica* // *J. Sea Res.* V. 47. № 2. P. 141.  
[https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00107-7](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00107-7)
- Holland A.F., Mountford N.K., Hiegel M.H. et al. 1980. Influence of predation on infaunal abundance in Upper Chesapeake Bay, USA // *Mar. Biol.* V. 57. № 3. P. 221.
- Honkoop P.J.C., van der Meer J., Beukema J.J., Kwast D. 1998. Does temperature-influenced egg production predict the recruitment in the bivalve *Macoma balthica*? // *Mar. Ecol. Progress Series*. V. 164. P. 229.  
<https://doi.org/10.3354/meps164229>
- Hunt H.L., Scheibling R.E. 1997. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates // *Mar. Ecol. Progress Series*. V. 155. P. 269.  
<https://doi.org/10.3354/meps155269>
- Hunt H., Archie McLean D., Mullineaux L. 2003. Post-settlement alteration of spatial patterns of soft shell clam (*Mya arenaria*) recruits // *Estuaries and Coasts*. V. 26. № 1. P. 72.  
<https://doi.org/10.1007/BF02691695>
- Josefson A.B. 1982. Regulation of population size, growth, and production of a deposit-feeding bivalve: A long-term field study of three deep-water populations off the Swedish west coast // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 59. № 2–3. P. 125.  
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(82\)90111-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(82)90111-3)
- Kilada R.W., Campana S.E., Roddick D. 2007. Validated age, growth, and mortality estimates of the ocean quahog (*Arctica islandica*) in the western Atlantic // *ICES Journal of Marine Science*. V. 64. № 1. P. 31.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl001>
- Kühl H. 1951. Über die siedlungsweise von *Mya arenaria* // *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*. Bd 25. S. 358.
- McGrorty S., Clarke R.T., Reading C.J., Goss-Custard J.D. 1990. Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis*: density changes and regulation of the population in the Exe estuary, Devon // *Marine Ecology Progress Series*. V. 67. P. 157.
- McGrorty S., Goss-Custard J.D. 1993. Population Dynamics of the Mussel *Mytilus edulis* along Environmental Gradients: Spatial Variations in Density-Dependent Mortalities // *J. Animal Ecol.* V. 62. № 3. P. 415.
- Murawski S.A., Ropes J.W., Serchuk F.M. 1982. Growth of the ocean quahog, *Arctica islandica*, in the Middle Atlantic Bight // *Fishery Bulletin*. V. 80. P. 21.
- NEFSC. 1995. Report of the 19th Northeast Regional Stock Assessment Workshop (19th SAW): Stock Assessment Review Committee (SARC) consensus summary of assessments. Woods Hole, MA: NOAA/National Marine Fisheries Service. (Northeast Fish Sci Cent Ref Doc. 95-08).
- Perron F.E. 1983. Growth, Fecundity, and Mortality of *Conus pennaceus* in Hawaii // *Ecology*. V. 64. № 1. P. 53.
- Petersen G.H. 1978. Life cycles and population dynamics of marine benthic bivalves from the Disko Bugt area of West Greenland // *Ophelia*. V. 17. № 1. P. 95.
- Philippart C.J.M., Aken H.M.V., Beukema J.J. et al. 2003. Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica* // *Limnol., Oceanogr.* V. 48. № 6. P. 2171.  
<https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.6.2171>
- Powell E.N., Mann R. 2005. Evidence of recent recruitment in the ocean quahog *Arctica islandica* in the Mid-Atlantic Bight // *J. Shellfish Res.* V. 24. P. 517.
- Schafer W. 1972. Ecology and Palaeoecology of marine environments. Chicago: University of Chicago Press.
- Steingrímsson S.A., Thorarinsdóttir G.G. 1995. Age structure, growth and size at sexual maturity in ocean quahog, *Arctica islandica* L. (Mollusca Bivalvia), off NW-Iceland // ICES Document.
- Strasser M. 2002. Reduced epibenthic predation on intertidal bivalves after a severe winter in the European Wadden Sea // *Mar. Ecol. Progress Series*. V. 241. P. 113.  
<https://doi.org/10.3354/meps241113>
- Strasser M., Dekker R., Essink K. et al. 2003. How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? // *J. Sea Res.* V. 49. № 1. P. 47.  
[https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00198-3](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00198-3)
- Strasser M., Günther C.-P. 2001. Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea // *J. Sea Res.* V. 46. № 1. P. 57.  
[https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(01\)00063-6](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(01)00063-6)
- Strasser M., Reinwald T., Reise K. 2001. Differential effects of the severe winter of 1995/96 on the intertidal bivalves *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* in the Northern Wadden Sea // *Helgoland Mar. Res.* V. 55. № 3. P. 190.  
<https://doi.org/10.1007/s101520100079>
- Weinberg J.R. 1985. Factors regulating population dynamics of the marine bivalve *Gemma gemma*: intraspecific competition and salinity // *Mar. Biol.* V. 86. № 2. P. 173.
- Yap W.G. 1977. Population Biology of the Japanese Little-neck Clam, *Tapes philippinarum*, in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaiian Islands // *Pacific Science*. V. 31. № 3. P. 223.
- Yusuf F., Martins J.M., Swanson D. 2014. Life Tables // *Methods of Demographic Analysis*: Springer Netherlands. P. 143.

## Mortality and Survival in Marine Bivalve Beds under Undisturbed Environmental Conditions (on Example of the White Sea)

A. V. Gerasimova<sup>1, \*</sup>, N. V. Maximovich<sup>1</sup>, and N. A. Filippova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia*

*\*e-mail: agerasimova64@mail.ru*

Spatial and temporal variabilities in mortality of 9 bivalve species, widely distributed in the White Sea littoral and sublittoral zones were studied in 19 mollusc beds in the Keret Archipelago (Kandalaksha Bay). Life tables were constructed based on long-term observations (1989–2014) of the dynamics of size-age distribution in the beds. Using these tables, one may study the age-specific mortality and, accordingly, its influence on different stages of the life cycle. In some cases, it was possible to follow the dynamics of individual generations throughout their entire life cycle and to construct cohort life tables, which is almost unprecedented for free-living unattached marine bottom invertebrates. Mortality characteristics of the majority of the analyzed bivalve species were obtained for the first time. Significant fluctuations in the elimination level at different ages and their main causes were identified. The average (regardless of age) annual mortality occurs to be sensitive to environmental conditions, and thus can be used for an integral assessment of mollusk life conditions. For the White Sea bivalves the mortality varied by 1.5–2 times in different beds of the same species. At the same time, mortality rate was not constant throughout the life cycle of *Bivalvia*. The estimate varied more than 10-fold in different age groups, maximum from 0.04 to 0.92 year<sup>-1</sup>. The main influence on the mollusc survival was provided by the degree of protection, intraspecific relationships, and aging.

*Keywords:* bivalves, White Sea, dynamics of the bed structure, mortality, survival

УДК 574.587

## ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА ПОДЕНОК (Insecta, Ephemeroptera) МАЛОЙ ЛОСОСЕВОЙ РЕКИ (ЮЖНОЕ ПРИМОРЬЕ, РОССИЯ)

© 2022 г. Е. А. Горвая\*

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии  
Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия**\*e-mail: brouny@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.05.2022 г.

После доработки 30.05.2022 г.

Принята к публикации 17.06.2022 г.

Приведены сведения об изменении структуры сообщества поденок малой лососевой р. Тигровая в условиях различных гидрологических режимов и слабого антропогенного воздействия. В водотоке отмечено обитание ~40 видовых таксонов отр. Ephemeroptera. В бентосном сообществе на грунтах с фракцией <22 см личинки поденок занимали лидирующую позицию, их численность достигала 176–8601 экз./м<sup>2</sup>, биомасса 0.38–19.67 г/м<sup>2</sup>. Минимальные значения отмечены во время летнего паводка, максимум по численности – в ледовый период, по биомассе – в весенне-летнюю межень. На исследованном участке р. Тигровая зарегистрированы виды поденок, относящиеся к пяти экологическим группам. Ведущую роль в формировании сообщества поденок на протяжении года играли представители сем. Heptageniidae и Ephemerellidae, преимущественно, родов *Cinygmula* и *Drunella*. В ряде случаев высокие показатели количественных характеристик достигнуты за счет нимф и личинок ранних возрастов.

*Ключевые слова:* бентос, сообщество, поденки, Ephemeroptera, численность, биомасса, малая лососевая река, Дальний Восток

**DOI:** 10.31857/S0320965222060079

### ВВЕДЕНИЕ

Начиная с середины XX в., одной из приоритетных задач гидробиологических исследований был сбор, накопление и анализ данных по видовому составу и количественным характеристикам зообентоса. Изучение состояния придонных сообществ, обладающих определенной экологической целостностью, привело к разработке и широкому применению биоиндикационных методов комплексной оценки антропогенного загрязнения и определило особое положение амфибиотических насекомых, в частности, поденок, в системе экологического мониторинга. Установлено, что рекам различной типологической принадлежности свойственна определенная структура бентосного сообщества, меняющаяся в зависимости от типа и зоны реки, сезона и широтности (Тиунова, 2007, Чертопруд, 2021). В связи с этим, стало очевидным исключительное положение малых рек, находящихся в тесной связи с окружающим их ландшафтом, быстро реагирующих на процессы, происходящие на малом водосборе (Ткачев, Булатов, 2002). На территории Дальнего Востока России данная категория водотоков преимущественно является местом нереста и нагула молоди лососевых рыб, что определяет их высокую значимость (Леванидова и др., 1989). Интерес к проведению исследо-

вательских работ, в первую очередь, вызывают реки, не подверженные антропогенной нагрузке или испытывающие очень слабое ее воздействие, что позволяет создавать паспорта “чистых” рек и использовать данные в качестве эталонных. В связи с этим, основное внимание уделяется водотокам, расположенным на охраняемых природных территориях. Однако большинство малых рек густой гидрологической сети региона испытывает значительное воздействие хозяйственной деятельности человека, сохраняя при этом статус лососевых, а данные об их состоянии разрознены, носят случайный характер, отсутствуют фоновые сведения, в том числе, о циклических изменениях сообществ. Учитывая перманентность трансформаций, происходящих в биоценозах под действием антропогенных и естественных природных факторов, изучение процессов формирования, а также, сезонных и географических изменений сообществ водотоков различной типовой принадлежности, по-прежнему актуально. В работе впервые приводятся сведения о годовой динамике количественных характеристик сообщества поденок в условиях малой лососевой р. Тигровая (Партизанский городской округ, Приморский край), отражающие фоновое состояние водотока при незначительном антропогенном воздействии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Река Тигровая, протяженностью 53 км, берет свой исток на северо-восточном склоне хребта Ливадийский. Протекая по горно-сопочной местности, почти сплошь покрытой смешанным лесом, она впадает в р. Партизанская справа. Площадь водосбора р. Тигровая – 698 км<sup>2</sup>, его залесенность 98%. Русло извилистое, неустойчивое, разделяется на множество протоков и рукавов. Плесы и перекаты чередуются через 100–200 м. Глубина на перекатах ≤0.6–0.7 м, на плесах – ≤1.0–1.5 м. Наблюдается чередование двух–семи резких подъемов в 2–3 сут и спадов в 5–10 сут, с мая по сентябрь. Уровень воды снижается в конце октября. Первый лед появляется во второй декаде ноября, что сопровождается повышением уровня воды до максимума в январе–феврале. Наибольшая толщина льда 100 см. Весенний подъем уровня воды происходит в конце марта–начале апреля. Переход температуры воды через 0.2°C происходил в первой декаде апреля; температурный максимум (до 28°C) – в августе<sup>1</sup>.

Выбор места отбора проб на р. Тигровая обусловлен наличием незамерзающей полыньи близ впадения одного из ее основных притоков – р. Серебрянка (рис. 1). Выше по течению располагаются села Тигровой, Фридман (на притоке р. Моленная), Бровничи, Серебряное (на притоке р. Серебрянка). Данный участок поймы, шириной до 400 м, доступен для въезда автотранспорта и активно используется как пикниковая зона, посещается рыбаками. Во время паводков поверхность поймы полностью затопляется, смывая кюветы, техногенные жидкости и многочисленный мусор. Русло реки здесь прямое, сравнительно устойчивое, галечное и песчаное на плесах, с мелкими валунами на перекатах и крупными – на сливах. Весной 2020 г. после схода льда, по всей пойме наблюдали интенсивное крошение камней.

За годовой период температура воды на исследуемом участке изменялась в диапазоне 0.2–21°C (рис. 2), скорость течения 0.1–2 м/с (исключение – паводок 30 августа). Значительный подъем уровня воды также отмечен в половодье (23 марта) и после выпадения обильных осадков (7 и 22 июля, 24 октября). Межень наблюдали в мае–июне и октябре. Первые ледовые явления отмечены 25 ноября и к 20 декабря река была полностью покрыта льдом, а к 20 февраля началось ее вскрытие. Таким образом, р. Тигровая – водоток умеренно-холодноводного типа и по классификации Леванидова (1969), исследованный участок можно отнести к III категории (средние участки горных и предгорных рек и предгорные речки).

Материал собирали с периодичностью в 2 нед. Единовременно отбирали по одной качественной и по три количественные пробы (на плесе, сливе и перекате), 23 марта и 30 августа 2020 г. – одна и

две пробы соответственно, вне грунтов постоянного русла. В работе использовали гидробиологический сачок и модифицированный бентометр Леванидова с площадью захвата 0.0484 м<sup>2</sup>, применявшийся на глубине до 50 см на грунтах, состоящих из песка, гальки и мелких валунов (≤22 см). Грунт взмучивали на глубину до 15 см. Всего отобрано 73 количественных и 19 качественных проб, зафиксированных 96%-ным этанолом.

В результате первичной сортировки получены сведения о количественных характеристиках зообентоса. Для последующего изучения таксономического состава сообщества поденок использовали только пригодный для определения личинок. Это привело к появлению расхождений в значениях, полученных при первичной сортировке и после суммирования результатов по отдельным таксонам сообщества поденок. Таким образом, использованные в работе процентные показатели долевого вклада таксономических групп отр. Ephemeroptera, отображают численность и биомассу только идентифицированных личинок.

Для анализа структуры сообщества поденок и зообентоса в целом использовали классификацию А.М. Чельцова-Бебутова в модификации В.Я. Леванидова (1977): доминанты – ≥15% общей численности и биомассы, субдоминанты – 5.0–14.9%, второстепенные виды – 1–4.9%, третьестепенные – <0.1%.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На исследованном участке р. Тигровая на протяжении годового периода численность зообентоса составляла 258–17596 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 0.38–26.58 г/м<sup>2</sup>. Доминантами по долевному вкладу были представители отр. Ephemeroptera (рис. 3) с минимальным показателем численности 176 экз./м<sup>2</sup> во время паводка 30 августа и максимальным – 8601 экз./м<sup>2</sup> в ледовый период 7 февраля (рис. 4). Биомасса изменялась от 0.38 г/м<sup>2</sup> 30 августа до 19.67 г/м<sup>2</sup> в период межени 10 мая. Начиная с апреля и по первую половину июня включительно, на фоне относительно небольшой численности поденок в водотоке наблюдали увеличение их биомассы. В пробах от 20 июня, 7 и 22 июля отмечены диаметрально противоположные соотношения, с августа по март изменения количественных показателей было однонаправленным. Подобная динамика во многом связана с гидрологическим режимом водотока. Так, резкое снижение количественных показателей происходило во время половодья 23 марта, паводков 30 августа и 24 октября, осенней межени 10 октября. Во время июльского подъема уровня воды численность сообщества уменьшалась, биомасса – увеличивалась. В период весенней межени динамические изменения претерпевали обе характеристики, однако показатели биомассы достигли абсолютного зарегистрированного максимума и были значительными вплоть до 20 июня. С наступлением ле-

<sup>1</sup> [https://primogoda.ru/articles/reki\\_primorya/reka\\_tigrovaya](https://primogoda.ru/articles/reki_primorya/reka_tigrovaya)

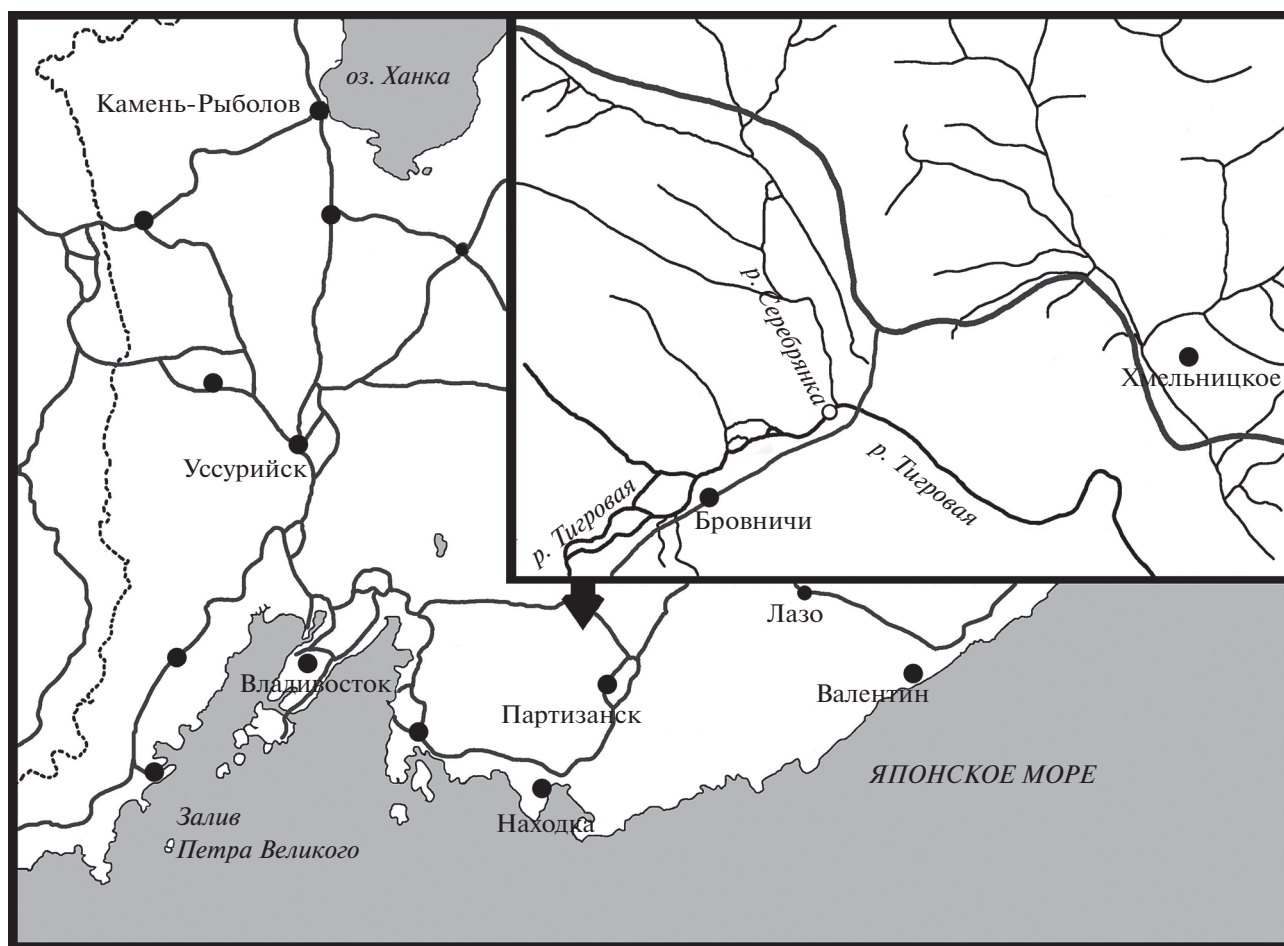


Рис. 1. Карта-схема места отбора проб.

дового периода и до 7 февраля отмечен рост численности поденок и их биомассы.

Фауна поденок была представлена личинками различных возрастов, в том числе зрелыми формами, многочисленными нимфами, а также экземплярами со слабой хитинизацией, невыраженной окраской, поврежденными структурами, выступающими в роли определительных признаков. В ряде случаев это затруднило идентификацию и привело к составлению таблицы, включающей 49 таксонов в ранге вида, рода и на уровне семейства (табл. 1). В каждую из дат отбора в сообществе поденок отмечали стабильно высокое число таксономических групп: от 11 до 23 (исключение — 8 групп в паводок 30 августа).

По экологической классификации (по: Тиунова, 2005, с изменениями в систематике) в сообществе преобладали гемиритрофилы (*Ephemera strigata* Eaton, *Epeorus (Belovius) pellucidus* (Brodsky), *Acentrella sibiricum* (Kazl.), *Neoleptophlebia japonica* (Mats.), *Drunella cryptomeria* (Iman.), *D. triacantha* Tshern., *Ephemerella aurivillii* Bengts., *E. kozhovi* Bajk., *Cincticostella levanidovae* (Tshern.), *Serratella setigera* (Bajk.), *Caenis rivulorum* Eaton) и эвриритробионты (*Cinyg-*

*mula kurenzovi* (Bajk.), *C. sapporensis* (Mats.), *Ecdyonurus (Afghanurus) aspersus* Kluge, *E. (A.) bajkovaevae* Kluge, *Baetis (Baetis) pseudoithemicus* Kluge, *Baetiella tuberculatum* (Kazl.), *Neoleptophlebia vladivostokica* (Kluge), *Drunella solida* Bajk., *Cincticostella tshernovae* (Bajk.)). Также присутствовали психролитрофилы (*Cinygmula hirasana* Iman., *Drunella aculea* Allen, *D. lepnevae* Tshern., *Ephemerella (Hosoba) atagosana* Iman., *Serratella zapekinae* Bajk.), гемипотамофилы (*Ecdyonurus (Atopopus) abracadabrus* Kluge, *Baetis (Baetis) fuscatus* L., *Serratella ignita* (Poda), *Teloganopsis punctisetae* (Mats.)) и мезопотамобионты (*Baetis (Nigrobaetis) bacillus* Kluge).

В видовом отношении наиболее широко представлены семейства Heptageniidae (девять видов) и Ephemerellidae (15 видов), преимущественно, составившие категорию доминант. Так, представители рода *Cinygmula* (Heptageniidae), относящиеся к группе плоских личинок, приспособленных к жизни между камнями на сильном течении, присутствовали в водотоке с октября по май включительно. В осенние и зимние месяцы наиболее многочисленной была группа *Cinygmula* spp., представленная неидентифицируемыми до

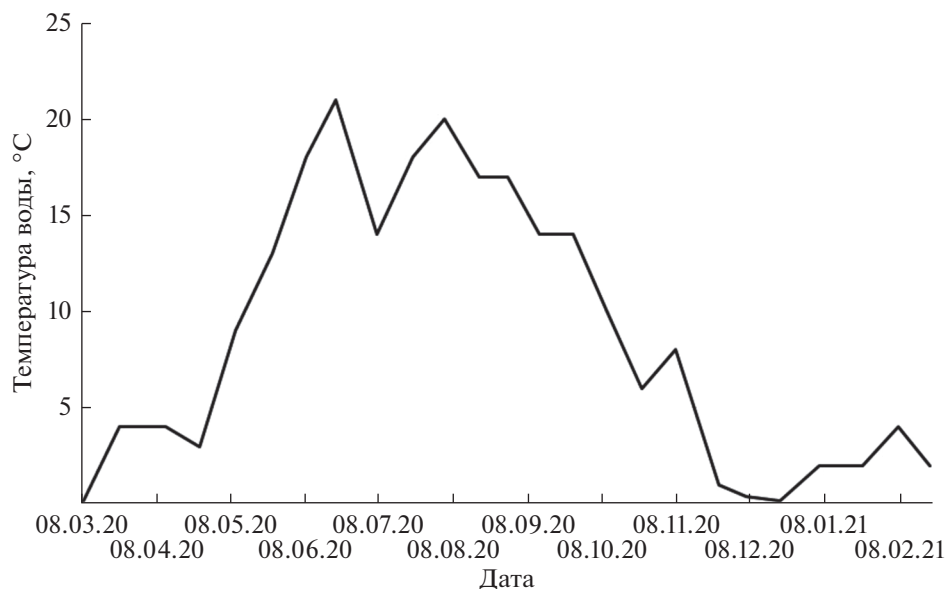


Рис. 2. Температурный режим исследованного участка.

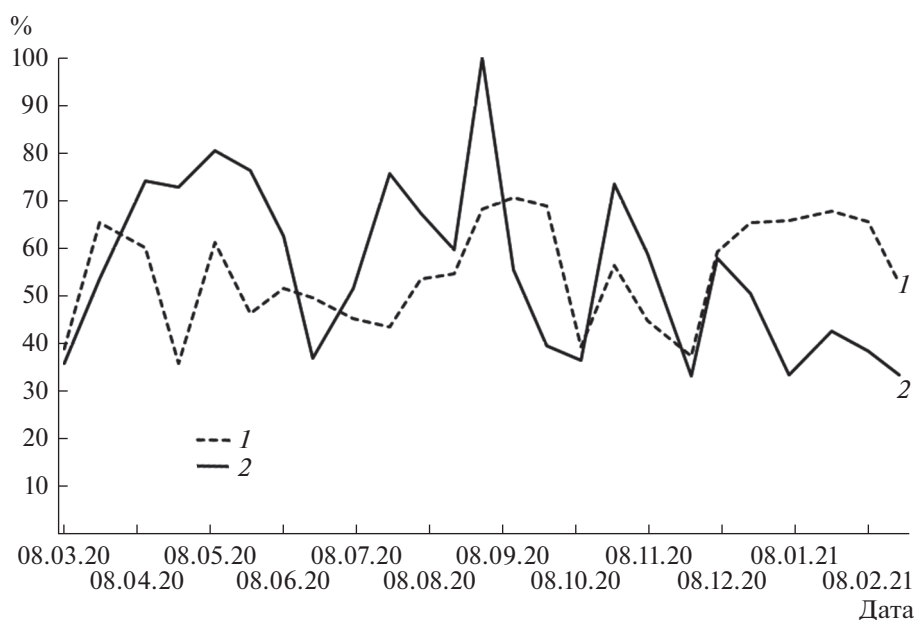


Рис. 3. Динамика изменения доли численности (1) и биомассы (2) личинок поденок в общих количественных показателях зообентоса р. Тигровая.

вида нимфами и личинками ранних возрастов — доминант по численности и субдоминант по биомассе. В марте—апреле значимую долю в численности сообщества вносили личинки *C. hirasana* и *C. sapporensis*, в первой половине мая — *C. kurenzovi*. Высокие показатели биомассы, отмеченные для этих видов в весенний период, закономерно связаны с ростовыми изменениями, а динамика количественных характеристик внутри рода — с перераспределением личинок по микробиотопам

в зависимости от видовой принадлежности и особенностей жизненного цикла (Тиунова, 2008).

Нимфы из группы Ephemerellidae формировали категории доминант по численности с марта по первую половину мая, в августе, ноябре и конце января. Однако их присутствие в сообществе не оказало значительного влияния на показатели биомассы. Так, в пробе от 18 августа отмечено численное доминирование неидентифицируемых до вида нимф рода *Drunella*, 10 и 25 мая — мо-

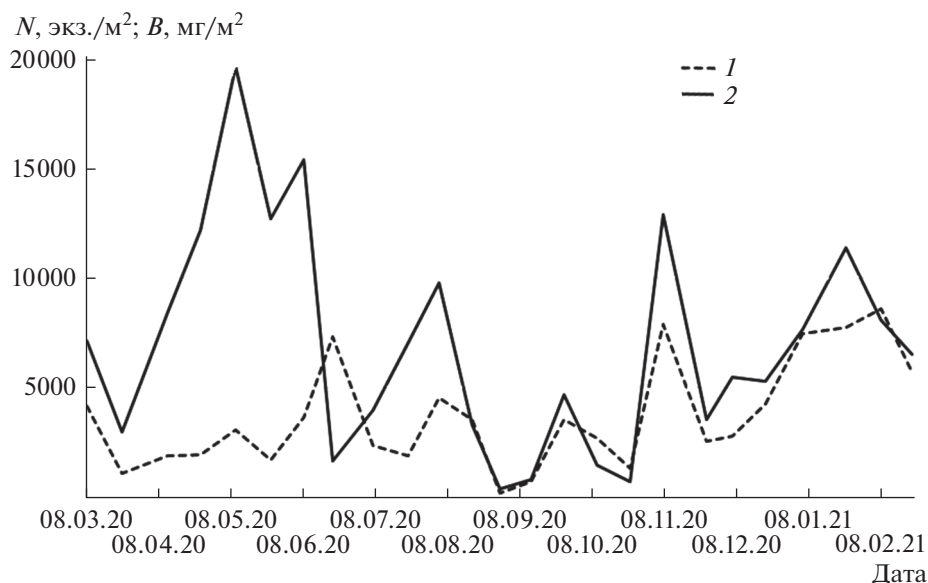


Рис. 4. Динамика численности ( $N$ ) и биомассы ( $B$ ) сообщества поденок в р. Тигровая. 1 — численность; 2 — биомасса.

лоди *D. cryptomeria* с очень низкой массой. В то же время средне- и поздневозрастные представители этого рода, обитатели верхней стороны камней (Чернова, 1952), формировали основную биомассу сообщества поденок в следующие временные периоды: с конца июня по конец июля — *D. cryptomeria*, в июне — *D. solida*, в сентябре—мае (с несколькими исключениями) — *D. aculea*, что связано с фенологическими особенностями созревания этих крупных видов (Тиунова, 2014).

Среди поденок из сем. Ephemereidae значительную массу тела также имеют личинки рода *Cincticostella*, представленные в р. Тигровая двумя видами. Отмеченный для *C. levanidovae* доминантный показатель (12 сентября) и переход через категорию субдоминант (26 сентября) во второстепенные виды (с 10 октября), отражают процессы массового отрождения нимф, роста и последующего перемещения в зоны скопления растительных остатков (Тиунова, 2014). Эти же процессы, вкупе с активным ростом, объясняют положение вида в категории субдоминант по биомассе в сентябре—октябре, доминант — в ноябре. Для *C. levanidovae* также следует отметить пробу от 11 апреля, содержащую небольшую численность крупных личинок поздних возрастов.

Ситуация, при которой личинки, приближающиеся к стадии зрелости, обеспечивают доминирование группы по биомассе, не закономерна. Так, в пробе от 12 сентября при показателе биомассы в 16.58% личинки *C. tshernovae*, также предпочитающие места скопления листового опада, были ранневозрастными и имели среднюю массу тела всего 1.34 мг, 7 ноября, занимая категорию субдоминант, уже 13.47 мг, а 25 мая, при массе в 50 мг, формировали категорию второстепенных видов.

В периоды резкого подъема воды, увеличения скоростей течения и невозможностью взятия проб на грунтах постоянного русла проанализированы сообщества, формирующиеся на ранее осушенных, незаселенных участках поймы. В период весеннего половодья по численности доминировали нимфы из группы Ephemereidae и средневозрастные *Cinygmula hirasana*, присутствовали субдоминанты *C. sapporensis* и *Neoleptophlebia japonica*. Эти три вида обеспечили и основную долю биомассы сообщества поденок.

К началу летних паводков количество таксономических групп сообщества увеличилось, и с начала июля освоение новых грунтов происходило значительно большим числом таксонов, достигших показателей до уровня категории доминант и субдоминант. В пробах 7 июля в количественном отношении преобладали личинки ранних возрастов из групп Heptageniidae и *Epeorus* spp., 22 июля — *Rhithrogena* sp. и *Serratella zapekinae*. Доминантами по массе в июле были средневозрастные личинки *Drunella cryptomeria*.

Проба от 30 августа, собранная непосредственно после ливневых осадков, содержала случайный набор видов, принесенных током воды.

В осенний паводок отмечено резкое сокращение числа таксономических групп в категории доминант и субдоминант. Так, в пробах 24 октября 84.3% численности и 60.86% биомассы сообщества поденок приходилось на ранневозрастных личинок *Cinygmula* spp., еще 17.51% биомассы привнесли *C. hirasana* и всего 5.25% — *Cincticostella levanidovae*.

В период весенней межени, наблюдавшейся на р. Тигровая в мае—июне, только личинки *Cinygmula kurenzovi*, имевшие среднюю массу ~7.5 мг,



Таблица 1. Доли (%) численности (числитель) и биомассы (знаменатель) таксонов в сообществе поденок (март 2020—февраль 2021 г.).

Таксон, группа	2020														2021												
	08.03	23.03	11.04	25.04	10.05	25.05	08.06	20.06	07.07	22.07	04.08	18.08	30.08	12.09	26.09	10.10	24.10	07.11	25.11	06.12	20.12	05.01	23.01	07.02	20.02		
<i>Ephemera strigata</i>	—	—	3.79	1.23	0.94	1.86	*	0.2	0.86	—	0.19	3.65	—	—	8.51	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Ephemera</i> spp.	—	—	27.06	2.87	0.72	1.98	0.91	4.22	9.58	—	6.63	4.86	12.5	1.82	14.24	1.62	—	0.55	2.91	0.52	0.67	0.11	0.09	—	—	—	
<i>Cinygmula hirsana</i>	15.34	19.06	50.38	34.43	*	0.93	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.89	1.05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>C. kurenzovi</i>	9.89	8.85	34.86	24.47	32.07	1.71	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7.4	17.51	—	—	—	—	—	—	—	—	0.39	
<i>C. sapporensis</i>	0.18	—	*	—	45.46	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7.17	
<i>Cinygmula</i> spp.	1.44	8.49	0.38	19.67	0.24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.52	1	0.58	*	0.5	0.53	—	—	—	0.57	
<i>Ecdyonurus aspersus</i>	40.2	74.7	4.04	24.39	0.14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.82	8.56	5.99	7.04	14.09	—	—	—	—	11.04	
<i>E. bajkovaе</i>	—	—	—	—	*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	84.3	55.07	38.95	64.84	72.73	69.01	66.3	82.42	71.36	3.94	
<i>E. abracadabrus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	60.86	13.01	22.73	18.6	45	43.98	43.52	66.92	47.45	—	
<i>Ecdyonurus</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Epeorus pelucidus</i>	0.54	0.95	*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.39	
<i>Epeorus</i> spp.	0.1	1.82	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.01	
<i>Heptagenia</i> sp.	*	0.95	0.38	0.41	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhithrogena</i> sp.	0.36	—	—	4.1	4.48	7.44	9.07	3.56	2.87	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Heptageniidae	0.17	—	—	0.26	0.49	2.7	8.75	10.09	6.9	17.18	8.44	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Isonychia</i> sp.	0.18	—	—	—	—	6.51	12.7	16.19	20.06	9.54	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	0.03	—	—	—	—	0.2	0.3	1.22	4.93	0.49	9.47	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	3.17	0.19	1.43	0.86	0.76	—	*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	0.19	0.45	0.45	0.85	5.33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—



Таблица 1. Окончание

Таксон, группа	2020														2021											
	08.03	23.03	11.04	25.04	10.05	25.05	08.06	20.06	07.07	22.07	04.08	18.08	30.08	12.09	26.09	10.10	24.10	07.11	25.11	06.12	20.12	05.01	23.01	07.02	20.02	
<i>D. solida</i>	14.27	—	3.4	2.46	4.72	2.79	4.08	1.73	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8.6	1.52	2.65	2.85	1.4	4.92	
<i>D. triacantha</i>	10.7	—	0.59	1.03	3.46	7.37	51.62	38.81	0.29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.44	0.65	1.2	1.05	1.73	1.55	
<i>Druella</i> spp.	—	1.91	—	0.82	—	—	5.22	—	9.3	—	20.82	6.25	—	—	—	—	—	—	9.3	—	10.44	0.11	1.2	2.21	—	
<i>Ephemerella aurivillii</i>	—	0.11	—	0.04	—	—	0.2	—	—	—	7.58	2.22	—	—	—	—	—	—	2.31	—	3.15	1.79	0.02	1.03	—	
<i>E. atagosana</i>	2.53	—	4.17	0.41	2.12	0.47	*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.58	—	0.51	0.64	0.41	1.17	—	
<i>E. kozhovi</i>	1.3	—	0.97	0.18	3.62	1.17	1.59	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.48	—	0.46	1.18	0.48	1.07	—	
<i>Cinctocostella levanidovae</i>	0.72	—	6.44	—	1.18	0.93	0.23	—	—	—	—	—	—	15.45	13.97	2.7	0.52	3.65	3.5	*	—	0.53	0.37	—	—	
<i>C. ishemovae</i>	6.63	—	27.15	—	5.12	4.72	5.02	—	—	—	—	—	—	9.64	10.68	11.49	5.25	24.53	19.2	—	—	5.61	3	—	—	
<i>Cinctocostella</i> spp.	0.36	—	0.38	0.41	—	0.47	*	0.1	—	—	—	—	—	7.27	12.75	0.27	—	1.73	1.16	2.08	0.34	0.42	0.18	0.41	0.26	
<i>Serratella ignita</i>	2.19	—	2.53	0.86	—	4.5	—	1.97	—	—	*	—	—	16.58	18.18	0.1	—	13.27	14.77	26.26	9.26	5.22	3.82	2.63	5.37	
<i>S. setigera</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.07	1.72	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. zapelkinae</i>	—	—	—	—	—	—	0.23	—	—	0.24	1.43	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Torleya</i> sp.	—	—	—	—	—	—	0.74	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Teloganopsis punctisetae</i>	4.51	—	3.03	1.23	0.24	0.47	5.9	2.85	1.53	0.37	—	—	—	—	23.9	1.35	—	3.19	1.75	1.3	0.17	1.06	0.46	1.06	0.26	
<i>Ephemerellidae</i>	1	—	0.22	0.12	0.14	0.13	4.16	5.73	0.42	0.6	—	—	—	7	2.04	—	—	1.43	1.02	0.08	0.02	0.64	0.23	0.38	0.13	
<i>Caenis rivulorum</i>	46.21	51.48	22.34	24.99	27.11	5.58	8.16	14.05	12.88	15.27	24.81	23.82	—	12.73	0.81	1.89	4.71	20.78	23.84	10.95	5.39	13.06	21.27	7.6	9.58	
	2.6	3.45	0.82	1.89	1.13	0.22	0.43	1.5	0.35	0.01	1.4	6.45	—	5.78	0.15	1.02	2.2	2.25	7.28	0.09	0.11	1.13	1.59	0.11	1.03	
	0.72	—	0.38	0.41	5.19	8.84	7.7	4.8	12.61	0.76	0.86	—	—	—	4.87	—	—	1.73	9.3	0.52	0.5	0.53	1.47	0.41	—	
	0.07	—	0.01	0.01	0.1	0.2	0.56	1.18	11.34	0.1	0.03	—	—	—	0.87	—	—	0.08	0.27	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	—	

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие таксоны, \* — присутствие таксона без учета его в количественной пробе. “—” — отсутствие таксона. Курсивом обозначены показатели уровня субдоминант.

доминировали и по численности, и по биомассе. В остальных случаях, доминантами по численности были нимфы и личинки ранних возрастов, имеющие незначительную массу: в мае — это *Drunella cryptomeria* и Ephemerellidae, 20 июня — *Epeorus* spp. и Heptageniidae. Субдоминант 10 мая представлял лишь один вид — *Caenis rivulorum*, 25 мая — уже четыре группы, но с низким долевым вкладом: *Rhithrogena* sp., Heptageniidae, *Acentrella* gr. *sibirica*, Ephemerellidae. Особенностью пробы 8 июня было полное отсутствие доминант по численности, а категорию субдоминант с показателями 5.22–12.7%, представляли 10 из 23 таксономических групп сообщества, зарегистрированных в день отбора. Среди них следует отметить быстринных, активно плавающих личинок *Baetis fuscatus*, *Baetiella tuberculatum*, группу Baetidae, обитателей быстротекущих вод *Teloganopsis punctisetae* и приспособленных к жизни в заиленных стациях *Caenis rivulorum*. К 20 июня число таксономических групп в категории субдоминант снизилось до двух: Ephemerellidae и *Drunella cryptomeria*.

Основной вклад в биомассу сообщества в мае вносили *D. aculea*, в июне *D. cryptomeria* и *D. solida*. Категория субдоминант отсутствовала в пробе 10 мая, а 25 мая включала только *D. solida* и *D. cryptomeria*. К июню видовой состав категории значительно изменился: к *D. cryptomeria* добавились *Ecdyonurus bajkovaе* и *Rhithrogena* sp., а 20 июня сохранились личинки *Rhithrogena* sp. и появились *Teloganopsis punctisetae*.

В период осенней межени (10 октября) основу сообщества поденок р. Тигровая слагали мелкие личинки из группы Heptageniidae (67.57% по численности и 29.86% по биомассе).

Важно отметить, что подобная картина монодоминирования (>60%) отмечена только в осенний и зимний периоды и исключительно у сем. Heptageniidae. В частности, группа видов *Cinygmula* spp. на 82.42% сформировала зимний (7 февраля), он же годовой максимум численности поденок сообщества. В целом, пиковые значения на протяжении года формировали одна–две доминанты из семейств Heptageniidae и (или) Ephemerellidae: осенью (10 ноября) — личинки групп *Cinygmula* spp. и Ephemerellidae, весной (8 марта) — Ephemerellidae и *C. hirasana*. Однако календарно-летний максимум, пришедшийся на последний день затяжной весенней межени (20 июня), сформировался при участии таксонов из категории доминант (*Epeorus* spp., Heptageniidae) и субдоминант (*Drunella cryptomeria*, Ephemerellidae). Аналогично этому, годовой максимум биомассы сообщества поденок р. Тигровая, отмеченный 10 мая, был достигнут благодаря вкладу личинок *Cinygmula kurenzovi* и *Drunella aculea*, пик 8 июня — *D. solida* и *D. cryptomeria*, 4 августа — *Epeorus pellucidus*, *Ecdyonurus aspersus* и *Epeorus* spp., 7 ноября — *Drunella aculea*, *Cincticostella levanidovae*, *C. tshernovae* и *Cinygmula* spp.

Следует отметить, что поденки рода *Ephemeria* — представители эколого-морфологической группы грунтовых закапывающихся личинок — лишь дважды занимали категорию доминант по биомассе. Из наблюдений за процессом вылета субимаго 8 июня и по наличию крупных скоплений линных шкурок на затишных участках мелководья, можно предположить массовость этих поденок, а небольшое количество в пробах объяснить приуроченностью к определенным типам биотопов в течение жизненного цикла и перемещением к урезу реки во время перехода в крылатую стадию.

Способностью быстро перемещаться в условиях потока, и следовательно избегать ловчей конструкции, обладают *Isonychia* sp., *Ameletus* sp., *Baetis (Nigrobaetis)* sp., *B. (N.) bacillus*, занимающие в данном водотоке категории второстепенных и третьестепенных. Однако для них, а также для представителей рода *Neoleptophlebia*, ряда видов сем. Ephemerellidae и *Caenis rivulorum* можно предполагать и истинную малочисленность в р. Тигровая, и несоответствие видовой специфики и гидрологических условий на точках отбора. Следует отметить наличие расхождений в таксономическом и, зачастую, возрастном составе количественных и качественных проб, основная причина которых видится в площади бентометра, определившего гранулометрический состав исследованных грунтов. Соответственно, в исследование не попали сообщества валунов, размеры которых превышали 22 см в диаметре. Это отразилось и на составе, и на количественных характеристиках всего бентосного сообщества. Так, например, не были учтены личинки ручейника *Stenopsyche marmorata*, Navas, 1920, прикрепляющие свои сети к крупным валунам, и зрелые личинки ряда видов поденок.

**Выводы.** Сообщество поденок р. Тигровая — динамичное образование, объединяющее ~40 видовых таксонов и изменяющееся под воздействием факторов среды и индивидуальных фенологических процессов. В соответствии с ранее выявленными закономерностями (Тиунова, 2007), в бентосном сообществе исследованного участка метаритрали этого умеренно-холодноводного водотока протяженностью >50 км, на грунтах с фракциями <22 см в диаметре, поденки занимали категорию доминант с показателями численности 176–8601 экз./м<sup>2</sup>, биомассы — 0.38–19.67 г/м<sup>2</sup>. Минимальные значения отмечены во время летнего паводка, максимум по численности — в ледовый период, по биомассе — в весенне-летнюю межень.

По экологической классификации, гидрологические условия места отбора проб были привлекательны для (по убывающей): гемиритрофилов, эвриритробионтов, психоритрофилов, гемипотамофилов и мезопотамобионтов.

Ведущую роль в формировании сообщества поденок на протяжении года играли представители семейств Heptageniidae и Ephemerellidae, преимущественно, родов *Cinygmula* и *Drunella*. В ряде

случаев высокие показатели количественных характеристик достигнуты за счет нимф и личинок ранних возрастов, например, осеннее-зимнее доминирование по численности (84.3%) группы видов *Cinygmula* spp. Но, если процессы массового отрождения приводили к росту численности, то ситуация, при которой ростовые процессы обеспечивают доминирование группы по биомассе, не была закономерной. Это объясняется видовой спецификой поденок, выражающейся, в приуроченности личинок разных размерно-возрастных групп к определенным местообитаниям в зависимости от особенностей жизненного цикла. Процессы перераспределения личинок между микробиотопами отразились на долевом вкладе таксонов, что, в частности, отмечено для представителей родов *Cincticostella* и *Cinygmula*.

При заселении новых субстратов в весенний период массовыми и пионерными, в первую очередь, были нимфы и личинки ранних возрастов с очень низкой массой тела (преимущественно сем. Ephemerellidae). В период летних паводков наблюдали аналогичную ситуацию, однако преобладающую численность обеспечивали представители сем. Heptageniidae. При этом, между таксонами сообщества поденок имело место более равномерное распределение количественных показателей, что привело к увеличению числа групп, относящихся к категориям доминант и субдоминант. В осенний паводок оно резко снизилось.

Качественный и количественный состав сообщества поденок на протяжении всего периода исследований определялся их фенологическими особенностями и изменялся с течением времени в соответствии с гидрологическими процессами и особенностями онтогенеза.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000147–6).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67.
- Леванидов В.Я. 1977. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая падь". Владивосток: Дальневосточ. науч. центр АН СССР. Т. 45 (148). С. 126.
- Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И., Тесленко В.А. и др. 1989. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 74.
- Тиунова Т.М. 2005. Экологическая классификация реофильных личинок поденок (Ephemeroptera) юга Российского Дальнего Востока // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. С. 113.
- Тиунова Т.М. 2007. Динамика биомассы бентоса в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Биологические ресурсы Дальнего Востока России: комплексный региональный проект ДВО РАН. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. С. 196.
- Тиунова Т.М. 2008. Состав и структура сообществ зообентоса микробиотопов малой предгорной реки умеренно холодноводного типа // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. С. 31.
- Тиунова Т.М. 2014. Жизненные циклы дальневосточных видов поденок (Insecta, Ephemeroptera) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 682.
- Ткачев Б.П., Булатов В.И. 2002. Малые реки: современное состояние и экологические проблемы: аналитический обзор. Новосибирск: Гос. публ. науч.-тех. библиотека СО РАН.
- Чернова О.А. 1952. Поденки (Ephemeroptera) бассейна р. Амура и прилежащих вод, и их роль в питании амурских рыб // Материал к познанию флоры и фауны СССР. М.: Мос. общ-во испытателей природы. Т. 32(47). С. 229.
- Чертопруд М.В. 2021. Основные классы реофильных сообществ макробеспозвоночных и их региональная изменчивость в Евразии // Биология внутр. вод. № 5. С. 481.  
<https://doi.org/10.31857/S032096522105003X>

## Dynamics of Mayfly Community Structure (Insecta, Ephemeroptera) of Small Salmon River in South Primorye

E. A. Gorovaya\*

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Far Eastern Branch, Vladivostok, Russia

\*e-mail: brouny@mail.ru

Information about changes of mayfly community from small salmon Tigrovaya River in condition of different hydrological conditions and light anthropogenic effect were described. About 40 species from Ephemeroptera order noted in the river. The benthos community from surfaces with bottom fragments less than 22 cm took a place in category dominant with dimension of abundance 176–8601 ind./m<sup>2</sup> and biomass 0.38–19.67 g/m<sup>2</sup>. The lower bounds were noticed during the summer flood period, the largest bound of the abundance in ice period and the largest bound of the biomass in spring-summer low-water season. The hydrological conditions were convenient for five ecological groups from rithral zone and potamal zone. The major part of mayfly community all the year were belonging to the Heptageniidae and Ephemerellidae families. And the most part of them was from the genus *Cinygmula* and *Drunella*. In some cases, the high value of the quantitative characteristics was achieved due to nymphs and larvae of early ages.

**Keywords:** benthos, community, mayfly, Ephemeroptera, abundance, biomass, small salmon river, Far East

УДК 574.58

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕСКОРОЕК *Eudontomyzon* sp. (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) И РАЗНООБРАЗИЕ ИХ МЕСТООБИТАНИЙ В МАЛОЙ РАВНИННОЙ РЕКЕ БАССЕЙНА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2022 г. А. В. Колотей<sup>a, \*</sup>, Н. В. Полякова<sup>a</sup>, А. В. Кучерявый<sup>a</sup>, А. О. Звездин<sup>a</sup>,  
А. С. Демчук<sup>b</sup>, В. Р. Хохряков<sup>c</sup>, Д. С. Павлов<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

<sup>b</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

<sup>c</sup>Национальный парк “Смоленское Поозерье”, Смоленская обл., Демидовский р-н, пос. Пржевальское, Россия

\*e-mail: a.v.kolotey@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.05.2022 г.

После доработки 06.06.2022 г.

Принята к публикации 17.06.2022 г.

В р. Ильжица (водосборный бассейн р. Западная Двина) обитает резидентная непаразитическая минога *Eudontomyzon* sp., которая отличается от единственного известного в Балтийском бассейне вида этого рода – украинской миноги *E. mariae* (Berg, 1931). В ходе исследования были собраны личинки *Eudontomyzon* sp. и выявлены условия их обитания в летнюю межень. Изучены абиотические и биотические характеристики местообитаний. Результаты морфологического анализа речного русла позволили выделить пять типов биотопов: наносы в ямах на излучинах реки (I), песчаное дно на прямых участках реки (II), наносы в трубах под мостом (III), песчано-гравийное нерестилище (IV) и наносы в устье реки (V). Исследование плотности поселения личинок миноги позволило выделить наиболее (I) и наименее (I, II, V) заселенные типы биотопов. Анализ данных о бентосных сообществах показал, что наиболее типичные представители в биотопах – хирономиды. Полученные сведения дополняют знания о местообитаниях личинок миноги информацией о донных сообществах в них и расширяют существующие классификации местообитаний.

**Ключевые слова:** круглоротые, зообентос, скорость течения, глубина, сообщество организмов, мелкие пески, средние пески, биотопы

**DOI:** 10.31857/S0320965222060109

### ВВЕДЕНИЕ

Исследование местообитаний и распределения водных организмов в речной системе может дать представление о численности их популяций, а долговременный мониторинг – о динамике состояния в меняющихся условиях. Распределение и особенности экологии таких организмов, в том числе личинок миног (пескороек), принято рассматривать на разных уровнях: макроуровне (региональном), мезоуровне (уровне водосбора) и микроуровне (уровне отдельных местообитаний) (Goodwin et al., 2008). Факторы окружающей среды, действующие на более крупных уровнях, могут оказывать модифицирующее влияние на факторы, действующие на уровнях меньшего масштаба и наоборот, поэтому в последнее время распространены исследования, рассматривающие обилие и распре-

деление пескороек одновременно на уровнях разных масштабов (Goodwin et al., 2008; Dawson et al., 2015).

Для каждого уровня характерен свой набор параметров окружающей среды, влияющий на распределение личинок миног. В обзоре Доусон с соавт. (Dawson et al., 2015) установлено, что на микроуровне наибольшее влияние на распределение, независимо от вида, имеют фракционный состав грунта, скорость течения и морфология русла. Помимо этих характеристик исследователи придают значение глубине расположения местообитаний (Kelso, Todd, 1993; Torgersen, Close, 2004; Taverny et al., 2012), потенциальной возможности зарываться в грунт и самой глубине зарывания (Sugiyama, Goto, 2002; Quintella et al., 2007; Goodwin et al., 2008; Smith et al., 2012), содержанию органического вещества в субстрате (Malmqvist, 1980; Potter et al., 1986; Shirakawa et al., 2009; Smith et al., 2011), степени и динамике затенения

**Сокращения:** ОВ – органические вещества.

местообитаний (Potter, Rogers, 1972; Hardisty, 1979; Potter et al., 1986; Jellyman, Glova, 2002; Claire et al., 2007), химическому составу воды (Hardisty, Potter, 1971; Young et al., 1990; Goodwin et al., 2008). Однако авторы часто приходят к разным оценкам влияния перечисленных факторов на плотность поселения пескороек (Dawson et al., 2015).

Личинки миног считаются частью донных цефалоподов, поскольку проводят в грунте в среднем 4–5 лет и образуют массовые скопления с высокими показателями обилия (Лабай, 2007; Nazarov et al., 2016; Agonsuu et al., 2019). Они могут доминировать в общей биомассе бентоса и играть существенную роль в энергетических потоках (Гриценко, 2002; Shirakawa et al., 2013). Несмотря на это, при описании местообитаний личинок миног исследователи обычно обходят вопрос биотических отношений – крайне мало публикаций, в которых бы уделяли внимание сообществам зообентоса в местообитаниях пескороек. С другой стороны, при изучении макрозообентоса либо полностью игнорируют присутствие пескороек в реке, либо лишь упоминают их наличие. Некоторые сведения о роли личинок миног в донных сообществах приведены в работе (Лабай, 2007).

Водные экосистемы, на которые антропогенное воздействие минимально, служат удобными полигонами для проведения популяционных исследований. Особо охраняемая природная территория Национальный парк “Смоленское Поозерье” обладает густой озерно-речной сетью ледникового происхождения с сохранившимся естественным гидрологическим режимом. Ее основные водные артерии – реки Ельша, Ильжица, Василевка, Половья – не зарегулированы. Водные объекты Национального парка (реки, ручьи и 35 ледниковых озер), относятся к водосборному бассейну Балтийского моря. Рядом с юго-восточной границей этой территории находится граница Азово-черноморского водосборного бассейна (рис. 1а).

Водные объекты Национального парка “Смоленское Поозерье” населены миногами двух видов – резидентной формой речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) и резидентной миногой *Eudontomyzon* sp. (Zvezdin et al., 2021). В ходе наших исследований (2018–2021 гг.) в одних реках обнаружены оба вида (р. Половья, р. Сенокосица), в других – только особи *Eudontomyzon* sp. (р. Ильжица, р. Велицкая) (Звездин и др., 2020).

Наличие одного вида миног в малой равнинной р. Ильжица делает ее удобным модельным полигоном для изучения особенностей обитания пескороек на микроуровне.

Цель работы – анализ распределения личинок *Eudontomyzon* sp. в реке и оценка разнообразия их местообитаний, основанное на гидрогеоморфо-

логических характеристиках и данных по структуре сообществ зообентоса.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

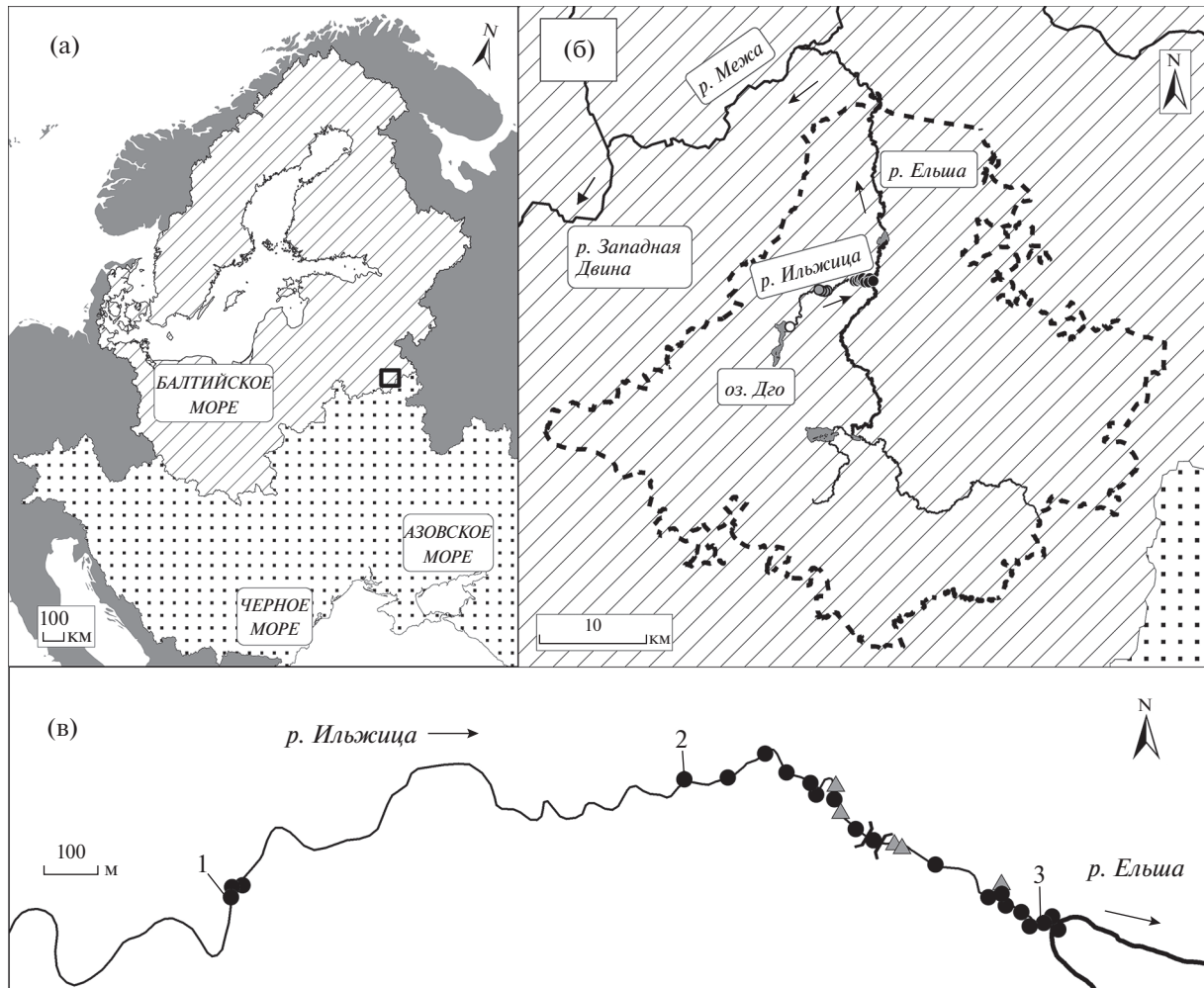
Река Ильжица – приток р. Западная Двина третьего порядка, относится к водосборному бассейну Балтийского моря. Берет начало в оз. Дго и впадает в р. Ельша с левого берега, длина реки – 16.3 км. В верхнем течении река заболочена (на протяжении ~2 км от истока). В летнюю межень в среднем и нижнем течениях реки глубины небольшие – от нескольких сантиметров на перекатах и до 60 см в омутах, ширина – 1–6 м, скорость течения низкая ( $\leq 0.34$  м/с); в среднем течении грунты преимущественно каменистые, в нижнем – каменисто-песчаные. Ихтиофауна бедная, представлена, в основном, молодью рыб, обитающих в оз. Дго – плотвой *Rutilus rutilus* (L., 1758), лещом *Abramis brama* (L., 1758), щукой *Esox lucius* (L., 1758), обыкновенным голяком *Phoxinus phoxinus* (L., 1758).

Исследования проводили в мае–сентябре 2019–2021 гг. в верхнем, среднем и нижнем течениях р. Ильжица (рис. 1). Исток реки из оз. Дго и прилегающую к нему литоральную часть озера обследовали в июне 2019 г., участок в среднем течении – в сентябре 2021 г. Поиск пригодных для нереста миног участков в среднем и нижнем течении реки проводили в мае 2019 г., августе 2020 г. и сентябре 2021 г., работу по типизации биотопов, в которых обитают пескоройки, – с 5 по 7 августа 2020 г. в нижнем течении.

**Поиск и описание местообитаний пескороек.** В верхнем течении р. Ильжица поиск местообитаний проводили на литорали оз. Дго у истока реки и на ее прилегающем заболоченном участке. Методика и результаты поиска местообитаний пескороек в верхнем течении р. Ильжица были подробно описаны ранее (Zvezdin et al., 2021). В среднем и нижнем течениях реки поиск местообитаний и мест, пригодных для нереста миног, проводили на участках длиной 2 и 2.5 км соответственно. Участки проходили в направлении против течения. Координаты границ участка в среднем течении: начало –  $55.61677^\circ$  с.ш.,  $31.829925^\circ$  в.д., конец –  $55.617233^\circ$  с.ш.,  $31.814891^\circ$  в.д. Координаты границ участка в нижнем течении: начало –  $55.628308^\circ$  с.ш.,  $31.872077^\circ$  в.д.; конец –  $55.627951^\circ$  с.ш.,  $31.896563^\circ$  в.д.

В среднем течении изучали плотность поселения и размерно-массовые характеристики пескороек (табл. 1). Работы в нижнем течении реки (рис. 1в) включали в себя картирование реки; в местах обитания миног – отбор проб для определения плотности поселения и размерно-массовых характеристик особей, измерение абиотиче-





- - - границы Национального парка “Смоленское Поозерье”
- пескоройки не обнаружены
- обследованные места обитания пескороек в среднем течении р. Ильжица
- обследованные места обитания пескороек в нижнем течении р. Ильжица
- ▲ места нереста производителей *Eudontomyzon* sp.

**Рис. 1.** Район проведения исследований и точки отбора проб: а – на карте Европы (черная рамка территория проведения исследований); б – на схеме Национального парка “Смоленское Поозерье”; в – участок в нижнем течении р. Ильжица в Национальном парке “Смоленское Поозерье”. Диагональная штриховка – Балтийский водосборный бассейн; точечная штриховка – Азово-черноморский водосборный бассейн; стрелки – направление течения, 1–3 – места отбора выборки пескороек для анализа их размерных характеристик.

ских характеристик местообитаний и определение состава сообществ зообентоса.

На участке в нижнем течении реки обследовали 21 станцию, на каждой отбирали пробы (табл. 1). Всего за время проведения работ в среднем и нижнем течении поймано 597 пескороек.

**Абиотические характеристики местообитаний.** При описании местообитаний пескороек учитывали скорость течения на участке реки, глубину расположения мест обитания, фракционный со-

став грунта, содержание органического вещества в грунте.

Скорость течения определяли поплавковым методом. Глубину расположения местообитаний (высоту водного столба над местообитанием) измеряли с помощью мерной рейки. В местах обитания пескороек закладывали поперечный профиль глубин. Пробы грунта объемом 100 мл отбирали в двух повторностях и высушивали для дальнейшей обработки. Анализ гранулометрического состава грунта проводили с помощью си-

**Таблица 1.** Объем собранного материала и изучаемые характеристики местообитаний пескороек в р. Ильжица

Исследованные характеристики	Количество исследованных станций	Количество проб/измерений
<b>Верхнее течение</b>		
Плотность поселения пескороек, экз./м <sup>2</sup>	7	20
<b>Среднее течение</b>		
Плотность поселения пескороек, экз./м <sup>2</sup>	4	7
Размерные группы пескороек	4	7
<b>Нижнее течение</b>		
Плотность поселения пескороек, экз./м <sup>2</sup>	21	28
Скорость течения, м/с	14	14
Глубина, см	14	14
Фракционный состав грунта	16	32
Содержание органического вещества в грунте, %	16	32
Состав сообществ зообентоса	21/14*	38
Размерные группы пескороек	13	13

Примечание. \* – отобраны качественные/количественные пробы.

стемы почвенных сит. Отдельные фракции взвешивали на весах Ohaus Adventurer Pro (Eleftheriou, 2013).

Классификацию фракций грунта приводили по (Безруков, Лисицын, 1960). Оценку содержания органического вещества в грунте проводили методом сжигания в муфельной печи при 485°C (Eleftheriou, 2013).

Для оценки связи плотности поселения пескороек с абиотическими показателями (глубиной, количеством органического вещества в грунте, течением) рассчитывали коэффициенты корреляции Спирмена.

Для оценки изменения характеристик местообитаний по длине реки проводили картирование обследованного участка с нанесением на схему исследованных характеристик. Привязку к местности осуществляли с помощью GPS-навигатора Garmin eTrex 30x.

**Структура сообществ зообентоса в местах обитания личинок.** Качественный состав макрозообентоса оценивали визуально при разборе проб для учета плотности поселения пескороек. Качественный состав зообентоса изучали на 14 станциях из 21. Пробы отбирали пробоотборником площадью 1/180 м<sup>2</sup> в двух повторностях и промывали через сито с ячейей 0.25 мм. Материал фиксировали 4%-ным формалином. Идентификацию организмов проводили до уровня семейства, используя бинокляр и световой микроскоп Микромед-3 (Определитель..., 2016). Для определения биомассы беспозвоночных взвешивали с помощью портативных весов ML-CF3. Дополнительно рассчитывали комплексную величину обилия зообентоса как корень отношения суммарной численности к суммарной биомассе зообентоса

на станции. При изучении структуры сообществ зообентоса личинок миног количественно не учитывали.

Оценку вклада факторов среды в различия между отдельными станциями проводили многомерным тестом SIMPER (Similarity Percentage), на основании которого выделяли наиболее значимые абиотические показатели и характеристики донных сообществ. Эти показатели включали в последующий анализ, для проведения которого к данным применяли трансформацию:

$$\lg_{10}(x + 1),$$

где  $x$  – значения характеристик донных ценозов.

Для предварительной оценки количества групп станций использовали кластерный анализ, кластеризацию проводили методом Варда. Мерой сходства выбрано расстояние Евклида. На основании кластеризации группы станций проанализированы методом главных компонент PCA (Principal component analysis) для выяснения факторных нагрузок и визуализации результата.

**Определение плотности поселения пескороек.** Поиск и сбор пескороек осуществляли с помощью сети Киналева (0.5 × 0.7 м, кут из дели с размером ячеей 3 мм), которой облавливали дно реки площадью 1 м<sup>2</sup> и подсчитывали особей, попавших в сеть. В случае, когда площадь, обловленная сетью Киналева за одну повторность, была <1 м<sup>2</sup>, проводили перерасчет. Для анализа плотности поселения пескороек использовали данные об обитании 301 особи в возрасте 1+ и старше.

**Систематическая принадлежность и характеристика пескороек.** У пойманных особей анализировали основные диагностические признаки (фор-



Рис. 2. Личинки *Eudontomyzon* sp. в стадии метаморфоза.

му хвостового плавника и его пигментацию, форму центральной ворсинки и пигментацию полей возле центрального тяжа, число туловищных миомеров), измеряли длину  $TL$  (мм) и массу  $W$  (г) тела. Размерный состав пескороек анализировали на выборке из 356 особей. Большая часть пескороек (81%) собрана в нижнем течении в точках 1–3 (рис. 1в), остальная – на 10 станциях из 21 на участке в нижнем (15.7%) и на семи станциях в среднем течении р. Ильжица (3.3%).

Размерные группы пескороек выделяли методом частотного анализа. Для оценки зависимости массы от длины отбирали личинок с  $TL \geq 70$  мм ( $n = 48$ ), так как использование данных о пескоройках с  $TL < 70$  мм приводит к снижению достоверности регрессионной модели, в связи с большим разбросом индивидуальных показателей массы.

Расчеты и статистическую обработку данных проводили в программах STATISTICA, MS Excel и Past 4. Достоверными считали различия при  $p < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Систематическая принадлежность.** В результате проведенных в 2019–2021 гг. работ в р. Ильжица отловлены производители и личинки миног *Eudontomyzon* sp. Ни один производитель не принадлежал к виду речная минога (Zvezdin et al., 2021). Их принадлежность к роду Зубатые миноги (*Eudontomyzon*) по признакам (число рядов верхнегубных зубов, число туловищных миомеров, размер зубов на нижнечелюстной пластинке), используемым в определительной таблице (Renaud, 2011), не вызывала сомнений, однако, по своим характеристикам производители отличались от единственного известного в Балтийском бассейне вида этого рода – украинской миноги *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) (расстояние от конца рыла до первого жаберного отверстия, горизонтальный диаметр глаза, длина рыла, особенности окраски, озубления и другие (см. для сравнения Fig. 5, p. 80 в Zvezdin et al., 2021)).

Пескоройки из р. Ильжица (рис. 2) отличаются рядом признаков от личинок из рек, например, Ленинградской обл., где принадлежность к роду *Lampetra* не вызывает сомнений. Хвостовой плавник пескороек из р. Ильжица более заострен, сильнее пигментирован, форма центральной ворсинки (треугольная) соответствует форме ворсинки миног рода *Eudontomyzon*, поля возле эластичного тяжа не пигментированы, туловищных миомеров 56–66.

**Размерный состав пескороек.** Длина  $TL$  метаморфных особей (с явными признаками превращения из пескоройки во взрослую особь) достигала 126–151 мм. Принято, что этот диапазон соответствует последнему году личиночной фазы. Длина пескороек в момент или вскоре после выхода из гнезда известна для небольшого числа видов – 7–9 мм (Kucheryavuu et al., 2007; Kirillova et al., 2011; Renaud, 2011; Павлов и др., 2014; Звездин и др., 2017). Во время проведения работ личинки таких размеров не обнаружены. Размерный класс с минимальными значениями  $TL$  был 10–29 мм. Всего выделено пять размерных классов (рис. 3а). Зависимость массы от длины тела пескороек на модельном участке описывается регрессионной моделью в 95% случаев (рис. 3б).

**Распределение размерных групп пескороек в реке.** В среднем течении обнаружены личинки всех размерных групп, преобладала группа размером 30–54 мм (42%). В нижнем течении в точках 1–3 (рис. 2) преимущественно встречались пескоройки 30–54 и 55–89 мм (от 82 до 93%). Особи 10–29 мм отмечены в точке 1 – самой удаленной от устья реки и в некоторых станциях ближе к устью (27%). Пескоройки  $> 120$  мм обнаружены в точках 2 и 3, а также в некоторых станциях, расположенных между ними (45.5%). Доля особей этой размерной группы была 6.7%, из них 29% находились в процессе метаморфоза.

**Абиотические характеристики местообитаний и типизация биотопов на их основе.** Исследованный участок реки в нижнем течении по абиотическим

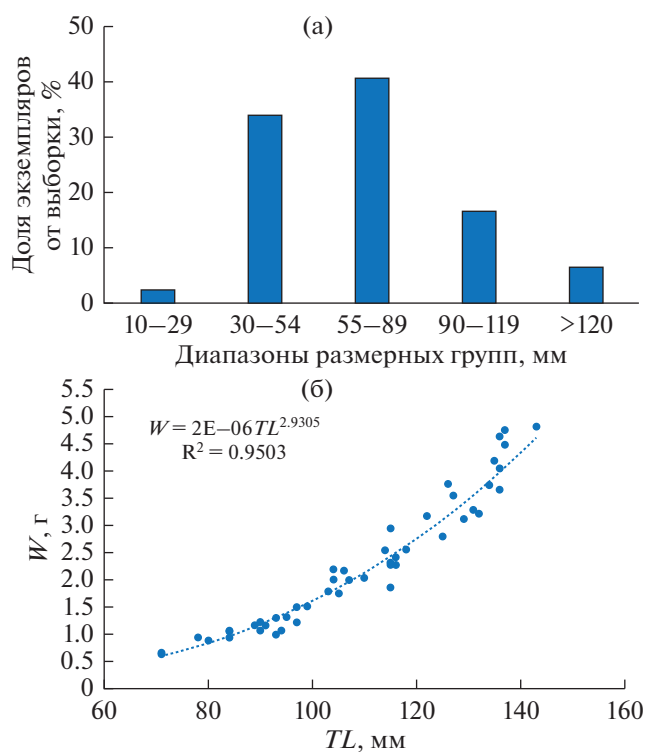


Рис. 3. Распределение личинок *Eudontomyzon* sp. в среднем и нижнем течении р. Ильжица по размерным группам (а) и зависимость массы тела от его длины (б).

характеристикам, в основном, однороден. Скорости течения в местах обитания пескороек низкие – от 0 (затишные зоны) до 0.34 м/с (в среднем

$0.14 \pm 0.07$  м/с). Глубины в местах обитания в межень небольшие – 7–61 см ( $28.5 \pm 11.25$  см). Гранулометрический анализ показал, что на исследованном участке реки преобладают мелкие и средние пески (фракции 0.5–0.1 мм), их доля 46–89% грунта. Алевриты и пелиты (фракции <0.1 мм) играли заметную роль на трех станциях (30–37%), мелкий и средний гравий (крупные фракции, >1 мм) – на шести станциях, составив 19–38%.

Содержание органических веществ в грунте в местах обитания пескороек варьировало от 0.28 до 3.42% (в среднем  $1.42 \pm 0.59\%$ ). На некоторых из исследованных станций по фракционному составу грунта и содержанию органических веществ в нем была сильно выражена микромозаичность – на 1 м<sup>2</sup> отмечены разные условия обитания.

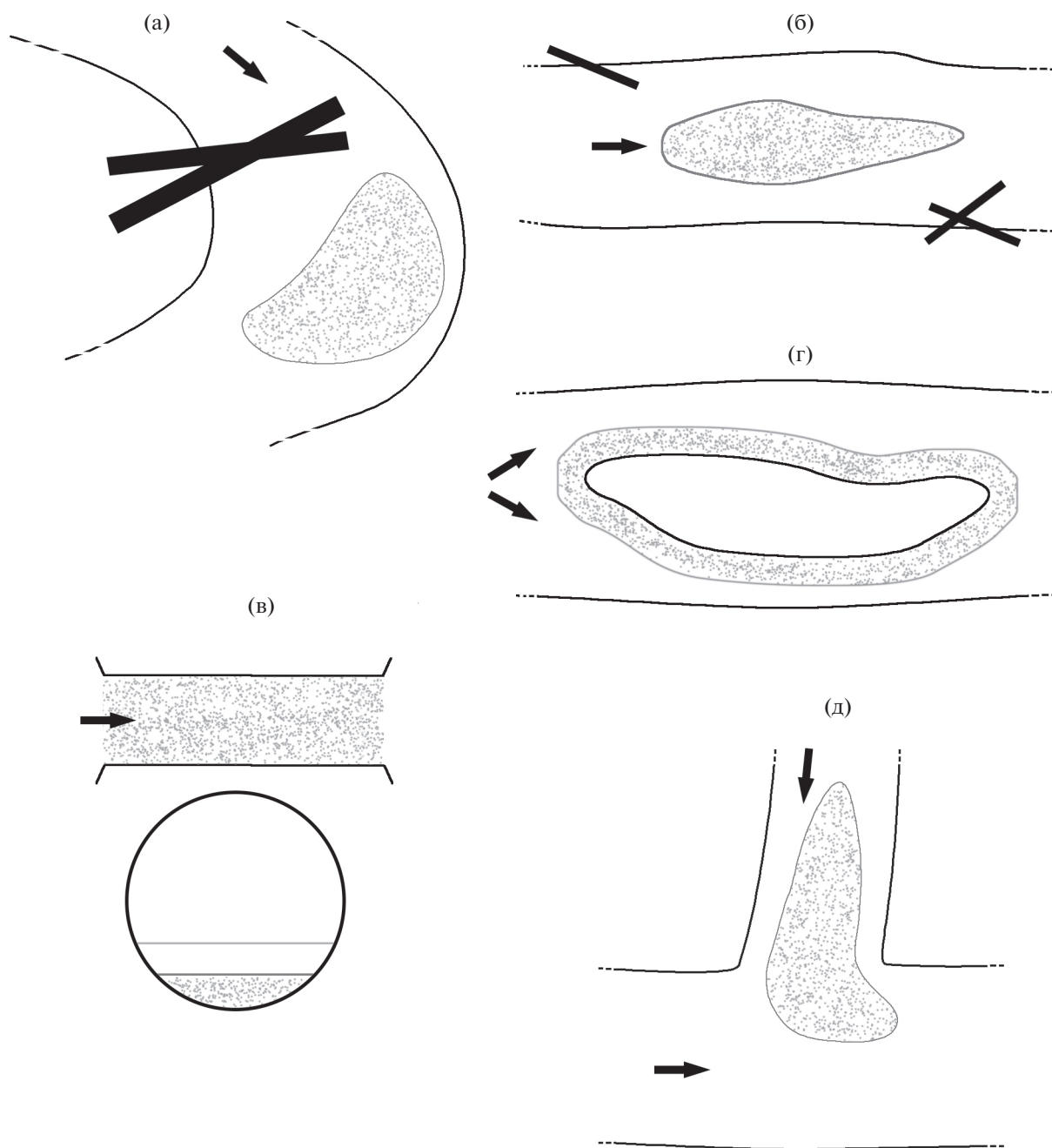
На основании морфологических характеристик речного русла выделены пять основных (повторяющихся) типов биотопов (I–V) (рис. 4, табл. 2).

При оценке связи плотности поселения пескороек и абиотических показателей сильных достоверных корреляций не выявлено. Слабая достоверная корреляция присутствует между такими показателями как плотность поселения пескороек и глубина ( $r = 0.59$ ), и содержание органического вещества ( $r = 0.53$ ). Корреляции между плотностью поселения и скоростью течения не отмечено ( $r = 0.3$ ). Коэффициент корреляции между глубиной и содержанием органического вещества составил 0.58. Коэффициент корреляции между глубиной и процентным массовым содержанием самой мелкой фракции грунта (<0.1 мм) – 0.6.

Таблица 2. Типы биотопов р. Ильжица, в которых обитают пескоройки *Eudontomyzon* sp., и их характеристика

Типы биотопов	Характеристика биотопов					
	N, %	v, м/с	h, см	преобладающие фракции грунта, мм	содержание ОБ в грунте, %	P, экз./м <sup>2</sup>
I. Наносы в ямах на излучинах реки	52.4	$\frac{0-0.22}{0.095 \pm 0.06}$	$\frac{10-61}{35.39 \pm 12.75}$	Пески средние (0.5–0.25) и мелкие (0.25–0.1)*	$\frac{0.28-6.25}{1.74 \pm 1.5}$	$\frac{1-123}{24.63 \pm 30.5}$
II. Песчаное дно на прямых участках реки	23.81	0.33	7	Пески средние (0.5–0.25) и крупные (1–0.5)*	$\frac{0.64-2.26}{1.74 \pm 0.79}$	$\frac{1-9}{5 \pm 2.89}$
III. Наносы в трубах под мостом	4.76	$\frac{0.018-0.05}{0.034 \pm 0.02}$	$\frac{6.5-20}{12.83 \pm 9.6}$	Пески средние (0.5–0.25) и крупные (1–0.5)*	1.4	$\frac{3-7}{4.67 \pm 2}$
IV. Песчано-гравийное нерестилище	9.52	$\frac{0.2-0.34}{0.27 \pm 0.1}$	$\frac{10-11}{10.5 \pm 0.71}$	Пески средние (0.5–0.25) и гравий средний (5–2)	$\frac{0.35-0.39}{0.37 \pm 0.03}$	$\frac{4-12}{8 \pm 5.67}$
V. Наносы в устье реки	9.52	0.037	$\frac{25-60}{43.75 \pm 17.5}$	Пески средние (0.5–0.25) и мелкие (0.25–0.1)	0.38	$\frac{1-26}{9.2 \pm 10.8}$

Примечание. I–V – типы биотопов. N – доля от числа исследованных станций, %; v – скорость течения; h – глубина; P – плотность поселения пескороек. Над чертой – min–max под чертой – среднее арифметическое  $\pm$  стандартное отклонение ( $M \pm SE$ ); \* – над грунтом находился слой органического мусора растительного происхождения.



**Рис. 4.** Схемы выделенных биотопов личинок *Eudontomyzon* sp. в р. Ильжица: а – наносы в ямах на излучинах реки (I тип); б – песчаное дно на прямых участках реки (II тип); в – наносы в трубах под мостом (III тип); г – песчано-гравийное нерестилище (IV тип); д – наносы в устье реки (V тип). Стрелки – направление течения; заштрихованные области – места обитания личинок, сплошные прямые линии – завалы.

**Пространственное распределение пескороек в реке.** Гравийно-песчаные участки реки, пригодные для нерестилищ, были обнаружены в среднем и нижнем течениях р. Ильжица. В среднем течении обследованный в сентябре 2021 г. участок длиной 2 км практически на всем своем протяжении подходит для нереста миног. В нижнем течении обнаружено 5 участков, на которых грунты пригодны для нереста (рис. 1в). В мае 2019 и

2021 гг. на четырех из них был отмечен массовый нерест производителей *Eudontomyzon* sp. Установлено, что пескоройки не обитают в истоке и в прилегающей к истоку литоральной части оз. Дго, наличие подходящих для нереста грунтов здесь не выявлено (Zvezdin et al., 2021).

Пескоройки обнаружены на всех исследованных участках среднего и нижнего течения и во



**Таблица 3.** Плотность поселения пескороек *Eudontomyzon* sp. в различных типах биотопов на обследованном участке в нижнем течении р. Ильжица

Плотность поселения	Диапазон значений плотности поселения, экз./м <sup>2</sup>	Доля проб, %	Типы биотопов
Очень низкая	0–2	250	I, II, V
Низкая	3–7	46.43	I, II, III, IV, V
Средняя	8–20	14.29	I, II, IV
Высокая	21–54	3.57	V
Очень высокая	>54	10.7	I

Примечание. Типы биотопов см. табл. 2.

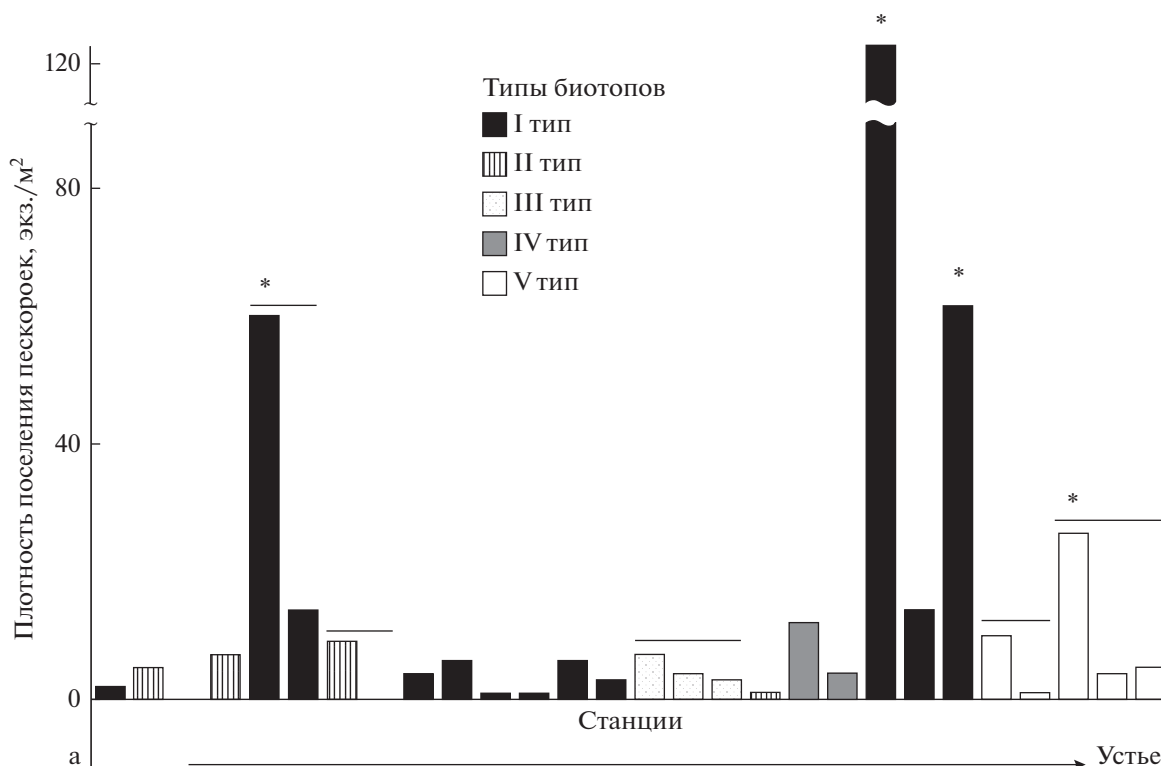
всех типах биотопов. Ряд значений плотности их поселения с помощью частотного анализа разбили на пять категорий (табл. 3).

В среднем течении реки плотность поселения была очень низкой или низкой (71 и 29% станций), в нижнем – низкой; высокая и очень высокая плотности поселения были отмечены редко. Биотопы I, II и V типов, вероятно, являются наиболее плотно заселенными.

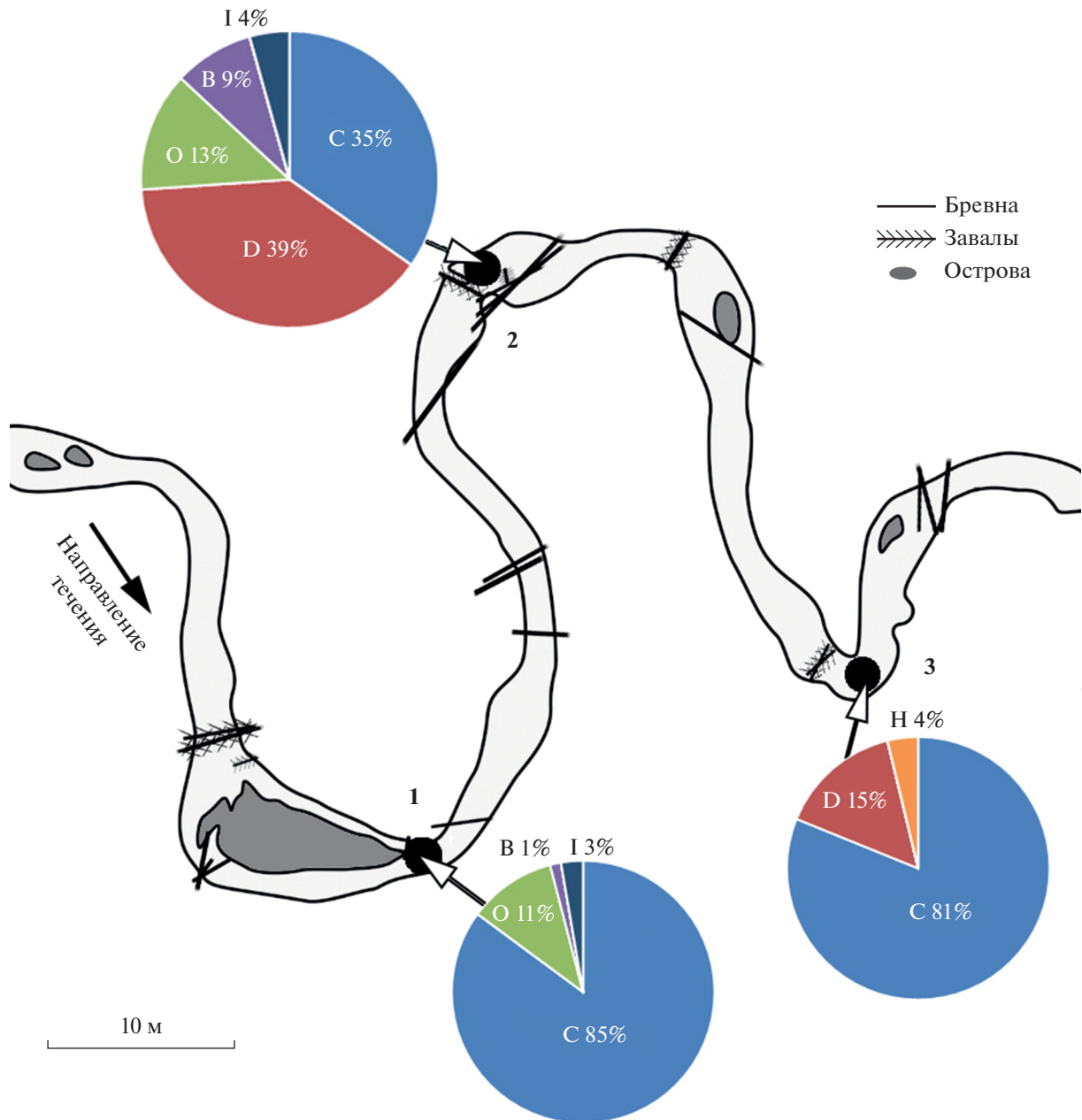
На участке в нижнем течении реки отметили четыре станции, на которых плотность поселения личинок была выше средней: две из них расположены ниже известных нерестилищ, одна – яма на

излучине реки у устья и одна – наносы в р. Ельша (рис. 5).

**Сообщества зообентоса в местообитаниях пескороек.** Зообентос реки представлен следующими группами: мшанки (Bryozoa), губки (Porifera), олигохеты (Oligochaeta), пиявки (Hirudinea), брюхоногие (Gastropoda: Valvatidae, Planorbidae, Lymnaeidae) и двустворчатые (Bivalvia: Sphaeriidae) моллюски; двукрылые (Diptera: Chironomidae, Ceratopogonidae и др.), поденки (Ephemeroptera), жесткокрылые (Coleoptera), вислоккрылые (Megaloptera), стрекозы (Odonata), ручейники (Trichoptera), клопы (Heteroptera). В составе сооб-



**Рис. 5.** Распределение плотности поселения пескороек *Eudontomyzon* sp. на продольном профиле участка в нижнем течении р. Ильжица. \* – станции, на которых плотность поселения пескороек была выше средней. Под чертой помещены пробы, относящиеся к одной станции, а - точка 1 на рис. 1в.



**Рис. 6.** Примеры соотношения численности систематических групп сообществ зообентоса в местах обитания личинок *Eudontomyzon* sp. в нижнем течении р. Ильжица. 1 и 3 – типичные и 2 – нетипичное сообщества зообентоса. В – Bivalvia, С – Chironomidae, D – прочие Diptera, H – Hirudinea, I – Insecta, O – Oligochaeta. Точка 1 – биотоп IV типа, точки 2 и 3 – биотопы I типа.

шеств зообентоса отмечены представители 20 семейств и 10 отрядов. На станциях чаще всего встречались личинки хирономид (100% проб) и малощетинковых червей (86%), также личинки стрекоз (67%), жуков (62%) и двустворчатые моллюски (62%).

Численность организмов в сообществах зообентоса варьировала в пределах 1638–15925 экз./м<sup>2</sup> (в среднем 5324 ± 3113 экз./м<sup>2</sup>). Минимальная численность отмечена в биотопе I типа, максималь-

ная – III типа. Основу сообществ зообентоса по численности представляла группа хирономид, ее относительное обилие на станциях достигало 35–100%. Только на одной станции представители этой группы не преобладали (рис. 6): в биотопе I типа (в омуте) относительное обилие других двукрылых было 39%, хирономид – 35%.

Обилие макрозообентоса по биомассе изменялось от 3.9 до 61.3 г/м<sup>2</sup> (в среднем 15.2 ± 13.2 г/м<sup>2</sup>). Минимальная и максимальная био-



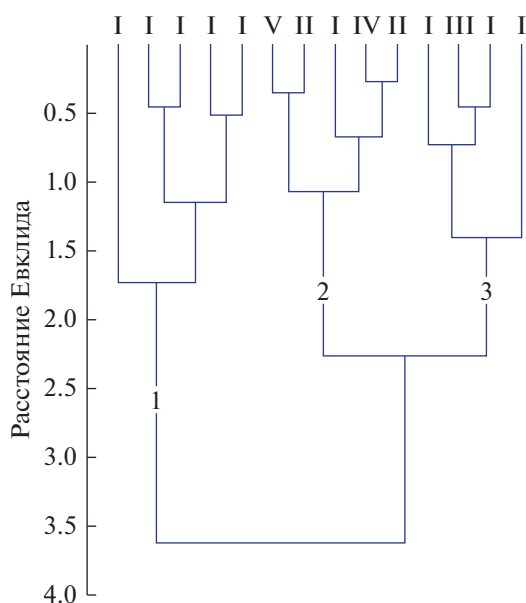


Рис. 7. Дендрограмма сходства станций по основным характеристикам донных ценозов. I–V – типы биотопов, 1–3 – номера кластеров.

массы отмечены в биотопах I типа. Преобладание хирономид по биомассе отмечено на 36% всех станций, двустворчатых моллюсков – на 26% станций, прочих двукрылых и насекомых – на 14% станций, пиявок – на 7% станций.

Результаты проведенного анализа SIMPER демонстрируют вклад отдельных факторов среды в различия между станциями. Наиболее важные показатели, вносящие  $\geq 10\%$  и суммарно объясняющие 77% всех пространственных различий, – глубина, фракции грунта с диаметром частиц 0.5–0.25, 0.25–0.1 и  $< 0.1$  мм, а также сама плотность поселения пескороек. Общий уровень гетерогенности станций достигал 39%. Эти показатели, вместе с общей численностью, биомассой зо-

обентоса и комплексной величиной обилия зообентоса, были включены в последующий кластерный анализ. По его результатам все станции разделились на 3 кластера. Первый включал только станции с биотопом I типа (наносы в ямах на излучинах реки), второй – был разнородным и включал в себя биотопы I, II, IV и V типов, третий – биотопы I и III типов (рис. 7).

Методом главных компонент выделены основные факторные нагрузки, обусловившие различия между группами станций, выделенными на основании кластерного анализа (рис. 8). Максимальные положительные нагрузки по первой компоненте, обусловившие основное расхождение станций по оси абсцисс, имели глубина, фракции грунта  $< 0.25$  мм и плотность поселения пескороек на станции. Отрицательные нагрузки были у численности зообентоса и фракции грунта 0.5–0.25 мм. Биомасса зообентоса (без личинок миног) и комплексная величина обилия зообентоса вносили наибольший вклад в распределение станций вдоль второй главной компоненты (ось ординат).

Первая компонента показала распределение станций по глубине от наиболее мелких, с преобладанием средних песков (слева по оси абсцисс) до относительно глубоких с преобладанием самых мелких фракций грунта (справа по оси абсцисс). Вторая компонента распределила станции относительно обилия на них организмов зообентоса (комплексной величиной обилия зообентоса и общей биомассы зообентоса).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Река Ильжица в своем среднем и нижнем течении почти повсеместно заселена миногами, что позволило использовать ее как модельный объект и провести типизацию местообитаний пескороек. По комплексу абиотических и биотических ха-

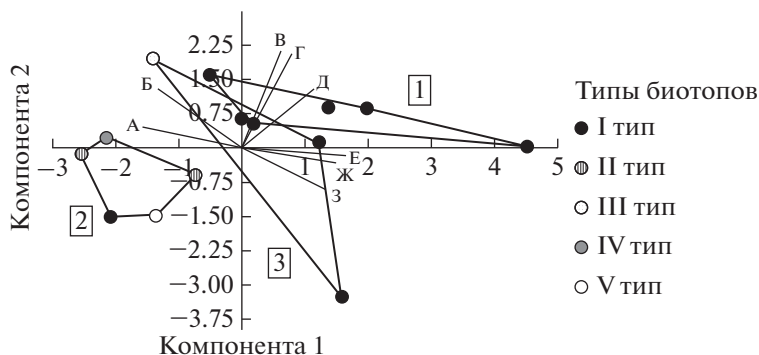


Рис. 8. Расположение станций в системе главных компонент. 1–3 – номера кластеров (соответствуют рис. 7). А – фракции грунта 0.5–0.25 мм, Б – численность зообентоса, В – комплексная величина обилия зообентоса, Г – биомасса зообентоса, Д – плотность поселения пескороек, Е – глубина, Ж – фракции грунта  $< 0.1$  мм, З – фракции грунта 0.25–0.1 мм.

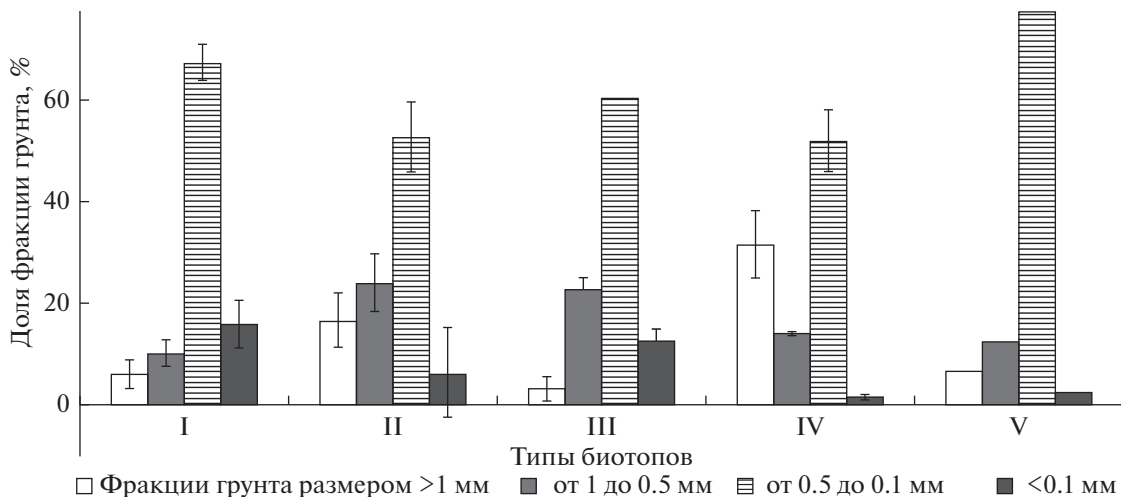


Рис. 9. Усредненный гранулометрический состав грунтов в разных биотопах в р. Ильжица.

рактических реку можно считать состоящей из повторяющихся основных типов биотопов и их гидрогеоморфологических вариаций (за исключением верхнего течения).

Состав грунта на исследованном участке относительно однороден (рис. 9). Но на станциях с большими глубинами воды и с замедленным течением (биотопы I типа) происходит накопление самых мелких фракций (алевритовых илов). В устье реки (биотоп V типа) состав грунта схож с таковым в биотопах I типа, но отличается меньшим содержанием фракций диаметром < 0.1 мм, что, вероятно, связано с влиянием гидрологического режима более крупной р. Ельша — сильное течение вымывает мелкие фракции. Доля крупных песков и гравия увеличивается на прямых участках с небольшими глубинами и более быстрым течением (биотопы II и IV).

Анализ распределения личинок *Eudontomyzon* sp. показал, что в нижнем течении реки они обитают преимущественно в песчаных грунтах, в которых преобладают фракции 0.5–0.25 и 0.25–0.1 мм. Наибольшие плотности поселения пескороек отмечены при увеличении в грунте доли частиц размером < 0.25 мм (рис. 9). Грунты со сходными размерами частиц предпочитают пескоройки морской миноги *Petromyzon marinus* (L., 1758) (Taverny et al., 2012), австралийской миноги *Geotria australis* (Gray, 1851) (Potter et al., 1986), американской речной миноги *Lethenteron appendix* (DeKay, 1842) (Beamish, Lowartz, 1996) и малой ручьевой миноги *Lampetra aepyptera* (Abbott, 1860) (Smith et al., 2011). Личинки украинской миноги избегают фракций 0.5–0.25 мм и предпочитают крупные алевриты (0.125–0.063 мм) (Jazdzewski et al., 2016).

Скорости течения в местообитаниях пескороек *Eudontomyzon* sp. не превышали 0.34 м/с, что согласуется с данными, приведенными у других

авторов. В местах обитания личинок речной, тихоокеанской *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) (Nazarov et al., 2016) и украинской миноги (Jazdzewski et al., 2016) скорости течения варьировали в пределах 0.1–0.3 м/с. По данным (Thomas, 1962), максимальные скорости течения, при которых могут обитать пескоройки морской миноги достигают 0.8 м/с. Следует отметить, что на прямых участках и на гравийных плесах (II и IV типы биотопов) скорость течения выше, чем в остальных биотопах.

Хотя в изученных местообитаниях пескоройки *Eudontomyzon* sp. живут в типичных для личинок миног условиях, выраженная связь между плотностью поселения и значениями факторов среды не была обнаружена. Полученные низкие значения коэффициентов корреляции могут быть связаны с небольшим объемом выборки или узким диапазоном значений параметров, поэтому на настоящий момент можно говорить лишь о тенденциях и необходимости дальнейшего, более детального изучения данного вопроса.

Макрозообентос в изученных точках был представлен типично реофильными формами, характерными для плесов и затишных участков рек (Лабай, 2007; Богатов, Федоровский, 2017; Барышев, 2019). Его обилие по численности и биомассе в р. Ильжица хорошо согласуется с таковыми в других малых реках разных регионов (Зинченко, Головатюк, 2000; Заика, Молодцов, 2013; Зинченко и др., 2016; Барышев, 2019). Поскольку в р. Ильжица отсутствуют выраженные заросли макрофитов, таксономический состав бентоса беден. Донные сообщества плесов отличаются высоким обилием первичноводных животных — олигохет и двустворчатых моллюсков (Барышев, 2019), встречаемость организмов этих групп на исследованных точках была 86% и 62%. Однако

абсолютным доминантом по целому ряду показателей и в сообществах рек (Балушкина, 1987), и в сообществе р. Ильжица являются личинки хирономид. Таким образом, биотопы, в которых обитают личинки *Eudontomyzon* sp., в нижнем течении р. Ильжица относятся к хирономидным местообитаниям.

Статистический анализ комплекса данных показал, что различия между отдельными станциями в первую очередь обусловлены фракционным составом грунта, глубиной, содержанием органического вещества, обилием макрозообентоса. Хорошо выделяется только биотоп I типа, где увеличение глубин и замедление течения способствуют накоплению органического вещества, соответственно увеличивается обилие и макробеспозвоночных, и пескороек. Присутствие станций с биотопом I типа в других кластерах (рис. 7) наиболее вероятно связано с большой вариативностью его показателей (табл. 2).

Участок в нижнем течении реки состоит, главным образом, из трех чередующихся типов местообитаний: наносы в ямах на излучинах, песчаные наносы на прямых участках реки и песчано-гравийные нерестилища (биотопы I, II, IV типов). Они, а также наносы в устье реки (V тип), относятся к естественным структурным повторяющимся элементам малых равнинных рек. Тип биотопа наносы в трубах под мостом (III тип) можно рассматривать как биотоп антропогенного происхождения. Бетонное основание труб не позволяет ему развиваться вглубь и закрепляться, наносы органического мусора в таком канальном биотопе периодически смываются и образуются снова, соответственно, и его население характеризуется меньшим постоянством, но имеющиеся результаты позволяют сделать вывод о его пригодности для обитания пескороек.

Выделенные типы биотопов в целом соответствуют описанным у (Nazarov et al., 2016) типичным местообитаниям личинок тихоокеанской, речной и малой *Lethenteron ninae* (Naseka, Tuniyev & Renaud, 2009) миног Евразии: наносы в ямах на излучинах реки (I тип) соответствуют крутому склону дна реки (steep river bank), песчаное дно на прямых участках реки (II тип) — пологому дну реки на участках с замедленным течением (inclined riverbank on low-velocity stream reaches), песчано-гравийное нерестилище (IV тип) — песчаной косе в русле реки (riverbed sandbar), наносы в устье реки (V тип) — наносам в устьях ручьев (delta at the mouth of a brook). Таким образом, наши результаты подтвердили, что пескоройки *Eudontomyzon* sp. предпочитают такие же типы биотопов, что и пескоройки других видов.

Возможно также сопоставление выделенных в р. Ильжица биотопов с более общей классификацией, широко используемой при исследовании

популяций миног (Slade et al., 2003; Yap, Bowen, 2003). Она основана на качественной оценке состава грунтов, в ней выделяют три категории местообитаний: I категория — предпочтительные — расположены в зонах осадконакопления, состоят из смеси песка и мелкодисперсного органического вещества, плотность поселения пескороек в них высока; II — пригодные — обычно состоят из подвижного песка, который может содержать некоторое количество гравия, плотность поселения пескороек заметно ниже; III — неприемлемые — состоят из неподходящих для зарывания пескороек субстратов: плотный гравий, твердый слой глины или коренная порода. В р. Ильжица к предпочтительным местообитаниям можно отнести наносы в ямах на излучинах реки и наносы в устье реки, т.е. биотопы, располагающиеся в зонах аккумуляции донных отложений; к пригодным местообитаниям — песчано-гравийное нерестилище, наносы в трубах под мостом и песчаное дно на прямых участках реки, т.е. биотопы в зонах транспортировки песков. Наносы в трубах под мостом, вероятно, не могут обеспечить продолжительное существование в них пескороек, поскольку подвержены более частому разрушению в результате смыва, чем другие биотопы, в которых происходит осадконакопление — они временно пригодны.

Незаселенные пескоройками верховья р. Ильжица представляют собой заболоченные местообитания с неблагоприятным гидрохимическим режимом, мягкими илистыми отложениями большой мощности и высокой степенью зарастания водной и околотоводной растительностью. Формально по качественному составу грунта они могут быть отнесены к I категории, но фактически верховья реки являются неприемлемыми местообитаниями. В связи с этим, целесообразно относить к III категории (неприемлемые) не только местообитания с неподходящими для зарывания грунтами, но и заболоченные территории без выраженного течения.

Река Ильжица почти на всем своем протяжении представлена предпочтительными и пригодными местообитаниями, однако существуют факторы, негативно влияющие на популяцию миног. В жаркие засушливые периоды здесь, в связи с понижением уровня воды, возможно образование отшнуровывающихся водоемов, схожих с енисейскими ваннами, описанными в работе (Nazarov et al., 2016), но меньшего размера. Постоянное обитание пескороек на подобных участках маловероятно, поскольку при продолжительном жарком периоде вода сильно прогревается. Также в засушливые периоды русло р. Ильжица может частично обсыхать, обнажая перекаты с нерестовыми участками и приводя к гибели икры и личинок, как это, вероятно, произошло в 2019 г. (неопубликованные данные авторов). Другой негативный фактор —

потенциальные хищники — голяны, выедающие икру на нерестилищах, и шуки, которые могут охотиться на миног (Renaud, 2011).

Пескоройки всех размерных групп обнаружены в среднем и в нижнем течении р. Ильжица, т.е. условия в реке пригодны для обитания личинок всех возрастов и формирования взрослых особей. Низкую долю пескороек размерной группы 10–29 мм в реке можно объяснить двумя причинами: селективностью орудия лова и неблагоприятными условиями инкубации икры (обсыхание нерестилищ и аномальное повышение температуры воды), которые привели к массовой гибели поколения миног 2019 г. (неопубликованные данные авторов). Низкое количество крупных пескороек, предметоморфных и метаморфных особей в реке, вероятно, связано с тем, что основная часть личинок при достижении размера > 120 мм скатывается в более крупную р. Ельша или погибает. Уравнение кривой зависимости массы от длины пескороек (рис. 3б) не подтверждает предположение о недостаточности кормовых ресурсов в р. Ильжица, как одной из возможных причин их гибели или ската из реки, поскольку относительная масса тела только увеличивается.

Полученные результаты не согласуются с мнением, что пескоройки ведут малоподвижный образ жизни (Pirtle et al., 2003; Torgensen, Close, 2004; Cochnauer et al., 2006). Напротив, наблюдаемое распределение размерных групп пескороек в р. Ильжица свидетельствует о миграционной активности, которая, вероятно, схожа с таковой пескороек в других реках. Ряд авторов (White, Harvey, 2003; Close et al., 2009; Kirillova et al., 2011) показали, что миграция происходит, главным образом, вниз по течению, и, кроме того, возможны перемещения крупных особей вверх по течению.

**Выводы.** Установлено, что малая равнинная р. Ильжица, в целом, однородна по своим геоморфологическим характеристикам и состоит из определенного набора биотопов. Она заселена личинками миног на всем своем протяжении, за исключением заболоченных верховьев. Однако распределение пескороек по длине реки неравномерно — их плотность поселения в нижнем течении выше, чем в среднем; а в наносах в ямах на излуцинах и в наносах в устье реки выше, чем в остальных типах местообитаний.

При сравнении различных биотопов показано, что мозаичность распределения личинок *Eudontomyzon* sp. в р. Ильжица связана с расположением предпочтительных местообитаний. Последние приурочены к зонам аккумуляции донных отложений — затишным участкам с грунтами, сложенными мелким и средним песком. Сообщества зообентоса в местообитаниях пескороек представлены реофильными видами, среди которых доминируют личинки хирономид.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Т.С. Ивановой (Санкт-Петербургский государственный университет) за консультации и помощь в статистической обработке материала.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00015-П.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В. 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Ленинград: Наука.
- Барышев И.А. 2019. Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.10 — Гидробиология. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 46 с.
- Безруков П.Л., Лисицын А.Н. 1960. Классификация осадков современных морских водоемов // Труды института океанологии. Т. 32. С. 3.
- Богатов В.В., Федоровский А.С. 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). Москва: Изд-во ВНИРО.
- Заика В.В., Молодцов В.В. 2013. Распределение реофильного бентоса в горных реках Тувы с субаэральными дельтами // Сиб. экол. журн. Т. 20. № 3. С. 361.
- Звездин А.О., Павлов Д.С., Кучерявый А.В., Цимбалов И.А. 2017. Экспериментальное изучение миграционного поведения речной миноги *Lampetra fluviatilis* в период первичного расселения // Биология внутр. вод. № 2. С. 94. <https://doi.org/10.7868/S032096521702019X>
- Звездин А.О., Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Хохряков В.Р. 2020. Особенности биологии непаразитической миноги *Eudontomyzon* sp. в национальном парке “Смоленское поозерье” // Мониторинг состояния и методы сохранения природных комплексов национального парка. Летопись природы. Кн. 14. П. Пржевальское: Национальный парк “Смоленское Поозерье”. С. 163.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2000. Изменение состояния бентоса малых рек бассейна Средней Волги // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 2. № 2. С. 257.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В., Промахова Е.В. 2016. Применение биотических идентификаторов для оценки качества поверхностных вод (на примере малых рек бассейна нижней Волги) // Астраханский вестник экологического образования. № 3(37). С. 61.
- Лабай В.С. 2007. Распределение бентоса в нижней р. Порунай под воздействием некоторых абиотических факторов среды // Тр. СахНИРО. Т. 9. С. 184.

- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. Москва: Тов-во науч. изданий КМК. 2016.
- Павлов Д.С., Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Кучерявый А.В. 2014. Покатная миграция ранних личинок европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Доклады академии наук. Т. 459. № 2. С. 248. <https://doi.org/10.7868/S0869565214320231>
- Aronsoo K., Vikström R., Marjomäki T.J. et al. 2019. Rehabilitation of two northern river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) populations impacted by various anthropogenic pressures: lessons learnt in the past three decades. Proceedings of the department of biological and environmental science, University of Jyväskylä. V. 2. P. 53.
- Beamish F.W.H., Lowartz S. 1996. Larval habitat of American brook lamprey // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 53. P. 693. <https://doi.org/10.1139/f95-232>
- Claire C.W., Cochnauer T.G., LaBar G.W. 2007. Pacific lamprey ammocoete habitat utilization in Red River, Idaho. Status, distribution, and conservation of freshwater fishes of western North America: a symposium proceedings. American Fisheries Society, Symposium 53, Bethesda. P. 151.
- Close D.A., Currens K.P., Jackson A. et al. 2009. Lessons from the reintroduction of a noncharismatic, migratory fish: Pacific lamprey in the Upper Umatilla River, Oregon // Am. Fish. Soc. Symp. 72. P. 1–21.
- Cochnauer T., Claire C., Putnam S. 2006. Evaluate status of Pacific lamprey in the Clearwater River and Salmon River drainages, Idaho. 2005 Annual Report, Project No. 200002800, 92 electronic pages, (BPA Report DOE/BP-00020623-1).
- Dawson H.A., Quintella B.R., Almeida P.R. et al. 2015. The ecology of larval and metamorphosing lampreys // Lampreys: Biology, Conservation and Control, Fish & Fisheries Series 37. P. 75.
- Eleftheriou A. 2013. Methods for the study of marine benthos. Chichester: John Wiley & Sons.
- Goodwin C.E., Dick J.T.A., Rogowski D.L., Elwood R.W. 2008. Lamprey (*Lampetra fluviatilis* and *Lampetra planeri*) ammocoete habitat associations at regional, catchment and microhabitat scales in Northern Ireland // Ecol. Freshwater Fish. V. 17. P. 542. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00305.x>
- Hardisty M.W. 1979. Biology of the cyclostomes. London: Chapman and Hall.
- Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The behavior, ecology and growth of larval lampreys // The biology of lampreys. V. 1. London: Academic Press. P. 85.
- Jazdzewski M., Marszał L., Przybylski M. 2016. Habitat preferences of Ukrainian brook lamprey *Eudontomyzon mariae* ammocoetes in the lowland rivers of Central Europe // J. Fish Biol. V. 88. P. 477. <https://doi.org/10.1111/jfb.12806>
- Jellyman D.H., Glova G.J. 2002. Habitat use by juvenile lampreys (*Geotria australis*) in a large New Zealand river // New Zealand J. Marine Freshwater Res. V. 36. P. 503.
- Kelso J.R.M., Todd P.R. 1993. Instream size segregation and density of *Geotria australis* ammocoetes in two New Zealand streams // Ecol. Freshwater Fish. V. 2. P. 108. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1993.tb00090.x>
- Kirillova E.A., Kirillov P.I., Kucheryavyu A.V., Pavlov D.S. 2011. Downstream migration in ammocoetes of the Arctic lamprey in some Kamchatka rivers // J. Ichthyol. V. 51. № 11. P. 1117. <https://doi.org/10.1134/S0032945211110051>
- Kucheryavyu A.V., Savvaitova K.A., Pavlov D.S. et al. 2007. Variations of life history strategy of the arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* from the Utkholok River (Western Kamchatka) // J. Ichthyol. V. 47. P. 37. <https://doi.org/10.1134/S0032945207010055>
- Malmqvist B. 1980. Habitat selection of larval brook lampreys (*Lampetra planeri*, Bloch) in a south Swedish stream // Oecologia 45. P. 35. <https://doi.org/10.1007/BF00346704>
- Nazarov D.Yu., Kucheryavyu A.A., Pavlov D.S. 2016. Distribution and habitat types of the lamprey larvae in rivers across Eurasia // Jawless fishes of the World. V. 1. Cambridge: Cambridge Scholars Publisher. P. 280.
- Pirtle J., Stone J., Barnrdt S. 2003. Evaluate habitat use and population dynamics of lampreys in Cedar Creek // In: Annual report 2002. Project No. 2000-01400: Bonneville Power Administration, Portland. P. 34.
- Potter I.C., Hilliard R.W., Bradley J.S., McKay R.J. 1986. The influence of environmental variables on the density of larval lampreys in different seasons // Oecologia. V. 70. P. 433. <https://doi.org/10.1007/BF00379508>
- Potter I.C., Rogers M.J. 1972. Oxygen consumption in burrowed and unburrowed ammocoetes of *Lampetra planeri* // Comp. Biochem. Physiol. 41. P. 427. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(72\)90073-4](https://doi.org/10.1016/0300-9629(72)90073-4)
- Quintella B.R., Andrade N.O., Dias N.M., Almeida P.R. 2007. Laboratory assessment of sea lamprey larvae burrowing performance // Ecol. Freshwater Fish 16. P. 177. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00209.x>
- Renaud C.B. 2011. Lampreys of the World. An illustrated catalogue of lamprey species known todate. FAO species catalogue for fishery purposes 5. Rome: FAO. P. 109.
- Shirakawa H., Yanai S., Goto A. 2013. Lamprey larvae as ecosystem engineers: physical and geochemical impact on the streambed by their burrowing behavior // Hydrobiologia. V. 701. P. 313. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1293-8>
- Shirakawa H., Yanai S., Kouchi K. 2009. Habitat selection of fluvial lamprey larvae *Lethenteron japonicum* change with growth stage // Ecol. Civil. Eng. V. 12. P. 87. <https://doi.org/10.3825/ece.12.87>
- Slade J.W., Adams J.V., Christie G.C. et al. 2003. Techniques and methods for estimating abundance of larval and metamorphosed sea lampreys in Great Lakes tributaries, 1995 to 2001 // J. Great Lakes Res. 29 (Suppl. 1). P. 137. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(03\)70483-3](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(03)70483-3)
- Smith D.M., Welsh S.A., Turk P.J. 2011. Selection and preference of benthic habitat by small and large ammocoetes of the least brook lamprey (*Lampetra aepyptera*) // Environ. Biol. Fish. V. 91. P. 421. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9800-8>
- Smith D.M., Welsh S.A., Turk P.J. 2012. Available benthic habitat type may influence predation risk in larval lampreys // Ecol. Freshwater Fish. V. 21. P. 160. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00532.x>

- Sugiyama H., Goto A. 2002. Habitat selection by larvae of a fluvial lamprey, *Lethenteron reissneri*, in a small stream and an experimental aquarium // Ichthyol. Res. V. 49. P. 62.  
https://doi.org/10.1007/s102280200006
- Taverny C., Lassalle G., Ortusi I. et al. 2012. From shallow to deep waters: habitats used by larval lampreys (genus *Petromyzon* and *Lampetra*) over a western European basin // Ecol. Freshwater Fish. V. 21. P. 87–99.  
https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00526.x
- Thomas M.L.H. 1962. Observations on the ecology of ammocoetes of *Petromyzon marinus* L. and *Entosphenus (Lampetra) lamottei* (LeSueur) in the Great Lakes watershed // MSc thesis, University of Toronto, ON.
- Torgersen C.E., Close D.A. 2004. Influence of habitat heterogeneity on the distribution of larval Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) at two spatial scales // Freshwater Biol. V. 49. P. 614.  
https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01215.x
- White J.L., Harvey B.C. 2003. Basin-scale patterns in the drift of embryonic and larval fishes and lamprey ammocoetes in two coastal rivers // Environ. Biol. Fish. V. 67. P. 369.  
https://doi.org/10.1023/A:1025891216345
- Yap M.R., Bowen S.H. 2003. Feeding by northern brook lamprey (*Ichthyomyzon fossor*) on sestonic biofilm fragments: habitat selection results in ingestion of a higher quality diet // J. Great Lakes Res. V. 29 (Suppl. 1). P. 15.  
https://doi.org/10.1016/S0380-1330(03)70475-4
- Young R.J., Kelso J.R.M., Weise J.G. 1990. Occurrence, relative abundance, and size of landlocked sea lamprey (*Petromyzon marinus*) ammocoetes in relation to stream characteristics in the Great Lakes // Can. J. Fish and Aquat. Sci. V. 47. P. 1773.  
https://doi.org/10.1139/f90-201
- Zvezdin A.O., Polyakova N.V., Kucheryavyy A.V. et al. 2021. Discovery of *Eudontomyzon* sp. (Petromyzontidae) larvae in lakes and a characterisation of their habitats // Nature Conservation Res. V. 6(3). P. 73.  
https://doi.org/10.24189/ncr.2021.039

## Ammocoetes *Eudontomyzon* sp. (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) Distribution and Their Habitats Diversity in the Small Flat River, Baltic Sea Drainage Basin

A. V. Kolotei<sup>1</sup>, \*, N. V. Polyakova<sup>1</sup>, A. V. Kucheryavyy<sup>1</sup>, A. O. Zvezdin<sup>1</sup>, A. S. Demchuk<sup>2</sup>, V. R. Khokhryakov<sup>3</sup>, and D. S. Pavlov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>2</sup>Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

<sup>3</sup>National Park "Smolenskoe Poozerie", Smolensk Oblast, Demidovsky District, Przhhevskoe, Russia

\*e-mail: a.v.kolotey@yandex.ru

Freshwater non-parasitic lamprey *Eudontomyzon* sp. inhabits Ilzhitsa River (Western Dvina drainage basin), this lamprey differs from the only known for Baltic Basin species of this genus, Ukrainian lamprey, *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931). In this study ammocoetes of *Eudontomyzon* sp. were collected, and conditions in the river during the summer low water were revealed. Abiotic and biotic characteristics of habitats were studied. Results of morphological analysis of the river channel led to identify five types of biotopes: sediment in pools in river bends (I), sandy bottom on straight sections of river (II), sediment in ducts under bridge (III), sandy-gravel spawning grounds (IV) and sediment in mouth of the river (V). Study of the ammocoetes density resulted in identification of the habitats with high (I) and low (I, II, V) abundances. Analysis of data on benthic communities showed that chironomids are the most typical representatives in the habitats. Our data supplement knowledge about habitats of lamprey larvae with information about the benthic communities in them and expand the existing classifications.

**Keywords:** Cyclostomes, zoobenthos, water velocity, water depth, community of organisms, fine sand, medium sand, biotopes

УДК 597:591.53

## ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ОКУНЯ (*Perca fluviatilis*) В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД В ДИСТРОФНОМ И ОЛИГОТРОФНОМ ОЗЕРАХ СЕВЕРНОЙ КАРЕЛИИ (РОССИЯ)

© 2022 г. П. М. Терентьев<sup>а</sup>, Н. А. Березина<sup>б</sup>, \*

<sup>а</sup>Институт проблем промышленной экологии Севера, Кольский научный центр Российской академии наук, Анатиты, Россия

<sup>б</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 16.05.2022 г.

После доработки 19.06.2022 г.

Принята к публикации 21.06.2022 г.

Исследованы биологические особенности (размерно-массовые характеристики, возрастная структура) и состав пищи популяций речного окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 в малых озерах северной Карелии (дистрофном оз. Круглое и олиготрофном оз. Кривое) в осенне-зимний период. Между популяциями окуня изученных озер выявлены значимые различия в темпах роста, а также по ряду морфологических признаков: диаметру глаза, длине головы и ее заглазничного отдела; высоте головы у затылка, наибольшей и наименьшей высоте тела, антедорсальном и антевентральном расстояниях, а также длине хвостового стебля и нижней челюсти. У окуня оз. Круглое (с высокой цветностью и малой прозрачностью вод) размеры глаза в пропорциях тела и головы заметно больше, чем у рыб из светловодного оз. Кривое. По типу питания окунь обоих озер — эврифаг с высокой долей бентосных беспозвоночных (81–83% по индексу относительной значимости) и низкой долей рыб в питании (<1% в оз. Круглое и 5.6% (20% при длине тела >22 см) в оз. Кривое). В зимний период в рационе окуня обоих озер преобладали (>50%) личинки крупных поденок *Ephemera vulgata*. Субдоминантами (>10%) в питании окуня были планктонные и бентосные ракообразные, личинки ручейников (в оз. Кривое) и хирономид (в оз. Круглое). Темп массового роста окуня в олиготрофном озере в более двух раз превышает таковой в дистрофном, однако в целом значительно ниже, чем в более крупных озерах Карелии (Сямозеро, Онежское, Ладожское). По-видимому, это связано с низким уровнем ихтиофагии окуня в условиях малопродуктивных северных озер.

**Ключевые слова:** дистрофное и олиготрофное озера, окунь, возрастная структура, морфометрия, темп роста, питание рыб, подледный период

**DOI:** 10.31857/S0320965222060183

### ВВЕДЕНИЕ

В условиях меняющегося климата зимний период — наиболее критический сезон для многих озер. Получение данных о росте и питании рыб в подледный период считается трудоемкой, но важной и актуальной задачей гидробиологии, особенно в озерах северных широт, где этот период длится более шести месяцев в году. Рыбы, физиологически приспособленные к низким температурам, в зимние холода остаются активными (McMeans et al., 2020), продолжают расти и питаться (Пономарев, 2019). Физические процессы (перемешивание воды, температура и уровень

кислорода в толще воды) влияют на их поведение в подледный период (Jansen et al., 2021). Некоторые данные свидетельствуют, что рыбы выбирают определенные глубины озер и местообитания с наиболее благоприятными температурами воды (4°C) для оптимизации своих метаболических затрат (Harrison et al., 2016). Мелкие рыбы, которые имеют меньшую емкость для накопления энергии и более высокий риск зимнего голодания, должны с большей активностью добывать корм зимой по сравнению с более крупными особями (Byström et al., 2006). Меньший снежный покров на поверхности льда озер и большее проникновение света в толщу воды могут способствовать более активному и успешному питанию рыб (Varpe et al., 2015), поскольку рыбы относятся к визуальным

**Сокращения:** АВ — общая длина; АС — длина по Смитцу; АД — промысловая длина (от вершины рыла до начала хвостового плавника).



хищникам и свет им необходим, чтобы обнаружить и успешно поймать добычу (Blanchfield et al., 2009). Кроме того, закрытие озера ледяным покровом приводит к постепенному истощению кислорода в воде (Deshpande et al., 2017) и это, вместе с другими перечисленными факторами, может заставить рыбу выбирать зимой особые места обитания с наиболее благоприятной температурой и кислородом (Hasler et al., 2009). Аноксия зимой действует как сильный фильтр, определяющий активность и выживаемость рыб. Таким образом, уровень потребления рыбами беспозвоночных и их влияние на трофические сети в озерах подо льдом могут отличаться от таковых в летний период и зависеть от многих причин.

В озерах Карелии речной окунь *Perca fluviatilis* L. — один из самых распространенных видов рыб (Стерлигова и др., 2016). Он заселил большое количество озер и в некоторых малых водоемах северной Карелии является единственным представителем ихтиофауны. В пределах одного водоема окунь может быть представлен двумя формами — медленно- и быстрорастущей, различающимися по темпу роста, поведению и характеру питания (Дгебуадзе, 2001; Дятлов, 2002). Несмотря на большое количество работ по его образу жизни (Решетников и др., 1982; Попова, Ассман, 1993), рост и сезонная динамика пищевого спектра остаются мало исследованными, особенно в полярных районах (Стерлигова и др., 2016; Березина и др., 2021) и крайне мало данных по этим показателям окуня в холодный подледный период (Пономарев, 2019). В водных экосистемах Севера интенсивность роста рыб ожидается ниже, чем в экосистемах более низких широт. Но и в озерах одного региона, разных по трофическому статусу, характер роста и линейно-массовые характеристики окуня могут значительно варьировать.

Ранее рацион окуня в субарктических озерах европейской части России изучали только в период открытой воды, летом и осенью, не затрагивая период ледостава (Иванова и др., 2006; Berezhina et al., 2018; Березина и др., 2021; Зубова и др., 2021). Результаты этих работ показали низкий уровень потребления окунем рыб. Именно бентосные беспозвоночные размером 8–16 мм (ракообразные, личинки насекомых, моллюски) служили основным пищевым ресурсом окуня разных размерных групп (от 2+), а сезонная смена доминирующих форм в питании окуня определялась динамикой биомассы и размеров этих видов животных в озерах.

Цель работы — изучение эколого-морфологических характеристик речного окуня в дистрофном и олиготрофном озерах Северной Карелии, темпов его роста и особенностей питания в подледный период.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Характеристика озер.** Малые субарктические озера Кривое (66°3435 с.ш., 33°6375 в.д.) и Круглое (66°3429 с.ш., 33°6119 в.д.) расположены на берегу Кандалакшского залива Белого моря в Северной Карелии (рис. 1), в 30 км к югу от Полярного круга. Рядом с озерами находится круглогодичная Беломорская биостанция “Картеш” Зоологического института РАН. Основные физико-химические показатели этих озер представлены в табл. 1. Озера характеризуются холодноводностью и низким содержанием питательных веществ. С конца ноября по конец мая они покрыты льдом. К концу периода ледостава (в апреле) в придонных слоях оз. Круглое формируются гипоксические условия (1–2.7 мг O<sub>2</sub>/л) продолжительностью до 20–30 сут. Низкие концентрации кислорода отмечены и в оз. Кривое, но только в самой глубоководной части (на глубине 30 м) с конца марта по начало мая, они колеблются от 0 до 2.5 мг O<sub>2</sub>/л.

Для световодного глубокого оз. Кривое характерны высокая прозрачность воды (4.3–4.7 м) и низкая продукция фитопланктона (<100 мг C/(м<sup>2</sup> сут)) и хлорофилла *a* (0.2–3.0 мкг/л). Мелководное оз. Круглое — дистрофный водоем с бурой водой из-за высокого содержания гумусовых веществ (табл. 1).

**Сбор и обработка материала.** Исследование рыб проводили в феврале, в апреле и в сентябре 2019–2021 гг. Рыб отлавливали на двух–трех станциях в каждом озере, расположенных в мелководной и глубоководной (центральной) части озер. Всего собрано и обработано 561 экз. рыб (биологический анализ), для размерного состава и темпа массового роста — 481 экз., морфометрического анализа — 107 экз., анализ питания — 670 экз.

Рыб отлавливали стандартными наборами ставных жаберных сетей из монофиламента. Сети длиной 30 м, высотой 1.5 м и размером ячеи 15, 16, 17, 18, 20, 24, 27, 33, 35, 40 мм устанавливали вблизи станций отбора гидробиологических проб, использованных ранее (Винберг, 1975), на глубинах 3–25 м. В зимний период также ловили с помощью удочки.

Рыб обрабатывали по стандартным методам (Правдин, 1966; Методы ..., 2019). Массу рыб определяли с точностью до 1 г, длину (общую (АВ), по Смитсу (АС) и промысловую (АД) — от вершины рыла до начала хвостового плавника) измеряли с точностью до 1 мм. Возраст рыб определяли по жаберной крышечной кости под биноклем МБС-10 при поляризованном освещении (Чугунова, 1959). Для морфометрического анализа рыб фотографировали цифровым фотоаппаратом Nikon Coolpix W300 с объективом Nikon на штативе. По полученным фотографиям с помощью программы ImageJ измеряли основные

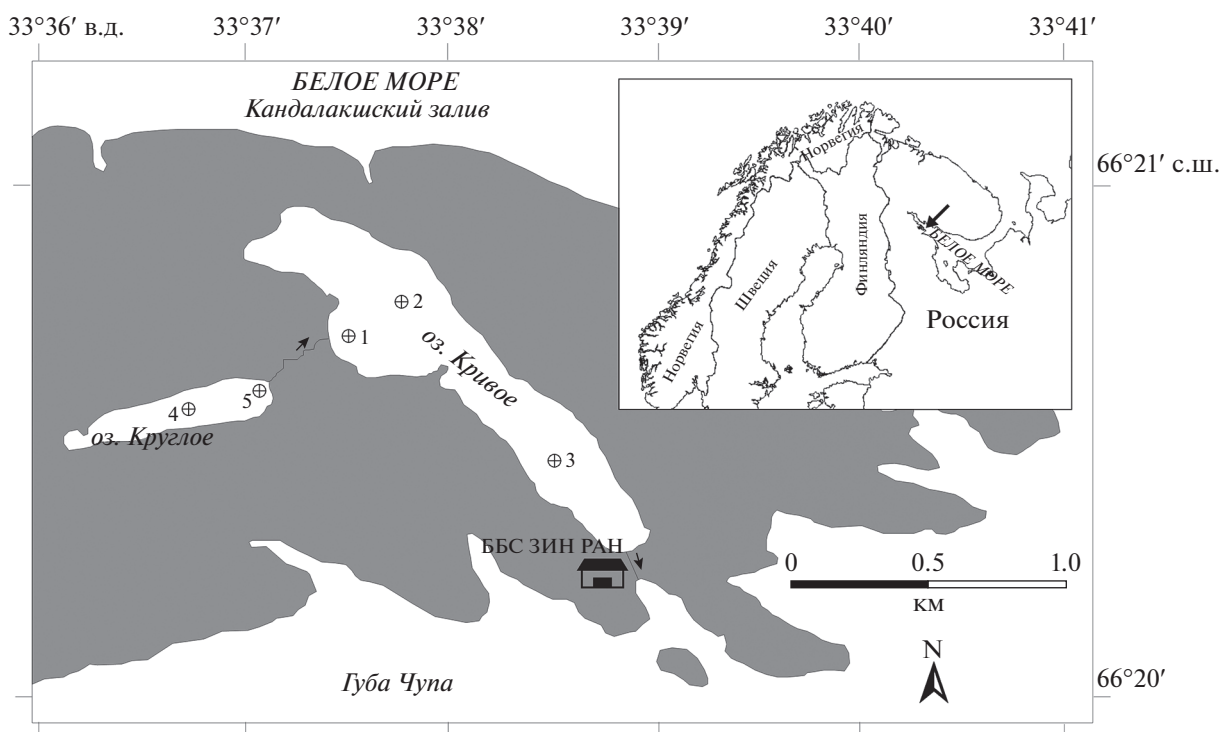


Рис. 1. Карта-схема расположения озер Круглое и Кривое. ⊕ – станции (1-5).

пластические признаки. Определение размерно-возрастного состава популяции было основано на расчете взвешенного возрастного состава выборки и определения по длине рыб относительного распределения их возрастных классов.

Содержимое желудка рыб определяли в лаборатории под микроскопом. После измерений и взвешивания тела рыб, желудок рыб удаляли из полости тела и сразу анализировали или фиксировали 4%-ным раствором формалина. Наполнен-

Таблица 1. Основные физико-химические параметры исследованных озер

Показатель	оз. Кривое	оз. Круглое
Площадь, км <sup>2</sup>	0.5	0.1
Средняя (максимальная) глубина, м	12 (32)	2 (4)
Прозрачность воды, м	4.5–4.8	1.2
Цветность воды, Pt-Co	25–30	150–160
Минерализация, мг/л:	72–88	27–50
Ca <sup>2+</sup>	5.8–7.4	2.4–3.9
НСО <sub>3</sub> <sup>-</sup>	28.6–31.2	11.6–25.5
Содержание кислорода, мг/л:		
на поверхности	8.6–12.1	7.8–11.2
на дне	0–12.0	1.0–7.4
рН	6.6–7.7	5.9–6.7
Гуминовые кислоты, мг/л	0.03	0.15–0.21
Общее содержание, мг/л:		
углерода	6.4	22.6
азота	1860–4110	1620–4430
фосфора	14–74	18–162
железа	4–280	76–500
Хлорофилл <i>a</i> фитопланктона, мг/м <sup>3</sup>	0.2–3.0	0.18–1.00

ность желудка оценивали по пятибалльной шкале. Для анализа отбирали желудки с наполнением пищей >60% (наполненность III–V) – ≥20 желудков окуня в один период исследования для каждого озера. Содержимое желудка взвешивали, затем переносили в чашку Петри. Под бинокулярным стереомикроскопом МБ-10 все пищевые компоненты идентифицировались (по возможности до вида) и разделяли на группы по таксономическим классам. Подсчитывали количество экземпляров и определяли их суммарную массу в каждой группе. По вкладу различных групп пищевых объектов в общую численность ( $N$ ) и массу ( $W$ ) компонентов пищевого комка (%) и по частоте встречаемости (FO, %) компонента у проанализированных рыб рассчитывали индекс относительной значимости компонента питания (Hyslop, 1980) по формуле:

$$RI = 100(\%FO + \%N + \%W) / \sum_{1..n} (\%FO + \%N + \%W).$$

Все показатели выражали как среднее арифметическое значение с определением стандартного отклонения ( $SD$ ) и стандартной ошибки ( $SE$ ). Различия в изучаемых параметрах между годами, сезонами и группами проанализировали с помощью метода главных компонент (ANOVA) и  $t$ -тестов парного сравнения в пакете Statistica-10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Эколого-морфологические характеристики окуня

В оз. Кривое зарегистрировано три вида рыб: окунь *Perca fluviatilis*, ярушка *Coregonus albula* (L.) и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L.), в оз. Круглое – только окунь. Окунь в структуре рыбной части сообщества оз. Кривое – доминирующий вид. В оз. Круглое в уловах, помимо окуня, обнаружен узкопалый рак *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz).

**Размерно-массовая и возрастная структуры окуня.** Исследования показали, что окунь в изученных водоемах, расположенных в непосредственной близости друг от друга, различается по показателям роста (рис. 2, рис. 3).

В оз. Круглое возрастную структуру рыб в период исследования представляли особи восьми возрастных групп (рис. 2). В уловах отсутствовали рыбы младше 3+, единично отмечены экземпляры 9+ и 11+ лет. В основе выборки были рыбы в возрасте 4+ ...6+, причем преобладали особи массой 20–40 г, причем у самок этой выборки размеры тела (12–14 см) были выше, чем у самцов (11–13 см). Указанная закономерность касается и средних размерно-массовых показателей в отдельных возрастных группах (табл. 2). И по массе, и по показателям линейных размеров в выборке рыб оз. Круглое не выявлено четкой бимодальной структуры распределения, характерной для водоемов, где могут обитать разные формы окуня (рис. 2). В то же время в уловах присутствовали и относи-

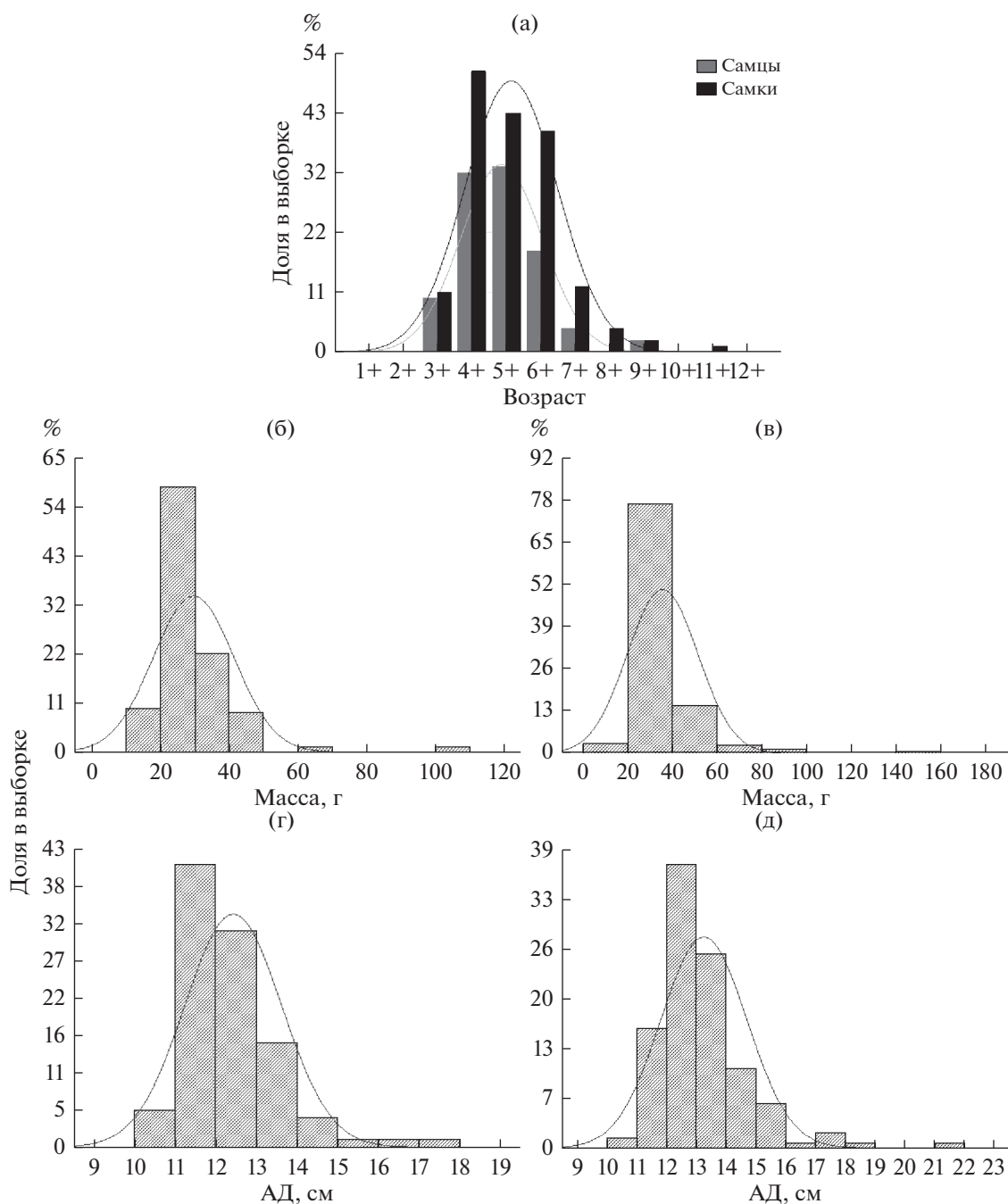
тельно крупные особи длиной тела >15 см и массой > 60 г.

Окунь оз. Кривое представлен в выборке десятью возрастными группами (рис. 3). Максимальный возраст зарегистрирован у самки (12+). Однако наибольшие размерно-массовые показатели были у самки в возрасте 10+ (33.5 см и 829 г) с высокими темпами роста (табл. 3). Основу уловов оз. Кривое представляли рыбы двух возрастных групп (3+ и 4+ лет). В отличие от оз. Круглое, здесь самки были более многочисленны у рыб возраста от 2+ до 4+ лет, в возрастных группах старше восьми лет (7+) численность самцов была выше, чем самок (рис. 4). На окуня массой до 100 г приходилось 88% всей выборки. В распределении рыб по длине тела выделены три группы. Наиболее многочисленной частью популяции были окуни длиной от 12 до 16 см, далее следует группа в 16–24 см. Доля крупных особей (>30 см) достигала лишь ~3.5% выборки.

Сравнение размерно-массовых показателей окуня в рассматриваемых озерах показало, что темп роста массы рыб в более крупном и глубоководном оз. Кривое выше, чем в мелководном дистрофном оз. Круглое (рис. 5). Отмечено значительное варьирование предельных показателей массы и линейных размеров в отдельных возрастных группах окуня исследованных озерах (табл. 2, 3). Степень варьирования и распределение рыб по длине в пределах каждой возрастной группы (от 2+ до 9+) указывает на наличие и медленно, и быстрорастущих рыб. По средним показателям длины рыб всех возрастов, прослеживаются значительные различия в интенсивности роста рыб в пределах одного водоема (табл. 4). Интенсивность роста в течение года неоднородна, заметно снижаясь в зимний период. Окунь обоих озер более интенсивно растет в первые три года жизни.

**Половая структура.** Соотношение самцов и самок в возрастных группах окуня оз. Круглое характеризовалось доминированием самок почти во всех возрастных классах и в подледный, и в осенний периоды. Общее соотношение самцов и самок было 1 : 1.6. Для оз. Кривое в половой структуре окуня отмечено почти равное соотношение особей, однако, среди рыб старших возрастов (7+...10+) преобладали самцы. В оз. Кривое окунь достигает половой зрелости в возрасте 2+ при длине 11–13 см и массе 19–24 г. В оз. Круглое, несмотря на отсутствие в пробах рыб в возрасте 2+, созревание наступает при аналогичных размерах. Особи со зрелыми гонадами в апреле имели длину тела 10.8 см при массе 19 г.

**Анализ морфологических показателей окуня.** Для окуня оз. Круглое характеристики плавников были следующими спинных: (D1) XIII–XV и (D2) I–III – 13–16; брюшного (V) I – 4–5 и анального плавника (A) II – 8–10. Для рыб оз. Кривое эти



**Рис. 2.** Возрастная (а), массовая (б, в) и размерная (г, д) структуры самцов (б, г) и самок (в, д) окуня оз. Круглое. Здесь и на рис. 3 АД – промысловая длина (от вершины рыла до начала хвостового плавника).

показатели также варьировали: (D1) XIV–XVI, (D2) I–III – 13–16; (V) I 4–5; (A) II – 7–9. У окуня из обоих озер было 22–29 жаберных тычинок на первой жаберной дуге, от 62 до 73 чешуй в боковой линии и от 38 до 43 позвонков. По указанным меристическим признакам окуни озер Круглое и Кривое значимо не различались ( $p > 0.05$ ).

Для пластических признаков окуня выявлены значимые различия между самцами и самками в оз. Круглое, в частности для вертикального диаметра глаза  $np$  ( $t = 2.89, p < 0.05$ ), антедорсального расстояния  $aq$  ( $t = 2.04, p < 0.05$ ) и наибольшей высоты  $ID tu$  ( $t = 2.28, p < 0.05$ ). Аналогичные половые различия окуня оз. Кривое касались лишь верти-

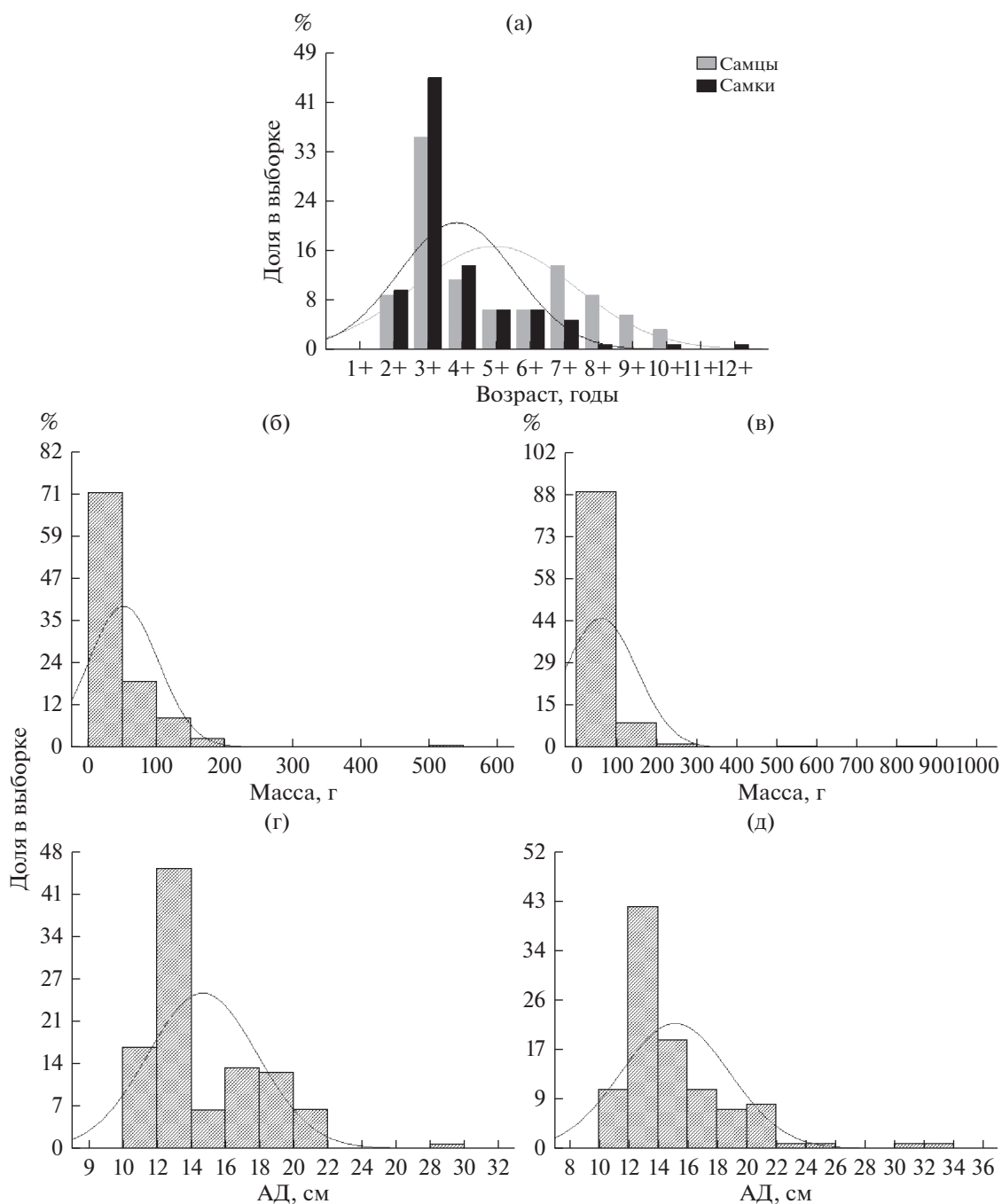


Рис. 3. Возрастная (а), массовая (б, в) и размерная (г, д) структуры самцов (б, г) и самок (в, д) окуня оз. Кривое.

кального диаметра глаза  $np$  ( $t = 5.66, p < 0.05$ ). В обоих озерах более высокие значения этих признаков были у самцов.

Сравнение пластических признаков окуня из разных озер показало ряд значимых различий (табл. 5). В частности, диаметр глаза, заглазничный отдел, длина и высота головы, антеанальное и антевентральное расстояние, длина хвостового стебля, выраженные в % длины тела (АД), у окуня из оз. Круглое были значимо выше, чем из оз. Кривое.

Однако, длина нижней челюсти, высота тела и наименьшая высота тела были выше у окуня из оз. Кривое. Окунь оз. Круглое также отличался особым строением глаза от окуня оз. Кривое (рис. 6).

### Особенности питания окуня в озерах

В период исследования спектр питания окуня в озерах Кривое и Круглое включал 10 групп беспозвоночных, объединяющих 25 видов и форм, а

Таблица 2. Размерно-возрастные показатели окуня оз. Круглое

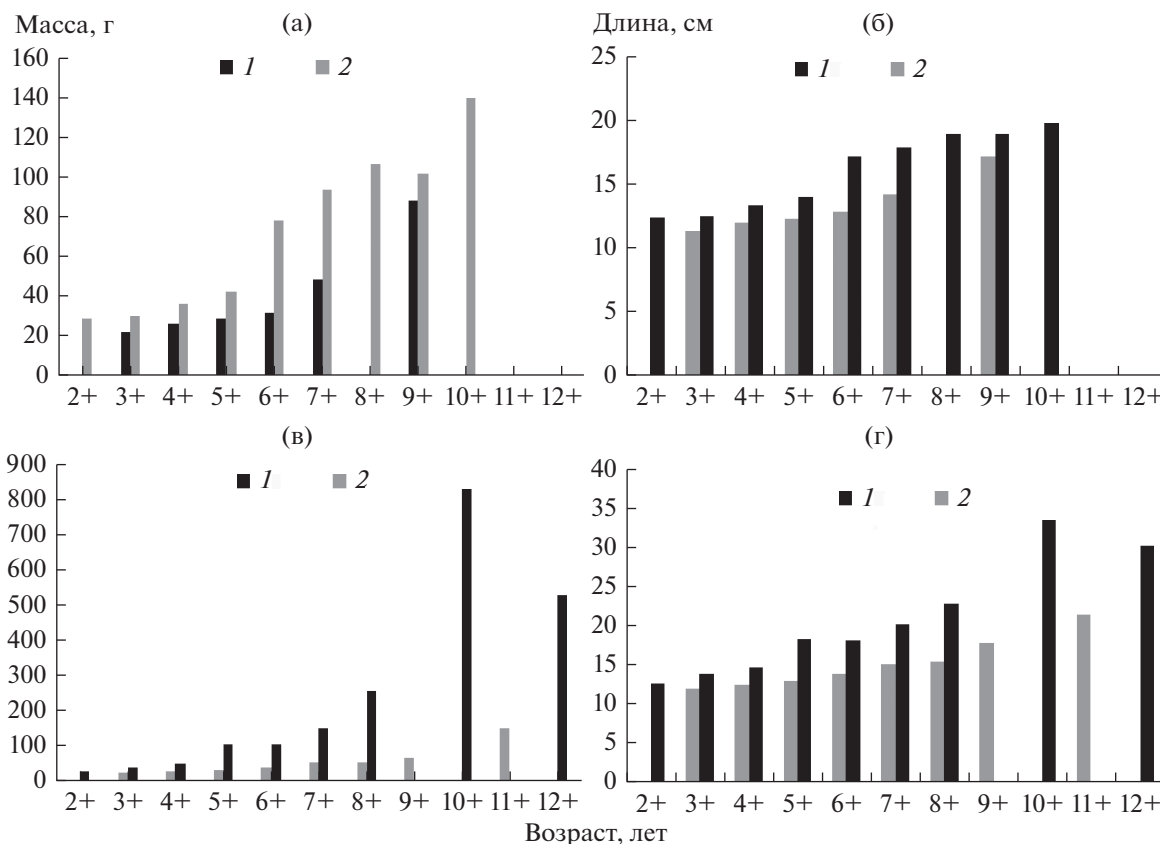
Показатель	Возраст, лет								
	3+ <i>n</i> = 19	4+ <i>n</i> = 77	5+ <i>n</i> = 71	6+ <i>n</i> = 55	7+ <i>n</i> = 15	8+ <i>n</i> = 4	9+ <i>n</i> = 4	10+ –	11+ <i>n</i> = 1
Масса, г:	Самцы ( $\Sigma n = 93$ )								
<i>M</i> ± <i>SD</i>	22 ± 4.6	26 ± 4.4	28 ± 6.3	31 ± 7.1	49 ± 1.1	–	88 ± 17.5	–	–
min–max	17–34	19–35	20–45	22–49	47–50	–	70–105	–	–
Длина (АД), см:	Самцы ( $\Sigma n = 93$ )								
<i>M</i> ± <i>SD</i>	1.4 ± 0.5	12.0 ± 0.7	12.3 ± 0.8	12.9 ± 0.9	14.2 ± 0.6	–	17.2 ± 0.7	–	–
min–max	10.6–12.1	10.4–13.2	10.8–13.6	11.1–15.1	13.3–14.8	–	16.5–17.9	–	–
Масса, г:	Самки ( $\Sigma n = 153$ )								
<i>M</i> ± <i>SD</i>	25 ± 6.1	29 ± 5.7	31 ± 6.4	38 ± 8.7	55 ± 23.4	53 ± 8.9	67 ± 7.5	–	149
min–max	18–37	18–43	22–57	25–56	27–98	40–65	59–74	–	–
Длина (АД), см:	Самки ( $\Sigma n = 153$ )								
<i>M</i> ± <i>SD</i>	12.0 ± 0.6	12.4 ± 0.7	12.9 ± 0.6	13.7 ± 0.9	15.0 ± 1.4	15.4 ± 0.8	17.8 ± 0.6	–	21.4
min–max	10.9–12.8	10.9–14.3	11.7–14.1	12.0–15.6	13.0–17.2	14.2–16.5	17.2–18.4	–	–

Примечание. *n* – количество рыб, *M* ± *SD* – среднее ± стандартное отклонение от среднего. Здесь и в табл. 3 АД – промысловая длина (от вершины рыла до начала хвостового плавника).

Таблица 3. Размерно-возрастные показатели окуня оз. Кривое

Показатель	Возраст, лет										
	2+ <i>n</i> = 23	3+ <i>n</i> = 99	4+ <i>n</i> = 32	5+ <i>n</i> = 16	6+ <i>n</i> = 16	7+ <i>n</i> = 23	8+ <i>n</i> = 13	9+ <i>n</i> = 7	10+ <i>n</i> = 5	11+ <i>n</i> = 1	12+ <i>n</i> = 1
Масса, г:	Самцы ( $\Sigma n = 123$ )										
<i>M</i> ± <i>SD</i>	28 ± 5.7	30 ± 5.7	36 ± 9.6	42 ± 17.8	78 ± 28.1	94 ± 26.8	106 ± 24.9	102 ± 11.2	–	–	–
min–max	18–39	15–46	18–56	22–77	35–137	50–151	75–151	86–125	99–167	–	–
АД, см:	Самцы ( $\Sigma n = 123$ )										
<i>M</i> ± <i>SD</i>	12.4 ± 0.5	12.60 ± 0.7	13.4 ± 0.8	14.0 ± 0.9	17.2	17.9 ± 0.6	18.9	19.0 ± 0.7	19.8	–	–
min–max	11.1–14.1	10.8–14.5	10.7–15.4	12.1–17.4	14.3–19.5	13.3–14.8	16.6–20.9	17.9–20.1	18.2–21.2	–	–
Масса, г:	Самки ( $\Sigma n = 109$ )										
<i>M</i> ± <i>SD</i>	29 ± 7.6	39 ± 13.2	51 ± 25.2	104 ± 48.0	105 ± 47.5	149 ± 71.4	257	–	829	–	527
min–max	19–38	19–88	22–93	34–193	40–186	34–280	–	–	–	–	–
АД, см:	Самки ( $\Sigma n = 109$ )										
<i>M</i> ± <i>SD</i>	12.5 ± 13.78	13.8 ± 19.1	14.7 ± 18.8	18.2 ± 21.7	18.2 ± 21.5	20.2 ± 21.5	22.7	–	33.5	–	30.2
min–max	11.1–13.7	11.3–19.1	11.5–18.8	13.7–21.7	14.7–21.5	13.7–25.1	–	–	–	–	–

Примечание. Обозначения, как в табл. 2.



**Рис. 4.** Массово-возрастная (а, в) и размерно-возрастная (б, г) структура самок (а, б) и самцов (в, г) окуня в озерах Круглое (1) и Кривое (2).

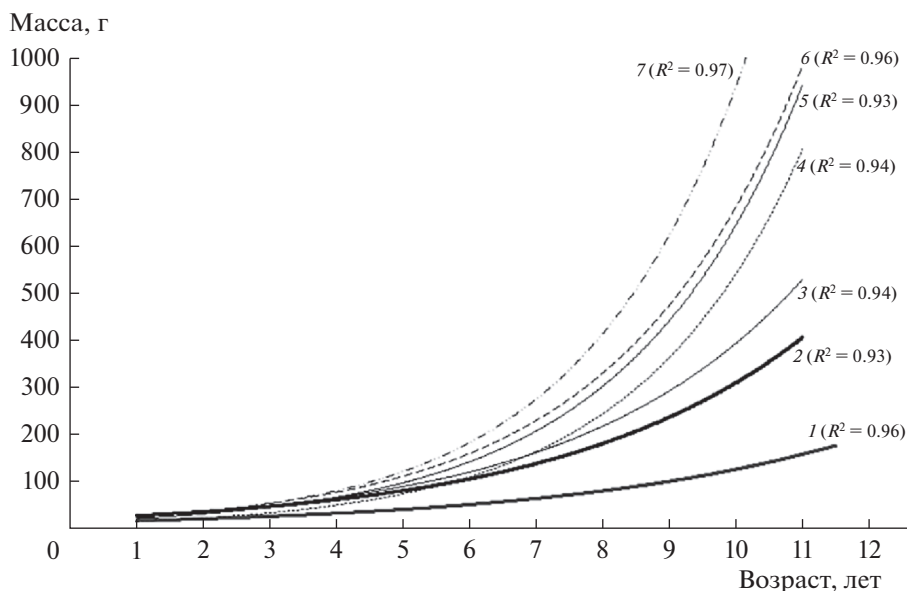
также рыб. Вклад основных объектов по индексу относительной значимости для рыб с разной АД показан на рис. 7. Значимые различия были обнаружены между вкладом различных компонентов в питание (оз. Круглое  $F(6, 41) = 3.85, p = 0.005$  и оз. Кривое  $F(6, 48) = 16.4, p < 0.001$ ), но их не было обнаружено между разными размерными группами окуня ( $p > 0.05$ ).

Основу осеннего питания окуня в оз. Круглое представляли личинки водных насекомых, включая ручейников, поденок, вислокрылок, жуков, стрекоз (рис. 8) – в среднем, 35% по индексу относительной значимости. Эта группа была доминирующей в питании окуня и в зимний период (до 80% по массе и до 65% по индексу относительной значимости). В оз. Кривое в пище рыб доминировали ракообразные: амфиподы *Gammarus la-*

**Таблица 4.** Средняя длина тела АД (см) медленнорастущих и быстрорастущих форм окуня в отдельных возрастных группах

Возраст	Медленнорастущий		Быстрорастущий	
	оз. Круглое	оз. Кривое	оз. Круглое	оз. Кривое
2+	—	11.8	—	13.5
3+	10.8	11.5	12.1	15.0
4+	11.0	12.1	13.3	16.6
5+	11.5	14.6	13.5	19.6
6+	12.5	16.0	14.8	20.0
7+	13.3	15.5	16.0	22.2
8+	14.6	17.5	16.0	19.8
9+	16.8	18.4	18.1	19.7





**Рис. 5.** Темп нарастания массы окуня с возрастом в озерах Кривое и Круглое в сравнении с таковым окуня из других озер Карелии (по: (Стерлигова и др., 2016)). Озера: 1 – Круглое, 2 – Кривое, 3 – Суоярви, 4 – Керетьозеро, 5 – Онежское, 6 – Сямозеро, 7 – Ладожское.  $R^2$  – коэффициент детерминации.

*custris*, *Gammaracanthus loricatus* и *Monoporeia affinis* (в среднем 47.4%), на личинок водных насекомых приходилось в среднем лишь 13%. Также в обоих озерах был существенен вклад в питание окуня планктонных ракообразных и мелких шаровок сем. Sphaeriidae: в оз. Круглое – 35 и 15.6%, в оз. Кривое – 14 и 8% соответственно. Уровень сходства рациона окуня между озерами достигала ~30%, разница между озерами во вкладе в питание общих компонентов была значима только в случае потребления личинок хирономид ( $t = -2.4$ ,  $p = 0.03$ ), для остальных компонентов пищи (поденок *Ephemera vulgata*, ручейников Phryganeidae, моллюсков) эта разница недостоверна ( $p > 0.05$ ).

Различия во вкладе разных групп в питание окуня между осенним и зимним периодом для обоих озер были недостоверны. В феврале и в апреле характер питания окуня в оз. Круглое и Кривое в целом был сходен с осенним: личинки поденок по-прежнему доминировали (>50%), превышая существенно по вкладу в рацион все остальные объекты питания ( $F(8, 26) = 9.8$ ,  $p < 0.0001$ ;  $t$ -тест, все  $p < 0.001$ ). В оз. Кривое в зимний период снизилась роль прибрежных амфипод, однако доля крупных глубоководных (>20 м) амфипод *Gammaracanthus loricatus* оставалась высокой, что может свидетельствовать о преимущественной локализации популяции окуня на больших глубинах с благоприятным температурным режимом. Субдоминантами (>10%) в питании окуня были планктонные ракообразные и личинки ручейников в оз. Кривое и личинки хирономид в оз. Круглое (рис. 8).

Доля рыб в питании окуня оз. Кривое варьировала в среднем от 1 до 9%, достигая 20% по индексу относительной значимости только у крупных (АД > 22 см) особей (рис. 7). Доля рыб в питании окуня оз. Круглое была очень низкой (в среднем <1%).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Характер роста рыб в значительной степени обусловлен межорганизменными отношениями в популяции и влиянием факторов среды обитания (Дгебуадзе, 2001). Установлено, что интенсивность роста окуня в водоемах Карелии определяется кормовой базой, ее доступностью и трофическим статусом, показывая снижение при эвтрофировании озер (Стерлигова и др., 2016). Согласно материалам предыдущих исследований 1950–1960-х гг., окунь оз. Кривое в пятилетнем возрасте был на третьем месте по массе среди окуня из водоемов северо-западной части России. Темпы его роста совпадали с показателями окуня оз. Ильмень (Берг, 1949; Винберг, 1975).

В изученный период по темпам размерно-массового роста окуня оз. Круглое до пятилетнего возраста был сравним с окунем Онежского озера, Суоярви, Тулос, а окунь оз. Кривое – с таковыми Ладожского озера и оз. Койвас. Однако в обоих исследованных озерах темп роста окуня старше пяти лет оказался значительно ниже по сравнению с окунем из многих других озер Карелии (рис. 5). В крупных и олиготрофных озерах (Онежское и Ладожское) темп роста окуня старше

**Таблица 5.** Пределы варьирования и средние величины (%) пластических признаков окуня в исследованных озерах

Признак	Min–max		$M \pm SE$		<i>t</i> -критерий
	оз. Круглое	оз. Кривое	оз. Круглое	оз. Кривое	
АД, см	11.2–21.4	11.1–33.5	13.6 ± 0.28	16.4 ± 0.69	<i>p</i> > 0.05
<i>od</i>	63.6–75.8	56.3–78.1	70.4 ± 0.31	71.0 ± 0.47	<i>p</i> > 0.05
<i>an</i>	5.2–9.2	6.1–11.0	7.2 ± 0.13	7.4 ± 0.12	<i>p</i> > 0.05
<i>np</i>	5.4–9.6	4.3–9.3	7.7 ± 0.13	6.0 ± 0.13	7.21*
<i>po</i>	13.2–17.9	10.8–18.1	16.0 ± 0.14	14.9 ± 0.14	5.68*
<i>ao</i>	25.6–34.2	23.1–37.7	30.9 ± 0.29	28.2 ± 0.30	5.81*
<i>lm</i>	17.4–24.0	15.4–24.2	20.9 ± 0.17	19.5 ± 0.21	6.72*
<i>gh</i>	22.4–31.0	19.2–32.9	26.0 ± 0.33	27.1 ± 0.27	–5.18*
<i>ik</i>	6.4–8.1	5.6–8.2	7.2 ± 0.05	7.4 ± 0.06	3.08*
<i>aq</i>	27.2–34.5	24.1–36.8	31.9 ± 0.22	30.2 ± 0.25	–3.26*
<i>az</i>	28.5–37.1	27.0–41.2	33.6 ± 0.24	32.5 ± 0.28	3.9*
<i>ay</i>	61.2–70.9	52.7–78.4	67.9 ± 0.31	67.3 ± 0.49	<i>p</i> > 0.05
<i>fd</i>	19.8–27.5	16.1–25.5	22.8 ± 0.22	20.9 ± 0.25	2.99*
<i>tu</i>	13.6–17.3	11.4–18.1	15.5 ± 0.12	15.4 ± 0.15	<i>p</i> > 0.05
<i>t<sub>1</sub>u<sub>1</sub></i>	9.1–13.7	8.3–12.7	11.0 ± 0.11	11.1 ± 0.14	<i>p</i> > 0.05
<i>ej</i>	11.7–15.8	11.0–16.2	14.0 ± 0.11	13.9 ± 0.12	<i>p</i> > 0.05
<i>an<sub>1</sub></i>	18.5–27.9	23.0–29.2	23.4 ± 0.26	26.1 ± 0.24	<i>p</i> > 0.05
<i>np<sub>1</sub></i>	18.9–28.4	15.6–26.8	25.0 ± 0.31	21.2 ± 0.33	<i>p</i> > 0.05
<i>po<sub>1</sub></i>	47.0–58.9	46.8–61.3	51.9 ± 0.40	53.0 ± 0.43	<i>p</i> > 0.05
<i>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub></i>	29.5–48.3	31.6–41.8	35.3 ± 0.42	36.7 ± 0.33	<i>p</i> > 0.05
<i>n<sub>1</sub>m<sub>1</sub></i>	4.9–11.1	6.9–13.8	8.6 ± 0.17	9.8 ± 0.19	<i>p</i> > 0.05
<i>k<sub>1</sub>l<sub>1</sub></i>	17.1–44.1	32.3–58.3	32.3 ± 0.69	42.6 ± 0.94	4.3*

Примечание. Даны средние величины и стандартная ошибка ( $M \pm SE$ ). Признаки (% АД): *od* – длина туловища, *an* – длина рыла, *np* – диаметр глаза (горизонтально), *po* – заглазничный отдел головы, *ao* – длина головы, *lm* – высота головы у затылка, *gh* – наибольшая высота тела, *ik* – наименьшая высота тела, *aq* – антедорсальное расстояние, *az* – антевентральное расстояние, *ay* – антеанальное расстояние, *fd* – длина хвостового стебля, *tu* – наибольшая высота спинного плавника D1; *t<sub>1</sub>u<sub>1</sub>* – наибольшая высота спинного плавника D2, *ej* – наибольшая высота А. Признаки (% длины головы): *an<sub>1</sub>* – длина рыла, *np<sub>1</sub>* – диаметр глаза, *po<sub>1</sub>* – заглазничный отдел головы, *a<sub>1</sub>a<sub>2</sub>* – длина верхнечелюстной кости, *n<sub>1</sub>m<sub>1</sub>* – ширина верхнечелюстной кости, *k<sub>1</sub>l<sub>1</sub>* – длина нижней челюсти.

\* Значимые различия средних величин по *t*-критерию при *p* < 0.05.

4 лет наиболее высок, что совпадает с переходом окуня с планктонного и бентосного питания на питание рыбами. Вклад рыб в питание окуня достигал 20% в оз. Кривое и был крайне низким в оз. Круглое (где окунь – единственный представитель рыб). По-видимому, с этим связаны низкие показатели ростовых характеристик окуня изученных озер.

Известно, что окуни начинают переходить к хищному питанию рыбами при длине 8–10 см (Попова, Ассман, 1993). В оз. Кривое рыбы отмечены в пище всех исследованных размерных групп (АД 10–22 см), однако 13–20% по вкладу отмечено только у самых крупных особей >20% (рис. 7). В летний период активное питание рыбой отмечено исследователями при достижении общей длины тела 16 см (Березина и др., 2021).

Таким образом, переход окуня на активное питание рыбой в оз. Кривое происходит значительно позже (в возрасте 7–8+), чем в других озерах (Попова, Ассман, 1993; Naakana et al., 2007; Yazicioğlu et al., 2016). Время наступления рыбацкой стадии в питании окуня зависит от плотности и размерных характеристик других рыб, и задержка перехода в оз. Кривое и фактическое отсутствие рыбы в рационе окуня оз. Круглое, по-видимому, связано с недостаточным количеством рыб подходящего для потребления размера. Ранее (1968–1969 гг.) в рационе окуня оз. Кривое существенную роль играла трехиглая колюшка (у 75% исследованных рыб), однако, к настоящему времени эта колюшка в озере исчезла. Вместе с тем, крупные окуни охотно употребляли в пищу девяти-

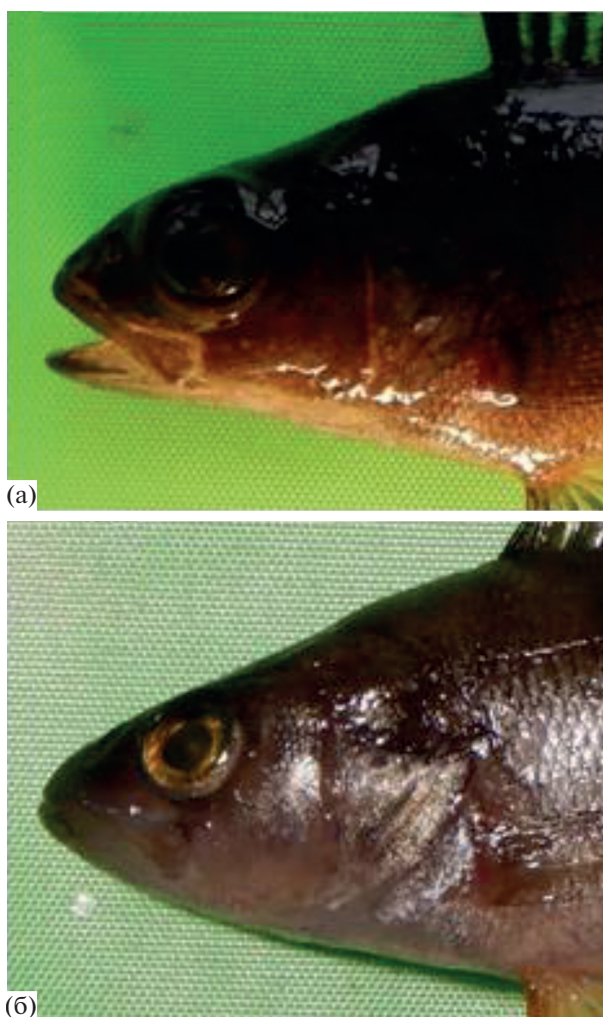


Рис. 6. Визуальные различия в размерах глаза окуня из озер Круглое (а) и Кривое (б).

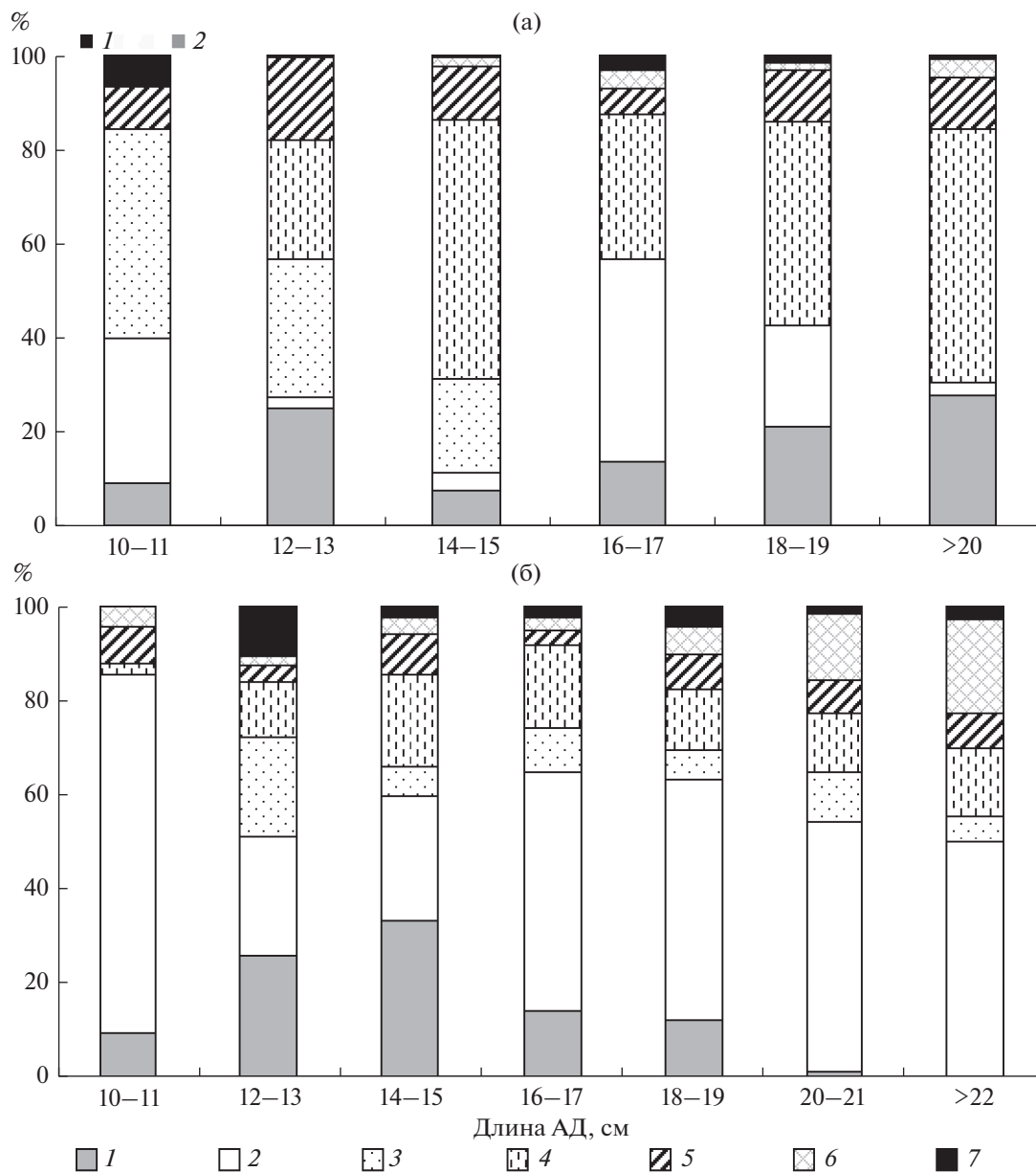
тииглую колюшку и ряпушку как в летний период (Березина и др., 2021), так и в осенне-зимний.

Возрастная структура и продолжительность жизни особей в популяции окуня согласуется с таковыми в других озерах северо-западной части России (Макарова, 1982; Тропин, 2008; Дворян-кин, 2021). Поскольку масса и размеры тела окуня в отдельных возрастных группах из изученных озер варьировали достаточно широко (табл. 2, 3), можно предположить наличие в них медленно- и быстрорастущих группировок рыб. В водоемах Карелии окунь характеризуется экологической пластичностью и, как правило, формирует хорошо обособленные группы: прибрежную (особи от 10 до 20 см) и глубоководную (30–45 см). В малых лесных ламбах встречен карликовый окунь размером 6–9 см (Стерлигова и др., 2016).

Разнотипность изученных водоемов обусловила и морфометрические различия между популяциями окуня, определяемые особенностями питания и интенсивностью ростовых процессов

рыб, а также формированием нескольких экологических форм. Такие показатели как цветность и прозрачность вод способствовали формированию морфометрических особенностей рыб в популяции из гумифицированного оз. Круглое. Одно из наиболее отчетливых различий, отмечаемых визуально, — показатель вертикального диаметра глаза (рис. 6). У рыб оз. Круглое размеры глаза в пропорциях тела и головы заметно больше, чем у окуня из светловодного оз. Кривое. Очевидно, это обусловлено высокой цветностью и малой прозрачностью вод озера (табл. 1). Надо сказать, что отмеченная особенность встречается не у всех обследованных особей, а у ~71% особей в выборке.

Различия в характере питания окуня двух озер, выражающееся главным образом в однообразном рационе (в основном, поденками) и очень низком вкладе рыб (<1%) в питание окуня в дистрофном оз. Круглое, по-видимому, определяет и более прогонистую форму его тела и закономерно большие величины отделов головы и тела по

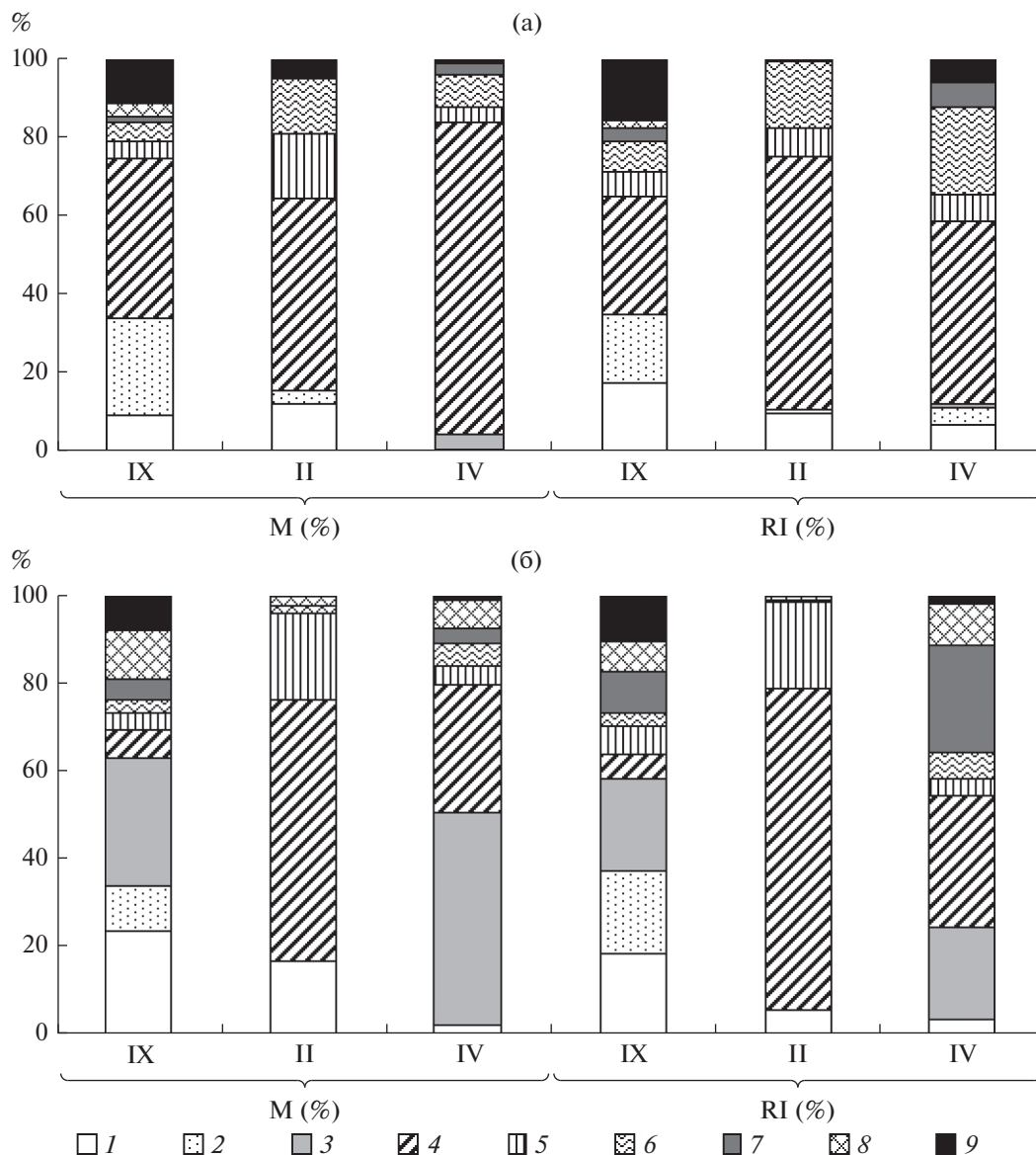


**Рис. 7.** Индекс относительной значимости основных компонентов пищи окуня разных размерных групп озер Круглое (а) и Кривое (б). Компоненты пищи для оз. Круглое (а): 1 – Cladocera, 2 – Sopropoda; для оз. Кривое (б): 1 – Cladocera, 2 – Amphipoda; для обоих озер: 3 – моллюски Sphaeriidae, 4 – личинки водных насекомых (ручейников, поденок, вислокрылок, жуков и др.), 5 – личинки Chironomidae (+Chaoboridae для (а)), 6 – рыба и 7 – прочие.

сравнению с более упитанными рыбами олиготрофного водоема, где основу питания круглый год составляют ракообразные.

**Выводы.** В осенне-зимний период выявлены биологические особенности популяций речного окуня *Perca fluviatilis* в малых озерах северной Карелии (дистрофном оз. Круглое и олиготрофном оз. Кривое). Показано, что, несмотря на закономерное снижение темпов роста в зимний период подо льдом, рыбы достаточно активно питались. По типу питания окунь в условиях обоих озер –

эврифаг с высокой долей бентосных беспозвоночных (личинки насекомых и ракообразных) и низкой долей рыб в питании. Установлено, что окунь глубоководного олиготрофного водоема, характеризующегося большим разнообразием условий обитания и кормовых ресурсов, обладает более высокими темпами линейного и массового роста и продолжительностью жизни. В мелководном дистрофном озере, в отсутствие других видов рыб, характер роста окуня, в основном, равномерен для всех особей популяции. Темп роста массы



**Рис. 8.** Массовая доля (М, %) и индекс относительной значимости (RI, %) основных компонентов пищи в разные периоды года (II, IV, IX – месяцы) в озерах Круглое (а) и Кривое (б). Для (а) 1 – Cladocera, 2 – Copepoda, 3 – *Pontastacus leptodactylus*, 4 – Ephemeroptera, 5 – Trichoptera, 6 – Chironomidae, 7 – Chaoboridae, 8 – рыбы, 9 – прочие; для (б) 1 – *Gammarus lacustris*, 2 – *Monoporeia affinis*, 3 – *Gammaracanthus loricatus*, 4 – Ephemeroptera, 5 – Trichoptera, 6 – Chironomidae, 7 – планктонные ракообразные, 8 – рыбы/эмбрионы рыб, 9 – прочие.

окуня в олиготрофном озере в >2 раза выше по сравнению с таковым у рыб в дистрофном водоеме, однако, значительно ниже, чем в других озерах Карелии (в том числе, Сязозеро, Онежское, Ладожское и др.). Возможно, это связано с низким уровнем ихтиофагии окуня в условиях северных озер. В отличие от оз. Кривое, в оз. Круглое происходит формирование своеобразной группировки окуня по ряду морфометрических показателей головы и тела, что, по-видимому, является одной из реакций приспособления к условиям малой прозрачности и высокой цветности этого озера.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.Н. Шарова, А.А. Максимова и коллектив Беломорской биостанции Зоологического института РАН “Картеш” за помощь при полевых сборах материала.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 19-04-01000 а) и Министерством науки и образования (тема № 122031100274-7 и 122022400122-6).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1–3. Москва: Изд-во АН СССР.
- Березина Н.А., Литвинчук Л.Ф., Максимов А.А. 2021. Связь пищевого спектра рыб с составом зооплankтона и зообентоса в субарктическом озере // Биология внутр. вод. № 4. P. 406.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965221040069>
- Винберг Г.Г. 1975. Биологическая продуктивность северных озер. 1. Озера Кривое и Круглое // Тр. Зоол. ин-та. Т. 56.
- Дворянкин Г.А. 2021. Биология, экология и рыбохозяйственное значение речного окуня *Perca fluviatilis* (L.) Кенозерского национального парка // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. № 1. С. 24.  
<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-1-24-30>
- Дегбаудзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. Москва: Наука.
- Дятлов М.А. 2002. Рыбы Ладожского озера (распространение, морфометрия, экология, промышленное использование). Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Зубова Е.М., Терентьев П.М., Постнова С.В. 2021. Новые данные о видовом составе и биологических характеристиках рыб озер г. Мурманск // Тр. Ферсмановской науч. сессии Геологического ин-та Кольского науч. центра РАН. Т. 18. С. 183.
- Иванова Т.С., Березина Н.А., Мовчан Е.А., Шатских Е.В. 2006. Питание окуня (*Perca fluviatilis* L.) в прибрежной зоне озера Кривое (Карельский берег Белого моря) // Вест. СПб ун-та. Сер. 3. Биология. № 4. С. 79.
- Макарова Н.П. 1982. Окунь Сямозера // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. Москва: Наука. С. 206.
- Методы экологических исследований водоемов Арктики. 2019. Мурманск: Мурманский государственный технический университет. Мурманск: Мурманский гос. тех. ун-т.
- Пономарев В.И. 2019. Зимнее распределение окуня в горной озерно-речной системе // Вест. Ин-та биол. Коми науч. центра Ур. отд. РАН. № 4(211). С. 20.  
[https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.4\(211\).3](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.4(211).3)
- Попова О.А., Ассман А.В. 1993. Питание молоди окуня и ерша в прибрежной зоне Сямозера // Биология речного окуня. Москва: Наука. С. 113.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищ. пром-сть.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. Москва: Наука.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. 2016. Окунь *Perca fluviatilis* (Percidae) разнотипных водоемов Карелии // Уч. записки Петрозав. гос. ун-та. № 2(155). С. 57.
- Тропин Н.Ю. 2008. Окунь в крупных водоемах Вологодской области // Рыб-во и рыбное хоз-во. № 10. С. 29.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: Изд-во АН СССР.
- Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A. 2018. The benthos as the basis of vendace and perch diets in an oligotrophic subarctic lake // Polar Biol. V. 41. P. 1789.
- Blanchfield P.J., Tate L.S., Plumb J.M. et al. 2009. Seasonal habitat selection by lake trout (*Salvelinus namaycush*) in a small Canadian Shield lake: Constraints imposed by winter conditions // Aquatic Ecol. V. 43. P. 777.  
<https://doi.org/10.1007/s10452-009-9266-3>
- Byström P., Andersson J., Kiessling A., Eriksson L.-O. 2006. Size and temperature dependent foraging capacities and metabolism: Consequences for winter starvation mortality in fish // Oikos. V. 115. P. 43.  
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15014.x>
- Deshpande B.N., Maps F., Matveev A., Vincent W.F. 2017. Oxygen depletion in subarctic peatland thaw lakes // Arctic Sci. V. 3. P. 406.  
<https://doi.org/10.1139/as-2016-0048>
- Haakana H., Huuskonen H., Karjalainen J. 2007. Predation of perch on vendace larvae: diet composition in an oligotrophic lake and digestion time of the larvae // J. Fish. Biol. V. 70. P. 1171.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01383.x>
- Harrison P.M., Gutowsky L.F.G., Martins E.G. et al. 2016. Temporal plasticity in thermal-habitat selection of burbot *Lota lota* a diel-migrating winter-specialist // J. Fish Biol. V. 88. P. 2111.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.12990>
- Hasler C.T., Suski C.D., Hanson K.C. et al. 2009. The influence of dissolved oxygen on winter habitat selection by largemouth bass: An integration of field biotelemetry studies and laboratory experiments // Physiol. Biochem. Zool. V. 82. P. 143.  
<https://doi.org/10.1086/591806>
- Hyslop E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application // J. Fish Biol. V. 17. P. 411.
- Jansen J., MacIntyre S., Barrett D.C. et al. 2021. Winter limnology: How do hydrodynamics and biogeochemistry shape ecosystems under ice? // J. Geophysical Research: Biogeosciences. V. 126. e2020JG006237.  
<https://doi.org/10.1029/2020JG006237>
- McMeans B.C., McCann K.S., Guzzo M. et al. 2020. Winter in water: Differential responses and the maintenance of biodiversity // Ecol. Lett. V. 23. P. 922.  
<https://doi.org/10.1111/ele.13504>
- Varpe Ø., Daase M., Kristiansen T. 2015. A fish-eye view on the new Arctic lightscape // ICES J. Mar. Sci. V. 72. P. 2532.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv129>
- Yazıcıoğlu O., Yılmaz S., Yazıcı R. et al. 2016. Feeding ecology and prey selection of European perch *Perca fluviatilis* inhabiting a eutrophic lake in northern Turkey // J. Fresh. Ecol. V. 31. P. 641.  
<https://doi.org/10.1080/02705060.2016.1220432>



## Ecological and Morphological Characteristics and Feeding of Perch (*Perca fluviatilis*) in the Autumn-Winter Period in Dystrophic and Oligotrophic Lakes of Northern Karelia (Russia)

P. M. Terentjev<sup>1</sup> and N. A. Berezina<sup>2, \*</sup>

<sup>1</sup>*Institute of North Industrial Ecology Problems of the Federal Research Center “Kola Science Center”, Russian Academy of Science, Apatity, Russia*

<sup>2</sup>*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

\*e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Biological features (length-weight parameters, age structure), diet composition of populations of river perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 in small lakes of northern Karelia (dystrophic Krugloe Lake and oligotrophic Krivoe Lake) in the autumn-winter period were studied. Between the perch populations of the studied lakes, significant differences were found in growth rates, as well as in a number of morphological parameters: eye diameter, length of the head, postorbital section; head height at the occiput, maximum and minimum body height, antedorsal and anteventral distances, length of the caudal peduncle and mandible. Perch from Krugloe Lake, which is distinguished by high color and low transparency of water, the size of the eye in proportions of the body and head is noticeably larger compared to fish from the “light-water” Krivoe Lake. According to the type of feeding, the perch of both lakes is euryphage with a high proportion of benthic invertebrates (81–83% according to the index of relative importance) and a low proportion of fish in the diet (<1% in Krugloe Lake and 5.6% (20% with an AD length >22 cm) in Krivoe Lake). In winter period, the diet of perch from both lakes was dominated (>50%) by larvae of large mayflies *Ephemera vulgata*. Planktonic and benthic crustaceans were subdominants (>10%) in the diet of perch from Krivoe, while in Krugloe Lake – these were caddisfly larvae and chironomid larvae. The weight growth rate of perch in an oligotrophic lake is more than 2 times higher than in fish from a dystrophic reservoir, however; in general, it is significantly lower than in larger lakes in Karelia (including Syamozero, Onega, Ladoga). This, apparently, is due to the low level of piscivorous perch in the conditions of northern low productivity lakes.

**Keywords:** dystrophic and oligotrophic lakes, perch, size and weight structure, morphometry, growth rate, fish feeding, ice period